



М. Е. НИКИФОРОВ

ФОРМИРОВАНИЕ И СТРУКТУРА ОРНИТОФАУНЫ БЕЛАРУСИ



Никифоров, М. Е. Формирование и структура орнитофауны Беларуси / М. Е. Никифоров. — Минск : Белорус. наука, 2008. — 297 с. ISBN 978-985-08-0997-1.

В монографии излагаются подходы и результаты реконструкции истории формирования орнитофауны центральной части Европы, включая территорию Беларуси, в процессе завершения и после окончания эпохи плейстоценовых оледенений. Исследования осуществлялись с применением комплексного историко-биогеографического метода с привлечением данных по палеофаунистике, палеоботанике, палеофлористике и палеоклиматологии.

На основе анализа ареалов монотипических видов, а также подвидов политипических видов птиц центральной Европы проведены их типизация и выделение орнитофаунистических голоценовых комплексов, определение закономерностей и моделей расселения таксономически дифференцированных популяций в позднем плейстоцене и голоцене. Дана характеристика орнитогеографической структуры фауны птиц на территории Беларуси и ее фауногенетическая интерпретация. Обоснована система и локализация рефугиумов и рефугиальных зон Европы, давших начало расселению географически разделенных популяций птиц, а также перигляциальных плейстоценовых ареалов криофильных видов птиц. Проведены орнитофаунистические реконструкции суббореала голоцена и сравнительный анализ структуры фауны водно-болотных птиц Беларуси на основе палеорнитологических данных. Оценена динамика орнитофауны Беларуси в XX столетии и влияние на нее глобальных климатических изменений.

Предназначена для специалистов в области зоологии, биогеографии, преподавателей, студентов и аспирантов биологической и географической специальностей, широкого круга интересующихся птицами читателей.

Табл. 28. Ил. 284. Библиогр.: 358.

Р е ц е н з е н т ы:

доктор биологических наук академик Н. А. Ламан,
доктор биологических наук профессор В. Е. Сидорович

ВВЕДЕНИЕ

Территория Беларуси входит в состав Европейско-Обской подобласти Европейско-Сибирской области Палеарктического подцарства Голарктического царства, выделенных на основе определения центров эволюции фаун, т. е. исходя из исторических критериев. Согласно более детальному районированию, выполненному на основании данных о распространении птиц как одной из наиболее изученных групп животного мира, Беларусь находится в провинции смешанных лесов и лесостепи Центрально-Европейской подпровинции, почти целиком входя в состав Полесского орнитогеографического округа, за исключением северо-западной части, относимой к Балтийскому, и северо-восточных районов, относимых к Днепровско-Двинскому орнитогеографическим округам. Наиболее обоснованная система зоогеографического районирования на уровне зоохорон низкого ранга — зоогеографических районов (участков), выполнена на основе данных по птицам [209]. В основных чертах орнитогеографическое районирование совпадает со схемой районирования на основе данных о распространении млекопитающих [189].

Отсутствие каких-либо естественных границ или иных механизмов, отделяющих фауну Беларуси от остальной ее части в Западной Палеарктике, делает необходимым рассматривать ее формирование с учетом фауногенетических процессов регионального, континентального и даже глобального уровня. Вместе с тем вполне очевидно, что развитие фауны на территории Беларуси, наряду с общими в пределах Западной Палеарктики принципами и закономерностями, могло приобретать и некоторые специфические черты вследствие своеобразного сочетания внешних условий, неравнозначности и мозаичности их проявления исходя из широтных различий, рельефа, ландшафтных, почвенных, растительных и других особенностей.

Проводя анализ становления фауны птиц центральной части Европы, мы понимаем под этим процесс взаимосвязанного и взаимообусловленного формирования их таксономического разнообразия как в результате послеледниковой иммиграционной и реиммиграционной динамики ареалов, так и вследствие эволюционных изменений, ведущих к автохтонной таксономической дифференциации. Современная орнитофауна Европейского континента сформировалась в условиях исключительной нестабильности климата в течение конца плиоцена и всего плейстоцена, а также менее контрастных по климатическим условиям периодов голоцена. Особое значение имели глобальные природные изменения в виде чередующихся с потеплениями периодов оледенений или сильных похолоданий. Глобальность и тотальный характер воздействия этих оледенений на биоту и ландшафты Северного полушария Земли, наряду с различной силой, формой и продолжительностью их проявления в разных регионах даже на одном меридиональном уровне, обусловили пеструю картину постплейстоценового распределения и последующего расселения живых организмов, формирования флоры и фауны как Палеарктики в целом, так и отдельных ее регионов.

