

ЕВРОПЕЙСКО-ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЕ РАЗРЫВЫ АРЕАЛОВ У АМФИБИЙ: НОВЫЙ АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ

Л. Я. Боркин

Зоологический институт АН СССР (Ленинград)

Классификация концепций.....	56
1. Классическая концепция.....	56
2. Интеркалярная концепция.....	57
3. Двухэтапная концепция.....	58
4. Концепция независимого видообразования.....	59
Выводы.....	59
Факты.....	59
Жерлянки (<i>Bombina</i>).....	59
Серые жабы (группа <i>Bufo bufo</i>).....	62
Зеленые жабы (группа <i>Bufo viridis</i>).....	63
Квакши (группа <i>Hyla arborea</i>).....	65
Зеленые лягушки (группа <i>Rana esculenta</i>).....	66
Бурые лягушки (группа <i>Rana temporaria</i>).....	68
Оценка «ледниковых» гипотез.....	71
Другие источники критики «ледниковых» гипотез.....	73
Сплошные ареалы и палеогеографическая обстановка на юге	
Сибирь в конце плиоцена — начале плейстоцена.....	74
Что можно предложить взамен «ледниковых» концепций?.....	76
Другие примеры дизъюнкции ареалов у амфибий и рептилий.....	78
Амфибии.....	78
Рептилии.....	79
Неоднородность дизъюнкций.....	81
Заключение.....	81
Литература.....	82.

В списках фаун амфибий и рептилий Европы и Дальнего Востока (= Восточной Азии) есть формы, традиционно относимые к одному и тому же виду или же к очень близким видам. Эти формы по типу их ареалов можно объединить в две группы.

I. Первая группа включает виды, широко и географически почти непрерывно распространенные в Палеарктике от Европы до Дальнего Востока. Ее можно, в свою очередь, разделить на две в известной мере условные подгруппы в соответствии с широтным расположением ареалов видов.

а) Виды, распространенные в лесной и лесостепной зонах. Это — живородящая ящерица, *Lacerta vivipara*, и обыкновенная гадюка, *Vipera berus* (в отношении последнего вида см. с. 80). К этой же подгруппе можно условно отнести транссибирский вид хвостатых амфибий — сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingii*), ареал которого на западе охватывает северо-восток европейской части СССР, а на юго-востоке часть Маньчжурии и советский Дальний Восток.

б) Виды, распространенные в открытых (степь, пустыня) и лесных ландшафтах; на запад граница ареала доходит до юго-востока европейской части СССР. К этой подгруппе можно отнести два вида змей — узорчатого полоза (*Elaphe dione*) и Палласова щитомордника (*Agkistrodon halys sensu lato*).

II. Вторая группа включает виды (или пары сходных видов), распространенные в Европе и на Дальнем Востоке (или, точнее говоря, на западе и востоке Палеарктики), но отсутствующие на большей части Сибири или хотя бы в районах, примыкающих к Байкалу. Это — виды с так называемой европейско-дальневосточной дизъюнкцией ареала. К этой группе относятся зеленые и бурые лягушки, квакши, жерлянки, жабы и т. д.

Европейско-дальневосточные разрывы ареалов животных традиционно привлекают внимание зоогеографов. Этой же проблеме на герпетологическом материале посвящена и данная статья, основные положения которой были изложены автором на I совещании по герпетофауне Дальнего Востока и Сибири (Владивосток, 1978) и на V Всесоюзной герпетологической конференции (Ашхабад, 1981).

Классификация концепций

Европейско-дальневосточные разрывы ареалов обсуждаются более ста лет. Уже в прошлом веке зоогеографы отмечали сходство фаун, например Британии и Японии, а палеонтологи указывали на близость плиоценовой фауны (в частности, моллюсков) Европы к современной фауне Дальнего Востока (Fuchs, 1879; Wallace, 1880; Simpson, 1896; Андрусов, 1908). Л. С. Берг (1909, 1947) привел многочисленные примеры разобщенного, амфибореального распространения современных животных и растений. Недавно случаи разобщенного распространения наземных позвоночных суммировал Е. Н. Матюшкин (1976). Ареалы амфибий часто привлекались в качестве иллюстрации европейско-дальневосточных разрывов (например, Берг, 1909, 1947; Матюшкин, 1976). Специально же на амфибиях эта проблема была рассмотрена А. М. Никольским (1918, 1947), А. Н. Бартеневым (1936), П. В. Терентьевым (1949) и В. И. Гараниным (1978). Стало уже хрестоматийным объяснять возникновение амфибореальной дизъюнкции событиями ледникового периода. Однако сравнение точек зрения разных авторов показывает, что они не всегда совпадали. На мой взгляд, можно выделить четыре варианта «ледниковой» концепции, которые можно было бы назвать следующим образом: классическая, интеркалярная, двухэтапная и концепция независимого видообразования.

1. Классическая концепция (рис. 1, а)

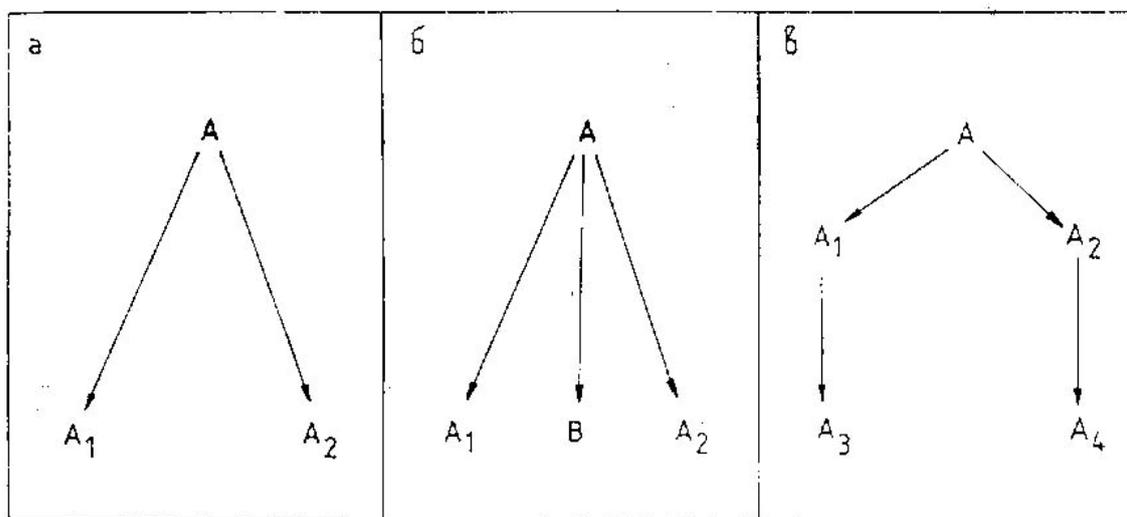


Рис. 1. Схемы образования европейско-дальневосточного разрыва ареалов у бесхвостых амфибий (по Терентьеву, 1949).

а — классическая концепция (Берг, 1909); б — интеркалярная концепция (Никольский, 1918, 1947); в — концепция независимого видообразования (Терентьев, 1949).

Согласно этой концепции, в доледниковое время (плиоцен) ареалы видов были непрерывными на всем протяжении северной Евразии от западной Европы до побережья Тихого океана. Изменение климата, последовавшее в ледниковую эпоху, вызвало сокращение плиоценового ареала всюду, кроме особо благоприятных районов в южной Европе, на Кавказе и в Восточной Азии,

служивших убежищами для теплолюбивых форм. В послеледниковое время с потеплением климата виды смогли выйти из рефугиумов и расширить свои ареалы в Европе и на Дальнем Востоке с сохранением, как правило, разрыва в Сибири, где климат в настоящее время наиболее суров. Эта концепция была разработана еще в прошлом веке и широко применяется до настоящего времени. Примеры на материале амфибий можно найти у Л. С. Берга (1909, 1947).

2. Интеркалярная концепция (рис. 1, б)

А. М. Никольский (1918, 1947) модифицировал классическую концепцию. Он обратил внимание на то, что в ряде случаев между ареалами двух замещающих друг друга на крайнем востоке и на крайнем западе Евразии форм часто расположен ареал третьей формы. При этом дальневосточный вид (или подвид) в большей степени сходен не с той европейской формой, ареал которой наиболее близко расположен к его ареалу, а наоборот, больше напоминает по своим признакам европейскую форму, географически более удаленную.

«Если на крайнем западе и на крайнем востоке водится не один и тот же вид, но два разные и близкие заменяющие друг друга виды или подвиды, то в промежутке между местами пребывания этих видов бывает вдвинут третий, хотя и близкий к двум первым, но отличающийся от них в большей степени, нежели эти два отличаются друг от друга. Другими словами, вид, заменяющий на востоке какой-нибудь наш европейский вид, в морфологическом отношении более походит не на тот, который живет рядом с ним, а на тот, который отодвинут от него далеко на запад. При этом этот третий вид, вдвинутый между восточным и западным видами, бывает более двух других приспособлен к холодному климату, почему пользуется более широким распространением к северу» (Никольский, 1947, с. 9).

Так, например, дальневосточная жерлянка, *Bombina orientalis* (A₂ на рис. 1,б), по мнению А.М. Никольского, ближе не к краснобрюхой жерлянке, *B. bombina* (B), ареал которой доходит на восток до Урала, а к желтобрюхой жерлянке, *B. variegata* (A₁), на восток распространенной только до Закарпатья. Аналогично он трактует и другие случаи европейско-дальневосточной дизъюнкции ареалов у бесхвостых амфибий. Таким образом, между двумя географически краевыми, но филогенетически близкими формами существует «вставочная» (интеркалярная), в родственном отношении более удаленная форма.

Возникновение такой несколько парадоксальной ситуации А.М. Никольский (1918, 1947) объяснил следующим образом. Предковый (плиоценовый) вид, имевший сплошной евразийский ареал, в ледниковый период вынужден был уйти в теплые рефугиумы южной Франции и Дальнего Востока. Часть же животных пережила ледниковье в Венгерской низменности. Теплый климат в рефугиумах южной Франции и Дальнего Востока в ледниковье (и ныне) не очень сильно отличался от плиоценового климата, в котором обитал предковый вид. Поэтому дивергенция в этих областях шла относительно медленно, в связи с чем обитавшие там краевые формы больше напоминают друг друга и сохранили реликтовые черты. Климат же в Венгерской низменности, окруженной со всех сторон горами, был более суров по сравнению с климатом южной Франции и Дальнего Востока, и поэтому обитавшие в ней популяции эволюционировали быстрее и дали новые виды, сильнее отличающиеся от краевых форм, чем те друг от друга.

С помощью этой гипотезы А. М. Никольский пытался объяснить не только европейско-дальневосточный разрыв ареалов у бесхвостых амфибий, но также и распространение некоторых пресмыкающихся (например, гадюк *Vipera berus* и *Vipera ursini* — ш. с. 80), птиц (черная и серая вороны) и т. д. Его концепция признается и сейчас (Терентьев и Чернов, 1949, с. 40—41; Матюшкин, 1976; Гаранин, 1978, 1983).

3. Двухэтапная концепция (рис. 2)

Весьма своеобразные зоогеографические взгляды были высказаны А.Н. Бартеневым (1932, 1933), в том числе специально применительно к амфибиям (1936). Этот исследователь подверг критике подход А.М. Никольского (1918). Разбирая родственные и географические взаимоотношения многих видов амфибий нашей фауны, он различал - первичный (ледниковый) и вторичный (более поздний ледниковый или послеледниковый) этапы образования европейско-дальневосточного разрыва ареалов форм, или, по его терминологии,

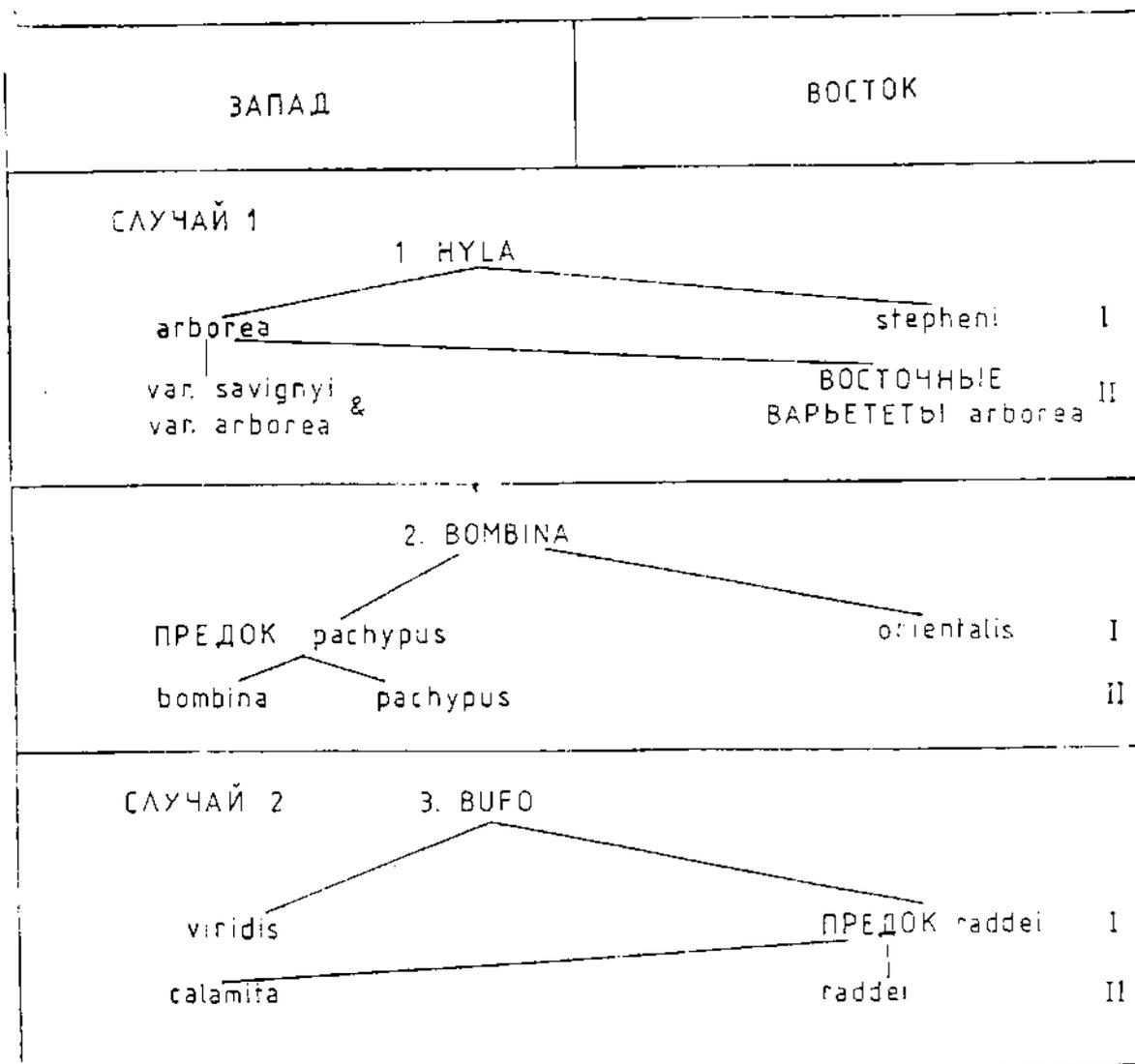


Рис. 2. Двухэтапная концепция образования европейско-дальневосточного разрыва ареала у бесхвостых амфибий (по Бартеневу, 1936).

I и II — первичное и вторичное образование пар близко родственных форм. *Bombina pachypus* = *Bombina variegata*, остальные названия соответствуют современным.

«востоко-западной парности». Согласно А.Н. Бартеневу, на вторичном этапе в качестве предка новообразующейся «парности» может выступать как западный (рис. 2, 1-й случай), так и восточный (рис. 2, 2-й случай) компоненты первичной амфибореальной «парности», что предполагает соответственно разные направления миграций при расселении. В пределах «востоко-западной парности» А.Н. Бартнев различал вариант с прерывистым распространением, к которому относятся классические, амфибореальные по Л. С. Бергу (1909, 1947), разрывы ареалов, а также вариант, когда ареалы компонентов сходятся до соприкосновения между собой так, что образуется линейная граница без

захождения ареалов друг на друга. К сожалению, взгляды А. Н. Бартенева были изложены очень конспективно и не всегда ясны в деталях, подчас важных. Сейчас они, по-видимому, почти забыты, так как ссылки на его работы лишь изредка приводятся зоогеографами, но не герпетологами.

4. Концепция независимого видообразования (рис. 1, в)

П.В. Терентьев (1949) признавал возможность образования европейско-дальневосточных разрывов ареалов в соответствии с выше изложенными концепциями 1 и 2 (рис.1, а и б). Однако, разбирая родственные взаимоотношения жерлянок, он пришел к выводу, что вряд ли их эволюция шла по этим схемам. Согласно П. В. Терентьеву, трудно допустить многократные миграции жерлянок через обширную территорию Евразии. Поэтому, скорее всего распадение исходного миоценового предкового вида, обитавшего, вероятно, в Восточной Европе и Сибири, дало начало только двум «пятнам» — восточному и западному, в которых в дальнейшем шло независимое видообразование. Анализируя признаки, П.В. Терентьев признал европейскую желтобрюхую (*Bombina variegata* — A_1 на рис. 1, в) и китайскую гигантскую (*B. maxima*— A_2) жерлянок более древними, а другую европейскую, краснобрюхую (*B. bombina* — A_2) и дальневосточную (*B. orientalis* — A_4) жерлянок более молодыми и производными соответственно от первых. Дифференциация первой пары видов, по П. В. Терентьеву, происходила в течение самого ледникового времени благодаря различиям в условиях среды в изолятах, тогда как *B. bombina* и *B. orientalis* развились в послеледниковое время при «наступлении на север», в ходе которого у каждого из этих видов независимо желтая окраска на брюхе у предкового вида развилась в красную.

Выводы

Изложенные выше концепции предполагают (в разной степени), что:

а) в плиоцене предковый вид имел обширный, зонального типа, ареал практически по всей или большей части северной Евразии;

б) отдельные виды Европы и Дальнего Востока филогенетически ближе друг к другу, чем к другим видам в пределах своего региона (только Европы или только Дальнего Востока); иначе говоря, «межрегиональное» родство видов теснее, чем «внутрирегиональное»;

в) большее значение придается «межрегиональным», евразийским миграциям, нежели автохтонным процессам или «внутрирегиональным» миграциям;

г) современным компонентам европейско-дальневосточных «пар» придается молодой (послеледниковый или, в крайнем случае, ледниковый) возраст и соответственно невысокий таксономический ранг (разные подвиды или молодые аллопатрические виды).

