

Шевченко В.В.

О закономерностях
географического распространения
элементов в Казахстане

Дорогой
Талине Яковлевне
с приветием

В. В. ШЕВЧЕНКО

от автора

20 IX - 61. ВШ

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ СЛЕПНЕЙ В КАЗАХСТАНЕ

(Институт зоологии АН КазССР)

Территория Казахстана отличается большой протяженностью и разнообразием географических ландшафтов, биоценозы которых закономерно сменяют друг друга в широтном и долготном направлениях или в зависимости от высоты местности над уровнем моря. Со сменой ландшафтов в той или иной мере изменяется видовой состав и соотношение фаунистических группировок, а также их комплексов. Знание закономерностей географического распространения животных, путей формирования фаунистических комплексов, свойственных отдельным ландшафтам, представляет не только познавательный интерес, но и весьма важно для разрешения целого ряда вопросов большого практического значения. В частности, такие материалы нужны для выявления природных очагов трансмиссивных и паразитарных заболеваний в Казахстане. В этой связи еще в 1946 г. Е. Н. Павловский указывал на необходимость выяснения и уточнения особенностей распространения в Казахстане наиболее важных переносчиков возбудителей болезней.

Огромное большинство многочисленных видов широко распространенного семейства слепней (*Tabanidae*) относится к числу кровососущих двукрылых насекомых. Среди слепней паразитологи находят все новых переносчиков вирусных, бактериальных, протозойных и гельминтных заболеваний, опасных для животных и людей. Известно, что вредоносность кровососов определяется совокупностью географических и биологических факторов: размерами территории, пораженной слепнями, плотностью популяций, сроками проявления массового лёта, активностью нападения и способностью отдельных видов (или всего комплекса) кровососов вызывать среди объектов нападения те или иные отклонения от нормы жизнедеятельности, в том числе различные заболевания.

Как и во многих местностях, в условиях Казахстана слепни являются механическими и, отчасти, специфическими переносчиками ряда заболеваний. Из них наибольшее значение имеют трипанозомоз и туляремия. Вместе с тем имеется ряд косвенных указаний на то, что местные популяции некоторых видов следует отнести к числу распространителей сибирской язвы. Нет также оснований сомневаться в способности слепней распространять и некоторые другие заболевания, в особенности филляриозы. В целом же вопросы паразитируемости среди слепней в условиях Казахстана едва затронуты исследованием. Успешные поиски промежуточных хозяев или переносчиков, в особенности трипанозомозов и филляриозов, во многом зависят от правильного выбора объектов исследования. В этом вопросе знание закономерностей географического

распространения предполагаемых переносчиков, выяснение систематических взаимоотношений между близкими формами приобретают актуальный практический интерес, поскольку эти данные позволят избежать бесплодных поисков вслепую и постановки дорогостоящих и трудоемких экспериментов.

Изучение видового состава и распространения слепней в Казахстане заметно продвинулось за последнее десятилетие. Накопился материал о географическом распространении свыше 70 известных в пределах республики видов. Это число составляет около 90% видового состава для данной территории. Полученные сведения позволили нам изобразить на картах ареалы отдельных видов и сформулировать некоторые зоогеографические обобщения.

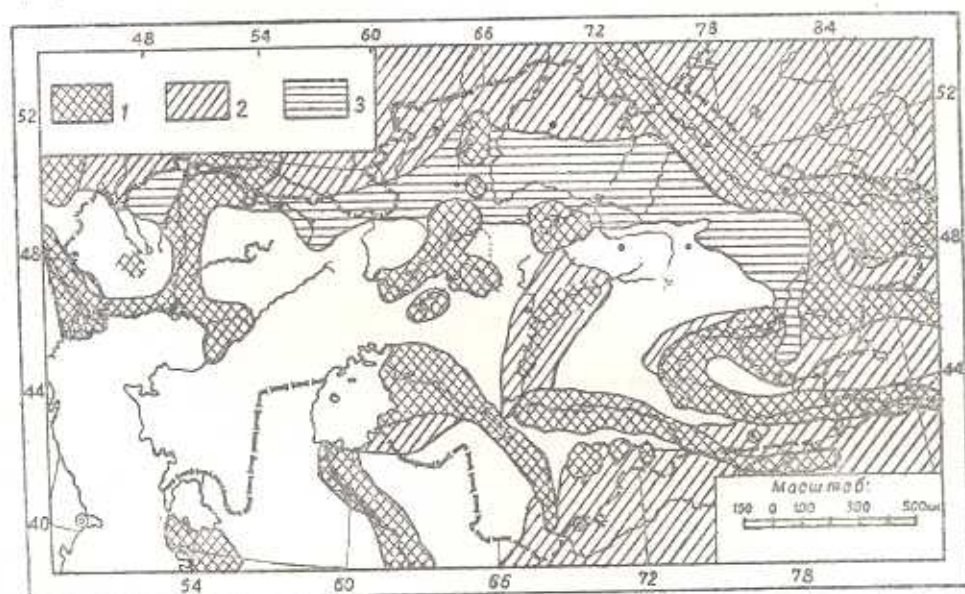


Рис. 1. Относительная плотность популяций слепней в Казахстане: 1 — высокая, 2 — средняя, 3 — малая (по Н. Г. Олсуфьеву с дополнениями автора).

