

К ИСТОРИИ АРЕАЛА ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ

В.Ю. Ратников

Воронежский государственный университет, г. Воронеж
vratnik@yandex.ru

Живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) в настоящее время имеет огромный ареал, простирающийся с запада на восток почти через всю Евразию (Engelmann et al., 1985; Ананьева и др., 2004). Из настоящих ящериц это единственный вид, имеющий две формы размножения: живородящую и яйцекладущую (Odierna et al., 2001; Surget-Groba et al., 2001). Большую часть ареала населяют живородящие популяции. Яйцекладущие были обнаружены в крайней юго-западной части видового ареала: северо-западной Испании, юго-западной Франции и Словении-Хорватии. Причем живородящие и яйцекладущие популяции в настоящее время между собой не контактируют (Heulin et al., 2000). В последнее время появилось много работ, посвященных изучению хромосомного набора, генетической структуры и морфологической изменчивости этого вида. Особый интерес вызывает слабая морфологическая изменчивость в пределах русской части ареала (Guillaume et al., 2006). Различия в популяциях являются основанием для размышлений об их эволюционном и биогеографическом значении (Odierna et al., 2001, 2004; Surget-Groba et al., 2001, 2006 и др.). Предлагаемые сценарии возникновения современного географического распределения популяций опираются исключительно на данные о хромосомных и молекулярных различиях и используют гипотезу постоянных миграций видов на юг при наступлении материковых льдов и на север при их отступлении в течение плейстоцена. Время возникновения живорождения оценивается в интервале от 2 до 0,5 млн. лет назад (Surget-Groba et al., 2001).

В последние десятилетия были найдены ископаемые остатки живородящей ящерицы как на территории Западной Европы, так и в Европейской России. Они хоть и не многочисленны, но, тем не менее, являются фактами существования вида в какое-то время в каком-то месте. Кроме того, несколько изменились представления геологов и палеонтологов на характер миграций органического мира в позднем кайнозое. Во время материковых оледенений происходило смещение тундровой зоны на юг, а степной – на север. При этом лесные пространства дробились, приобретали мозаичный характер и становились все меньше. В результате, в обрамлении ледников образовывалась обширная перигляциальная гиперзона, в пределах которой развивались своеобразные ландшафты: перигляциальные тундры, лесотундры, лесостепи, степи, тундролесостепи, редколесья (Барышников, Маркова, 2002; Рековец, Надаховский, 2007). Эта гиперзона включала и остатки лесной растительности в виде отдельных лесных массивов в долинах рек (рефугиумы). В горах также развивались оледенения. Похолодание климата сопровождалось смещением границ ландшафтных поясов, и ледовые шапки гор распространялись на значительно большую площадь, чем ныне. Альпийская зона снижалась, степная – расширялась и поднималась ей навстречу, а лесная сокращалась. При таком изменении конфигурации природных зон Кавказ, например, не мог быть рефугиумом для лесной растительности и лесной фауны Восточно-Европейской равнины, поскольку постоянно отделялся от них степной зоной.

При потеплении ледники отступали, зональность постепенно восстанавливалась, причем лесная зона образовывалась за счет расширения лесов из рефугиумов в долинах рек по мере увеличения влажности на плакорах, отодвигая к югу степи, а к северу – тундры.

Ареалы животных не только постоянно изменяли очертания и площадь вслед за изменениями растительности, но могли со временем и поменять расположение. В пол-

ной мере это относится к видам закрытых биотопов, местообитания которых связаны с территориями лесов. Приобретение лесами мозаичного характера распространения с последующим уменьшением до рефугиумов в течение оледенений и расширение лесных площадей в течение межледниковий влекло за собой соответствующие изменения ареалов лесных видов животных (Ратников, 2009).

В соответствии с этими представлениями можно предложить следующую схему развития событий. У живородящей ящерицы, которая является типичным представителем закрытых биотопов, ареал испытывал значительные изменения: в периоды наступления ледников он дробился на части, каждая из которых постепенно сокращалась, вплоть до полного исчезновения некоторых из них. При отступлении ледников популяции в сохранившихся лесных массивах снова расширяли свои площади обитания, могли соединяться и снова образовывать общий обширный ареал. При этом какие-то популяции могли так и остаться в изолированном состоянии.