Пункты а — б характерны для концепций 1—3, но не 4; пункт в особенно характерен для схемы 3; пункт г признается всеми четырьмя концепциями.

Факты

Какая из вышеизложенных концепций справедлива? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим их соответствие имеющимся фактам.

Жерлянки (*Bombina*)

Эти животные привлекались для иллюстрации всех четырех концепций (см. рис. 1, 2 и текст). В настоящее время известно пять видов этого рода: два европейских, *B. bombina* и *B. variegata*, и три дальневосточных, *B. orientalis*, *B.*

maxima и *B. microdeladigitora*. Часто указывалось, что *B. variegata* ближе к *B. orientalis*, чем *B. bombina* (например, Никольский, 1918, 1947; Stugren, 1966a; Гаранин, 1978; Elzen*, 1979). На мой взгляд, такое сопоставление, основанное на отдельных признаках, как правило, внешней морфологии, не совсем корректно. К тому же оно проводится без анализа всей группы в целом. Уже давно, еще при первом описании дальневосточной жерлянки, *B. orientalis*, отмечалось (Boulenger, 1890), что по одним признакам она напоминает один европейский вид, а по другим другой, хотя сам автор сближал *B. orientalis* с *B. variegata*, а не с *B. bombina*. Например, острые шипики на бугорках кожи спины развиты у *B. variegata*, а также у дальневосточных видов, у которых они выражены еще сильнее, но отсутствуют у *B. bombina*. Однако этот вид напоминает дальневосточные виды красной окраской брюха. Голосовые резонаторы имеются у самцов *B. bombina*, но их нет у *B. variegata*, *B. orientalis* и т. д.

С другой стороны, имеются факты, позволяющие, на мой взгляд, иначе оценить родственные взаимоотношения между видами. Сейчас уже хорошо известно, что *B. bombina* и *B. variegata* в зоне симпатрии в ряде стран центральной Европы легко гибридизируют, образуя плодовитое потомство. Стабильная гибридная зона достигает широты нескольких десятков километров и наиболее хорошо изучена в Польше (Szymura, 1976a, b). Эти данные говорят о хорошей генетической совместимости этих видов, т.е. об их близком родстве, что подтверждается и лабораторными опытами по гибридизации (Michatowski, 1966; Michalowski a. Madej, 1969). Данные же по гибридизации европейских видов с *B. orientalis* несколько противоречивы. В литературе (Ueda, 1977; Elzen, 1979) сообщалось, что потомство в таких «межрегиональных» скрещиваниях или погибало на ранних стадиях развития (при гибридизации *B. bombina* и *B. orientalis*), или же вырастали стерильные гибриды первого поколения (при гибридизации *B. variegata* и *B. orientalis*). В других опытах (данные В.К. Утешева и Л.Я. Боркина) удалось получить фертильное потомство первого поколения как при гибридизации европейских видов жерлянок между собой (что в общем сейчас не удивительно), так и при их гибридизации с *B. orientalis*. Более успешное развитие потомства второго поколения от скрещиваний *B. bombina* — *B. orientalis*, в отличие от низкой выживаемости в опытах по скрещиванию *B. variegata* — *B. orientalis*, можно было бы при желании рассматривать как доказательство большего сходства генетических программ первой пары видов, а не второй, в противовес тому, что часто высказывается в литературе. Однако более предпочтительной кажется третья точка зрения, излагаемая ниже.

Количественный иммунологический анализ альбуминов сыворотки крови этих же видов также подтверждает близкое родство европейских жерлянок между собой, но подчеркивает удаленность от них *B. orientalis*. Используя альбумины в качестве «молекулярных часов» эволюции, авторы (Maxson a. Szymura, 1979) полагают, что *B. bombina* и *B. variegata* дивергировали около миллиона лет назад, тогда как дальневосточная группа в лице *B. orientalis* дивергировала от европейской группы еще в миоцене, около 10—12 миллионов лет назад. Хотя эти цифры, на первый взгляд, довольно неожиданны в отношении времени эволюционного ответвления современных форм, так как обычно им придается значительно более молодой возраст, они, как и, по крайней мере, часть данных по гибридизации, говорят о том, что европейские и дальневосточные жерлянки представляют собой не только две географические группы, но и две разные эволюционные линии и что «внутрирегиональное» родство европейских видов выражается сильнее, чем «межрегиональное».

* В английском резюме, в отличии от основного текста статьи, этот автор пишет о промежуточном положении *B. orientalis*

Таким образом, новые факты не подтверждают взгляды А.М. Никольского (1918, 1947) и В.И. Гаранина (1978), а скорее частично соответствуют схемам А. Н. Бартенева (1936) и П.В. Терентьева (1949). Однако мнение последнего о происхождении *B. bombina* и *B. orientalis* непосредственно от *B. variegata* и *B. maxima* (рис. 1, в) кажется мне слишком уж упрощенным. Излишне также предположение П.В. Терентьева о независимом приобретении красной окраски брюха *B. orientalis* от «желтобрюхой» *B. maxima* (по аналогии: *B. bombina* от *B. variegata*), так как у последней пятна на брюхе также красного или оранжево-красного цвета (см. Liu, 1950; Liu a. Hu, 1961, цв. табл. I (отсутствует)). Вряд ли наличие красного цвета следует связывать с переселением жерлянок в более холодные области, так как красная окраска встречается и у многих южных амфибий.

Высказывалось также предположение, что жерлянки возникли в Азии юго-восточнее Гималаев. Предковая форма дала начало как европейским, так и дальневосточной жерлянкам. Миграция в Европу происходила после установления сухопутной связи между Азией и Европой в позднем миоцене (Stejneger, 1905).

Сегодня трудно на основании существующих данных определенно решить, где и когда возникли жерлянки как группа в целом, когда именно произошло расщепление на европейскую и дальневосточную линии, как шло видообразование в пределах этих линий. Большинство исследователей полагает, что современные виды жерлянок возникли в ледниковый или даже в послеледниковый период (например Никольский, 1918, 1947; Бартенев, 1936; Терентьев, 1949; Stugren, 1966a; Arntzen, 1978; Гаранин, 1978). Разбирая взаимоотношения европейских жерлянок Р. Мертенс (Mertens, 1928) высказал предположение, что их предковый вид дивергировал на две формы подвидового ранга еще до ледникового периода. Усиление дивергенции в ледниковый период привело к их дальнейшему обособлению до ранга видов. Многие авторы, если не большинство, более примитивным из европейских видов считали желтобрюхую жерлянку, а не краснобрюхую (например, Stejneger, 1905; Терентьев, 1949). Согласно же Р. Мертенсу (Mertens, 1928), именно *B. bombina*, вероятно, ближе к предковому для обоих форм виду.

Ископаемые остатки* жерлянок, обычно не определенные до вида или относимые к *B. bombina*, указывались из различных отложений голоценового и плейстоценового возраста центральной и восточной Европы (например, Volkay, 1913; Brunner, 1951, 1956; Kretzoi, 1958; Janossy, 1963; Peters et al., 1972; Татаринов, 1973; Чхиквадзе и Сухов, 1977; Mlynarski, 1977). Известны остатки *Bombina* sp. из верхнего плиоцена (виллафранка) **† Италии (Vergnaud-Grazzini, 1970). Однако особый интерес в плане нашей статьи приобретают находки костных остатков жерлянок, определенных как *B. bombina*, из верхнеплейстоценовых слоев на Украине (Таращук, 1965) и в Польше (Sanchiz a.

* При использовании палеонтологических данных необходимо, конечно, помнить о некоторой условности определений ископаемого материала, в том числе в связи с тем, что различия (или сходство) в остеологических признаках не всегда точно отражают истинную степень дивергенции между видами (см. с. 81).

† Многие специалисты по четвертичному периоду придерживаются «широкого» понимания плейстоцена, включая в его объем часть верхнеплиоценовых отложений на правах особого раздела — эоплейстоцена. В зависимости от схемы проведения границы между плиоценом и плейстоценом продолжительность последнего увеличивается до 1.8 или даже 3.3—3.5 миллионов лет (см. Величко, 1973; Зубаков и Борзенкова, 1983). В этом контексте «большого» плейстоцена упоминаемые здесь и далее верхнеплиоценовые находки амфибий следует относить к эоплейстоцену. В рамках данной статьи принципиальное значение имеет характер изменений климатических и ландшафтных условий в плейстоцене, а не то или иное толкование его нижней границы. Однако последнее необходимо учитывать при сопоставлении относительных датировок находок у разных авторов.

Mlynarski, 1979a). Кроме того, оба вида (*B. cf. bombina* и *B. cf. variegata*) обнаружены в верхнем плиоцене Чехословакии (Hodrova, 1981), а К.И. Искакова (1969) упоминает костные остатки, определенные ею как *B. cf. bombina*, даже из нижнего плиоцена Казахстана (местонахождение «Гусиный перелет» Павлодарской области).

Таким образом, существование краснобрюхой жерлянки, *B. bombina*, в позднем плиоцене может быть принято с достаточной надежностью. Из этого вытекает, что *B. variegata* не может считаться более примитивной или предковой формой для *B. bombina* и что от гипотезы о плейстоценовом (ледниковом), не говоря уже о голоценовом, времени видообразования современных европейских жерлянок следует отказаться (Sanchiz a. Mlynarski, 1979a). Любопытно, что плиоценовый возраст этих видов предполагается и в цитированной ранее работе по эволюции альбуминов крови этих животных (Maxson a. Szymura, 1979). С учетом этих данных «ледниковые» объяснения происхождения европейско-дальневосточной дизъюнкции ареала жерлянок теряют свою привлекательность.

Серые жабы (группа *Bufo bufo*)

Эта группа включает около полутора десятка евроазиатских форм. Обычно считается, что она непрерывно распространена от западной Европы через южную Сибирь до Дальнего Востока (Терентьев и Чернов, 1949, карта 1; Банников и др., 1971, карта 15; Inger, 1972, fig. 8—5; Гаранин, 1978). Поэтому, как правило, серые жабы отсутствуют среди примеров европейско-дальневосточного разрыва ареалов (Берг, 1909, 1947; Никольский, 1947; Матюшкин, 1976). Сейчас при более строгом подходе к картированию ареалов жаб выясняется, что имеется четко выраженная дизъюнкция ареалов в районе Байкальской рифтовой зоны (см. Боркин и Роцин, 1981, рис. 1). Таким образом, серые жабы также распадаются на две большие географические подгруппы.

В западную подгруппу входят формы *gredosicola*, *spinosus*, *verrucosissimus* и *bufo*, обитающие в Европе, северо-западной Африке, на Кавказе и в Западной Сибири. Восточная подгруппа включает материковые формы юга Восточной Сибири, Дальнего Востока СССР, Китая и Кореи — *gargarizans* (=asiaticus), *wrighti*, *tibetanus**, *minshanicus**, *stejnegeri** (=kangii), а также островные формы из Японии и Тайваня — *japonicus*, *formosus*, *montanus*, *miyakonis*, *yakushimensis*, *bankorensis*, *torrenticola**. Традиционно как европейские, так и восточноазиатские серые жабы рассматриваются на правах подвидов *Bufo bufo*, кроме форм, помеченных звездочкой, которым придается ранг видов (Терентьев и Чернов, 1949; Mertens u. Wermuth, 1960; Okada, 1966; Inger, 1972; Matsui, 1976a, 1980a; Банников и др., 1977 и т.д.).

Согласно П. В. Терентьеву и С. А. Чернову (1949), *B. b. bufo* — это молодая форма, а остальные подвиды — «осколки» более древней, доледниковой формы. По А. Н. Бартеневу (1936), *B. bufo* и *B. sachalinensis* образуют восточно-западную дизъюнктивную пару видов. Однако сейчас это мнение может иметь лишь исторический интерес в связи со сведением *B. sachalinensis* в синонимы *B. b. gargarizans*. Последнюю форму (= *B. b. asiaticus*) более ста лет назад отмечали не только в Восточной Азии, но даже в Испании (Steindachner, 1869 — цит. по: Никольский, 1918, с. 128), что сейчас воспринимается как курьез. В. И. Гаранин (1978, 1983) в соответствии с интеркалярной гипотезой А. М. Никольского (1918, 1947) разделяет формы комплекса на две группы, сохранившиеся в ледниковых рефугиумах Средиземноморья, с одной стороны, и Дальнего Востока с другой. Северный (и промежуточный) огромный ареал имеет молодая таежная форма *B. b. bufo*.

Хотя в целом комплекс *B. bufo* изучен еще явно недостаточно, недавно были получены важные данные, позволяющие с новых позиций взглянуть на таксономический ранг ряда его членов и их родственные взаимоотношения. Уже Б.А. Гумилевский (1932, 1936) кратко высказался в пользу видовой самостоятельности *B. b. gargarizans* (= *asiaticus*) и *B. b. japonicus* по отношению к европейской *B. bufo*. В опытах по гибридизации *B. b. bufo* (*spinus*) и *B. b. japonicus* были получены стерильные гибриды первого поколения (Matsui, 1976b; Kawamura et al., 1980). Довольно заметные различия между *B. b. bufo* и *B. b. gargarizans* были найдены по ряду биохимических локусов, что наряду с другими данными было использовано для подтверждения видового статуса *B. (b.) gargarizans* (Боркин и Роцин, 1981). Морфометрический анализ хромосом показал большее сходство этой жабы с японскими и тайваньскими формами, нежели с европейскими (Matsui, 1980b). Таким образом, хотя в целом таксономическая ревизия комплекса *B. bufo* еще только начинается, становится ясным, что дальневосточные серые жабы не относятся к европейскому виду *B. bufo*, а представляют свою подгруппу форм видового и подвидового рангов. Западная («европейская») и восточная («дальневосточная») подгруппы обособлены не только географически, но скорее всего также и эволюционно, будучи разными филетическими линиями в пределах комплекса (Боркин и Роцин, 1981).

Палеонтологические данные, хотя пока и не дают ясной картины истории и дифференциации всего евразийского комплекса серых жаб, однако достаточно интересны. Многочисленные костные остатки, приписываемые *B. bufo*, обнаружены в голоценовых и плейстоценовых отложениях различных районов Европы (Volkay, 1913; Brunner, 1951, 1954, 1956, 1957, 1959; Dely, 1955a, 1957; Kretzoi, 1956; Татаринов и Марисова, 1962; Janossy, 1963; Татаринов и Бачинский, 1968; Peters et al., 1972; Rage, 1972; Татаринов, 1973, 1981; Чхиквадзе и Сухов, 1977; Sanchiz, 1977a, 1979). Остатки *B. bufo* или *B. cf. bufo* известны из верхнего плиоцена ФРГ (Heller, 1936), Италии (Vergnaud-Grazzini, 1970), Польши (Mlynarski, 1977), Чехословакии (Hodrova, 1981), нижнего плиоцена Казахстана (Искакова, 1969), плиоцена Венгрии (Volkay, 1913 — паннон, Полгарди) и даже из верхнего миоцена Испании (Sanchiz, 1977b) и среднего миоцена Чехословакии (Hodrova, 1980). Восточноазиатские формы описаны из плейстоценовых отложений пещеры Чжоукоудянь близ Пекина (*B. b. asiaticus* — Bien, 1934; Pei, 1940) и из Японии (Shikama a. Okafuji, 1958 — цит. по: Tihen, 1972).

Все эти данные говорят о доледниковом формировании современной *B. bufo* в Европе и соответственно о более древнем возрасте европейско-дальневосточного разрыва ареала в этом комплексе, чем принималось ранее.

Зеленые жабы (группа *Bufo viridis*)

А.М. Никольский (1918, 1947), исходя из своей интеркалярной концепции, сближал европейскую *B. calamita* и *B. raddei*, обитающую на юге Восточной Сибири, в Центральной Азии и на Дальнем Востоке, противопоставляя им *B. viridis*, широко распространенную от западной Европы до Центральной Азии. Эта же схема упоминается П.В. Терентьевым и С.А. Черновым (1949, с. 40), Е.Н. Матюшкиным (1976) и В.И. Гараниным (1978, 1983). А.Н. Бартенев (1936), критикуя А. М. Никольского, допускал существование даже двух восточно-западных разрывов.

В настоящее время таксономическая структура группы значительно усложнилась. Помимо перечисленных уже видов, в нее входят *B. bronsgermal* (северо-западная Африка), переднеазиатские *B. surdus*, *B. latastei*. В горах Средней Азии недавно был описан новый тетраплоидный вид *B. danatensis*,

вероятно, состоящий из двух форм. Другой новый вид *B. kavirensis* описан из пустынной центральной части Ирана. Таксономический статус ряда переднеазиатских и центральноазиатских подвидов «зеленой жабы» неясен (Schmidtler u. Schmidtler, 1969; Hoogmoed, 1972; Inger, 1972; Eiselt и. Schmidtler, 1973; Dubois et Martens, 1977; Hemmer et al., 1978; Писанец, 1978; Писанец и Щербак, 1979; Andren a. Nilson, 1979).

Суммарный ареал группы зеленых жаб указывается непрерывным от западной Европы до Восточной Азии (Inger, 1972, fig. 8—6). Однако все же между восточными находками «*B. viridis*» и западными находками *B. raddei* в Монголии имеется небольшой (около 240 км) разрыв. При анализе этих и других находок выяснилось, что ареалы обоих видов жаб в Центральной Азии не перекрываются (Peters, 1971). Хотя климат в плейстоцене в этом регионе был более влажным, полагают (Peters, 1971), что его изменения не могли оказывать существенного влияния на распространение зеленых жаб.