Как показано на карте распределения относительной плотности популяций слепней в Казахстане (рис. 1), эти кровососы наиболее многочисленны в поймах рек, вблизи озер или на горных пастбищах. Нетрудно убедиться, что слепни в массовом количестве встречаются всюду, где сконцентрированы самые ценные для животноводства угодья. Таковы долина Урала, побережья Каспия, Аральского моря, Балхаша, Алакуля, Зайсана. Много слепней в поймах Сыр-Дарьи, Чу, Или, Сарысу, Каратала. Местами они весьма многочисленны в субальпийском и альпийском поясах Тянь-Шаня и на Алтае. Стремясь разобраться во всем многообразии особенностей распространения отдельных видов, населяющих эту обширную страну, мы столкнулись с необходимостью создания соответствующей типологии, отражающей специфику и общность местных фаунистических группировок слепней. Комплексный и региональный характер распространения сходных по очертанию ареалов видов слепней позволяет выделить в пределах палеарктической области по крайней мере девять более или менее однородных фаунистических групп, которые соответствуют фаунам П. П. Сушкина или типам фауны Б. К. Штегмана. К таким фаунистически обособленным группам видов отно-

сятся арктические, сибирские, ангарские, дальневосточные, европейские, средиземноморские, туркестанские, монгольские и центральноазиатские фаунистические элементы. Это сходные по характеру географического распространения виды, представляющие определенное единство многообразия сочленов каждой данной группы. В принципе это однородные, фаунистически неделимые элементы, поэтому их следует принять за основные единицы зоогеографического анализа. Синонимизируя термины фауна и тип фауны, объединяющие однородные фаунистические элементы, мы особо выделяем понятие «фаунистический комплекс», как явление совсем иного порядка и значения. Само название «комплекс» подсказывает, что речь идет о гетерогенном сочетании различных фаунистических элементов в пределах данной области, ландшафта, биотопа. С точки зрения зоогеографии, фаунистические комплексы объединяют исторически сложившиеся, приспособленные к данным условиям обитания, представленные разнородными фаунистическими элементами ассоциации видов, состав и соотношение которых характерны для отдельных ландшафтов или ландшафтно-географических зон.

Прежде чем рассматривать закономерности распространения основных фаунистических элементов, а также состав и структуру фаунистических комплексов, характеризующих экологические особенности местной фауны, уместно вспомнить основные черты, которые характеризуют фауну слепней палеарктической области. По Н. Г. Олсуфьеву, для Палеарктики характерно преобладание видов подрода *Tylostypia*, а также наличие в ее составе своеобразных эндемичных родов *Heptatoma*, *Glaucops*, *Sarkoufia*, *Isshikia*, *Nannorrhynchus* и сравнительная бедность представителей родов *Chrysozona*, *Pangonius*, *Silvius*.

Как уже отмечалось, изучение ареалов большинства палеарктических видов позволило нам выделить девять фаунистических типов, или фаунул, распространение которых в общих чертах совпадает с пределами подобластей Палеарктики. В пределах Казахстана отсутствуют арктические и дальневосточные элементы. Элементы же сибирского, ангарского, европейского, средиземноморского, монгольского, туркестанского, центральноазиатского типов фауны в различных качественных и количественных соотношениях довольно четко и наглядно характеризуют отдельные ландшафты этой обширной территории. Рассмотрим наиболее характерные эколого-фаунистические особенности этих аспектов.

Сибирские фаунистические элементы (рис. 2) имеют центром своего многообразия зону смешанных лесов Европы и Азии. В Казахстане представители этого типа фауны господствуют в горах Южного Алтая и, в меньшей степени, просачиваются довольно далеко в пределы степной зоны, где встречаются в северной ее части среди реликтовых островных лесов. К таким видам относятся *Chrysops nigripes*, *Tabanus (T.) luridus*, *T. (T.) confinis*, *T. (T.) distinguendus*, *T. (T.) tropicus*, *T. (T.) nigricornis*, *T. (T.) fulvicornis*, *T. (T.) montanus*, *T. (in sp.) miculicornis*. Из них *T. (T.) montanus* и *T. (T.) tropicus* проникают далеко к югу в пределы полукустарниково-дерновинисто-злаковых степей.

Ангарские фаунистические элементы характерны для горно-таежных лесов Восточной Сибири. Это (рис. 3) — область многообразия видов данной группы. Слагающие этот аспект виды в своем большинстве генетически связаны с формами предыдущего сочетания.

В пределах казахстанского Юго-Западного Алтая найдено пять представителей ангарского типа: *Chr. suavis*, *T. (T.) altaicus*, *T. (T.) brevis*, *T. (T.) tarandinoides*, *T. (in sp.) geminus*. Они относятся к числу