Выяснение путей формирования фауны — одна из ключевых проблем зоогеографии, а в последнее время нового направления — филогеографии, основывающейся на использовании молекулярных маркеров для выяснения ареалов и связей генетически дифференцированных популяций. Наряду с решением фундаментальных проблем установления закономерностей и механизмов фауногенеза, в том числе с позиций эволюционных воззрений, это весьма важно и для решения многих прикладных задач сохранения видов и восстановления их ареалов прогнозирования динамики популяций в условиях изменения среды обитания под воздействием природных и антропогенных факторов.

В исследованиях, результаты которых представляются в данной книге, не ставилась задача осуществления зоогеографического районирования территории в устоявшемся его понимании, т. е. выяснения зоогеографических регионов различного уровня и их соподчиненности в соответствии с эволюцией таксонов различного ранга. Мы также не пытались анализировать или интерпретировать уже существующие схемы зоогеографического районирования Беларуси, выполненные на основе данных по различным группам животных [3, 4, 59, 166, 167]. По нашему убеждению, биогеографическое районирование может иметь как научную, так и практическую целесообразность лишь в случае охвата анализом крупного естественного региона (исходя из современной классификации [35, 101], — ранга области или хотя бы подобласти) и не должно замыкаться неестественными рубежами, каковыми являются государственные границы.

Нами рассматривается история динамических перестроек ареалов и формирования подвидовой дифференциации видов птиц в верхнем плейстоцене и голоцене, т. е. в период позднеледникового и послеледникового становления фауны Европы. Уже в середине прошлого века появились резонные доводы о переоценке значимости районирования в практике зоогеографических исследований, что особенно проявлялось при изучении фауны небольших территорий — зоогеографических «округов» или «участков» [182]. При этом подчеркивалось, что анализ не только отдельных видов — эндемиков или, наоборот, доминантов, а всей фауны как единого целого может позволить воссоздать истинную картину фауногенеза в зоогеографических исследованиях. В связи с этим наша основная задача заключалась в комплексном изучении путей, особенностей и закономерностей расселения видов птиц после прохождения максимума последнего оледенения плейстоцена. Процесс расселения начался и происходил много тысячелетий назад, и пока не выявлено ископаемых свидетельств достаточного объема и качества для его приемлемой характеристики. Кроме того, ископаемые остатки птиц вообще, по мнению специалистов [81, 94], обладают достаточно низкой хронологической и систематической информативностью, что наряду с их плохой сохранностью (особенно мелких видов воробьинообразных) заставляет искать дополнительные подходы для историко-фаунистических реконструкций.

В этом плане нами использован хорошо известный, апробированный и обогащенный опытом применения для восстановления истории фаун регионов [10, 11, 16, 82, 113, 114, 194, 220, 222] историко-биогеографический метод. Говоря об основном принципе данного метода, можно привести высказывание А. А. Кищинского [81] о том, что, «поскольку близость и сходство таксонов определяются их происхождением от общего предка, населявшего единый исходный ареал, а эволюционная дивергенция форм сопровождалась «дивергенцией» их ареалов, то возможен и обратный путь умозаключений: зная филогенетические взаимоотношения и распространение современных таксонов, мы можем восстанавливать гипотетические картины фаун и природы прошлого». Для этого мы провели сопоставление конфигурации современных ареалов подвидов и видов птиц с районами локализации рефугиумов эпохи оледенений и таким образом попытались установить исходные места (регионы), из которых началось расселение при потеплении и отступлении льдов. При этом мы также приняли во внимание накопленные знания о климатических и в целом природных условиях, времени и особенностях как формирования ареалов, так и протекания эволюции самих видов птиц в историческом интервале плейстоцен-голоцена. В частности, для анализа были привлечены сведения о гео-климатических явлениях четвертичного периода как эпохи становления современной фауны Беларуси (как и всего Северного полушария).

На уровне анализа ареалов видов птиц такие работы уже проводились, и даже весьма интенсивно, особенно в первой половине XX столетия, и привели к орнитофаунистическому

подразделению Палеарктики. В основу его было положено выделение групп видов, названных типами фауны, связанных своими первичными ареалами с определенным географическим регионом. Сначала в относительно завершенном виде такое подразделение орнитофауны осуществил Б. К. Штегман [221], затем с большей детализацией, но охватом только Западной Палеарктики — К. Фоус [351]. Аналогичный принцип выделения типов фауны, которые в последующем стали называть фаунистическими комплексами, был использован и другими исследователями применительно к млекопитающим, рыбам, группам насекомых [95, 154, 155 и др.].

Следует отметить, что впоследствии выделенные Б. К. Штегманом типы фауны птиц Палеарктики подвергались сомнению и критике по поводу правильности отнесения отдельных видов к тому или иному типу [40, 61, 95, 112]. Предлагались даже иные типы фауны, а также ревизии состава прежних [32, 36, 112 и др.]. Подходы к фаунистическому анализу, применяемые в работах Ю. С. Равкина по изучению пространственной организации птиц лесной зоны [181 и др.], а также многочисленных авторов его школы, тоже опираются на типизацию фауны Б. К. Штегмана, однако в значительно скорректированном виде. Это не всегда учитывается орнитологами, особенно начинающими, ссылающимися на труды Б. К. Штегмана и пытающимися анализировать фауну или отдельные фаунистические комплексы на уровне регионов либо местообитаний, но непонятно, чью редакцию типизации фауны птиц используют эти исследователи.