Согласно А.М. Никольскому (1918), *B. viridis* образовалась в процессе ледниковой изоляции в Венгерской низменности и как вид моложе, во всяком случае, не старше *B. calamita* и *B. raddei*. По А.Н. Бартеневу (1936, рис. 2), наоборот, *B. viridis* древнее этих двух видов. Судя по ареалу, *B. viridis* имеет достаточно южное происхождение и вряд ли может считаться «детисцем» ледникового периода, как это предполагал А.М. Никольский (1918) и другие. Хотя обычно *B. raddei* сближают с *B. calamita*, а не с *B. viridis*, необходимо отметить существование в восточном Афганистане, северном Пакистане и северо-западной Индии формы зеленой жабы, внешне очень похожей на *B. raddei*, что отражено даже в ее названии: *B. v. pseudoraddei*. Несмотря на то что в настоящее время ее первоначальное таксономическое положение оспаривается и ее сближают на правах подвида или с *B. latastei* (Hemmer et al., 1978), или с *B. danatensis* (Писанец и Щербак, 1979), все же ясно, что это — не *B. raddei*. В таком случае сходство этих двух форм говорит или о параллелизме, или же о большем родстве *B. raddei* с зелеными жабами, чем обычно принимается.

Согласно количественным иммунологическим исследованиям (Max-son, 1981), *B. viridis* гораздо ближе к *B. oblongus* (= *B. latastei*), чем к *B. raddei*, находясь на почти равной дистанции от последней формы и йеменской *B. orientalis*, вида из другой группы.

Ископаемые остатки., относимые к *B. viridis* или *B. cf. viridis*, известны из голоценовых и плейстоценовых отложений разных районов Европы (Dely, 1955a, 1957; Brunner, 1956; Kretzoi, 1956; Татаринов и Марисова, 1962; Janossy, 1963; Татаринов и Бачинский, 1968; Peters et al., 1972; Rage, 1972; Татаринов, 1973, 1981; Sanchiz, 1977a, 1979; Sanchiz у Adrover, 1979; Mlynarski et al., 1978; Kotsakis, 1981), в том числе из нижнеплейстоценовых отложений Венгрии (Bolkay, 1913, Чарнота, низы виллания), а также из верхнего плиоцена Италии (Vergnaud-Grazzini, 1970), Польши (Mlynarski, 1977), Греции (Sanchiz, 1977b) и Турции (Rage et Sen, 1976), нижнего плиоцена Казахстана (Искакова, 1969).

B. calamita, об отсутствии ископаемых остатков которой относительно недавно специально упоминалось (Tihen, 1972), обнаружена в отложениях конца среднего плейстоцена во Франции (Rage, 1972) и Испании (Sanchiz, 1977a), в голоцене ГДР (Peters et al., 1972) В антропогеновой батрахофауне Волынского Полесья этот вид был самым многочисленным среди жаб (Татаринов, 1981). Остатки *B. raddei* были идентифицированы среди костей бесхвостых амфибий из

* Зеленые жабы Джунгарской Гоби в Монголии имеют тетраплоидный набор хромосом и являются иным видом, а не *B. viridis*, от которого они отличаются также и по некоторым биохимическим признакам (Боркин, Соколова, Тэрбиш и Цауне, неопубликованные данные).

плейстоценовых отложений пещеры Чжоукоудянь близ Пекина (Bien, 1934; Pei, 1940).

Наиболее, однако, удивительно обнаружение ископаемых костей, отнесенных к *B. aff. viridis*, в средне- и верхнемиоценовых отложениях Испании, Франции и Греции и остатков *B. aff. calamita* в верхнемиоценовых отложениях Испании (Sanchiz, 1977a, b). Если идентификация этих и плиоценовых находок правильна, то широко принятую гипотезу о «ледниковом» возрасте видообразования у этих жаб придется отклонить, а вслед за ней и «ледниковые» версии образования европейско-дальневосточной дизъюнкции ареалов в этой группе.

Квакши (группа *Hyla arborea*)

Распространение палеарктических квакш, как и жерлянок, — один из излюбленных примеров европейско-дальневосточного разрыва ареалов. Они образуют две географически широко обособленные подгруппы форм: западную и восточную. Наиболее «узкое» пространство между ними (Кавказ, северный Иран — провинции Юннань, Сычуань в Китае, Забайкалье в СССР) составляет около 50 долготных градусов. Западная, или европейско-средиземноморская подгруппа включает три вида: *H. arborea*, *H. meridionalis* и *H. savignyi* (Paillette, 1967; Crespo, 1972; Schneider, 1974), которые совсем недавно, а многими и сейчас, рассматривались в качестве подвидов *H. arborea* (Терентьев и Чернов, 1949; Mertens и Wermuth, 1960; Банников и др., 1977; Duellman, 1977). Дальневосточная подгруппа состоит из восьми видов: широко распространенной *H. japonica*, китайских *H. annectans*, *H. chinensis*, *H. sanchiangensis*, *H. simplex* и *H. tsinlingensis*, корейской *H. suweonensis* и *H. hallowelli* с островов Рюкю (Liu и др., 1961; Ни et al., 1966; Okada, 1966; Kuramoto, 1980).

Большинство авторов считает *H. japonica* лишь подвидом *H. arborea* (см., например, Okada, 1966; Duellman, 1977). Лишь в советской литературе издавна этой дальневосточной квакше придают видовой статус (см. Терентьев и Чернов, 1940, 1949; Банников и др., 1977). Справедливость этой точки зрения была подтверждена опытами по гибридизации *H. japonica* с *H. arborea sarda* и *H. a. arborea*, в которых были получены стерильные гибриды (Daito, 1968; Kawamura и Nishioka, 1977).

Традиционно *H. arborea* сопоставляют с *H. japonica*. А.Н. Бартнев (1936) различал даже два европейско-дальневосточных разрыва ареалов квакш (рис. 2). Однако, если учесть, что сейчас дальневосточных *H. stepheni* и *H. japonica* относят к одному виду на правах подвидов, то фактически схема А. Н. Бартнева не отличается от схем других авторов. Согласно П. В. Терентьеву и С. А. Чернову (1949), квакши Сардинии *H. arborea sarda* напоминают японских квакш. *H. japonica* по брачным крикам сходна с *H. arborea* и особенно с *H. savignyi*, а *H. hallowelli* с *H. meridionalis* (Kuramoto, 1980). По некоторым диагностическим признакам, например отсутствие паховой петли, *H. japonica* больше напоминает *H. savignyi*, чем *H. arborea*. Сопоставление именно *H. arborea* и *H. japonica* в отрыве от других форм своего региона является скорее традицией, нежели отражением их более близких филогенетических отношений.

В целом родственные связи в пределах западной и восточной подгрупп и между ними еще практически не изучены. Скорее всего, эти две подгруппы являются не только географическими, но и двумя филетическими совокупностями евразийского комплекса *H. arborea*. В литературе обсуждались родственные взаимоотношения между *H. japonica*, *H. chinensis* Тайваня и *H. hallowelli* островов Рюкю. Несмотря на «европейско-дальневосточное» сходство брачных криков, отмеченное выше, все же предполагается, что *H. meridionalis*

дивергировала от *H. arborea*, а *H. hallowelli* от *H. japonica* (Kuramoto, 1980) т. е. видообразование шло в пределах своего региона. В таком случае «амфибореальное» сходство структуры брачных криков следует признать проявлением параллелизма у аллопатрических видов. В этой связи можно также упомянуть о параллелизме в форме и размерах тела между евразийскими и североамериканскими квакшами (Jameson a. Richmond, 1971).

Сведения об ископаемых остатках квакш довольно редки. Европейские квакши *H. arborea* — *H. meridionalis*, на палеонтологическом материале неразличимые, указаны для голоцена и позднего плейстоцена Украины (Татаринов и Марисова, 1962; Татаринов и Бачинский, 1968; Татаринов, 1973, 1981), голоцена ГДР (Peters et al., 1972), позднего плейстоцена Сардинии (Kotsakis, 1981), среднего плейстоцена Франции (Rage, 1972) и Испании (Sanchiz, 1977a), раннего и среднего плейстоцена Польши (Mlynarski, 1977), позднего плиоцена Италии (Vergnaud-Grazzini, 1970), Польши (Sanchiz a. Mlynarski, 1979a) и Чехословакии (Hodrova, 1981). Упоминаются также неопубликованные данные о верхнемиоценовых остатках этих квакш (Sanchiz a. Mlynarski, 1979a; Sanchiz, 1981).

Зеленые лягушки (группа *Rana esculenta*)

Эта интенсивно изучаемая в последнее время группа бесхвостых, амфибий также распадается на две географически изолированные подгруппы. Западная подгруппа состоит, по крайней мере, из шести генетически «нормальных» биологических видов, различаемых сегодня. Это — *Rana ridibunda*, широко распространенная в Европе, Передней и Средней Азии и северной Африке, центральноевропейская *R. lessonae*, *R. perezi* юго-запада Европы, номенклатурно неоформленные *Rana* sp. Апеннинского полуострова, *Rana* sp. из Югославии и *Rana* sp. из Греции. Кроме того, открыты четыре необычные гибридные формы с особым генетическим механизмом полуклонального наследования. Это — центральноевропейская *R. esculenta*, состоящая из диплоидных и триплоидных особей и образованная за счет гибридизации *R. ridibunda* и *R. lessonae*, диплоидная гибридная форма *R. ridibunda* X *R. perezi* на юго-западе Франции, диплоидная гибридная форма *R. ridibunda* X *Rana* sp. в Италии и, возможно, *R. saharica* северной Африки, включающая диплоидных и триплоидных особей (Бергер, 1976; Graf et al., 1977; Uzzell a. Hotz, 1979; Боркин и Даревский, 1980; Nemmer et al., 1980; Hotz a. Uzzell, 1982; Tunner a. Heppich, 1982; Berger, 1983).

В восточную подгруппу входят *R. nigromaculata*, обитающая в Японии, Корее, Китае и на юге Дальнего Востока СССР, японская *R. brevipoda* с подвидами *porosa* и *brevipoda*, *R. plancyi* с подвидами *plancyi* в восточном Китае, *chosenica* в Корее и *fukienensis* в юго-восточном Китае и на Тайване (Liu a. Ни, 1961; Okada, 1966; Kawamura a. Nishioka, 1979). Недавно была резюмирована большая часть литературы по зеленым лягушкам (Hotz et Bruno, 1979—1980).

Наиболее восточными для западной подгруппы являются находки *R. ridibunda* в юго-восточном Казахстане. Западная граница ареала восточной подгруппы (находки *R. nigromaculata*) проходит по провинции Сычуань в Китае. Таким образом, разрыв ареалов этих подгрупп составляет свыше 2500 км.

В ряде работ *R. lessonae* (= частично «*R. esculenta*» в старом понимании) сближается с *R. nigromaculata* подчас в противовес *R. ridibunda* (Никольский, 1918; Терентьев, 1927, 1950, рис. 21; Бартенев, 1936; Гаранин, 1978, 1983), но *R. nigromaculata* существенно отличается от обоих упомянутых европейских видов. Из 25 признаков внешней морфологии и скелета эта лягушка (= *R. chinensis*, Volkaу, 1911) имеет по 6 признаков, общих с *R. «esculenta»* и *R. ridibunda*, и 13 признаков, отличающих ее от обоих видов. Отличается она также от них по спек-

трам мышечных белков (Александровская и Милишников, 1977), по теплоустойчивости коллагена кожи (Андреева и др., 1982) и различных мышц (Андронников, Боркин и Овчинникова, неопубликованные данные). Японские зоологи (Kawamura a. Nishioka, 1979), изучавшие как европейских, так и дальневосточных зеленых лягушек, показали, что обе эти подгруппы сильно отличаются друг от друга как по спектрам ряда белков, так и по степени совместимости геномов в опытах по гибридизации. Различия же между видами в пределах каждой из этих подгрупп выражены слабее. Аналогичный вывод был сделан и при морфометрическом анализе хромосом у видов обеих подгрупп (Ebendal, 1977, 1979, p. 148). В таком случае сходство в некоторых чертах морфологии (большой внутренний пяточный бугор) и экологии (зимовка на суше, способность к рытью) между *R. lessonae* и *R. nigromaculata* — не что иное, как параллелизм, на что указывалось и ранее (Boulenger, 1918; Fejervary, 1921; Hotz et Bruno, 1979—1980).

Возраст современных видов зеленых лягушек оценивается по-разному. Обычно видообразование в европейской подгруппе связывают с событиями ледникового периода (см. Hotz, 1974; Hotz et Bruno, 1979—1980). По другим данным, в частности, иммунологического характера, дивергенция предковой формы на *R. ridibunda*, *R. lessonae* и другие европейские виды произошла задолго до этого (Uzzell, 1982). Одни авторы (Boulenger, 1918; Fejervary, 1921) считают более молодой формой *R. esculenta* — *lessonae*, а *R. ridibunda* наиболее примитивной и близкой к общему предку, возможно, доплиоценового возраста. Другие же (Терентьев, 1950, 1962; Гаранин, 1983) более молодой считают именно *R. ridibunda*.

Палеонтологические данные довольно скудны и пока не дают возможности оценить возраст и историю группы. Известны голоценовые и реже плейстоценовые, в том числе и нижнеплейстоценовые, находки зеленых лягушек в разных районах Европы (Bolkay, 1913; Верещагин, 1953; Dely, 1955a; Kretzoi, 1956; Татаринов и Марисова, 1962; Janossy, 1963; Банников и Лебедев, 1965; Татаринов и Бачинский, 1968; Peters et al., 1972; Rage, 1972; Татаринов, 1973, 1981; Sanchiz, 1977a; Mlynarski et al., 1978). Есть сведения и о позднеплиоценовых *R. ridibunda* из Украины (Таращук, 1965) и *R. cf. «esculenta»* из Италии (Vergnaud-Grazzini, 1970) и даже *R. cf. ridibunda* из раннего плиоцена Казахстана (Павлодарская область — Искакова, 1969). «*R. esculenta*» указана также для плиоценовых (паннон, Полгарди) отложений Венгрии (Bolkay, 1913). Однако точная видовая идентификация этих находок во многих случаях сейчас с учетом нового понимания таксономической структуры этой подгруппы может оспариваться. Любопытно, что гибридная форма *R. esculenta* достоверно существовала в центральной Европе уже в бореально-атлантическое время голоцена, т. е. примерно 9 — 5 тысяч лет назад (Bohme u. Gunther, 1979). Остатки *R. nigromaculata* описаны из среднеплейстоценовых отложений пещеры Чжоукоудянь близ Пекина (Bien, 1934). Возраст этого вида оценивают плейстоценовым временем (Терентьев, 1950, с. 24).

Согласно последним иммунологическим оценкам (Uzzell, 1982), дальневосточные зеленые лягушки (*R. nigromaculata*) дивергировали от европейских примерно 35 миллионов лет назад. Максимальный возраст дивергенции между современными видами западной подгруппы, по данным этого же автора, составляет примерно 16, а минимальный около 4 миллионов лет. Насколько завышены эти данные, покажет будущее. Сейчас же ясно, что западная и восточная подгруппы — это самостоятельные эволюционные линии в пределах евразийской группы зеленых лягушек с явно, по меньшей мере, неогеновым возрастом их дивергенции. Таким образом, и в данном случае

«ледниковое» объяснение причин европейско-дальневосточного разрыва ареалов следует считать недостаточным.

Бурые лягушки (группа *Rana temporaria*)

Эта группа в Евразии насчитывает около 15 — 17 видов (см. Орлова и др., 1977). Хотя суммарный ареал группы оказывается непрерывным по всей континентальной части северной Евразии, распространение бурых лягушек, в частности *Rana temporaria* и некоторых близких форм, часто рассматривалось как один из примеров европейско-дальневосточного разрыва (Гумилевский, 1932; Терентьев и Чернов, 1949; Матюшкин, 1976). Однако, по справедливому замечанию В. И. Гаранина (1978), отношения видов в этой группе более сложные. Традиционно до относительно недавнего времени (Liu а. Ни, 1961; Okada, 1966 и т.д.) дальневосточные формы бурых лягушек рассматривались на правах подвидов европейской *R. temporaria*, ареал которой к востоку, однако, как выяснилось, практически не выходит за Урал (см. Банников и др., 1977, карта 25). Окончательная видовая самостоятельность дальневосточной лягушки, *R. chensinensis*, была доказана опытами по гибридизации этой формы с *R. temporaria* (Kawamura et al., 1981), а также кариологически (Орлова и др., 1977). Оба эти вида различаются и биохимически (Боркин и Пахомов, 1976). Недавно были подытожены результаты более чем 20-летних опытов по гибридизации бурых лягушек (Kawamura et al., 1981), которые показывают полную генетическую изоляцию европейских видов (*R. arvalis*, *R. dalmatina*, *R. macrocnemis*, *R. temporaria*) от восточноазиатских.

Хотя обычно *R. chensinensis* сопоставляется именно с *R. temporaria*, однако упомянутые гибридологические и кариологические данные говорят о ее большем сходстве с *R. arvalis*. Ареалы этих лягушек географически обособлены в Якутии (Боркин и др., 1981, 1984). Сходство в пропорциях тела между *R. temporaria* и *R. chensinensis*, отмечаемое ранее многими авторами и подтвержденное количественно (Ищенко и Елькин, 1981), по-видимому, является следствием параллельной изменчивости относительно близко родственных видов. Сходство по некоторым признакам, в частности, по строению спинно-боковых железистых складок на коже отмечалось также между европейской *R. dalmatina* и восточноазиатской *R. japonica* (Stejneger, 1924). Однако этот признак (прямые спинно-боковые складки, не образующие изгиба к барабанной перепонке) характерен для всех более южных видов в отличие от более северных, у которых эти складки изгибаются к барабанной перепонке, и, таким образом, не может служить основой для вычленения только этой пары видов. Согласно А.Н. Бартеневу (1936), «востоко-западную парность» образуют также *R. arvalis* и сибирская лягушка, «*R. asiatica*» (= *R. amurensis*).

Евразийских бурых лягушек, как и в ранее рассмотренных случаях, по-видимому, также можно разбить на две подгруппы: западную и восточную. Западная подгруппа включает все собственно европейские виды, в том числе *R. temporaria*, а также бурых лягушек Передней Азии и Кавказа. Восточная подгруппа объединяет дальневосточные виды, сибирскую *R. amurensis* и центральноазиатскую *R. asiatica*.

В пределах этих подгрупп можно было бы выделить более мелкие группировки, что, однако, не является предметом данной статьи.