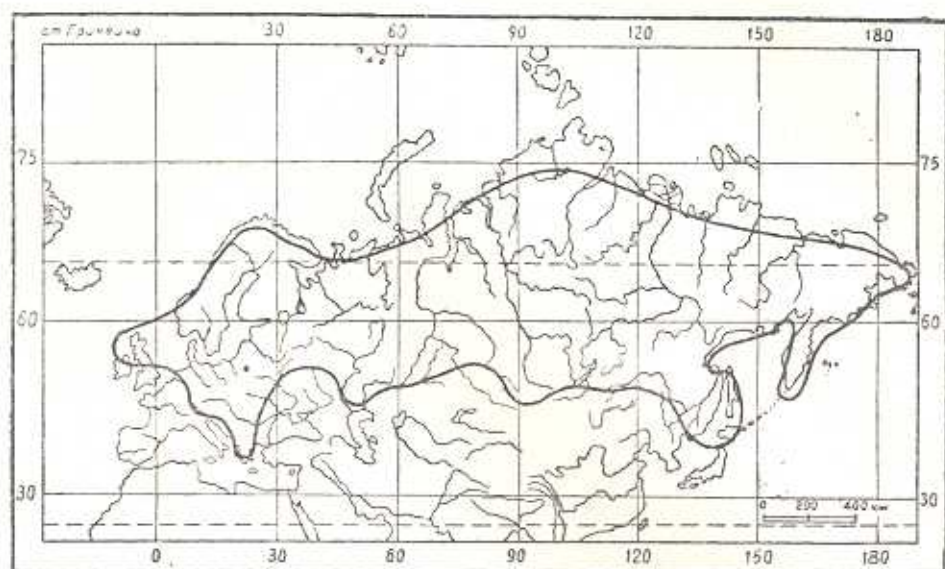


Рис. 2. Распространение сибирских элементов.

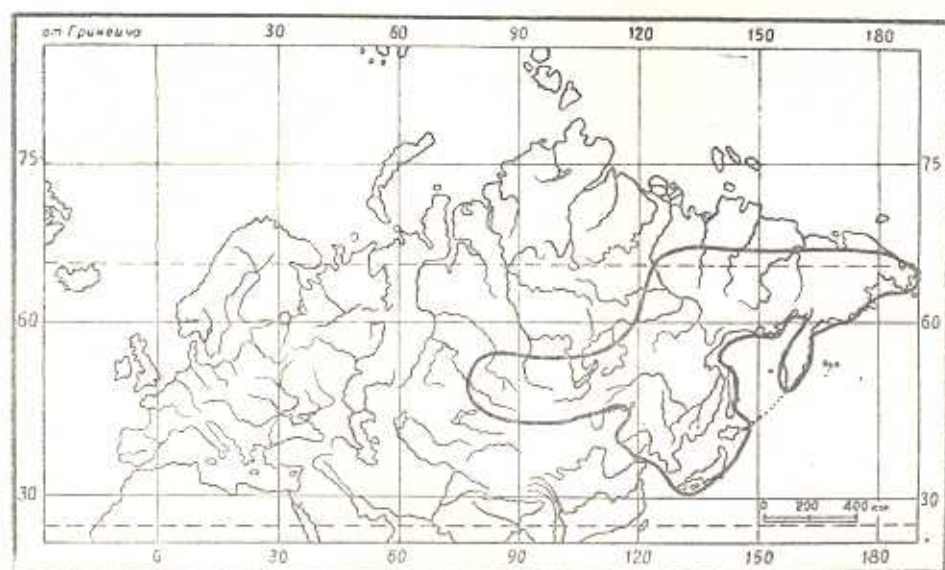


Рис. 3. Распространение алтайских элементов.

сравнительно редких там видов, но как бы подчеркивают специфику Алтайско-Саянской горной страны.

Интересной фаунистической особенностью Алтая является наличие эндемического *T. (T.) altaicus*, близкого к распространенным в таежной полосе *T. (T.) lapponicus* и *T. (T.) borealis*.

Европейские фаунистические элементы (рис. 4) населяют преимущественно широколиственные леса и лесостепь. В Казахстане встречаются 15 видов этой группы, распространенных в степной зоне по ее северным окраинам. Часть из них — *Chr. caeculiens*, *Chr. relictus*, *T. (T.) solstitialis*, *T. (O.) fulvus* — через Алтай проникает сравнительно да-

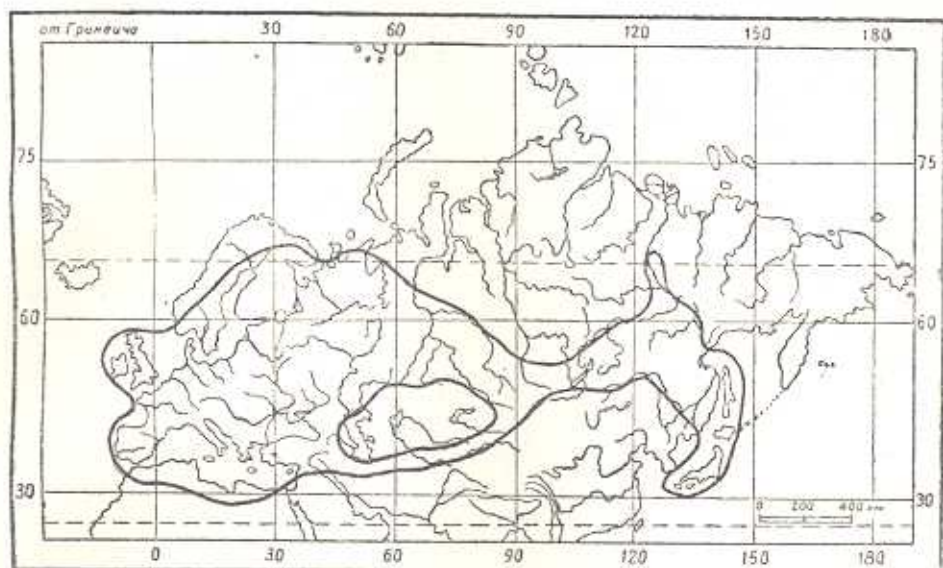


Рис. 4. Распространение европейских элементов.

леко к югу, до Джунгарского, Заилийского и Киргизского Алатау. По пойме Урала некоторые виды достигли побережья Каспия.