Типизация фауны Б. К. Штегмана в ее исходном виде существенно отличается от более современной типизации птиц Западной Палеарктики К. Фоуса, которая широко признана в Западной Европе, но практически не используется орнитологами из Восточной Европы. Все это говорит о назревшей необходимости пересмотра или совершенствования как подходов к типизации фаунистических комплексов, так и существующих зоогеографических построений.

Комплексный ареалогический анализ в отношении орнитофауны Западной Палеарктики при использовании форм подвидового ранга (наряду с монотипическими видами) нами был применен впервые. При этом в качестве базовой гипотезы мы исходили из того, что наблюдаемая в настоящее время картина подвидовой радиации у птиц Северного полушария явилась во многом прямым следствием ледниковых событий плейстоцена. А возникшие фенотипические отличия в популяциях подвидов маркируют территорию их изначальной изолированной локализации и ареал дальнейшего расселения в голоцене в пределах значительно более обширного видового ареала.

Учитывая, что расселение популяций многих подвидов происходило из одних и тех же ограниченных территорий (рефугиумов), а расположение различного рода естественных преград и неравномерность мезоклиматических параметров определяли дифференциацию постледниковых пространств по экологическим условиям, вполне понятно, что разные виды сформировали весьма сходные по конфигурации и протяженности ареалы. Это позволило нам на основании сходства ареалов объединить их в группы — фаунистические комплексы, что значительно облегчило их анализ и поиск общих закономерностей расселения.

Последователь разработчика метода географических центров де Латтина [293, 294] П. Мёллер [306] ранее использовал анализ ареалов подвидов (наряду с видами) при зоогеографическом районировании Южной Америки. И хотя недостатком такого подхода (ареалогического анализа на видовом и подвидовом уровне), по мнению, например, Ю. А. Мекаева [109], является невозможность создания соподчиненной иерархической структуры фауны с целью ее исторического анализа, все же этот подход оказался пока, на наш взгляд, наиболее продуктивным для конкретизации характера орнитофауногенетических процессов в Западной Палеарктике на конкретном геологическом отрезке плейстоцен-голоцена. Это связано как с чрезвычайно сложной миграционно-генетической плейстоценовой историей фауны данного зоогеографического региона, так и с исключительной мобильностью птиц и подвижностью их ареалов, а также сравнительно бедным и локальным палеонтологическим материалом по данной группе позвоночных животных. Использование анализа подвидовых ареалов в зоогеографических исследованиях Палеарктики известно и в отношении некоторых других групп животных, например слепней [156].

Благодаря достижениям молекулярной биологии изучение ареалов, закономерностей их формирования и динамики переживает сейчас возрождение уже не столько на уровне анализа морфологически выделяемых таксонов, сколько на уровне генетически дифференцируемых географических популяций [274]. Это относится и к видам животных различных групп, ключи

для определения внутривидовой структуры которых на основе морфологических критериев оказались слабо разработанными или вообще отсутствуют.

Материал. В данной работе мы использовали результаты собственных фаунистических исследований 1975—2005 гг., как ранее не опубликованные, так и уже приведенные в ряде обобщающих публикаций [115, 121, 140, 151, 153] региональных или узкоспециальных работ [81, 123, 124, 126, 128, 129, 136, 137, 138, 139, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 168, 197, 224, 227, 311, 312, 313, 316, 317, 318, 319, 326], в том числе и предоставленные совместно с другими авторами для международных сводок по птицам Западной Палеарктики [271, 330, 345]. Использовались данные, содержащиеся в информационных отчетах от Беларуси за 1990—2002 гг. для журнала «British Birds» [261, 339], а также сводки [134, 148, 149, 150] по материалам созданного в лаборатории орнитологии в 1983 г. Эколого-фаунистического орнитологического банка данных [125].

На основании большинства из вышеуказанных работ и других материалов нами откорректированы карты современных ареалов птиц Восточной Европы, что, в рамках совместной с проф. Е. Новаком (Германия) работы, было предоставлено для обновленного определителя птиц Европы на белорусском и польском языках [179, 322]. Данные карты видовых ареалов птиц, а также оригинальные карты ареалов подвидовых форм (Приложение), выполненные на основании сравнительного анализа описаний в современных сводках [175, 176, 177, 178, 196, 205, 248, 249, 250, 254, 255, 256, 251, 252, 253, 262, 263, 264, 330], использованы для биогеографического (ареалогического) анализа, типизации ареалов и выделения фаунистических комплексов.