В настоящее время не ясен вопрос о происхождении *R. arvalis*, широко распространенной в Европе и Сибири. Так, А.М. Никольский (1918, с. 292)

полагал, что «родоначальница современных *Rana asiatica** и *Rana arvalis* в ледниковый период обитала на Дальнем Востоке, однако в другом месте этой же работы (1918, с. 299) родиной остромордой лягушки он считает южную Францию. Согласно Л.Н. Бартеневу (1936), этот вид возник в западной Европе. С другой стороны, было выдвинуто предположение о южносибирском происхождении *R. arvalis* и о родстве ее с сибирской лягушкой (Stugren, 1966b)*, подкрепленное, в частности, ссылками на сходство подвздошных костей (Peters, 1971)*. Можно привести здесь и другие данные, свидетельствующие о восточном, а не европейском «тяготении» *R. arvalis*. Эта лягушка, как и три дальневосточных вида, *R. chensinensis*, *R. ornativentis* и *R. «dybowskii»*, имеет диплоидное число хромосом, равное $2n = 24$, тогда как у всех остальных видов, в том числе и европейских, $2n = 26$ (Орлова и др., 1977). Опыты по межвидовой гибридизации говорят о большей генетической совместимости остромордой лягушки с дальневосточными видами, чем *R. temporaria* с этими же видами (Kawanura et al., 1981). Некоторые данные по теплоустойчивости коллагена кожи, возможно, также подтверждают «неевропейские» корни *R. arvalis* (Андреева и др., 1982).

Палеонтологические данные не вносят пока необходимой ясности в проблему филогении и эволюционной динамики ареалов бурых, лягушек Евразии. По дальневосточным видам мне известна лишь одна работа (Bien, 1934), в которой описываются костные остатки «*R. asiatica*» (*R. amurensis*) — Л.Б.) из верхов среднеплейстоценовых отложений пещеры Чжоукоудянь близ Пекина. Данные по европейским видам более многочисленны.

R. arvalis (или *R. cf. arvalis*) обнаружена в отложениях раннего голоцена запада Украины, в послеледниковье, в позднем и среднем плейстоцене ГДР, ФРГ, Франции, Польши, Поволжья (Brunner, 1954, 1956, 1957; Peters et al., 1972; Rage, 1972, 1974; Mlynarski и Ullrich, 1975; Mlynarski, 1977; Mlynarski et al., 1978; Чхиквадзе и Сухов, 1977). Самые древние находки, определенные как *R. cf. arvalis*, сделаны в верхнеплиоценовых и нижнеплейстоценовых отложениях Чехословакии (Hodrova, 1981). Эти данные не подтверждают гипотезу (Stugren, 1966b), согласно которой *R. arvalis*, происшедшая от общего с *R. amurensis* центральносибирского предка, сформировалась как вид в ледниковом лесном рефугиуме, располагавшемся в районе «Киргизских степей», долинах южных склонов Алтая, а также Зайсана, и пришла в Европу только в послеледниковое время. Однако уже в среднем плейстоцене, судя по палеонтологическим находкам, этот вид был распространен в Европе от Поволжья (Чхиквадзе и Сухов, 1977) до Франции, причем западнее нынешнего ареала (Rage, 1972).

R. dalmatina в самом конце плейстоцена — начале голоцена (примерно 12 000 лет назад) обитала на севере ГДР (Peters et al., 1972). Остатки *R. aff. dalmatina* обнаружены в отложениях конца среднего плейстоцена во Франции (Rage, 1972). Из позднего плиоцена (вилла-франк) Италии известна *Rana* sp., близкая к *R. dalmatina*. (Vergnaud-Grazzini, 1970). В самом конце плиоцена — начале плейстоцена *R. cf. dalmatina* обитала на территории Чехословакии (Hodrova, 1981).

R. iberica известна пока только из верхнеплейстоценовых отложений Испании (Sanchiz, 1977a).

R. cf. latastei известна из верхнего плиоцена Италии (Vergnaud-Grazzini, 1970) и из двух такого же возраста местонахождений в Польше (Mlynarski, 1977), т. е. значительно севернее нынешнего ареала. Обнаружена также в отложениях конца плиоцена — начала плейстоцена в Чехословакии, но, возможно, часть костных остатков принадлежит *R. cf. dalmatina* (Hodrova, 1981).

* Названные авторы употребляют для сибирской лягушки различные названия (*R. asiatica*, *R. cruenta*, *R. chensinensis*), которые в данном случае следует рассматривать как синонимы номенклатурно более правильного названия *R. amurensis* (Боркин, 1975).

R. macrocnemis. Парный отпечаток почти полного скелета лягушки из плиоценовых отложений Грузии был описан как *R. macrocnemis angeloi* (Богачев, 1927) и *R. kisatibensis* (Рябинин, 1928). Впоследствии был обнаружен второй, также парный, отпечаток этой же лягушки, описанный (Богачев, 1938) под названием *R. macrocnemis kisatibensis* (= *morpha angeloi*). Известен также третий отпечаток *R. macrocnemis kisatibensis* (Алекперов, 1978). Таким образом, эта лягушка представлена тремя образцами, происходящими из одного и того же местонахождения. Необходимо отметить, что каков бы ни был статус этой формы (самостоятельный вид или подвид), в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры, по закону приоритета, действительным следует считать название, данное В.В. Богачевым (1927), а остальные его синонимами. В. В. Богачев (1927, 1938) и А.М. Алекперов (1978) сближали эту плиоценовую лягушку с современной *R. macrocnemis*, П. В. Терентьев (1950) с *R. camerani*. А. Н. Рябинин (1928) полагал, что она наиболее близка к *R. danubina* и *R. meriani* из позднего миоцена западной Европы. Возможно, что одной из причин, склонивших его к такому сопоставлению, был миоценовый, как он ошибочно считал, возраст *R. kisatibensis*.

R. temporaria обнаружена в отложениях раннего голоцена и позднего плейстоцена Украины (Татаринов и Бачинский, 1968; Татаринов, 1973, 1981) и ГДР (Peters et al., 1972; Mlynarski et al., 1978), позднего и среднего плейстоцена (рисс-вюрмское и миндель-рисское межледниковья) ФРГ (Brunner, 1951, 1954, 1956, 1957), среднего плейстоцена (бихарий) Венгрии (Kretzoi, 1956), гюнц-миндельского межледниковья в Польше (Mlynarski, 1977), конца среднего плейстоцена Франции (Rage, 1972, 1974) и среднего плейстоцена Испании (Sanchiz, 1977a). Кроме того, из плейстоценовых отложений Венгрии (Карпатский бассейн) была описана крупная, величиной с *R. ridibunda*, форма *R. mehelyi*, которая очень близка к *R. temporaria* и считается ее предком (см. историю вопроса и обсуждение у Dely, 1955b, c). Эта форма существовала, начиная с гюнц-миндельского межледниковья до начала голоцена (Dely, 1955a-c, 1957; Janossy, 1963). Возможно, что это была просто крупная вариация *R. temporaria*, так как обе эти формы образовывали совместные популяции (Rage, 1972). Самые древние костные остатки, относимые к *R. cf. temporaria*, известны из отложений конца позднего плиоцена—начала плейстоцена в Польше (Mlynarski, 1977) и Чехословакии (Hodrova, 1981).

Необходимо также упомянуть здесь и находки костных остатков из раннеплиоценовых отложений Павлодарской области северо-восточного Казахстана (местонахождения «Гусиный перелет» и Карашигар), которые были отнесены К. И. Искаковой (1969) к трем формам бурых лягушек: *R. cf. temporaria*, *R. cf. terrestris* (= *arvalis*), *R. cf. chensinensis* (= *amurensis*). Насколько мне известно, это — наиболее древние формы, сближаемые с современными видами бурых лягушек. Если идентификация костей, проведенная К. И. Искаковой, правильна, то ее данные должны весьма существенно изменить современные представления о возрасте и центрах происхождения рецентных видов и филогении этой группы амфибий.

Приведенные палеонтологические данные показывают определенную искусственность и прямолинейность предыдущих «ледниковых» гипотез относительно центров и возраста происхождения и расселения современных видов, так как даже такие бореальные виды, как *R. temporaria* и *R. arvalis*, по-видимому, прослеживаются до начала плейстоцена. Мне представляется, что обсуждение истории бурых лягушек требует особого подхода, нежели просто анализа с «ледниковых» позиций или же только признания доледникового характера европейско-дальневосточного разрыва ареалов. Эта многочисленная группа включает как относительно южные виды, обитающие в Средиземноморье

или на Дальнем Востоке, так и бореальные виды, наиболее далеко распространенные на север (за пределы Полярного круга) среди всех бесхвостых амфибий.

Оценка «ледниковых» гипотез

Факты, изложенные в предыдущем разделе, на мой взгляд, позволяют критически оценить основные предположения, на которых базируются гипотезы «ледникового» происхождения европейско-дальневосточной дизъюнкции ареалов у бесхвостых амфибий (см. с. 59). В самом деле, мнения о более близком родстве тех или иных представителей европейской и дальневосточной фаун друг с другом (например, *Bombina variegata* и *Bombina orientalis*, *Bufo calamita* и *Bufo raddei*, *Rana lessonae* и *Rana nigromaculata*, *Rana temporaria* и *Rana chensinensis*), чем с сородичами своего региона, как правило, основываются на сопоставлении отдельных признаков у отдельных видов, без учета родственных отношений во всей группе видов. Во многом это объясняется традициями и степенью доступности материала. Однако многие факты, особенно экспериментальные, последних лет не подтверждают такие «межрегиональные» сближения отдельных видов, а указывают на то, что западная и восточная подгруппы видов представляют собою не только географические, но и самостоятельные эволюционные линии.

Нет никаких реальных доказательств в пользу неоднократных миграций видов в масштабах палеарктической Европы, которые должны были бы совершаться с довольно большой скоростью в межледниковые эпохи или в послеледниковое время, как это вытекает из схемы А. Н. Бартенева (1936). Известные к настоящему времени палеонтологические находки, как правило, вполне укладываются в пределы современных ареалов своих видов, а если нет, то не выходят за пределы своего региона, например Европы.

Нет никаких реальных доказательств в пользу того, что предковый вид современной европейско-дальневосточной пары имел в плиоцене сплошной ареал через всю палеарктическую Евразию. Среди современных амфибий Палеарктики для целого ряда видов характерны обширные ареалы, например *Rana arvalis* от запада Европы до Якутии, *Bufo bufo bufo* от Британии до Прибайкалья, но лишь один сибирский углозуб, *Hynobius keyserlingii*, распространен от Дальнего Востока через всю Сибирь до северо-востока Европы. Тем не менее, его ареал явно транссибирского, а не транспалеарктического характера. Истинно транспалеарктическим типом ареала обладает живородящая ящерица, *Lacerta vivipara*, и, возможно, обыкновенная гадюка, *Vipera berus*.

Молодой, послеледниковый или ледниковый возраст представителей европейско-дальневосточных пар и, как следствие этого, их невысокий (чаще всего на уровне подвидов) таксономический ранг также не подтверждаются многими данными. В результате исследований последних лет выяснилось, что практически все формы подвидового уровня (например, *Hyla arborea japonica*, *Rana temporaria chensinensis* и т. д.) являются хорошими самостоятельными видами. Несомненно, в ближайшем будущем это будет признано и в отношении ряда членов комплекса серых жаб *Bufo bufo*. Здесь хочется отметить, что особенно заметный вклад в установление генетической изоляции и видовой самостоятельности дальневосточных бесхвостых амфибий внесла своими замечательными работами по гибридизации лаборатория биологии амфибий под руководством профессора Т. Кавамуры (Т. Kawamura, Hiroshima).

Эволюционный возраст многих современных видов амфибий, по данным палеонтологии, прослеживается с позднего плиоцена (эоплейстоцена), т.е. эти виды возникли ранее плейстоценовых оледенений. В настоящее время можно

привести следующий список европейских видов, остатки которых обнаружены в верхнеплиоценовых (или более ранних) отложениях, как правило, в нескольких местонахождениях, что повышает достоверность идентификации (Bolkaу, 1913; Тарашук, 1965; Татаринов и Бачинский, 1968; Vergnaud-Grazzini, 1970; Татаринов, 1973; Rage et Sen, 1976; Mlynarski, 1977; Sanchiz, 1977a, b; Алекперов, 1978; Sanchiz a. Mlynarski, 1979a, b; Hodrova, 1980, 1981; Estes, 1981).

CAUDATA

Salamandridae

1. *Salamandra salamandra*
2. *Salamandra terdigitata*
3. *Triturus cristatus*
4. *Triturus marmoratus*
5. *Triturus montandoni*

ANURA

Discoglossidae

6. *Bombina bombina*
7. *Bombina variegata*
8. *Discoglossus pictus*

Pelobatidae

9. *Pelobates fuscus*
10. *Pelobates syriacus*

Hylidae

11. *Hyla arborea* — *Hyla meridionalis*

Bufo nidae

13. *Bufo bufo*
13. *Bufo calamita*
14. *Bufo viridis*

Ranidae

15. *Rana lessonae* («*Rana esculenta*»)
16. *Rana ridibunda*
17. *Rana arvalis* (?)
18. *Rana dalmatina*
19. *Rana latastei*
20. *Rana macrocnemis* (?)
21. *Rana temporaria* (?)

Конечно, существование в плиоцене некоторых видов (например, наиболее северных ныне видов из группы бурых лягушек — *Rana temporaria* и *Rana arvalis*) нуждается еще в дополнительном подтверждении, однако можно полагать, что сформировались они, по крайней мере, еще до наступления ледникового периода. Перечисленные в списке виды составляют более 40% от всей современной батрахофауны Европы. Значение этого списка становится еще более впечатляющим, если учесть, что корни некоторых видов уходят даже в миоцен (все три вида жаб, *Salamandra terdigitata* и *Triturus marmoratus* — Estes et Hoffstetter, 1976; Estes a. Darevsky, 1977; Sanchiz, 1977a, b; Sanchiz a. Mlynarski, 1979b; Hodrova, 1980). Кроме того, по-видимому, в позднем плиоцене уже существовали также еще три вида хвостатых амфибий: 1) *Chioglossa lusitanica*, так как очень близкий к ней вид, *Chioglossa meini*, описан из среднего миоцена Франции; 2) *Mertensiella caucasica*, так как остатки очень сходной *Mertensiella* aff. *caucasica* обнаружены в верхнем плиоцене Польши; и 3) *Pleurodeles waltli*, так как костные остатки, определенные как cf. *Pleurodeles waltli*, найдены в верхнем миоцене Испании (Estes et Hoffstetter, 1976; Sanchiz a. Mlynarski, 1979b).

Все эти данные позволили сделать важный и, на мой взгляд, справедливый вывод (Sanchiz a. Mlynarski, 1979b) о том, что появление восточно-западных комплементарных пар сейчас можно датировать плиоценом и что крупные плейстоценовые события лишь «переделали» этот тип географического распределения, усилив его или частично уничтожив (за счет вымирания ряда «дальневосточных» форм в Европе). Поэтому следует уменьшить то большое значение, которое традиционно придается плиоцен-плейстоценовой границе как времени крупных фаунистических изменений (Sanchiz a. Mlynarski, 1979a). Аналогичные взгляды относительно времени видообразования и возникновения европейско-дальневосточных дизъюнкций ареалов бесхвостых амфибий были высказаны автором на I совещании по герпетофауне Дальнего Востока и Сибири (Владивосток, 1978).

Другие источники критики «ледниковых» гипотез

Свою неудовлетворенность упрощенными «ледниковыми» схемами с разных позиций высказывали и другие авторы, в целом не отрицающие плейстоценового возраста европейско-дальневосточных разрывов ареалов и влияния на них ледникового периода.

Так, например, А. М. Никольский (1918, с. 285—286), излагая классическое объяснение дизъюнкций, данное Л. С. Бергом, писал: «Нельзя, конечно, сказать, что все случаи прерывчатого распространения животных и растений на востоке и на западе Евразии удовлетворительно объяснялись уничтожающим влиянием ледникового периода и только этим влиянием. На мой взгляд, мало правдоподобно такое объяснение прерывчатого распространения бесхвостой мартышки с одной стороны в Японии, с другой близ Гибралтара, а также прерывчатое распространение голубой сороки в Амурском крае и Пиренейском полуострове. Не приложимо оно потому, что оставляет невыясненным вопрос, почему, например, голубая сорока сохранилась на Пиренейском полуострове и на Амуре, а не сохранилась в других местах своего бывшего, предполагаемого Л. С. Бергом распространения, где климат в ледниковое время должен быть не менее умеренным, нежели в Амурском крае, например, во Франции, Италии и на Балканском полуострове или у нас в Закавказском крае. Едва ли относительно всех рассматриваемых животных и растений можно утверждать, что они водились раньше на местах нынешнего перерыва в их распространении непременно в широтах, бывших доступными влиянию ледникового периода, т. е. в широтах Сибири. Весьма возможно, что некоторые из рассматриваемых животных и растений возникли где-нибудь в промежутке между местами своего нынешнего распространения, но не в тех же широтах, а где-нибудь значительно южнее. Отсюда они распространялись на восток и запад, а на месте своей родины вымерли, по причинам, не имеющим ничего общего с ледниковым периодом. Таким путем, на мой взгляд, сложилось, например, прерывчатое распространение бесхвостой мартышки и голубой сороки». К сожалению, эта интересная идея не получила дальнейшего развития. Интересно, что, несмотря на эту критику, А. М. Никольский (1918, с. 286, 1947) считал, что «ледниковое» объяснение вполне приложимо к дизъюнкциям ареалов у пресноводных животных, в том числе рыб и амфибий.

П. П. Сушкин (1925, с. 68) высказывался за «более широкую формулу объяснения» причин возникновения «перерывов распространения по широте», чем только воздействие ледникового периода по схеме Л. С. Берга (1909). П. П. Сушкин полагал, что «исчезновение отдельных видов и целых групп с территории Сибири, возникновение широтно прерванных ареалов, ареалов с пониженной северной границей распространения, изолированные колонии европейских подвидов на юге страны (Сибири — Л. Б.) принадлежат обширному периоду от плиоцена и до наших дней» (там же, с. 70). Общей причиной этих явлений П. П. Сушкин (1925, с. 68) считал «постплиоценовое изменение климата». Поэтому, на его взгляд, точно датировать эти явления невозможно, «так как при постепенном изменении климата и при отсутствии такого фактора, как образование сплошного ледяного покрова, различные формы в разное время оставили территорию Сибири, становившуюся негостеприимной» (там же, с. 68).