Средиземноморские фаунистические элементы (рис. 5) представлены не только эндемичными для стран Средиземноморья видами, но и формами, которые проникают в Среднюю Азию и Казахстан до Юго-Восточной Монголии через Закавказье и Иран, главным образом по предгорьям и низкогорьям этих стран. В Казахстане мы насчитываем 14 представителей данного аспекта. Отдельные виды, например *T. grandis*, проникают к северо-востоку до Тарбагатая, а пустынный *T. (O.) agrestis* местами выклинивается в пределы дерновинистых степей.

Туркестанские фаунистические элементы представлены видами, на-

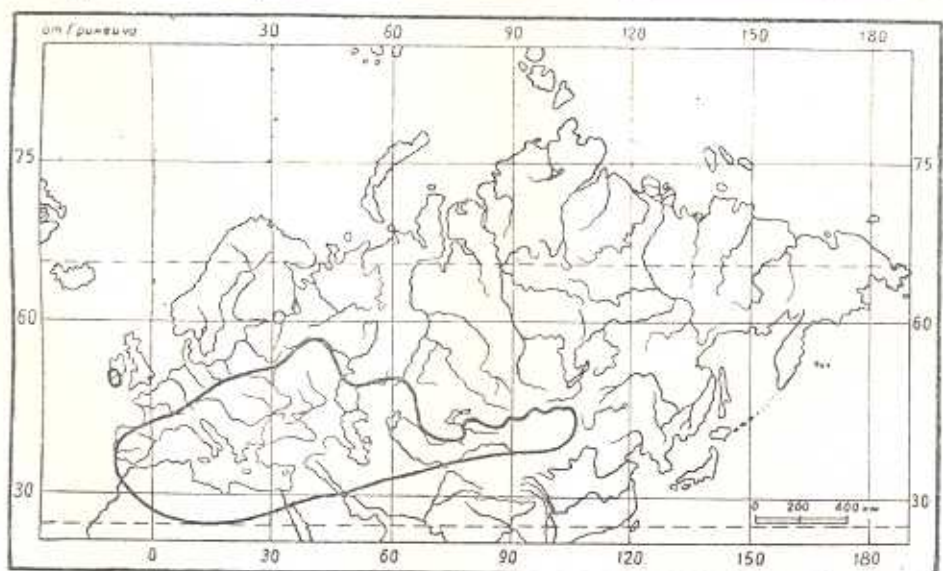


Рис. 5. Распространение средиземноморских элементов

селяющимися мезофильные и галофитные биотопы пустынной зоны и туган по рекам Средней Азии и Казахстана (рис. 6). В пределах Казахстана встречается десять видов данной группы. Среди них один представитель эндемичного подрода — *Chr. (Turanochrysops) stuckelbergi*. За небольшим исключением это равнинные виды, только *T. golovi* проникает по степным биотопам до средних поясов Тянь-Шаня.

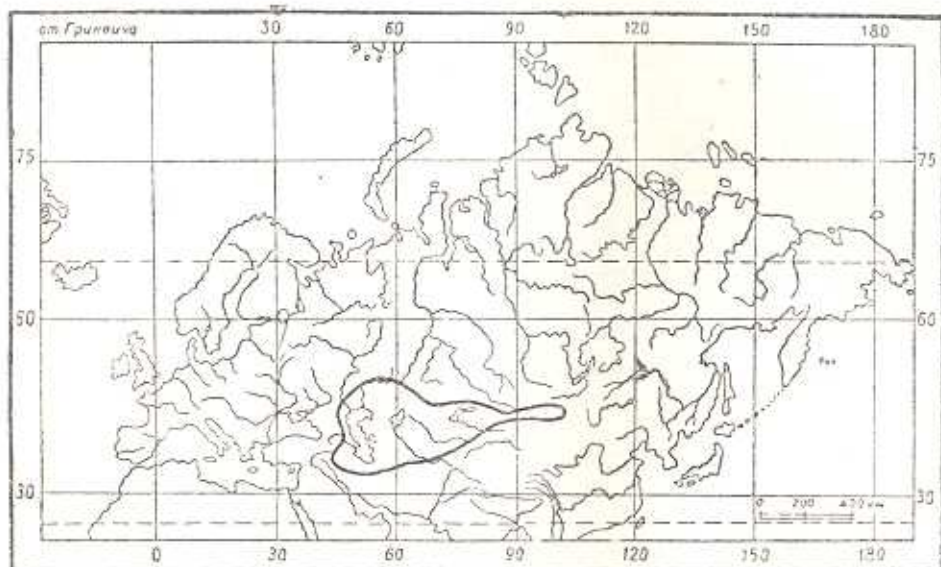


Рис. 6. Распространение туркеставских элементов.

Монгольские фаунистические элементы характерны для северо-восточных окраин степной и пустынной зон Палеарктики (рис. 7). Отдельные представители этого аспекта довольно далеко проникают к