Выделение типов ареалов осуществлялось на основании определения их территориального сходства визуально или методом картографического наложения с учетом «привязки» к определенным ранее описанным [293] или гипотетическим ледниковым рефугиумам.

Для обоснования палеофаунистических реконструкций и их палеогеографической синхронизации и стратификации широко привлекались данные по палеоботанике, палеофлористике и палеоклиматологии [26, 28, 29, 49, 66, 68, 89, 108 и др.].

Для выяснения трендов изменений состояния популяций видов использованы оценки, выполненные совместными усилиями белорусских орнитологов ранее для международных изданий [330, 345], с дальнейшим уточнением и детальным изложением методов, использованных при расчетах [140]. В основном это экстраполяционные расчеты на основании данных по средней плотности населения каждого вида и площади занимаемых ими местообитаний, скорректированные, при необходимости, в соответствии с мнением экспертов на основании более или менее многолетних наблюдений на постоянных участках (охраняемые территории, многолетние исследовательские стационары), но не всегда являющиеся результатом многолетнего целенаправленного мониторинга. Что касается видов, расширяющих свой ареал, то отслеживание их динамики осуществлялось на основании сведений, поступающих в Эколого-фаунистический банк данных Института зоологии НАН Беларуси (с 1982 г.) от многих профессиональных и непрофессиональных орнитологов, работающих в различных частях страны. При этом данные по регистрации проходят проверку и протоколируются Национальной Орнитофаунистической комиссией [148, 149, 150].

В работе использованы результаты определения остеологического материала по птицам, собранного в 1960—1987 гг. при археологических раскопках древнего поселения людей, относимого к суббореальному периоду (стоянка «Осовец-2»), а также материалы раскопок ряда городищ более поздних времен (V век до н. э. — XV век н. э.). Остеологический материал был любезно предоставлен нам для определения и анализа лабораторией археологии Института истории НАН Беларуси. Видовая принадлежность ископаемых остатков была определена в Институте археологии РАН (лаборатория естественнонаучных методов исследований, канд. биол. наук Е. Е. Антипина).

Для анализа состава ископаемых субфосильных остатков птиц из различных регионов Европы использованы как материалы крупных сводок [30, 31, 292 и др.], так и широкий спектр отдельных работ, в совокупности охватывающих сведения из более чем 600 литературных источников. Для количественного выражения различий между относительными показателями (встречаемости) при проведении сравнения реконструируемого по ископаемым остаткам и современного фаунистических комплексов водоплавающих птиц использовался G-тест [331]. Для сравнения структуры современного и древнего сообществ водоплавающих вычислялся индекс Морисита [291, 303]. Для оценки видового разнообразия использовался индекс Симпсона, а выравненность сообщества определялась на основании индекса Камарго [291].

Порядок следования таксономических форм в таблицах соответствует систематическому списку согласно новейшему двухтомному изданию по птицам Западной Палеарктики [330].

Внутривидовая структура орнитофауны центральной Европы. В основу реконструкции хода послеледникового расселения птиц на территории Европы и выяснения особенностей формирования орнитофауны Беларуси мы положили ареалогический анализ таксономических форм, включая подвиды политипических видов птиц и монотипические виды. В соответствии с этим на первом этапе нами проведены идентификация и отбор форм, составляющих предмет исследований, т. е. видов и подвидов, имеющих в территориальном плане отношение к центральной части Европы. С этой целью нами проанализированы основные фаунистические сводки по птицам Западной Палеарктики [179, 248, 249, 250, 252, 252, 253, 254, 255, 256, 271, 330], территории бывшего СССР, России и Беларуси [140, 175, 176, 177, 178, 196, 209 и др.], сопредельных и близлежащих стран Европы [262, 263, 295, 296, 342, 343], атласы по ареалам отдельных групп птиц [328, 354], а также некоторые тематические публикации, включая материалы по анализу подвидовой структуры птиц Беларуси [43, 44, 45, 127].

Всего для ареалогического анализа, разработки типизации ареалов и выделения на этой основе орнитофаунистических комплексов были привлечены и закартированы данные о распространении более чем 500 монотипических видов и подвидовых форм птиц Западной Палеарктики, из которых в процессе анализа отобрано 258, имеющих непосредственное отношение к региону исследований (табл. 1.1). На территории Беларуси этим формам в настоящее время свойствен различный территориальный статус:

распространенные на всей территории Беларуси (tot.);

имеющие границу ареала на территории Беларуси (lim.);

основной ареал вне пределов страны, но известны факты нерегулярного гнездования или локалитеты (loc.);

зона интерградации с другими родственными формами затрагивает территорию страны либо граница ареала находится в непосредственной близости от границ страны (int.).