Серьезные изменения были внесены и в представлении Л. С. Берга (1909) относительно происхождения дальневосточной фауны рыб. Согласно Л. С. Бергу, современная водная фауна Амурского края, Маньчжурии и Японии имеет реликтовый характер, так как она — остаток субтропической фауны, носившей китайский облик, которая в поздне третичное время была широко представлена по всему северному полушарию, а затем во время ледникового похолодания исчезла в Сибири, но сохранилась в южных районах Европы, Восточной Азии и Северной Америке. Однако последующий эколого-зоогеографический анализ ихтиофауны Амура (Никольский, 1955, 1956) показал, что виды карповых рыб китайского комплекса или их близкие предки никогда не обитали в Европе и Сибири, а сходство их по форме тела с карповыми Европы и Средней Азии, рассматривавшееся Л. С. Бергом как доказательство филогенетического сходства всех этих рыб, следует расценивать как результат конвергенции между разными подсемействами. Палеонтологические данные также не подтвердили широтного распространения амурской ихтиофауны. Среди неогеновых рыб Западной Сибири нет видов, близких к типичным представителям амурской и китайской ихтиофауны (Яковлев, 1961). Однако, помимо автохтонного китайского комплекса, в ихтиофауне Амура имеются также и другие фаунистические комплексы, в том числе и так называемый древний верхнетретичный комплекс, связанный с зоной широколиственных лесов, представители которого обладают амфибореальным ареалом (Никольский, 1956).

Можно привести также случай переоценки данных и из области териологии. Так, например, недавно было подтверждено (Зайцев, 1982), что амурский еж (*Erinaceus amurensis*) — самостоятельный вид, а не подвид европейского обыкновенного ежа (*Erinaceus europaeus*), как это общепринято. Предполагается, что разрыв ареалов европейских и амурского ежей произошел не позднее конца миоцена — начала плиоцена, когда завершился процесс преобразования хвойно-широколиственных лесов Сибири в леса таежного типа. Дифференциация же европейских видов *Erinaceus europaeus* и *Erinaceus concolor*, вероятно, обусловлена периодическими колебаниями климата во время плейстоцена. Любопытно также, что несмотря на более молодой возраст симпатрических европейских видов, степень морфологической обособленности между ними больше, чем между каждым из них и аллопатрическим амурским ежом, *Erinaceus amurensis* (Зайцев, 1982).

В заключение нельзя не остановиться на двух работах Е. Н. Матюшкина (1976, 1982), содержащих анализ европейско-дальневосточных дизъюнкций ареалов наземных позвоночных. Принимая в целом плейстоценовый возраст образования разрывов, этот автор так заканчивает первую из упомянутых работ: «Тем не менее, уже сейчас достаточно ясно, что «упрощенно-ледниковое» истолкование разрывов, против которого возражал еще 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» (Матюшкин, 1976, с. 1290). Касаясь причин региональной дифференциации лесной евразийской фауны, Е. Н. Матюшкин (1982, с. 75) отмечает: «Очень часто истолкование их сводилось к беглым ссылкам на ледниковые явления, отсюда широкое и по сей день употребление словосочетания „ледниковый рефугиум"... Между тем, если не говорить о локальных реликтах узкой приледниковой полосы, такая терминология создает искаженное представление о природе дизъюнкций».

Не только на разрушении лесного кольца в целом, но и на обособлении отдельных его звеньев прямое влияние ледниковых покровов почти не сказывалось. Представление о «разрезании» ими ареалов глубоко ошибочно, во всяком случае, по отношению к животным суши. Слабые звенья кольца, где прежде всего возникали дизъюнкции, приурочены к территориям, почти не затронутым материковыми оледенениями. Развитие оледенений в горах с биогеографической точки зрения имело лишь локальное значение; иногда оно вело к обострению уже оформившихся разрывов. «Подобная ситуация складывалась, например, в горах, окружающих оз. Байкал, где "хребты протягиваются в общем перпендикулярно «южносибирскому коридору». Одеваясь ледниками, они могли создавать дополнительный барьер для расселения».

Практически на всем протяжении лесного кольца разрывы вызывались вклиниванием пустынно-степных барьеров... Таким образом, наиболее общая причина дробления кольца — разрастание аридного ядра Евразии».

Сплошные ареалы и палеогеографическая обстановка на юге Сибири в конце плиоцена — начале плейстоцена

«Ледниковые» объяснения европейско-дальневосточных разрывов ареалов, выдвинутые еще в конце прошлого — начале нашего столетий, были для своего времени вполне логичны, правомерны и обоснованы, так как достаточно удовлетворительно объясняли многие факты тогдашней систематики и зоогеографии и подкреплялись палеогеографическими построениями. «Обычно считают, что такое распространение есть следствие ледникового периода: в доледниковое время на поверхности Евразии существовал всего один вид (предковый для данной европейско-дальневосточной пары современных форм — Л. Б.), который при похолодании стал отступать на юг. На крайнем западе и востоке Евразии для вида были шансы уцелеть, тогда как в средней части он мог либо совсем вымереть, либо измениться особенно сильно. Подобное толкование в общем убедительно, и описанный тип дизъюнкции является главным ключом к расшифровке нынешней картины распределения и состава фауны Евразии». Так можно резюмировать словами П. В. Терентьева (1948, с. 22) «ледниковые» концепции.

Предположение о сплошном евроазиатском характере ареалов у доледниковых предковых видов, в свою очередь, базировалось на следующих двух основных предположениях.

1. Само существование сейчас европейско-дальневосточных разрывов ареалов у двух близких (сестринских) молодых подвидов или видов уже предполагает наличие сплошного

доледникового ареала у общего предкового вида, который затем распался на две части, сохранившись на юго-западе и юго-востоке палеарктической Евразии.

Однако, как было показано выше, 1) европейско-дальневосточные аллопатрические формы являются хорошими видами, 2) нет четких доказательств того, что они наиболее близки именно друг к другу, а не к другим видам своего региона и 3) многие современные виды существовали еще до плейстоценовых оледенений и, вероятно, имеют плиоценовый возраст.

2. Вторым доводом в пользу сплошных доледниковых ареалов была ссылка на довольно однородный субтропический облик фауны и флоры плиоцена Европы и Сибири, сходный с современной природой Восточной Азии. Отсюда следовал вывод о благоприятном плиоценовом климате всей Евразии.

Согласно современным палеогеографическим данным, тенденция похолодания климата, проявившаяся в олигоцене, была характерна для всего неогена. Следы древних оледенений в северном полушарии обнаружены даже в плиоцене, хотя, конечно, эти оледенения не были такими мощными, как плейстоценовые. Общей чертой изменений фауны и флоры было прогрессирующее выпадение теплолюбивых и возрастание доли холодолюбивых форм. Даже в период раннего виллафранка, около 3.4—2.5 миллионов лет назад, когда вплоть до берегов Северного моря еще произрастали вечнозеленые леса, интервалы теплого климата чередовались с относительно холодными интервалами. Относительно ровный субтропический, мягкий и влажный климат и повсеместное произрастание таксодиевых, характерных для флоры миоцена, датируются в Европе до 4.1 — 4.0 миллионов лет назад. Начиная с этого рубежа, и до примерно 2.5 миллионов лет назад (конец раннего — средний виллафранк) таксодиевые и другие субтропические растения вымирают, сохраняясь в ряде мест в виде реликтов; климат в Европе становится более холодным и сухим (Зубаков и Борзенкова, 1983).

Выяснилось также, что прямой причинной связи между степенью развития покровных оледенений и интенсивностью волн похолодания во внеледниковой зоне не было. Максимальных размеров ледниковый покров в Европе достигал в раннем или среднем (по разным схемам) плейстоцене. Главный же пик плейстоценового похолодания приходится на эпоху последнего, наименее развитого валдайского (вюрмского, 32—30 тысяч лет назад) оледенения, причем на его вторую половину (25—24 тысячи лет назад), когда ледник уже находился в фазе деградации (Величко, 1973).

Современные палеоботанические (в основном, палеопалинологические) данные рисуют довольно сложную картину распределения растительности в Сибири и на Дальнем Востоке к началу антропогена. Так, около 2.5 миллионов лет назад в раннем и среднем эоплейстоцене в низинах юго-восточного Рудного Алтая, в северном Казахстане, на юге Западно-Сибирской низменности были распространены степи и лесостепи. В Восточной Сибири (Прибайкалье, Якутия), на Северо-Востоке и Камчатке произрастали хвойные и хвойно-широколиственные леса с примесью мелколиственных пород. Равнины Дальнего Востока и Сахалину покрывали хвойно-широколиственные леса с вечнозелеными и субтропическими элементами флоры. Горные леса состояли из различных хвойных пород — ели, тсуги, сосны, пихты. Лишь в горах юго-восточного Алтая склоны южной экспозиции были покрыты березовыми лесами с примесью лиственницы. В позднем эоплейстоцене в холодное (демьяновское) время преобладали открытые ландшафты типа лесотундры, в теплое (тобольское) время — леса. В южной половине Восточной Сибири была широко развита темнохвойная тайга с примесью широколиственных пород, доля которых увеличивалась к востоку, а на Сахалине они образовывали самостоятельные леса (Гитсман и др., 1968).

Продолжение поднятия Уральских гор в позднем плиоцене способствовало большей дифференциации лесной растительности: широколиственные леса обособились в предгорьях, а хвойные в горах. В южных районах Урала на междуречьях существовали сосново-березовые перелески, на выровненных участках и сухих каменистых склонах травянистая растительность. Раннеплейстоценовая растительность, по-видимому, была в значительной мере сходной и состояла из хвойно-широколиственных лесов с элементами экзотических третичных пород (Боярская и Малаева, 1967).

В позднем плиоцене на территории Сибири установилась зональность, близкая к современной, хотя структура растительных зон, их границы не были постоянными и зависели от климатических изменений и рельефа местности. Так, в битекейское время на юге Западной Сибири и в северном Казахстане удалось установить следующую смену фаз растительности: степь, лесостепь с темнохвойными и широколиственными породами, снова степь, но близкая к полупустыне, лесостепь и леса южнотаежного типа. На территории Рудного и Горного Алтая произрастали темнохвойные леса из ели, пихты и тсуги, березовые

леса тяготели к долинам рек. В конце битекейского времени темнохвойные леса сменились березовыми, но затем появились вновь. Хотя на севере Западной Сибири уже появляются представители тундровой растительности, климат был теплее современного. В эоплейстоцене была развита лесостепь с сосной и березой и степь с долинными еловыми лесами. В конце его в результате похолодания климата сложились новые формации — зеленомошные болота с еловыми лесами по долинам рек и болото-степи (Волкова, 1977).

Позднеплиоценовая растительность бассейна Ангары представляла собой темно-хвойную елово-кедрово-пихтовую тайгу с участием экзотических сосен и элементов широколиственных пород. На протяжении плейстоцена, кроме самого конца, характерны лесные ландшафты с господством то темнохвойной тайги в периоды потепления, то светлохвойных и березовых лесов в периоды похолодания (Боярская и Малаева, 1967).

В Прибайкалье и Забайкалье в раннем эоплейстоцене (позднем плиоцене) уже сложилась мозаичность ландшафтов, столь характерная для этих районов и сегодня. Растительность Байкальской котловины была представлена степными группировками, как на западном, так и восточном побережье. По долинам рек и на влажных горных склонах в южной части котловины росли темнохвойные леса с тсугой и небольшим количеством широколиственных пород, на севере кедр сибирский и сосна с примесью ореха, дуба, ильма и лещины. В Забайкалье господствовали открытые степные, местами луговые пространства с теплым, сухим климатом. На склонах гор южной экспозиции существовали сухостепные и степные ландшафты, а на северных склонах лесостепь. Конец эоплейстоцена ознаменовался широким развитием темнохвойной горной тайги с единичными широколиственными элементами, которая к югу сменялась лесостепью с сосной, лиственницей и березой, а южнее хребта Хамар-Дабан степными ландшафтами (Белова, 1975; Базаров и др., 1976).

В Приамурье и Приморье в позднем плиоцене — эоплейстоцене и начале раннего плейстоцена в условиях теплого и влажного климата произрастали хвойно-широколиственные леса со значительным участием реликтов тургайской флоры (Ку-ренцова, 1973; Алексеев, 1980).

Таким образом, представление об относительно однородном субтропическом характере климата и живой природы умеренной Евразии может быть принято лишь для раннего и среднего кайнозоя, но не для более позднего «доледниковья», так как в позднем плиоцене — эоплейстоцене уже существовала сложная структура растительности с зональностью, напоминающей современную. Хотя как в Европе, так и в северной Азии в плиоцене происходил в целом одинаковый процесс — похолодание климата и замещение теплолюбивой мезофильной тургайской флоры бореальной флорой хвойных лесов, однако в разных регионах этот процесс шел неодинаково, с разной скоростью (Волкова, 1977; Зубаков и Борзенкова, 1983). Уже в позднем плиоцене — эоплейстоцене, т.е. задолго до плейстоценовых оледенений, которые в Сибири были выражены значительно слабее, чем в Европе, появились или в той или иной мере существовали практически все крупные современные типы растительности (таежная, степная, лесостепная, даже тундровая и лесотундровая в Сибири). Флора позднего плиоцена Западной Сибири на 60% была представлена современными видами (Никитин, 1970).

Существование сложной региональной дифференциации климата и растительности вместо предполагавшейся «однородности», на мой взгляд, не поддерживает, хотя и не опровергает, гипотезу о сплошном транспалеарктическом ареале у предкового вида, за счет уничтожения которого в центральной части образовалась современная европеико-дальневосточная дизъюнкция ареалов. При оценке «однородности» следует также иметь в виду, что исследования по палеогеографии растительности базируются, в основном, на данных метода спорово-пыльцевого анализа. Идентификация же ископаемой пыльцы проводится, как правило, до уровня родов или секций и лишь в значительно более редких случаях до уровня отдельных видов. Поэтому сходство флор из разных регионов, выявленное по пыльце, совсем еще не означает идентичности их видового состава.

Что можно предложить взамен «ледниковых» концепций?

Если считать, что «ледниковые» концепции не корректны, то как можно объяснить возникновение европеико-дальневосточных разрывов ареалов у амфибий? Возможны следующие гипотезы.

1. Гипотеза сплошного группового ареала. В неогене та или иная группа амфибий имела непрерывное распространение по Евразии. Однако это были не сплошные трансконтинентальные ареалы отдельных видов, а чередующиеся

региональные видовые ареалы, частично симпатрические, частично аллопатрические, но в сумме составляющие сплошной групповой ареал. Моделью такого группового ареала может служить современное распространение бурых лягушек, обитающих по палеарктической Евразии от Британии до Японии и от Субарктики до северного Вьетнама. В эту группу входит около 15 — 17 видов, список и краткая характеристика ареалов которых были опубликованы нами ранее (Орлова и др., 1977).

Уже в раннем неогене существовала региональная дифференциация климата и природных условий Евразии с центром сухости в центральной зоне и центрами увлажнения на западе и востоке (Синицын, 1980). Поэтому можно предполагать, что некоторые региональные различия на видовом уровне в пределах данной группы амфибий были выражены в неогене даже в периоды максимальной однородности природных условий Евразии. Если это так, то вполне вероятно, что атлантическая и тихоокеанская влажные области были и главными центрами видообразования, во всяком случае, для групп, связанных с широколиственными лесами или лесо-луговыми ландшафтами. Перестройка климата и природных условий (постепенное похолодание, расширение аридной зоны, замещение неморальных широколиственных лесов бореальными хвойными лесами и т.д.), особенно усилившаяся к концу плиоцена, вызвала еще большую дифференциацию фауны западной и восточной частей Евразии и привела к возникновению разрывов ареалов. Конечно, для разных групп амфибий эти процессы проходили с разной скоростью и разрывы ареалов скорее всего возникали неодновременно и имеют, следовательно, различный возраст. Таким образом, европейско-дальневосточные дизъюнкции ареалов у амфибий, весьма вероятно, уже существовали к концу плиоцена, во всяком случае, до плейстоценовых оледенений.

Грандиозные события в природе в период плейстоценового кризиса, несомненно, вызвали крупные изменения в фауне амфибий (хотя, может быть, и не столь катастрофические и внезапные, как полагали раньше — см. с. 72): полное вымирание части видов, «сдвиг» к югу и расширение разрывов ареалов. Несмотря на всю масштабность ледниковых событий последних 600—700 тысяч лет (в широком климатическом их понимании, а не только собственно зон оледенений), они лишь вторично «перекроили» уже наметившуюся картину эволюционной динамики ареалов.

Так как запад и восток Палеарктики представляли собой самостоятельные области независимого видообразования, то сходство в некоторых признаках у отдельных видов из этих регионов следует признать результатом параллелизмов или конвергенции, что неудивительно для относительно близко родственных форм в пределах группы видов. В данной гипотезе, таким образом, учитывается схема П. В. Терентьева (1949), предложенная на примере жерлянок.

2. Гипотеза двухсторонней миграции. Группа (или вид) могла в неогене обитать где-то в центральной (по долготе) части Евразии, а затем расширять свой ареал к западу и востоку. Последующее вымирание в области происхождения и дальнейшее «отодвигание» сохранившихся частей ареалов к западу и востоку привели бы к созданию картины европейско-дальневосточной дизъюнкции ареалов. Эта гипотеза впервые, по-видимому, была кратко высказана А.М. Никольским (1918 — см. с. 73) для наземной фауны позвоночных южных широт Палеарктики. Не исключено, что так называемое «южное полукольцо» лесной фауны (Матюшкин, 1976, 1982) могло бы быть иллюстрацией к этой гипотезе. При желании элементы данной гипотезы можно усмотреть и в схеме П. В. Терентьева (1949, с. 31) для жерлянок, согласно которой «распадение исходного миоценового вида», обитавшего «где-то в восточной Европе и Сибири», дало начало двум «пятнам» ареалов.

3. Гипотеза однонаправленной миграции. Вид или группа видов, возникнув на западе или на востоке Евразии, расширяет свой ареал соответственно к востоку или к западу. В случае образования внутрорегиональной дизъюнкции ареала, но при сохранении направления миграции в конечном итоге может сложиться картина европейско-дальневосточного разрыва ареалов. Один из возможных вариантов этой схемы можно было бы проиллюстрировать на примере современных транссибирских ареалов. Так, у сибирского углозуба, *Hynobius keyserlingii*, ареал простирается от Дальнего Востока через всю Сибирь до северо-востока европейской части СССР, куда этот вид явно пришел из Сибири. Если теоретически представить себе исчезновение хотя бы части его ареала, например в средней зоне Сибири, и «сдвиг» европейской доли ареала еще более к западу, то сформировался бы явный европейско-дальневосточный разрыв. Этот вариант образует как бы переход от данной гипотезы к традиционной, признающей сплошной ареал у предкового вида в доледниковье.