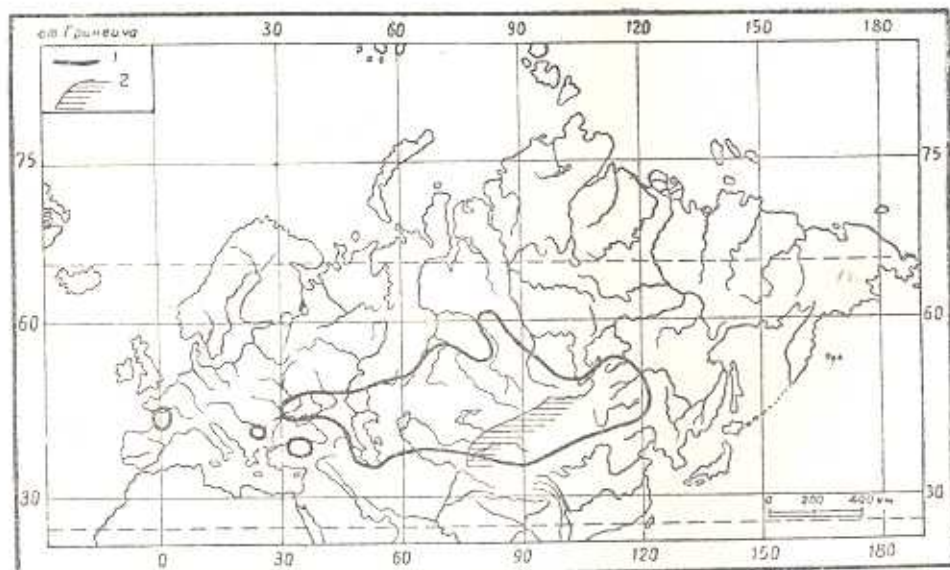


Рис. 7. Распространение монгольских и центральноазиатских элементов: 1 — монгольские, 2 — центральноазиатские.

северу, а также на запад до устья Дуная и южных районов Франции. По-видимому, там существуют изолированные популяции, быть может не идентичные с восточными формами. В Казахстане встречается 13 видов данной группы, распространенных в степной зоне и в пустынях северного (монгольского) типа. Это главным образом равнинные виды. Только *T. (T.) peculiaris*, *Chrsz. turkestanica* вслед за степными биотопами проникают в горах Восточного Тянь-Шаня на высоты порядка 2000—2500 м над ур. м.

Центральноазиатские фаунистические элементы (рис. 7) представлены группой видов, эндемичных для Памира и Тянь-Шаня. В пределы Алтая они не проникают далее его юго-западных отрогов. Генетически центральноазиатские виды близки с родственными формами из составов средиземноморского, европейского и монгольского типов фауны. В горах Тянь-Шаня обнаружено 12 видов этой группы. Многие из них занимают все Памиро-Тяньшаньское нагорье до восточных хребтов Тарбагатай. Западный Тянь-Шань хорошо характеризуется наличием ряда эндемичных, сравнительно недавно выделившихся видов. Только один представитель *T. (T.) turkestanus* проникает до юго-западных отрогов Алтая.

Выяснив черты распространения основных элементов фауны, легко представить состав, структуру и экологические особенности главных фаунистических комплексов. В соответствии с ландшафтно-географическими зонами в равнинных частях Казахстана и Средней Азии доминируют степной и пустынный комплексы, а в горных местностях на востоке довольно четко вырисовывается своеобразие Западно-Тяньшаньского, Восточно-Тяньшаньского и Алтайского фаунистических комплексов. Перечисленные комплексы достаточно ясно различаются прежде всего доминированием представителей определенного фаунистического состава и характерным соотношением прочих сопутствующих фаунистических элементов, выраженных в количественных и качественных показателях.

Степной фаунистический комплекс. Зона европейско-азиатских степей простирается в широтном направлении от Венгерской низменности через южные районы Европейской части СССР, Юго-Западную Сибирь, Северный и Центральный Казахстан сплошной полосой до Алтая. Отдельные степные пятна доходят до Красноярска, Миусинска и Тувы. Последнее степное пятно почти соединяется со степями, охватывающими Северную Монголию, южную часть Маньчжурии и Северного Китая.

Принимая во внимание особенности географического распространения слепней и особенности обитания отдельных видов, мы выделяем в пределах данного комплекса два структурных подразделения: 1) характерные виды, жизненно связанные с зональными степными биоценозами и распространенные преимущественно в пределах степной зоны; 2) сопутствующие виды, населяющие главным образом аazonальные биотопы.

К первой группе, характерных, или собственно степных, обитателей относятся элементы монгольского фаунистического типа: *T. (T.) mühlfeldi*, *T. (T.) nigrivitta*, *T. (in sp.) sabuletorum* и *Chrsz. turkestanica*. Этот скудный перечень можно было бы пополнить в такой же степени доминантными в зональных степных биотопах, а именно туркестанским *T. (O.) flavoguttatus* и монгольскими *T. (T.) erberi* и *T. (T.) acuminatus*, которые местами, особенно в южных частях зоны, не только не уступают по численности характерным степным видам, но часто превосходят последних. Однако представители всех трех видов, обладая высокой экологической пластичностью, являются характерными обитателями в туга-

ях и плавнях северной пустыни. Поэтому их следует отнести к числу сопутствующих видов степного фаунистического комплекса. Таким образом, из 34 видов, слагающих в Казахстане степной фаунистической комплекс, только четыре являются характерными степными обитателями, экологически приуроченными к степным биотопам. Вместе с тем, их нель-