Таблица 1.1. Формы, включенные в ареалогический анализ, и их территориальный статус в Беларуси

Латинское название	Русское название	Территориальный статус в Беларуси				
		tot.	lim.	loc.	int.	Примечания
1. <i>Gavia arctica arctica</i> L.,1758	Чернозобая гагара		+			
2. <i>Tachybaptus ruficollis ruficollis</i> Pallas,1764	Малая поганка	+				
3. <i>Podiceps cristatus cristatus</i> L.,1758	Большая поганка	+				
4. <i>Podiceps grisegena grisegena</i> (Boddaert,1783)	Серошекая поганка	+				
5. <i>Podiceps auritus</i> L.,1758	Красношейная поганка		+			
6. <i>Podiceps nigricollis nigricollis</i> Brehm,1831	Черношейная поганка		+			
7. <i>Phalacrocorax carbo sinensis</i> Blumenbach,1796	Большой баклан	+				
8. <i>Botaurus stellaris stellaris</i> L.,1758	Большая выпь	+				
9. <i>Ixobrychus minutus minutus</i> L.,1758	Малая выпь	+				
10. <i>Nycticorax nycticorax nycticorax</i> L.,1758	Кваква		+			
11. <i>Egretta alba alba</i> L.,1756	Большая белая цапля		+			
12. <i>Ardea cinerea cinerea</i> L.,1758	Серая цапля	+				
13. <i>Ciconia nigra</i> (L.,1758)	Черный аист	+				
14. <i>Ciconia ciconia ciconia</i> L.,1758	Белый аист	+				
15. <i>Cygnus olor</i> (Gmelin,1789)	Лебедь-шипун	+				
16. <i>Cygnus cygnus</i> (L.,1758)	Лебедь-кликун			+		
17. <i>Anser anser anser</i> L.,1758	Серый гусь	+				
18. <i>Tadorna tadorna</i> (L.,1758)	Пеганка			+		
19. <i>Anas penelope</i> L.,1758	Свиязь			+		
20. <i>Anas strepera strepera</i> L.,1758	Серая утка	+				
21. <i>Anas crecca crecca</i> L.,1758	Чирок-свистунок	+				
22. <i>Anas platyrhynchos platyrhynchos</i> L.,1758	Кряква	+				
23. <i>Anas acuta acuta</i> L.,1758	Шилохвость	+				
24. <i>Anas querquedula</i> L.,1758	Чирок-трескунок	+				
25. <i>Anas clypeata</i> L.,1758	Широконоска	+				
26. <i>Aythya ferina</i> L.,1758	Красноголовый нырок	+				

2.1. Концепция рефугиального формообразования и постгляциального расселения птиц

Исследования, посвященные реконструкции состава и анализу истории формирования фауны Палеарктики либо ее регионов, известны с конца XIX и начала XX века из работ М. А. Мензбира и его последователей П. П. Сушкина, А. Я. Тугаринова, Б. К. Штегмана, Е. Д. Козловой, Л. А. Портенко, П. В. Серебровского и др. Развитие заложенных этими исследованиями основ более или менее успешно происходило и в дальнейшем по мере совершенствования зоогеографических взглядов, уточнения и конкретизации данных палеогеографии, накопления полеонтологических данных [11, 12, 13, 22, 23, 25, 81, 113, 114, 157, 164, 234, 235, 237, 238, 239, 240, 279, 280, 293, 348, 349, 350 и др.], хотя в большинстве своем постепенно сводилось главным образом к зоогеографическому районированию, совершенствованию его принципов и критериев. При этом в течение долгого времени полагалось, что плейстоценовая эпоха оледенений была крайне опустошительной для европейской флоры и фауны.

Вместе с тем неуклонное накопление фактов и их критический анализ привели к укреплению в настоящее время среди европейских исследователей убежденности, что бытовавшее первоначально представление о почти полном уничтожении европейской биоты в результате плейстоценовых оледенений не подтверждается имеющимися в распоряжении ученых данными [234, 237]. Наоборот, появилось много свидетельств, что результат этих оледенений на самом деле был не столь уж катастрофичным. На основании находок ископаемых остатков установлено, что практически все роды и виды, известные с начала плейстоцена на территории Европы, сохранились и в голоцене [94, 301, 305]. Исследования по палеоботанике подтвердили, что современная флора также присутствовала уже в течение среднего плейстоцена и что за последующий период изменения затронули скорее распространение, чем видовое разнообразие растительного мира Европы [230]. Даже в пиковые фазы последнего оледенения оставались, по крайней мере в отдельных местах, условия для выживания всех современных видов растений, включая наиболее термофильные из них [49, 321, 344]. Существует достаточно доказательств существования плейстоценовых рефугиумов биоты, свойственной современной неморальной зоне Европы. На основании изучения ископаемых остатков различных видов и групп животных и растений нахождение таких ледниковых убежищ установлено в ряде мест Западной Европы, Средней и Восточной Азии. Правда, есть некоторые расхождения в оценке их количества в Евразии — от 6 до 14 [101, 294].