Самые древние на сегодняшний день ископаемые остатки живородящей ящерицы происходят из местонахождения Kärlich G в юго-западной Германии и датируются стадией III Кромерского комплекса среднего плейстоцена (Holman, 1998). Это примерно соответствует мучкапскому межледниковью раннего неоплейстоцена Восточно-Европейской шкалы или немного моложе, т.е. около 540 тыс. лет назад. По мнению Н.С. Болиховской (1995), мучкапское межледниковье являлось самым влажным термомеханизмом плейстоцена и отличалось почти повсеместным развитием лесов. В это время единый ареал *Z. vivipara*, скорее всего, охватывал и юго-западные районы его современного распространения (от гор Кантабрии в Испании до Пиренейских и Аквитанских регионов южной Франции), и Северо-Западную Европу [в местонахождении Voxgrove в Англии найдены остатки, возможно, принадлежавшие живородящей ящерице и датированные IV стадией Кромерского комплекса (Holman, 1998), т.е. немного моложе остатков из Kärlich G]. У нас сейчас нет никаких палеонтологических доказательств, что в это время ее ареал простирался к востоку от Германии. Но палеогеографическая ситуация такой возможности не исключает. Видимо, тогда *Z. vivipara* была еще яйцекладущей. В последующие ледниковые эпохи ареал живородящей ящерицы дробился на части, а в межледниковья, при восстановлении лесной зоны, происходило слияние разобщенных популяций. Однако во все последующие межледниковья, в связи с их меньшей влажностью, лесная зона распространялась на меньшие площади, и самые юго-западные популяции могли остаться изолированными. Господство степей в плейстоценовых ландшафтах юга Русской равнины впервые проявляется в начале лихвинского межледниковья, около 440 тыс. лет назад (Болиховская, 1995). Живорождение могло возникнуть в восточных популяциях как приспособление к более суровым условиям существования во время оледенений. Юго-западные же популяции, существовавшие в более мягком климате и изолированные от приспособившихся к живорождению восточных популяций, остались яйцекладущими.

Разобщение как яйцекладущих, так и живородящих популяций *Z. vivipara*, обусловливало прекращение обмена генами между ними и длительное самостоятельное существование. Это привело к появлению как генотипических, так и фенотипических различий между представителями популяций в настоящее время.

Когда же *Z. vivipara* заселила полностью свой современный ареал? Высказывалось предположение, что это произошло в течение голоцена (Хабибуллин, 2002). Однако совершенно очевидно, что ареалы **всех** современных видов приняли современные очертания в течение голоцена. Вопрос следует поставить по-другому: когда живородящая ящерица проникла далеко на восток? Ее достоверные ископаемые находки пока известны начиная с конца раннего неоплейстоцена только в Западной Европе. На территории Восточной Европы ископаемые остатки *Z. vivipara* происходят лишь из голо-

ценовых отложений Башкирии, а в Азии известно пока только два местонахождения: одно (Лиственка) голоценового возраста, а другое (Пещера Окладникова) датируется плейстоценом (Гутиева, Чхиквадзе, 1990; Ратников, 2009). Чтобы распространиться от Западной Европы до Дальнего Востока, переправляясь через многие крупные реки голоценового времени, по моему мнению, не достаточно. Скорее всего, освоение этой территории началось раньше, хотя палеонтологических доказательств этого мы пока не имеем.

Материковые льды в Сибири имели меньшее распространение, чем в Европе (Монин, Шишков, 1979), и после проникновения живородящей ящерицы в Азию сибирская часть ее ареала подвергалась значительно меньшему ледниковому воздействию, чем европейская. Во всяком случае вряд ли она часто дробилась на части, а скорее всего, постоянно оставалась достаточно обширной. Возможно, поэтому морфологическая изменчивость этой ящерицы на столь громадной территории столь незначительна.

ЛИТЕРАТУРА

Ананьева Н.Б., Орлов Н.А., Халиков Р.Г. и др. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: ЗИН РАН, 2004. 232 с.

Барышников Г.А., Маркова А.К. Животный мир (териокомплексы позднего плейстоцена) // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. М.: Геос, 2002. С. 123-138.

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

Гутиева Н.В., Чхиквадзе В.М. Гигантская лягушка из плейстоцена пещеры Окладникова (Горный Алтай) // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки (Доклады международного симпозиума). Новосибирск, 1990. С. 132-134.

Монин А.С., Шишков Ю.А. История климата. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 407 с.

Ратников В.Ю. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов / Тр. НИИ геологии Воронеж. ун-та. Вып. 59. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2009. 91 с.

Рековец Л.И., Надаховский А. Эволюция биоценозов перигляциальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы // *Vestnik zoologii*. 2007. V. 41, № 3. С. 197-206.

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

Engelmann W-E., Fritzsche J., Günther R., Obst F.J. Lurche und Kriechtiere Europas. Leipzig: Neumann Verlag, 1985. 420 S.

Heulin, B., Guillaume C., Vorigin N., Serget-Groba Y., Tagic Z. Further evidence of the existence of oviparous populations of *Lacerta (Zootoca) vivipara* in the NW of the Balkan Peninsula // *C.R. Acad. Sci. Paris*. 2000. V. 323. P. 461-468.

Holman J.A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. New York-Oxford: Oxford Univ. Press, 1998. 254 p.

Odierna G., Aprea G., Capriglione T., Puky M. Chromosomal evidence for the double origin of viviparity in the European common lizard, *Lacerta (Zootoca) vivipara* // *Herpetol. J.* 2004. V. 14. P. 157-160.

Odierna G., Heulin B., Guillaume C.-P., Vorigin N. et al. Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* // *Ecography*. 2001. V. 24. P. 332-340.

Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P. et al. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity // *Molecular phylogenetics and evolution*. 2001. V. 18, No. 3. P. 449-459.

Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P. et al. Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity // *Biol. J. of the Linnean Soc.* 2006. V. 87. P. 1-11.