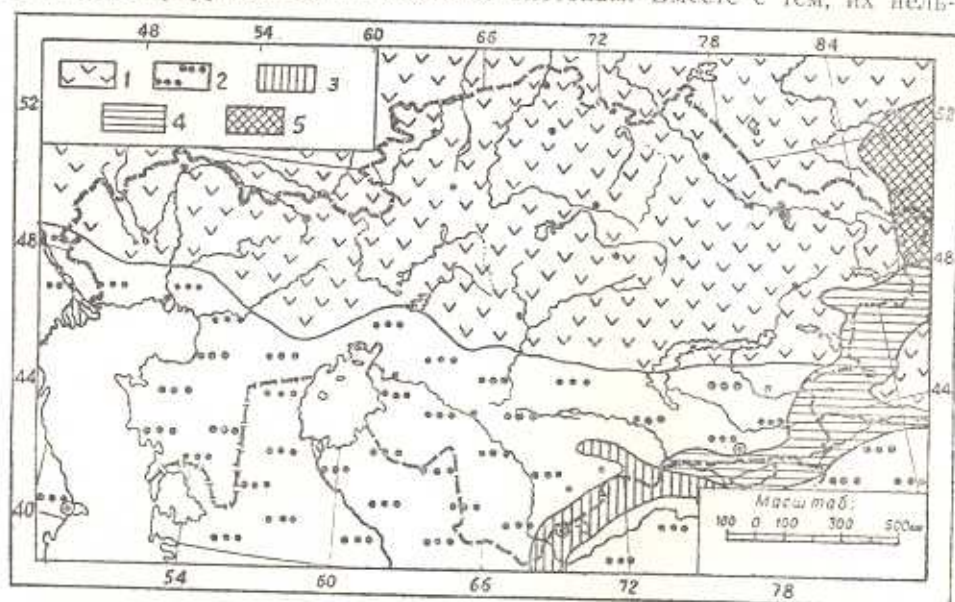


Рис. 8. Распространение фаунистических комплексов степней в Казахстане: 1 — степной, 2 — пустынный, 3 — западно-тяньшаньский, 4 — восточно-тяньшаньский, 5 — алтайский.

зя назвать географическими эндемиками степной зоны, поскольку они проникают далеко за ее пределы в лесостепь и пустыню. Остальные 30 видов являются в той или иной степени сопутствующими фаунистическими элементами. К ним относятся представители сибирского, европейского, средиземноморского, туркестанского и, отчасти, монгольского фаунистических аспектов. Распространение сибирских (таежных) элементов носит реликтовый характер. Группируются они преимущественно по островным лесам на севере Казахстана, и лишь *T. (T.) montanus* найден в верховьях Сарысу. Следовательно, фаунистический комплекс степей нельзя назвать вполне сложившимся и специфичным. Он несет ярко выраженные следы недавней таежной инвазии, следы влияния европейских широколиственных лесов и лесостепи и, наконец, влияния пустынной фауны. О недавнем формировании степного ландшафта свидетельствует отсутствие среди степней строго эндемичных видов и значительная пестрота фаунистических контрастов.

Пустынный фаунистический комплекс. По территории и полноте пустынного ландшафта пустыни Казахстана и Средней Азии занимают одно из видных мест на всей земной поверхности. В пределах Советского Союза пустынная область занимает обширную территорию от западных частей Прикаспийской низменности, где граничит со степями по Ергеням. Перейдя Волжско-Уральское междуречье несколько севернее 48 параллели, пустыни широко охватывают равнину Средней Азии, занимающая полуостров Мангышлак и плато Устюрт, южные части Тургайской столовой страны и Казахского мелкосопочника, Бетпак-Далу, всю Туранскую низменность к югу до горных поднятий Копет-Дага, Памиро-Алая и далее к северо-востоку вдоль степных предгорий Тянь-Шаня до

Джунгарского Алатау и Тарбагатай. Далее на восток пустыни проникают в глубь хребтов по долинам крупных рек. Через Джунгарские ворота и высокогорья Памира они сливаются с пустынями Центральной Азии. Таким образом, наши пустыни составляют северную часть пустынной области Евразии и Африки. Находясь в глубине материка, пустыни Средней, Центральной Азии и Казахстана отличаются резкой континентальностью климата, исключительной засушливостью вегетационного периода. Территорию пустынной зоны принято делить на три подзоны: степенной пустыни (полупустыни), северной пустыни и южной пустыни. Подзона степенной пустыни окружена очень узкой полосой вдоль южных окраин степной зоны и в фаунистическом отношении является переходной.

Подзона северных пустынь занимает пространство между 48 и 43° с. ш. и особенно хорошо выражена на огромных просторах в западной части — у Каспийского и Аральского морей. Южная граница ее проходит от северной оконечности залива Кара-Богаз-Гол через северную дельту Аму-Дарьи несколько южнее Аральского моря и далее на южную окраину Букантау в Каракумах. На востоке ее распространение стеснено горами. Все же в типичном виде пустыни простираются вокруг Балхаша, у Алакуля, в Зайсанской котловине, затем узкой полосой между Тарбагатаем и Джунгарским Алатау. По ту сторону гор северные пустыни охватывают громадные пространства Монголии, Западного и Северного Китая. Подзона южных пустынь простирается от этой линии до подножья Туркмено-Хоросанских гор. В пределах Казахстана такие пустыни занимают сравнительно небольшое пространство к востоку от среднего течения Сыр-Дарьи, окаймляя южные предгорья Каратау. На востоке они граничат с субтропическими подгорными степями. Таким образом, в Казахстане к южным, или эфемеровым, пустыням относятся Арысь-Каратауская подгорная пустыня Кызылкумы, пустыня Мирзачуль. Граница между обеими подзонами проходит приблизительно между 43—44° с. ш., следовательно, большая часть казахстанских пустынь попадает в разряд северных.

В составе пустынного фаунистического комплекса мы насчитываем 33 вида слепней. Из них семь видов являются эндемичными. К ним относятся *Chr. (H.) oxianus*, *Chr. mlkosiewiczzi*, *Chr. (T.) stackelbergi*, *T. (O.) pulchellus*, *T. (in sp.) sabuletorum*, *T. zimini*, *T. (T.) peculiaris*.