Предполагается, что в периоды максимумов оледенений плейстоцена, когда почти вся свободная от ледяного покрова территория Северного полушария была покрыта холодными степями и тундрой, европейская палеарктическая лесная фауна, как и термофильные элементы нелесных местообитаний, могли сохраниться в отдельных рефугиумах юго-западной и юго-восточной Европы. В Восточной Европе рефугиумы находились на Волыно-Подольской возвышенности, в южной части Среднерусской и Ставропольской возвышенностей, на Южном Урале, а в Азии — в юго-западной ее части [7, 63, 351 и др.], в западной части Казахстана [5], в регионе Байкальской Сибири [63], в Кузнецком Алатау, Приморском крае и других местах [35]. Одним из крупнейших плейстоценовых рефугиумов считается Большой Кавказ [294], который, однако, в силу ряда причин не стал столь же существенным, как западно- и восточно-европейские рефугиумы, центром расселения фауны в послеледниковое время [41].

В настоящее время доказано существование значительного рефугиума и центра расселения европейской фауны в Карпатах, где существовали лишь локальные оледенения. Рефугиум состоял, очевидно, из двух обособленных частей — в Закарпатской низменности и Предкарпатье. Именно благодаря наличию ледникового убежища в этом регионе смогли сохраниться эндемичные формы, например, некоторых диплопод [41].

Реконструкции истории фауны в плейстоценовую эпоху достаточно конструктивно базируются сейчас на идее рефугиумов. В наиболее системном виде положения теории рефугиумов

для территории Голарктики первоначально нашли отражение в концепции «центров расселения» де Латтина [293]. В последующем данная концепция, основанная на изучении ареалов прежде всего насекомых, была не только успешно подтверждена, но и уточнена установлением новых центров расселения, например, при изучении птиц Восточной Сибири [113, 114].

Возникновение и развитие такого нового научного направления, как филогеография, исследующего распространение генотипов во времени и пространстве с использованием молекулярных маркеров, дало новые фактические подтверждения теории рефугиумов. Ряд современных молекулярно-генетических исследований таких разнообразных животных, как нелемнгоидный кузнечик-коноцефалид *Chorthippus parallelus* [246, 247, 274, 298, 334], ежи *Erinaceus europaeus* и *E. concolor* [327, 329], бурый медведь *Ursus arctos* [286, 336], гребенчатый тритон *Triturus cristatus* [353], группа землероек *Sorex araneus* [269, 338], а также некоторых видов древесных растений — дуб *Quercus robur* и *Q. patraea* [260, 266, 267, 268, 320, 358], бук *Fagus silvatica* [259], черная ольха *Alnus glutinosa* [283], убедительно продемонстрировали роль южных полуостровов Европы как рефугиумов в течение оледенений. Выявленные генетические связи указывают на то, что современные таксоны ведут свое начало из этих рефугиумов. Таким образом, подтверждаются многочисленные палеонтологические данные о том, что большинство животных и растений, в настоящее время распространенных в Европе, в период максимума валдайского оледенения (ок. 20—18 тыс. лет назад) обитали в рефугиумах на Иберийском, Апеннинском и Балканском полуостровах и некоторые — на полуострове Малая Азия, в районе Кавказа и Каспийского моря.

Согласно современным воззрениям возникновение некоторых молодых видов, но в большей степени подвидов животных связано с событиями четвертичного периода, которые способствовали интенсивному формообразовательному процессу [73, 74, 101, 185, 236]. В упрощенном виде это можно представить так, что нарастание оледенения приводило к оттеснению популяций видов в южные регионы, формированию разрывов (дизъюнкций) сплошного ареала и образованию географически изолированных субпопуляций. В результате создавались благоприятные условия для аллопатрического видо- и формообразования. Оттесненные и разделенные ледниками субпопуляции не только перенесли в рефугиумах неблагоприятный период, но приобрели новые специфические морфологические признаки и функциональные адаптации, определившие в дальнейшем их таксономическую дифференциацию и, вероятно, характер распространения.

Если говорить вообще по поводу способов происхождения новых форм, то, несмотря на многообразие теоретических выкладок, аллопатрическое видообразование считается наиболее характерным для животных [35]. В подтверждение этой же точки зрения, рассуждая об экологических закономерностях эволюции, академик С. С. Шварц [216] констатировал, что, несмотря на логику доводов о возможности симпатрического видообразования, основным остается географическое, т. е. происходящее вследствие территориальной изоляции. Именно он придавал подвидам статус «географически локализованных форм проявления вида, характеризующихся комплексом морфологических, физиологических и экологических особенностей, отражающих пути приспособления вида к различным условиям географической среды и указывающих на возможные пути его эволюционных преобразований» [215]. Еще ранее, анализируя факторы эволюции, И. И. Шмальгаузен [217] также пришел к выводу, что не генетическая, а пространственная или экологическая изоляция играет основную роль на ранних этапах расхождения новых форм. По признанию Н. Н. Карташева [74], симпатрическое видообразование без географической изоляции у птиц можно предполагать лишь теоретически, так как неоспоримых доказательств пока нет.