4. Гипотеза двойной иммиграции в Евразию. Существуют группы, обитающие в настоящее время не только на западе и востоке Евразии, но также и в Северной Америке. Теоретически можно предположить возможность двойной иммиграции из центра происхождения в Северной Америке в Европу (трансатлантические связи) и Восточную Азию (трансберингийские связи). Такое распространение также имитирует европейско-дальневосточный разрыв ареалов, хотя фактического разрыва ареала нет.

Оценивая эти гипотезы, следует признать, что скорее всего для анализируемых групп бесхвостых амфибий наиболее реальна гипотеза сплошного группового ареала. Конечно, всегда надо иметь в виду, что ареал группы появился не вдруг, а является результатом расселения группы из какого-то центра. Поэтому вполне возможно объяснение с использованием этой гипотезы в совокупности с другими. Так, расселение квакш происходило, по-видимому, из Северной Америки через Берингию в Восточную Азию, а оттуда через Сибирь в Европу. Такой же маршрут очень вероятен и для обеих групп жаб. Группы же бурых и, возможно, зеленых лягушек возникли скорее всего в Восточной Азии и расселились отсюда через Сибирь в Европу и через Берингию в Северную Америку (хотя нельзя пока отрицать возможность и трансатлантических связей). В Восточной Азии, вероятно, возникли и жерлянки, расселившиеся оттуда через Сибирь в Европу. Все эти переселения происходили, по-видимому, в раннем и среднем кайнозое, т. е. достаточно давно.

Другие примеры дизъюнкции ареалов у амфибий и рептилий

Помимо детально рассмотренных случаев европейско-дальневосточных разрывов ареалов у бесхвостых амфибий с уровнем дивергенции в пределах группы видов или рода, можно кратко указать также и другие примеры, более высокого таксономического ранга и, скорее всего, более древнего возраста. Привлекая палеонтологические данные, можно получить обильный материал, показывающий более обширные и тесные фаунистические связи между Восточной Азией и Европой в прошлом (Матюшкин, 1976). Собственно говоря, и сама-то проблема дизъюнкций возникла в прошлом веке во многом благодаря тому, что палеонтологи и зоогеографы обнаружили восточноазиатский облик плиоценовой фауны Европы (Fuchs, 1879; Wallace, 1880; Simpson, 1896; Андрусов, 1908). Можно также напомнить, что первоначально эта проблема рассматривалась, как правило, в «тройном» аспекте: Европа — Дальний Восток — Северная Америка и лишь затем была сужена зоогеографами до пределов современной фауны Евразии.

Амфибии

1. Семейство Cryptobranchidae. Гигантские саламандры рода *Anurias* (= *Megalobairachus*) обитают ныне только в Китае (*A. davidianus*) и Японии (*A. japonicus*). Однако представители этого рода в позднем олигоцене — позднем плиоцене были распространены в Европе, в

раннем миоцене — раннем плиоцене в Закавказье (Грузия) и восточном Казахстане, в среднем — позднем миоцене в Канаде и США (Estes, 1981; Чхиквадзе, 1982)**. Евразийские *Andrias* практически не различимы по остеологическим признакам. Поэтому все ископаемые европейские находки предлагается объединить в один вид с современным китайским видом под названием *A. scheuchzeri* (см. Estes, 1981). Предлагается также объединить всех известных *Cryptobranchidae*, как современных, так и вымерших, в один род, который включал бы и *Andrias*, и североамериканских *Cryptobranchus*, так как различия между ними незначительны (Naylor, 1981).

2. Семейство Salamandridae. Современные саламандры и тритоны распространены в трех изолированных областях. На западе Палеарктики в Европе, северо-западной Африке, Передней Азии, на Кавказе и в Западной Сибири обитают роды *Chioglossa*, *Euproctus*, *Mertensiella*, *Neurergus*, *Pleurodeles*, *Salamandra*, *Salamandrina* и *Triturus*. Отсутствуя в Центральной Азии и Восточной Сибири, это семейство вновь появляется в Восточной Азии, где в Японии и Китае на юг до северного Вьетнама распространены роды *Cynops*, *Hypselotriton*, *Pachytriton*, *Paramesotriton*, *Tylototriton*. В Северной Америке представлены еще два рода, *Taricha* и *Notophthalmus*. Родственные взаимоотношения между родами еще не выяснены с достаточной четкостью; взгляды исследователей весьма противоречивы. В пределах Евразии обычно сопоставляют следующие современные западные и восточные роды: *Triturus* — *Cynops*, *Hypselotriton* и *Paramesotriton*; *Euproctus* — *Pachytriton*; *Pleurodeles* — *Tylototriton*. Следует, однако, отметить, что эти пары не являются общепринятыми; высказывались и другие варианты. Кроме того, род *Tylototriton* был представлен в среднем эоцене Европы (*T. weigelti*), а очень близкий род *Chelotriton* был довольно обычен в среднем эоцене — позднем миоцене Европы (Sanchiz a. Miynarski, 1979b; Estes, 1981; Freytag, 1982). Таким образом, несмотря на разногласия в оценке родства евразийских саламандрид, в пределах этого семейства мы имеем несколько случаев европейско-дальневосточного разрыва ареалов на уровне разных родов и внутри рода.

3. Семейство Discoglossidae. Помимо внутри палеарктического разрыва ареала рода *Bombina*, рассмотренного в начале статьи, можно указать также разрыв более высокого ранга и иного зоогеографического характера. Если на западе Палеарктики распространены роды *Alytes*, недавно обнаруженная *Baleaphryne*, *Bombina* и *Discoglossus*, в Восточной Азии вновь *Bombina*, то в Юго-Восточной Азии на Филиппинах и Борнео обитают два вида рода *Barbourula*. В пределах Discoglossidae намечаются две группировки родов, достигшие, возможно, уровня подсемейств или даже семейств: группа *Discoglossus* и группа *Bombina*. Род *Barbourula* относят к последней. Уже в меловой период представители семейства были распространены в Европе, Азии и Северной Америке, где сейчас отсутствуют. Род *Bombina* впервые отмечается в миоцене Европы (Sanchiz a. Miynarski, 1979a; Estes a. Sanchiz, 1982).

4. Семейство Pelobatidae. Представлено в современной фауне Евразии; двумя подсемействами: на западе Палеарктики — Pelobatinae, в Восточной и Юго-Восточной Азии — Megophryinae. Кроме того, Pelobatinae распространены в Северной Америке. Западноевропейско-кавказский род *Pelodytes* справедливо многими выделяется в особое семейство Pelodytidae.

Рептилии

Полагают (Никольский, 1918; Матюшкин, 1976), что рептилии не дают примеров европейско-дальневосточной дизъюнкции ареалов. Все же имеется несколько интересных случаев, которые можно рассматривать с точки зрения такой дизъюнкции (в широком ее понимании).

1. В семействе пресноводных черепах Emydidae (подсемейство Batagurinae) имеется евразийский род *Mauremys*, один вид (возможно, два) которого обитает на западе Палеарктики в северо-западной Африке, южной Европе, на Кавказе, в Передней Азии до юго-западной Туркмении (*M. caspica* — *M. leprosa*). Два других вида этого же рода распространены в Восточной Азии в южном Китае — северном Индокитае (*M. mutica*=*M. nigricans*) и Японии (*M. japonica*). Третий вид выделяется сейчас в особый род, *Sacalia bealei* (южный Китай — Индокитай). Предполагается, что род *Mauremys*, как и род *Sacalia*, возник на Дальнем Востоке и оттуда расселился на запад (Merkle, 1975).

2. В качестве второго примера можно упомянуть пресноводных черепах рода *Geoemyda* sensu lato из того же семейства и подсемейства. Сейчас они распространены в Юго-Восточной Азии (собственно *Geoemyda* и близкий род или подрод *Heosemys*), а также в

* Для краткости приводятся только последние работы, в которых можно найти более ранние ссылки

Северной Америке (близкий род или подрод *Rhinoclamys*). В Европе черепахи этого рода обитали со среднего эоцена до позднего плиоцена. Миоценовые и плиоценовые *Geoemyda*. (в широком смысле) Европы весьма сходны с современными азиатскими формами. В плиоцене Европы обнаружены даже виды рода (подрода) *Heosemys* (Khosatzky a. Miynarski, 1966; Тарашук, 1971). Согласно В. И. Тарашуку (1965), находки *Geoemyda* в Европе, как и других восточноазиатских животных, безоговорочно свидетельствуют о прочных фаунистических связях западной и восточной частей Евразии, что согласуется с положением Л.С. Берга о существовании в третичное время единого пресноводного фаунистического циркумбореального комплекса. Однако, по мнению В. М. Чхиквадзе (1973), неогеновых гсозмид Европы надо относить не к *Heosemys*, а к роду *Melanochelys*, который в олигоцене — миоцене обитал также в Казахстане и Монголии. Сейчас черепахи этого рода живут только в Южной Азии — Пакистане, Индии, Цейлоне и Бирме (*Melanochelys trijuga* и *M. tricarinata*, ранее относимые к роду *Geoemyda sensu lato*).

3. Безногие ящерицы рода *Ophisaurus* (семейство Anguidae) также имеют прерывистое распространение в Евразии. На западе Палеарктики в Марокко обитает желтопузик *O. koellikeri*, в юго-восточной Европе, на Кавказе, в Передней и Средней Азии - *O. apodus*. В Восточной и Юго-Восточной Азии (южный Китай, Бирма, северо-восточная Индия, Вьетнам, Индонезия) распространены еще пять видов этого рода. Кроме того, пять видов известны из Северной Америки (Petzold, 1971; схему разрыва ареала в Азии см. Holman, 1971; обзор видов Юго-Восточной Азии, включая описание нового вида и карту их ареалов, см. Даревский, 1983). Филогенетические отношения между видами рода не ясны. С учетом вымерших форм можно наметить, по крайней мере, три линии эволюции; мелкие «*Anguis*»-подобные и мощные «*Pseudopodus*» - подобные виды в Евразии, а также «*Ophisaurus*» - подобные виды в Северной Америке (Gauthier, 1982).

4. Таксономически более сложный случай представляет распространение ужеобразных змей, группирующихся вокруг рода *Natrix*. Относительно недавно к этому роду относили почти 90 видов, прерывисто распространенных в Европе, Африке, Азии и Северной Америке. После проведенной ревизии (Malnate, 1960) часть видов, обитающих в Юго-Восточной и Восточной Азии, была отнесена к четырем другим родам, в том числе ужи, нашего Дальнего Востока к *Amphiesma* и *Rhabdophis*, центры разнообразия (и, по-видимому, происхождения) которых находятся в Юго-Восточной Азии. Часть ужей южного Китая и Юго-Восточной Азии была сохранена в объеме рода *Natrix* (Malnate, 1960). Последовавшая затем ревизия собственно рода *Natrix* показала, что ужи Нового Света заметно, на уровне трибы, отличаются от ужей Старого Света. В пределах же последних родовое название *Natrix* (в новом, еще более узком смысле) оставлено за ужами северо-западной Африки, Европы, Передней и Средней Азии, Кавказа, Западной Сибири (*N. майга*, *N. natrix*, *N. tessellata*). Пять видов ужей Китая и Юго-Восточной Азии выделены в новый род *Sinonatrix*, а единственный вид, обитающий в тропической западной Африке, также в новый род *Afronatrix* (Rossman a. Eberle, 1977). Таким образом, в результате этих исследований можно наметить дизъюнкцию ареалов на таксономическом уровне *Natrix sensu stricto* — *Sinonatrix* (карты ареалов см. Malnate, 1960).

5. Хотя А. М. Никольский (1918, с. 290) и писал об отсутствии случаев европейско-дальневосточной дизъюнкции ареалов у рептилий, тем не менее, по его словам (Никольский, 1947, с. 9), «Пример подобного распространения представляют три вида гадюк. В Западной Европе водится вид *Vipera ursini*, к которому весьма близким видом является восточно-сибирская гадюка *V. sachalinensis*, а в промежутке между ними живет обыкновенная гадюка (*V. berus*). . .» Этот же пример упоминает и В. И. Гаранин (1978, с. 7): «Из гадюк Евразии морфологически близки степная и сахалинская *V. b. sachalinensis*, разделенные территориально холодостойкой формой *V. b. berus*, образовавшейся, вероятно, в конце ледникового периода и заселившей всю тайгу Евразии». Как видно, этот пример хорошо укладывается в схему интеркалярной концепции А. М. Никольского (см. с. 57). Вероятно, в будущем взаимоотношения между упомянутыми видами будут представляться иначе, особенно после ревизии с учетом всех палеарктических форм рода. На мой взгляд, было бы также важно точно картировать распространение *V. berus* на юге Восточной Сибири, в частности в Забайкалье, что позволило бы оценить степень соприкосновения ареалов номинативного подвида и *V. b. sachalinensis*, а также наличие переходной зоны между этими формами.

Неоднородность дизъюнкций

Е.Н. Матюшкин (1976) уже подчеркивал неоднородность случаев европейско-дальневосточных разрывов ареалов наземных позвоночных. Эта неоднородность дизъюнкций заметна также и среди амфибий. Она проявляется в следующих чертах.

1. Эколого-фаунистическая неоднородность групп амфибий. Для примера укажем хотя бы дальневосточную серую жабу (*Bufo gargarizans*), явно тяготеющую к лесным ландшафтам Приморья и Приамурья, и монгольскую жабу (*Bufo raddei*), обитателя открытых ландшафтов. Оба эти вида, представляющие на Дальнем Востоке группы серых и зеленых жаб, принадлежат к разным фаунистическим комплексам и имеют разные центры происхождения.

2. Расположение ареалов. Восточная часть прерванного ареала группы может располагаться: а) в пределах Палеарктики собственно («европейско-дальневосточная дизъюнкция» в узком смысле), б) на юге Восточной Азии (южный Китай и южная Япония) и в) в Юго-Восточной Азии. Последние случаи можно было бы выделить с зоогеографической точки зрения в особый тип евроазиатских дизъюнкций, но с учетом переходных примеров их можно рассматривать и как крайний вариант европейско-дальневосточных разрывов.

3. Таксономическая неоднородность. Таксономический уровень дизъюнкций также неодинаков, охватывая скопления видов в пределах групп видов, подроды — близкие роды, группы родов — подсемейства. Таксономический ранг различий между востоком и западом в известной мере отражает степень дивергенции и, следовательно, возраст разрыва.

Многообразие случаев европейско-дальневосточных дизъюнкций требует тщательного анализа их истории с привлечением, когда это возможно, палеонтологических данных. Оно не может быть объяснено только с помощью какого-либо одного фактора. История связей между современными изолятами явно неодинакова и «многослойна». Для одних групп она уходит в средний или ранний кайнозой, для других прослеживается даже до мелового периода. Неодинаков, естественно, и возраст разрывов. Наиболее древней следует считать дизъюнкцию «запад Палеарктики — Юго-Восточная Азия».

Заключение

Оценивая в свете изложенных выше фактов географические и родственные взаимоотношения форм в пределах таксономически сложных и не до конца еще изученных европейско-дальневосточных групп бесхвостых амфибий, можно сказать, что объяснять историю их возникновения и расселения в рамках только «ледниковых» гипотез было бы большим упрощением. Несомненно, следует принять сильное влияние ледникового периода на распространение и видообразование амфибий, как и других животных, особенно в северных и средних широтах Палеарктики. Однако оно скорее вызвало обеднение фауны и углубило различия между западно- и восточнопалеарктическими фаунами, нежели послужило главной и непосредственной причиной этих различий. Сама же дифференциация этих фаун существовала и до ледникового периода, еще в неогене, и была вызвана другими факторами.

Конечно, высказанные в данной статье соображения во многом имеют дискуссионный характер и основаны на разрозненных фактах. Однако даже они показывают, что предыдущие гипотезы не дают достаточно корректного объяснения новым данным.

Наибольшей убедительностью в зоогеографических построениях обладают, конечно, палеонтологические данные. К сожалению, палеонтологическая история

современных амфибий изучена явно недостаточно, в том числе и плиоцен-плейстоценовая, разработка которой совершенно необходима для понимания становления современной батрахофауны. Палеонтология к тому же имеет свои сложности, например редкость находок ископаемых остатков амфибий, трудности точного определения фрагментарного материала и т. д. Кроме того, остеологические различия в ряде случаев могут не отражать реальный таксономический уровень дивергенции. Так, например, практически не различимы по скелету современные квакши *Hyla arborea* и *Hyla meridionalis*, очень сходны жерлянки *Bombina bombina* и *Bombina variegata*. В таких случаях «остеологические» таксоны будут гораздо крупнее реальных. По-видимому, именно такая ситуация сложилась в группе гигантских саламандр рода *Andrias* (см. с. 78), так как трудно себе представить что на протяжении около 30 миллионов лет на территории северной Евразии существовал только один вид этих животных. К этому надо добавить, что для многих современных видов палеарктических амфибий нет даже просто описания скелета.

Следовательно, решение проблемы европео-дальневосточной дизъюнкции ареалов, которая является лишь одним из аспектов эволюционной динамики фауны, требует использования самых разных данных, палеонтологических и неонтологических, описательных и экспериментальных. Необходимо также подчеркнуть, что соображения, развиваемые в данной статье, высказаны применительно к амфибиям и могут быть неприложимы к другим животным, например млекопитающим, с иными темпами и особенностями эволюции.

В заключение считаю своим приятным долгом поблагодарить за прочтение рукописи статьи и высказанные в связи с этим ценные советы и замечания К.Б. Городкова, И.С. Даревского, Л.А. Несова, Я.И. Старобогатова и Л.И. Хозацкого (Ленинград).