Высокий, особенно по сравнению со степями, процент эндемизма подчеркивает специфику пустынного комплекса видов и указывает на длительную и очень сложную историю его формирования. Список эндемиков можно пополнить характерными и доминирующими в биотопах пустынной зоны широко распространенным средиземноморским *T. (O.) agrestis*, туркестанским *T. (O.) flavoguttatus* и монгольским *T. (T.) acuminatus*, которые еще более подчеркивают связь с пустынным ландшафтом. В своем большинстве пустынные эндемики и характерные виды обитают в тугаях или плавнях. Только *T. (in sp.) filipjevi* и *T. brunneocallosus*, по-видимому, предпочитают открытые солончаки, соры, увлажненные участки вблизи оазисов и межбарханных понижений. Сопутствующие монгольские виды из секции *T. (T.) muhlfeldi*, будучи тесно связанными с группой таежных *T. (T.) tropicus*, являются сравнительно поздним наслоением, развившимся, вероятно, в последнюю ксеротермическую межледниковую эпоху. Что же касается туркестанских и средиземноморских сочленов, то они претерпели весьма длительную эволюцию и, вероятно, являются сильно измененными производными фауны олигоцен-миоценовых тропических лесов, либо верхнеплиоценовых биоценозов саванного типа.

Мощные горные массивы, возвышающиеся на востоке и юго-востоке страны над равниной пустыней и степью, поражают контрастами и разнообразием своей природы, значительно обогащают растительность и животный мир. Пестрота и разнообразие жизни в горах обусловлены ярко выраженной на Тянь-Шане вертикальной поясностью, историческими сукцессиями и влиянием смежных ландшафтов.

Сопоставление видов сленней, распространенных в горах Средней Азии и Казахстана, хорошо иллюстрирует закономерную смену горных сообществ, аналогичную смене зональных фаунистических комплексов равнины. На Алтае доминируют сибирский и горно-таежный аспекты, на Тянь-Шане и Памире господствует горно-азиатский фаунистический аспект с большим или меньшим сочетанием средиземноморских видов. Вместе с тем, несмотря на некоторое однообразие высокогорной фауны, четко вырисовываются два центра эндемизма: западно-тяньшаньский и памиро-алайский.

В пределах горных ландшафтов Казахстана мы выделяем три фаунистических комплекса сленней: западно-тяньшаньский, восточно-тяньшаньский и алтайский. На юге западно-тяньшаньский комплекс постепенно переходит в памирский. Переходная зона намечается примерно в направлении Алайского и Зеравшанского хребтов. К северу наиболее полно влияние западно-тяньшаньского комплекса проследживается до верховьев Таласа, хотя некоторые горно-азиатские виды являются общими для всего Памиро-Тяньшаньского нагорья. Что же касается фаунистических особенностей Алтая, который довольно резко обособлен от Тянь-Шаня Зайсанской котловиной, то остается неясным его фаунистическое своеобразие по сравнению с тайгой и в особенности с саянским горно-таежным ландшафтом. По этой причине алтайский фаунистический комплекс мы принимаем условно, в качестве единицы сравнения, в том составе, в каком он представлен на юго-западе в пределах Казахстана. Точно так же, не зная фаунистических особенностей северных склонов Гималаев и Тибета, мы пока не можем определить структурных пределов памирского фаунистического комплекса на юге и юго-востоке этой горной страны.

Выяснив основные географические параметры горных фаунистических комплексов, рассмотрим их специфику и некоторые структурные особенности.

Западно-тяньшаньский фаунистический комплекс специфичен благодаря наличию в его составе эндемиков: *T. (T.) shevtshenkoi*, *sogdianus* и *T. (O.) chodukini*, в то время как на Памире есть свои эндемики: *T. (T.) zonatus*, *T. (in sp.) fasciatus*, *argenteomaculatus*, *Crsz. bactriana*.

В остальном оба комплекса имеют много общего, о чем свидетельствует большое количество сопутствующих видов, например *T. (T.) tataricus*, *shnitnikovi*, *turkestanus*, *hunnorum* и *semipollinosus*, характерных для всего Памиро-Тяньшаньского нагорья, тогда как средиземноморские *Chr. (H.) flavipes*, *S. vitripennis*, *T. (in sp.) leleani*, *T. spectabilis* и туркестанские *T. accipiter*, *T. mishtshenkoi* — общие для Западного Тянь-Шаня и Памира.

От восточно-тяньшаньского фаунистического комплекса рассматриваемая группировка хорошо отличается отсутствием в горах Западного Тянь-Шаня элементов сибирского фаунистического аспекта и крайне обедненным составом европейских лесных и лесостепных форм.

Восточно-тяньшаньский фаунистический комплекс характерен отсутствием эндемичных форм и своеобразным, наблюдаемым только в данных параметрах, сочетанием элементов европейского и монгольско-

то аспектов при явном доминировании широко распространенных по всему нагорью центральноазиатских видов.