Нельзя не отметить, что гибридизация, которая признается важным источником наследственной изменчивости, тоже может играть существенную роль в видообразовании некоторых групп позвоночных животных, прежде всего рыб, амфибий и рептилий [14, 15, 51, 52, 53, 159]. Однако, описывая многочисленные свидетельства гибридизации у птиц и постулируя широкое распространение явления интрогрессии, приводящего к формированию популяций с собственными генетическими свойствами, Е. Н. Панов [159] констатирует, что многие результаты, полученные в естественных и экспериментальных условиях, свидетельствуют о существовании естественного отбора против гибридов. Вместе с тем со ссылкой на ряд работ [278, 323, 332, 341] он отмечает случаи, когда появление плодовитого потомства возможно лишь в некоторых вариантах реципрокных и возвратных скрещиваний, или даже когда в результате таких скрещиваний фертильными оказываются потомки лишь одного пола, и это,

по мнению автора, может создавать ситуацию типа «бутылочного горлышка», приводящую, как известно, к формированию генетически дифференцированной популяции. При этом, однако, подчеркивается, что имеющихся исследований в этой области пока чрезвычайно недостаточно, чтобы делать какие-то однозначные выводы. Косвенным подтверждением эволюционной перспективности некоторых гибридных популяций может служить их расселение в новые, еще не занятые местообитания [158] либо вытеснение родительских форм гибридными потомками [284]. Эти доводы окажутся полезными при рассмотрении в следующей главе данной монографии случаев возможного формирования самостоятельных ареалов подвидовыми формами предположительно гибридного происхождения.

Разделение видов на небольшие субпопуляции в нестабильных и достаточно разнородных или относительно быстро меняющихся условиях среды может привести как к их вымиранию, так и к быстрой эволюции. Это определяется случайным дрейфом генов, который происходит с большей скоростью в маленьких популяциях, либо следствием естественного отбора, когда организмы отбираются по максимальной пригодности к жизни в экосистемах, имеющих очень небольшие различия. Общеизвестно, что во время фрагментации и изоляции популяции процесс видообразования происходит наиболее активно [104, 114, 229, 233]. Результатом этого процесса может быть возникновение как новых видов, так и внутривидовых таксономических форм.

Вполне реальным выглядит образование разрывов ареалов и их фрагментации в результате событий ледникового периода, как и проявление адаптивной радиации тех таксонов, для которых сложившаяся в тот период на большей части территории обстановка оказалась не вполне благоприятной. Считается, например, что в фауне Европы к видам, сформировавшимся в плейстоцене вследствие ледниковой дизъюнкции ареала исходного вида, относятся короткопалая (*Certhia brachydactyla*) и обыкновенная (*Certhia familiaris*) пищухи, обыкновенный (*Luscinia luscinia*) и южный (*Luscinia megarhynchos*) соловьи, красноголовый (*Regulus ignicapillus*) и желтоголовый (*Regulus regulus*) королики, многоголосая (*Hippolais polyglotta*) и зеленая (*Hippolais icterina*) пересмешки, светлобрюхая (*Phylloscopus bonelli*) и восточная светлобрюхая (*Phylloscopus orientalis*) пеночки, зеленый (*Picus viridis*) и седой (*Picus canus*) дятлы и некоторые другие [13, 39, 101, 343]. Но гораздо более обычным результатом, очевидно, было формирование менее дифференцированных внутривидовых форм.

Исходя из рефугиальной концепции быстрого эволюционирования популяций и возможных разных темпов этого процесса у неодинаковых по уровню численности изолятов мы, по выражению А. А. Назаренко [114], приходим к необходимости концептуально признать реальность возникновения разной степени изменчивости изолированных популяций за одинаковый период времени. К тому же надо заметить, что в плейстоцене установлено не менее 4 крупных циклов оледенений, при которых могли происходить все новые разделения, а в последующем, при потеплении, восстановления взаимодействия популяций. Поэтому период независимого эволюционирования разделенных фрагментов популяций мог продолжаться как в течение одного, так и нескольких циклов оледенений. При этом различия по времени могут составлять десятки и даже сотни тысяч лет. Все это делает понятным логику формирования не только полноценных, хотя и близких, видов, но и в большей или меньшей степени выраженных подвидов.