ЛИТЕРАТУРА

- Алекперов А.М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку, «Элм», 1978, 264 с.
- Александровская Т.О. и Мишинников А. Н. Электрофоретическое исследование водорастворимых мышечных белков бесхвостых амфибий. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л., «Наука», 1977, с. 5—6.
- Алексеев М.Н. Антропоген Восточной Азии. Стратиграфия и корреляция. М., «Наука», 1978, 207 с.
- Андреева А.П., Писаченко А.И., Боркин Л.Я и Лазарев Ю.А. Структурные различия коллагенов у некоторых видов лягушек рода *Rana* с неодинаковой температурной экологией. Вклад углеводных компонентов в термостабильность молекул коллагена — Цитология, 1982, т. 24, № 5, с. 561—568.
- Андрусов Н. Следы палеогеновых пластов в южной России. — Зап. Киевск. о-ва естествоисп., 1908, т. 20, вып. 3, с. 385—425.
- Базаров Д.Б., Ербаева М.А. и Резанов И.И. Геология и фауна опорных разрезов антропогена Западного Забайкалья. М., «Наука», 1976, 148 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К. и Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., «Просвещение», 1977, 414 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С. и Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М., «Мысль», 1971, 303 с. (В серии: Справочники-определители географа: и путешественника).
- Банников А.Г. и Лебедев В.Д. Отпечаток ископаемой лягушки. — Природа, 1965, №12, с. 123 — 124.
- (Бартнев А.Н.) Bartnef A. Uber einige Typen von Arten und Rassenkreisen in der Palearktik. — Zool. Anzeiger, 1932, Bd. 97, N 7/8, S. 236—238.
- Бартнев А.Н. О некоторых положениях истории и сложения палеарктической фауны. — Зоол. ж., 1933, т. 12, вып. 1, с. 101 — 129 и вып. 3, с. 121 — 149
- (Бартнев А.Н.) Bartnef A. Material zur allgemeinen Charakteristik der palaarktischen Fauna. I. Amphibien. — Arch. Naturgeschichte, Leipzig, 1936, N.F., Bd. 5, H.2, S. 215—229.
- Белова В.А. История развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны (на примере Байкальской и Верхнечарской котловин). М., «Наука», 1975, 142 с.
- Берг Л. С. Рыбы бассейна Амура. — Зап. Имп. Акад. Наук, Спб., 1909, 8-я сер., физ.-мат. отд., т. 24, № 9, с. I — VIII +1—270.
- Берг Л. С. Климат и жизнь. М., Географгиз, 1947, 2-е изд., 356 с.

Бергер Л. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом. — Экология, 1976, № 2, с. 37—43.

Богачев В. В. Фауна отложений диатомита в Ахалцихском бассейне. — Изв. Азерб. гос. ун-та, Баку, 1927, отд. естеств. и мед., т. 6, с. 121—133.

Богачев В. В. Фауна диатомовых плиоценовых отложений в Закавказье. — Тр. Азерб. фил. АН СССР, Баку, 1938, геол. сер., т. 9/39, с. 61—89.

Боркин Л.Я. Систематика бурых лягушек Сибири и Дальнего Востока. — В кн.: Отчетн. научн. сессия Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1974 г., Тез. докл. Л., «Наука», 1975, с. 6—7.

Боркин Л.Я., Белимов Г.Т. и Седалищев В. Т. О распространении лягушек рода *Rana* в Якутии. — В кн.: Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1981, с. 18—24.

Боркин Л.Я., Белимов Г.Т. и Седалищев В.Т. Новые данные о распространении амфибий и рептилий в Якутии. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1984, т. 124, с. 89—101.

Боркин Л.Я. и Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. — Ж- общ. бпол., 1980, т. 41, № 4, с. 485—506.

Боркин Л.Я. и Пахомов А.Н. Сравнение водорастворимых мышечных белков дальневосточных бурых лягушек и европейской *Rana temporaria*. — Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 1, с. 148—151.

Боркин Л.Я. и Роцин В.В. Электрофоретическое сравнение белков европейских и дальневосточных жаб комплекса *Bufo bufo*. — Зоол. ж., 1981, т. 60, вып. 12, с. 1802—1812.

Боярская Т.Д. и Малаева Е.М. Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде (на примере восточного склона Урала, бассейнов Ангары, Алдана и полуострова Камчатка). М., «Наука», 1967, 201 с.

Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. М., «Наука», 1973, 256 с.

Верещагин Н.К. Захоронение остатков верхнеплейстоценовых животных и растений у селения Нижние Кармалки на юге Татарской АССР. — Зоол. ж., 1953, т. 32 вып. 5, с. 999—1013.

Волкова В.С. Стратиграфия и история развития растительности Западной Сибири в позднем кайнозое. — Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, М., «Наука», 1977, вып. 325, с. 1—240

Гаранин В.И. О связях герпетофауны Европы и Дальнего Востока. — В кн.: Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, изд. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 6—7 (препринт).

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

Гитерман Р.Е., Голубева Л.В., Заклинская Е.Д., Коренева Е.В., Матвеева О.В. и Скиба Л. А. Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене.— Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1968, вып. 177, с. 1—271.

Гумилевский Б.А. К фауне амфибий Байкала и Забайкалья. — Докл. АН СССР, 1932, А, № 15, с. 374—382.

Гумилевский Б.А. Заметки о некоторых представителях восточнопалеарктической батрахофауны. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1936, т. 4, вып. 1, с. 167—171.

Даревский И.С. Новые и малоизвестные виды ящериц из Вьетнама. — Зоол. ж., 1983, т. 62, вып. 12, с. 1827—1837.

Зайцев М.В. Систематический анализ таксонов подсемейства ежевых (Mammalia, Erinaceinae) фауны СССР. Автореф. канд. дисс. Л., изд. Ленпнгр. гос. ун-та, 1982, 22 с.

Зубаков В.А. и Борзенкова И. И. Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л., Гидрометео-издат, 1983, 216 с.

Искакова К. И. Ископаемые земноводные Прииртышья. — Изв. АН Каз. ССР, 1969, сер. биол., № 1, с. 48—52.

Ищенко В.Г. и Елькин Ю.А. О степени морфологической удаленности и сходства бурых лягушек фауны СССР. — В кн.: Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1981, с. 45-48.

Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск, «Наука», 1973, 230 с.

Матюшкин Е.Н. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных. — Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 9, с. 1277—1291.

Матюшкин Е.Н. Региональная дифференциация Лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем. — В кн.: Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М., «Наука», 1952, с. 59—80.

Никитин В.П. Четвертичные флоры Западной Сибири (семена и плоды). — В кн.: История развития растительности внеледниковой зоны Западно-Сибирской низменности в позднелистоценовое и четвертичное время (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 92). М., «Наука», 1970, с. 245—311.

Никольский А. М. Земноводные (Amphibia). Петроград, изд. Росс. Акад. Наук, 1915, 311 с. (В серии: Фауна России и сопредельных стран).

- Никольский А.М. Роль ледникового периода в истории фауны палеарктической области. — Бюлл. Московск. о-ва испыт. прир., 1947, отд. биол., т. 52, вып. 5, с. 3—14.
- Никольский Г.В. О происхождении китайского автохтонного равнинного комплекса в ихтиофауне. — В кн.: Памяти академика Л. С. Берга. М. — Л., изд. АН СССР, 1955, с. 443—448.
- Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. М., изд. АН СССР, 1956, 551 с.
- Орлова В. Ф., Бахарев В. А. и Боркин Л. Я. Кариотипы некоторых бурых лягушек Евразии и таксономический анализ кариотипов всей группы. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977, т. 74, с. 81—103.
- Писанец Е. М. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatensis* Pisanetz sp. n. из Туркмении. — Докл. АН УССР, 1975, сер. Б, геол., геогр., хим. и биол., № 3, с. 280—284.
- Писанец Е. М. и Щербак Н. Н. Систематика зеленых жаб (Amphibia, Anura) фауны СССР. — Вестник зоологии, 1979, № 4, с. 11 — 16.
- Рябинин А. Н. Ископаемая лягушка из Закавказья. — Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, Л., 1925, т. 7 за 1927, с. 87—98.
- Синицын В. М. Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое. Л., изд. Ленингр. гос. ун-та, 1980, 104 с.
- Сушкин П. П. Зоологические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии, и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. — Бюлл. Московск. о-ва испыт. прир., 1925, нов. сер., отд. биол., т. 34, с. 7—86.
- Таращук В.И. Холоднокровные позвоночные из плиоценовых отложений Запорожской области. — В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого. Киев, «Наукова думка», 1965, вып. 2, с. 74—101.
- Таращук В.И. Викоппи черепахи родини Emydidae з неогенових та антропогенових відкладів України. — 36. праць Зоол. муз., Київ, 1971, № 34, с. 100—112.
- Таринов К.А. Плиоцен-антропогеновая и рецентная фауна земноводных и пресмыкающихся Вольнского Полесья, Подолии и Восточного Прикарпатья. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. III Всесоюзн. герпетол. конф. Л., «Наука», 1973, с. 176—177.
- Таринов К.А. Новые материалы об ископаемых антропогеновых амфибиях и рептилиях Вольнского Полесья. — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюзн. герпетол. конф. Л., «Наука», 1981, с. 130—131.
- Таринов К.А. и Бачинский Г.А. Пещерные захоронения плиоценовых и антропогеновых позвоночных в западных областях Украины. — Бюлл. Московск. о-ва испыт. прир., 1968, отд. биол., т. 73, вып. 5, с. 114—122.
- Таринов К.А. и Марисова И. В. Земноводні з антропогенових відкладів околиць Кременця. — Наук. зап. Кременецк. пед. інст., Тернопіль, 1962, сер. прир. наук, т. 7, с. 77—88.
- (Терентьев П.В.) Terentjev P.V. Bemerkungen uber die Systematik und Verbreitung der griinen Frosche. — Zool. Anzeiger, 1927, Bd. 74, N. 1—4, S. 82—88.
- Терентьев П.В. О влиянии ледникового периода на географическую изменчивость. — Научн. бюлл. Ленингр. гос. ун-та, 1948, № 21, с. 22—24.
- Терентьев П.В. Взаимоотношения жерлянок. (К вопросу о влиянии ледникового периода). — Научн. бюлл. Ленингр. гос. ун-та, 1949, № 24, с. 25—32.
- Терентьев П.В. Лягушка. М., «Советская наука», 1950, 345 с.
- Терентьев П.В. Характер географической изменчивости зеленых лягушек. — Тр. Пестергофск. Биол. ин-та Ленингр. гос. ун-та, 1962, № 19, с. 98—121.
- Терентьев П.В. и Чернов С. А. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. Л., Учпедгиз, 1940, 2-е изд., 184 с.
- Терентьев П.В. и Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М., «Советская наука», 1949, 3-е изд., 340 с.
- Чхиквадзе В.М. Третичные черепахи Зайсанской котловины. Тбилиси, «Мецниереба», 1973, 120 с.
- (Чхиквадзе В.М.) Chkhivadze V. M. On the finding of fossil Cryptobranchidae in the USSR and Mongolia. — Vertebrata Hungarica, Budapest, 1982, t. 21, p. 63—67.
- Чхиквадзе В.М. и Сухов В. П. Земноводные и пресмыкающиеся из четвертичных отложений Красного Бора, (р. Кама). — В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. IV Всесоюзн. герпетол. конф. Л., «Наука», 1977, с. 227—228.
- Яковлев В.Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование. — Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 2(19), с. 209—220.
- Andrea C. a. Nilson G. A new species of toad (Amphibia, Anura, Bufonidae) from the Kavir Desert, Iran. — J. Herpetol., 1979, vol. 13, n. 1, p. 93—100.
- Arntzen J. W. Some hypotheses on postglacial migrations of the fire-bellied toad, *Bombina bombina* (Linnaeus) and the yellow-bellied toad, *Bombina variegata* (Linnaeus) . — J. Biogeography, 1975, vol. 5, p. 339—345.

- Berger L. Western Palearctic water frogs (Amphibia, Ranidae): systematics, genetics and population compositions. — *Experientia*, 1953, vol. 39, n. 2, p. 127—130.
- Bien M. N. On the fossil Pisces, Amphibia and Reptilia from Choukoutien localities 1 and 3. — *Palaeontologica Sinica*, Peking, 1934, ser. C, vol. 10, fasc. 1, p. 1—34.
- Bohme G. u. Gunther R. Osteological studies in the European water frogs *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana «esculenta»* (Anura, Ranidae).—*Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 1979, Bd. 55, H.1, S. 203—215.
- Bolkay S. On the systematic value of *Rana chinensis* Osbeck. — *Proc. Washington Acad. Sci.*, 1911, vol. 13, n. 4, p. 67—84.
- Bolkay S. J. Additions to the fossil herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial periode. — *Mitt. Jahrb. konigl. Ungarn. Geol. Reichsanst.*, Budapest, 1913, Bd. 21, H. 7, S. 215—230.
- Boulenger G. A. A list of the reptiles and batrachians of Amoorland. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, London, 1918, 6 ser., vol. 5, n. 26, p. 137—144.
- Boulenger G. A. On the races and variation of the edible frog.—*Ann. Mag. Nat. Hist.*, London. 1918, 9 ser., vol. 2, n. 10, p. 241—257.
- Brunner G. Die «Kleine Teufelshohle» bei Pottenstein (Oberfranken). Ein Faunenprofil vom Mindel-Rib Hnterglazial bis zum Spatmagdalenien.— *Abh. Bayer. Akad. Wiss.*, Munchen, 1951, Math.-naturwiss. KL, N. F., H. 60, S. 1—46.
- Brunner G. Das Fuchsloch bei Siegmansbrunn (Oberfr.). (Eine mediterrane RiS-Wiirm- fauna). — *Neues Jahrb. Geol. Palaontol.*, *Abh.*, Stuttgart, 1954, Bd. 100, H.1, S. 83—118.
- Brunner G. Nachtrag zur Kleinen Teufelshohle bei Pottenstein (Oberfranken). Ein Ober-gang von der letzten interglazialen Rifi-Wiirm-Warmfauna zur Wiirm I-Kalt fauna. — *Neues Jahrb. Geol. Palaontol.*, Stuttgart, 1956, Monatshefte, H. 2, S. 75 — 100.
- Brunner G. Die Breitenberghohle bei Gofiweinstein/Ofr. Eine Mindel-Rif und eine postglaziale Mediterran-Fauna. — *Neues Jahrb. Geol. Palaontol.*. Stuttgart, 1957, Monatshefte, H. 7/8, S. 352—378.
- Brunner G. Das Schmiedberg-Abri bei Harschbach (Oberpfalz). — *Palaontol. Z* Stuttgart, 1959, Bd. 33, N 3, S. 152—165.
- Crespo E. G. Sur la position taxonomique des hylides du Portugal (Amphibia, Salientia). Analyse serologique et caracteres metriques. — *Arquiv. Mus. Bocage*, Lisboa 1972, 2 ser., vol. 3, n. 18, p. 613—632.
- Daito Y. Intersubspecific hybrids between Japanese and European tree frogs. — *Zool Magazine*, Tokyo, 1968, vol. 77, n. 4, p. 117—127.
- Dely O. G. Some data to the fossil herpetofauna of the Lambrecht Kalman Cave of Varbo, Hungary. — *Ann. Hist. Nat. Mus. Natn. Hungar.*, Budapest, 1955a, (ser. nov.). t. 6, p. 83—86.
- Dely O. G. The problem of the origin of *Rana mehelyi* Bolkay.—*Ann. Hist. Nat. Mus. Natn. Hungar.*, Budapest, 1955b, (ser. nov.), t. 6, p. 73—81.
- Dely O. G. *Rana mehelyi* By. aus der Hohle von Istallosko. — *Acta Archae'ol. Acad. Sci. Hungar.*, Budapest, 1955c, t. 5, S. 183—186.
- Dely O. G. Angaben zur postglazialen und holozanen Herpetofauna der Salamon Petenyi (Pesko II) Hohle (Komitat Borsod). — *Ann. Hist. Nat. Mus. Natn. Hungar* Budapest, 1957, ser. nov., t. 8, S. 413—419.
- Dubois A. et Martens J. Sur les crapauds du groupe de *Bufo viridis* (Amphibiens, Anoures) de l'Himalaya occidentale (Cachemire et Ladakh). — *Bull. Soc Zool. France*, 1977, t. 102, n. 4, p. 459—465.
- Duellman W. E. Hylidae, Centrolenidae, Pseudidae.— In: *Das Tierreich. Liste der rezenten Amphibien und -Reptilien*, Berlin—New York, Walter de Gruyter, 1977, Lief. 95, XIX + 225 S.
- Ebendal T. Karyotype and serum protein pattern in a Swedish population of *Rana lessonae* (Amphibia, Anura). — *Hereditas*, Lund, 1977, vol. 85, n. 1, p. 75—80.
- Ebendal T. Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish green frogs (*Rana esculenta* complex). — *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 1979, Bd. 55, H. 1, S. 143—152.
- Eisetl J. u. Schmidtler J. F. Froschlurche aus dem Iran unter Berucksichtigung ausseriranischer Populationsgruppen. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 1973, Bd. 77, S. 181 — 243.
- Elzen P. van den. Remarques sur *Bombina orientalls* (Boulenger, 1890) (Salientia, Bombinidae). — *Rev. fr. Aquariol.*, 1979, vol. 6, n. 2, p. 59—64.
- Estes R. Gymnophiona, Caudata. — *Handbuch der Palaoherpetologie*, Stuttgart — New York, G. Fischer Verlag, 1981, T. 2, XVI+ 115 S.
- Estes R. a. Darevsky I. S. Fossil amphibians from the Miocene of the North Caucasus, U.S.S.R.— *J. Palaeontol. Soc. India*, 1977, vol. 20, J. A. Orlov memor. number for 1975, p. 164—169.
- Estes R. et Hoffstetter R. Les Urodeles du Miocene de la Grive-Saint-Alban (Isere, France). — *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, Paris, '1976, 3 ser., n. 398, sci. terre, 57, p. 297—344.
- Estes R. a. Sanchiz B. New discoglossid and palaeobatrachid frogs from the Late Cretaceous of Wyoming and Montana, and a review of other frogs from the Lance and Hell Creek Formations. — *J. Vertebrate Paleontol.*, 1982, vol. 2, n. 1, p. 9—20.