Алтайский фаунистический комплекс, помимо полного господства таежных видов, отличается отсутствием или заметным угасанием влияния центральноазиатских, средиземноморских, туркестанских и, отчасти, монгольских элементов. Из числа столь характерных для Тянь-Шаня центральноазиатских представителей только *T. (T.) turkestanus* проникает в юго-западные отроги Алтая. Также выпадают на Алтай средиземноморские виды, кроме *T. (in sp.) leleani*, еще кое-где встречающегося по южным степным предгорьям Калбинского и Нарымского хребтов. Отсутствует туркестанский *T. (in sp.) golovi*, который в Заилийском Алатау поднимается довольно высоко в горы; не обнаружены монгольские *Chr. (H.) mlocosiewiczzi*, *Chr. ricardoae*, но остаются степные *T. (T.) mihlfeldi*, *Chrsz. turkestanica*.

Итак, основу фауны всего памиро-тяньшаньского нагорья составляют центральноазиатские виды. Элементы этого типа фауны, представленные в различных соотношениях, создают общий фон памирского, западно-тяньшаньского и восточно-тяньшаньского фаунистических комплексов, а европейские, средиземноморские, туркестанские и монгольские элементы занимают явно подчиненное положение. Одни из них, например средиземноморские и туркестанские горно-степные виды, вероятно, являются производными от олигоцен-миоценовой фауны аквитанских лесов или же происходят от предков, населявших верхнеплиоценовые степи саванны, поэтому мы должны отнести их к наиболее древним сочленам памирского и западно-тяньшаньского комплексов. Что касается европейских и монгольских видов, то они появились значительно позже, вероятно в межледниковую эпоху. Возникает мысль, что эти разнородные фаунистические элементы являются первоосновой для формирования в данных условиях более прогрессивной фауны. Анализ генетических связей центральноазиатских видов убеждает нас в правильности высказанного предположения. Действительно, этот аспект формируется на месте из фаунистических элементов различного происхождения. Данное обстоятельство наглядно можно проиллюстрировать на примерах различного характера генетических связей среди центральноазиатских видов. Эндемичные в горах Западного Тянь-Шаня и Памира виды представлены, по крайней мере, тремя различными по происхождению группами.

1. Дериваты средиземноморских видов — эндемичные на Памире: *T. (in sp.) fasciatus*, *T. argenteomaculatus*, *Chrsz. bactriana*, а также общие с Западным Тянь-Шанем *T. grandis* и *T. semenovi*.

2. Дериваты европейских видов — *T. (O.) chodukini* и пока еще неизвестный, близкий к *T. (T.) solstitialis* вид.

3. Дериваты местных центральноазиатских видов — молодые эндемики Западного Тянь-Шаня — *T. (T.) shevshenkoi*, *T. (T.) sogdianus*, а также эндемик Памира *T. (T.) zonatus*.

В конце неогена, в эпоху интенсивного горообразования, на месте пенепплена стали воздвигаться горные массивы Тянь-Шаня, Памира и, по-видимому, Туркмено-Хоросанских гор. На равнине в результате морских регрессий процесс сложения пустынь начался еще в начале неогена. В дальнейшем пустыни оттесняли все ближе к горам остатки тропических лесов и степей саваны. В таких условиях, вероятно, и происходило проникновение и расселение основных элементов современного средиземноморского типа. Несколько позднее, в начале великого оледенения на севере и, вероятно, синхронного с ним образования ледников на Памире и Тянь-Шане, из числа средиземноморских видов выделялись мест-

ные эндемичные формы, сохранившие большое сходство со своими средиземноморскими предками.

Отсутствие на Тянь-Шане и Памире элементов арктического аспекта указывает на то, что альпийский пояс и пространства тундры в период оледенения существовали изолированно. По мере сокращения ледников склоны гор покрывались таежной растительностью и заселялись элементами, населяющими в современную эпоху таежные и горно-таежные леса Сибири. Позднее, в ксеротермический период, изолированные в горах Казахстана и Средней Азии виды таежного типа вымерли или выделились в современный эндемичный центральноазиатский тип, но сохранили, подобно предыдущей группе средиземноморских дериватов, близкое сходство с родоначальниками — таежными и горно-таежными видами. Проникновение в горы Тянь-Шаня и Памира пустынно-степных монгольских видов произошло сравнительно недавно — в последний ксеротермический период, последовавший вскоре после предшествовавшего оледенения. Выделение центральноазиатского горного подвида *T. (T.) mühlfeldi reinigianus* также свидетельствует о длительном и непрерывном формировании центральноазиатских элементов из различных фаунистических группировок. Аналогичным путем происходило обособление *T. (O.) chodukini* в горах Западного Тянь-Шаня в эпоху, когда связь с широколиственными лесами и лесостепью была шире, чем в настоящее время. Родоначальные популяции *T. (O.) fulvus* несколько севернее, в Восточном Тянь-Шане, существуют и поныне.

Итак, специфика зональных и горных фаунистических комплексов проявляется в своеобразном сочетании различных фаунистических элементов. В этом и заключается единство многообразия каждого отдельного комплекса. Кроме того, они не изолированы резко между собой и в определенной зоне интерградируют. Часто зона интерградации бывает сужена до минимума, например в области стыка горных и равнинных комплексов. В то же время между пустынными и степными комплексами наблюдается постепенное замещение и взаимное проникновение отдельных элементов на большом пространстве.

Формирование зональных и горных фаунистических комплексов, а также слагающих их фаунистических элементов осуществляется путем дифференциации и интеграции в тесном взаимодействии, в единстве и в борьбе этих противоположных тенденций развития. Изменения конституции жизненно необходимых условий среды вызывают путем адаптивной изменчивости и естественного отбора адекватные изменения среди подвергшихся воздействию организмов. Это положение относится не только к отдельным видам, но подтверждается на примерах целых фаун и им соподчиненных фаунистических группировок.