Хотя влияние ледниковой фрагментации ареалов и территориальной изоляции популяций на ускорение микроэволюционных процессов и таксономической дифференциации широко признается в современных исследованиях, остается открытым вопрос, был ли этот путь формообразования универсален. То есть, свойствен ли он всем либо по крайней мере значительному большинству современных внутривидовых форм птиц умеренной зоны Палеарктики. Поэтому в изоляционистской рефугиальной концепции формообразования одной из основных проблем остается установление возраста подвидов. В случае если их возраст превышает продолжительность голоцена или хотя бы примерно сравним с ней, т. е. составляет не менее 10—13 тыс. лет, можно более обоснованно говорить об аллопатрическом формообразовании и реиммиграционном формировании подвидовых ареалов, а также оценивать их «вклад» в становление видового ареала в целом. Доказательства более молодого возраста подвидовых форм должны свидетельствовать либо о существовании симпатрического формообразования (механизмы которого могут быть различными), либо о наличии или возникновении изолирующих межпопуляционных барьеров и других условий для аллопатрического формообразования уже после завершения оледенений плейстоцена.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
<i>Глава 1. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.</i>	4
<i>Глава 2. РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ПОСЛЕЛЕДНИКОВОМ ФОРМИРОВАНИИ ФАУНЫ ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ</i>	14
2.1. Концепция рефугиального формообразования и постгляциального расселения птиц. . . .	15
2.2. Развитие орнитогеографических взглядов в Беларуси	20
<i>Глава 3. ОРНИТОФАУНИСТИЧЕСКИЕ ГОЛОЦЕНОВЫЕ КОМПЛЕКСЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЕВРОПЫ И МОДЕЛИ ПОСЛЕДНИКОВОГО РАССЕЛЕНИЯ</i>	23
3.1. Западноевропейский континентальный орнитофаунистический голоценовый комплекс. .	26
3.2. Скандинаво-балтийский орнитофаунистический голоценовый комплекс.	37
3.3. Центральноевропейский орнитофаунистический голоценовый комплекс	40
3.4. Восточноевропейский орнитофаунистический голоценовый комплекс	43
3.5. Трансевропейский орнитофаунистический голоценовый комплекс.	49
3.6. Европейско-сибирский орнитофаунистический голоценовый комплекс	52
3.7. Центральноеазиатско-европейский орнитофаунистический голоценовый комплекс.	57
3.8. Сибирско-европейский орнитофаунистический голоценовый комплекс	61
3.9. Западноазиатско-европейский орнитофаунистический голоценовый комплекс.	63
3.10. Транспалеарктический орнитофаунистический голоценовый комплекс	67
3.11. Субкосмополитный орнитофаунистический голоценовый комплекс	72
<i>Глава 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОРНИТОФАУНОГЕНЕЗА ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЕВРОПЫ В ПЛЕЙСТОЦЕН-ГОЛОЦЕНЕ</i>	74
4.1. Ледниковая изоляция и формообразование.	77
4.2. Сохранение фенотипической однородности популяций в период оледенений.	82
4.3. Внесредиземноморские ледниковые убежища Европы и их роль в орнитофауногенезе. . .	85
4.4. Евразийские центры расселения и европейско-азиатские фаунистические связи	88
4.5. Перигляциальные плейстоценовые ареалы криофильных форм	89
4.6. Основные направления иммиграционного орнитофауногенеза в позднем плейстоцене и голоцене центральной Европы	90
<i>Глава 5. ГЕОХРОНОЛОГИЯ И ЭТАПЫ ОРНИТОФАУНОГЕНЕЗА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ.</i>	94
5.1. Период до начала позднего плейстоцена	95
5.2. Микулинское межледниковье	97
5.3. Валдайское (вюрмское, или поозерское) оледенение	101
5.4. Позднеледниковый этап (поздний плейстоцен).	109
5.5. Послеледниковая эпоха (голоцен)	112

Глава 6. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОРНИТОФАУНЫ.	115
6.1. Зоогеографическая структура орнитофаунистических голоценовых комплексов центральной Европы	116
6.2. Особенности формирования ареалов политипических видов	122
Глава 7. ОРНИТОФАУНИСТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ ВТОРОЙ ПОЛОВИНЫ ГОЛОЦЕНА ПО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ.	125
7.1. Сведения о субфоссильных остатках птиц, найденных на территории Беларуси.	126
7.2. Состав ископаемых остатков птиц стоянки «Осовец-2».	130
7.3. Реконструкция и анализ структуры населения и статуса водно-болотных птиц в суббореале голоцена.	132
Глава 8. СОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ОРНИТОФАУНЫ БЕЛАРУСИ.	136
8.1. Результаты орнитофауногенеза и тенденции динамики фауны птиц на территории Беларуси в XX веке	137
8.2. Динамика распространения и статуса птиц Беларуси в современных условиях глобальных изменений климата	140
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	145
ЛИТЕРАТУРА.	147
ПРИЛОЖЕНИЯ	157