- Fejervary G. J. v. Über die engeren phyletischen Beziehungen der zur *Rana esculenta*-Gruppe gehörenden Formen. — Arch. Naturgeschichte, Berlin, 1921, Jahrg. 87, Abt. A, H. 10, S. 7—18.
- Freytag G. E. Ober morphologische Eigenheiten und die phyletische Stellung der ost-asia'.ischen Wassermolchgattung *Pachytriton* Boulenger, 1878 (Amphibia: Caudata: Salamandridae). — Vertebrata Hungarica, Budapest, /952, t. 21, S. 117—129.
- Fuchs T. Ueber die lebenden Analoga der jungtertiären Paludinenschichten und der Melanopsismergel Süddeuropas. — Verh. k.-k. Geol. Reichsanstalt, Wien, 1879, N. 13, S. 297—300.
- Gauthier J. A. Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. — Contributions to Geology, Univ. of Wyoming, 1952, vol. 21, n. 1, p. 7—54.
- Graf J.D., Rarch F. a. Moreillon M.C. Biochemical variation in the *Rana esculenta* complex: a new hybrid form related to *Rana perezi* and *Rana ridibunda*. — Experientia, Basel, 1977, vol. 33, fasc. 12, p. 1582—1584.
- Heller F. Eine oberpliocäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. — Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Palaontol., Stuttgart, 1936, Beilage-Bd. 76, Abt. B, H. 1, S. 99—160.
- Hemmer H., Konrad A. a. Bachmann K. Hybridization within the *Rana ridibunda* complex of North Africa. — Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, 1980, vol. 1, n. 1, p. 4.1—48.
- Hemmer H., Schmidler J. F. u. Bohme W. Zur Systematik zentralasiatischer Grünkroten (*Bufo viridis*-Komplex) (Amphibia, Salientia, Bufonidae) — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden, /975, Bd. 34, N 24, S. 349—384.
- Hodrova M. A toad from the Middle Miocene at Devinska Nova Ves near Bratislava. Vestnik Ustfedn. ustavu geol, Praha, 1980, rocn. 55, cisl. 5, s. 311—316.
- Hodrova M. Plio-Pleistocene frog fauna from Hajnacka and Ivanovce, Czechoslovakia. — Vestnik Ustfedn. ustavu geol., Praha, /95/, rocn. 56, cisl. 4, s. 215—224.
- Hoogmoed M. S. On a new species of toad from southern Morocco. — Zool. Meded., Leiden. 1972, d. 47, s. 49—64.
- Holman A. J. *Ophisaurus*. Glass lizards. — Catalogue of American Amphibians and Reptiles, 1971, p. 110.1—110.3.
- Hotz H. Ein Problem aus viele Fragen — europäische Grünfrösche (*Rana esculenta*-Komplex) und ihre Verbreitung. — Natur u. Museum, Frankfurt a. Main, 1974, Bd. 104, H. 9, S. 262—272.
- Hotz H. e Bruno S. Il problema della rana verdi e l'Italia (Amphibia, Salientia). — Rendiconti Accad. Nazion. Sci., 1979—1980, XL, Mem. Sci. Fis. e Natur., 98°, vol. 4, fasc. 6, p. 49—112.
- Hotz H. a. Uzzell T. Biochemically detected sympatry of two water frog species: two different cases in the Adriatic Balkans (Amphibia, Ranidae). — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, /952, vol. 134, p. 50—79.
- Hu Shu-chin, Djao Er-mie a. Liu Cheng-chao. A herpetological survey of the Tsinling and Ta-pa Shan region. — Acta Zool. Sinica, 1966, vol. 18, n. 1, p. 57—92 (In Chinese).
- Inger R. F. *Bufo* of Eurasia. — In: W. F. Blair (ed.), Evolution in the genus *Bufo*. Austin and London, Univ. Texas Press, 1972, p. 102—118.
- Jameson D. L. a. Richmond R. C. Parallelism and convergence in the evolution of size and shape in Holarctic *Hyla*. — Evolution, 1971, vol. 25, n. 3, p. 497—508.
- Janossy D. Letztinterglaziale Vertebraten-Fauna aus der Kalman Lambrecht-Höhle (Bukk-Gebirge, Nordost-Ungarn). I. — Acta Zool. Acad. Sci. Hungar., Budapest, 1963, t. 9, fasc. 3—4, S. 293—331.
- Kawamura T. a. Nishioka M. Aspects of the reproductive biology of Japanese anurans. — In: D. H. Taylor a. Sh. I. Guttman (eds.), The reproductive biology of amphibians. New York and London, Plenum Press, 1977, p. 103—139.
- Kawamura T. a. Nishioka M. Isolating mechanisms among the water frog species distributed in the Palearctic region. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1979, Bd. 55, H. 1, S. 171 — 185.
- Kawamura T., Nishioka M. a. Veda H. Inter- and intraspecific hybrids among Japanese, European and American toads. — Sci. Report Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ., 7950, vol. 4, art. 1, p. 1—125.
- Kawamura T., Nishioka M. a. Veda H. Interspecific hybrids among Japanese, Formosan, European and American brown frogs. — Sci. Report Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ., 1981, vol. 5, art. 9, p. 195—323.
- Khosatzky L. I. a. Miynarski M. Fossil tortoises of the genus *Geoemyda* Gray, 1834 (s. lat.) of Europe.—Acta zool. cracov., 1966, t. 11, n. 13, p. 397—421.
- Kotsakis T. Osservazioni sui vertebrati quaternari della Sardegna, — Boll. Soc. Geol. Ital., Roma, /95/ (1980), vol. 99, fasc. 1—2, p. 151 — 165.
- Kretzoi M. Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Vyllanyer Qebirges. — Geologica Hungarica, Budapest, 1956, ser. palaeontol., fasc. 27, S. 1—264.
- Kuramoto M. Mating calls of treefrogs (genus *Hyla*) in the Far East, with description of a new species from Korea. — Copeia, 1980, n. 1, p. 100—108.

- Liu Ch'eng-chao. Amphibians of western China. — Fieldiana, Zool. Mem., Chicago, 1950, vol. 2, p. 1—400.
- Liu Cheng-chao a. Hu Shu-chin. Chinese tailless batrachians. Peking, 1961, XVI+364 p. • (In Chinese).
- Malnate E. V. Systematic division and evolution of the colubrid snake genus *Natrix*, with comments on the subfamily Natricinae. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1960, vol. 112, n. 3, p. 41—71.
- Matsui M. A new toad from Japan. — Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ., 1976a, vol. 25, n. 1, p. 1 — 9.
- Matsui M. Experimental hybridization between toads from Kyoto and toads from Miyako Is. and France. — Japan. J. Herpetol., 1976b, vol. 6, n. 3, p. 80—92.
- Matsui M. The status and relationships of the Korean toad, *Bufo stejnegeri* Schmidt. Herpetologica, /950a, vol. 36, n. 1, p. 37—41.
- Matsui M. Karyology of Eurasian toads of the *Bufo bufo* complex. — Annot. Zool. Japan., 1980b, vol. 53, n. 1, p. 56—68.
- Maxson L. R. Albumin evolution and its phylogenetic implications in toads of the genus *Bufo*. II. Relationships among Eurasian *Bufo*. — Copeia, 1981, n. 3, p. 579—583.
- Maxson L. E. R. a. Szymura J. M. Quantitative immunological studies of the albumins of several species of fire bellied toads, genus *Bombina*. — Corp. Biochem. a. Physiol., 1979, vol. 63B, n. 4, p. 517—519.
- Merkle D. A. A taxonomic analysis of the *Clemmys* complex (Reptilia: Testudines) utilizing starch gel electrophoresis. — Herpetologica, 1975, vol. 31, n. 2, p. 162—166.
- Mertens R. Zur Naturgeschichte der europäischen Unken (*Bombina*). — Z. Morphol. u. Okol. Tiere, Berlin, 1928, Bd. 11, H. 5, S. 613—623.
- Mertens R. u. Wermuth H. Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). Frankfurt am Main, Verlag W. Kramer, 1960. XII + 264 S.
- Michalowski J. Studies on the relationship of *Bombina bombina* (Linnaeus) and *Bombina variegata* (Linnaeus). II. Some taxonomic characters of tadpoles of both species and of tadpoles obtained from crosses under laboratory conditions. — Acta zool. cracov., 1966, t. 11, n. 6, p. 181—208.
- Michalowski J. a. Madej Z. Studies on the relationship of *Bombina bombina* (Linnaeus) and *Bombina variegata* (Linnaeus). III. Taxonomic characters in both species from laboratory and in interspecific hybrids. — Acta zool. cracov., 1969, t. 14, n. 9 p. 173—202.
- Miynarski M. New notes on the amphibian and reptilian fauna of the Polish Pliocene and Pleistocene. — Acta zool. cracov., 1977, t. 22, n. 2, p. 13—36.
- Miynarski M., Bohme G. u. Ullrich H. Amphibien- und Reptilienreste aus der Jungpleistozanen Deckschichtenfolge des Travertins von Burgtonna in Thüringen. — Quartarpalaontologie, Berlin, 1975, Bd. 3, S. 223—226.
- Miynarski M. u. Ullrich Amphibien- und Reptilienreste aus dem Travertin von Wei-mar-Ehringsdorf. — Abh. Zentr. Geol. Inst., Palaontol. Abh., Berlin, 1975, H. 23. S. 137—146.
- Naulor B.G. Cryptobranchid salamanders from the Paleocene and Miocene of Saskatchewan. — Copeia, 1981, n. 1, p. 76—86.
- Okada Y. Anura (Amphibia). Fauna Japonica. Tokyo, Tokyo Electr. Engineer. Coll Press, 1966, XII + 234 p.
- Paillette M. Valeur taxinomique des émissions sonores chez les *Hyla* (Amphibiens, Anoures) de la faune française. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1967, ser. D, t. 264, n. 12, p. 1626—1628.
- Pei Wen-chung. The upper cave fauna of Choukoutien. — Palaeontologica Sinica, Chungking, 1940, n. ser. C, n. 10, whole ser. n. 125, p. 1—100.
- Peters G. Materialien zur Ökologie und Verbreitung der Amphibien in der Mongolei. — Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1971, Bd. 47, H. 2, S. 315—348.
- Peters G., Heinrich W.-D., Beurton P. u. Lager K.-D. Fossile und rezente Dachsbauite mit Massenreicherungen von Wirbeltierknochen. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1972, Bd. 48, H. 2, S. 415—435.
- Petzold H.G. Blindschleiche und Scheltopusik. Die Familie Anguidae. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg — Lutherstadt, 1971, Bd. 448, 102 S.
- Rage J.-C. Les Amphibiens et les Reptiles du gisement des Abîmes de la Fage. — Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., Lyon, 1972, fasc. 10, p. 79—90.
- Rage J.-C. Les Batraciens des gisements quaternaires européens. Détermination ostéologique. — Bull. Soc. Linn. Lyon, 1974, ann. 43, n. 8, p. 276—289.
- Rage J.-C. et Sen S. Les Amphibiens et les Reptiles du Pliocène supérieur de "Calta" (Turquie). — Géologie Méditerranéenne, Editions de l'Univ. Provence, 1976, t. 3, n. 2, p. 127—134.
- Rossman D. A. a. Eberle W. G. Partition of the genus *Natrix*, with preliminary observations on evolutionary trends in natricine snakes. — Herpetologica, 1977, vol. 33, n. 1, p. 34—43.
- Sanchüiz F. B. Catalogo de los anfibios fosiles de España (noviembre de 1977). — Acta Geol. Hisp., 1977a, t. 12, n. 4—6, p. 103—107.

- Sanchiz F. B.* La familia Bufonidae (Amphibia, Anura) en el Terciario europeo.—Tra-bajos sobre Neogeno-Cuaternario, Madrid, 1977b, vol. 8, p. 75—111. .
- Sanchiz F. B.* Notas sobre la batracofauna cuaternaria de Cerdeña. — Estudios geológicos, Madrid, 1979, vol. 35, p. 437—441.
- Sanchiz F. B.* Registro fósil y antigüedad de la familia Hylidae (Amphibia, Anura) en Europa.—Anais II Congr. Latino-Amer. Palaeontol., Porto Alegre, 1981, p. 757—764.
- Sanchiz F. B.* y *Arover R.* Anfíbios fósiles del Pleistoceno de Mallorca. — Donana (Acta Vertebrata), Sevilla, 1979, vol. 4, n. 1—2 (1977), p. 5—25.
- Sanchiz F. B.* a. *Miynarski M.* Remarks on the fossil anurans from the Polish Neogene. — Acta zool. cracov., 1979a, vol. 24, n. 3, p. 153—173. .
- Sanchiz F. B.* a. *Miynarski M.* Pliocene salamandrids (Amphibia, Caudata) from Poland.—Acta zool. cracov., 1979b, vol. 24, n. 4, p. 175—188.
- Schmidtler J. J.* u. *Schmidtler J. F.* Über *Bufo surdus*; mit einem Schlüssel und Anmerkungen zu den übrigen Kröten Irans und West-Pakistans. — Salamandra, Frankfurt am Main, 1969, Bd. 5, H. 3/4, S. 113—123.
- Schneider H.* Structure of the mating calls and relationships of the European tree frogs (Hylidae, Anura). — Oecologia, Berlin, 1974, vol. 14, n. 1/2, p. 99—110. .
- Simpson C. f.* The classification and geographical distribution of the pearly fresh-water mussels. — Proc. U.S. Natn. Mus., Washington, 1896, vol. 18 for 1895, p. 295—343.
- Stemmer L.* The geographical distribution of the bell-toads. — Science, 1905, N. S., vol. 22, n. 564, p. 502.
- Siejneger L.* The woodfrogs of Japan. — Proc. Biol. Soc. Washington, 1924, vol. 37, p. 73—78.
- Stugren B.* Eidonomische Untersuchungen an *Bombina orientalis* (Boulenger) aus dem Fernen Osten. — Zool. Anzeiger, 1966a, Bd. 177, H. 5—6, S. 340—347.
- Stugren B.* Geographic variation and distribution of the moor frog, *Rana arvalis* Nilss. — Ann. Zool. Fenn., 1966b, vol. 3, n. 1, p. 29—39.
- Szymura J. M.* Hybridization between discoglossid toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in southern Poland as revealed by the electrophoretic technique.— Z. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1976a, Bd. 14, H. 3, S. 227-236.
- Szymura J. M.* New data on the hybrid zone between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura, Discoglossidae). — Bull. Acad. Polon. Sci., 1976b, ser. sci. biol., cl. II, vol. 24, n. 6, p. 355—363.
- Thien J. A.* The fossil record. — In: W. F. Blair (ed.), Evolution in the genus *Bufo*. Austin and London, Univ. Texas Press, 1972, p. 8—13.
- Tanner H. G.* a. *Heppich S.* A genetic analysis of water frogs from Greece: evidence for the existence of a cryptic species. — Z. zool. Syst. u. Evolutionsforsch., 1982, Vol. 20, H. 3, S. 209—223.
- Veda H.* Interspecific hybrids between *Bombina orientalis* (Boulenger) and *B. variegata* (L.).—Sci. Report Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ., 1977, vol. 2, art. 6, p. 187—198.
- Uzzell T.* Immunological relationship of western Palearctic water frogs (Salientia: Ranidae) .— Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, 1982, vol. 3, n. 2/3, p. 135—143.
- Uzzell T.* a. *Hotz H.* Electrophoretic and morphological evidence for two forms of green frogs (*Rana esculenta* complex) in peninsular Italy (Amphibia, Salientia) — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1979, Bd. 55, H. 1, S. 13—27.
- Vergnaud-Grazzini C.* Les Amphibiens fossiles du gisement d'Aronde. — Palaeontographica Italiana, Pisa, 1970, vol. 66 (n. ser., vol. 36), p. 47—65.
- Wallace A. R.* Island life: or, the phenomena and cases of insular faunas and flores, including a revision and attempted solution of the problem of geological climates.. London, Macmillan & Co., 1880, XX + 526 p.

THE EUROPEAN-FAR EASTERN DISJUNCTIONS IN DISTRIBUTION OF AMPHIBIANS: A NEW ANALYSIS OF THE PROBLEM

L. J. Borkin

Zoological Institute, Academy of Sciences, U.S.S.R. (Leningrad)

The traditional glaciation hypothesis of origin of the European-Far Eastern disjunctions in the amphibian distribution suggests: 1) a preglacial species, ancestral to recent European-Far Eastern pair, had a vast continuous range throughout the Palearctic region; 2) an extinction of ancestral species in the most area of the range and the survival of populations in climatic southern refuges of Europe and the Far East during the glacial period; 3) Pleistocene or/and Holocene age of speciation in recent amphibians, and the secondary postglacial spread migrations from the refuges; and 4) low taxonomic level of divergence between the western and eastern Palearctic complementary taxa (subspecies or young allopatric species). The four variants of the glacial hypothesis are reviewed: the classical scheme (Berg, 1909—fig.

I, *a*), the intercalary scheme (Nikolsky, 1918, 1947 —fig. 1, *b*), the two-stage scheme (Bartenev, 1936 —fig. 2) and the scheme of independent speciation (Terentjev, 1949 — fig. 1,s), according to the classification suggested by the author. The glacial hypothesis seems to be incorrect.

The current taxonomy, distribution and fossil records of recent western and eastern Palearctic species of the fire-bellied toads (genus *Bombina*), the common toads (*Bufo bufo* group), the green toads (*Bufo viridis* group), the tree frogs (*Hyla arborea* group), the green frogs (*Rana esculenta* group) and the brown frogs (*Rana temporaria* group) are briefly outlined. All the Far Eastern «subspecies» of European taxa are, in fact, good distinct species genetically isolated from the European ones. Origin of numerous recent species may be dated back the Pliocene. Above forty per cent of recent species of European batrachofauna are already recorded in the Upper Pliocene. The western and eastern Palearctic species complexes of anuran groups mentioned are both two geographic isolates and two separate evolutionary lineages. Therefore, a comparison of the western and eastern Palearctic clusters of species as two phyletic units (for example, European and the Far Eastern fire-bellied toads, western and eastern green frogs, and so on) seems to be more correct than the western-eastern comparison of individual species of these clusters only (for example, *Bombina variegata* and *Bombina orientalis*, *Rana lessonae* and *Rana nigromaculata*, and so on). The similarity in some characters between such individual western-eastern species is due to the retention of ancestral features or/and to parallel evolution in two separate phyletic lines.

The time of divergence between the western and eastern Palearctic complementary species clusters and, therefore, of origin of its range disjunctions seems to be estimated as the Neogene, a long time before the glacial period. The possible factors of these phenomena were, probably, the progressive cooling of climate and aridization, the replace of nemoral broad-leaved forests by boreal coniferous forests (taiga) and so on. The paleogeography of vegetation of North Asia in the late Pliocene-early Pleistocene is briefly characterized. Four hypotheses for origin of the European-Far Eastern range disjunctions of amphibians are suggested. Additional cases of the western-eastern Eurasian complementary distributions of urodelans, anurans, turtles, lizards and snakes are given. Heterogeneity of cases of range disjunctions is mentioned.