

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

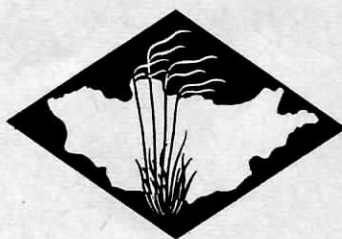
АКАДЕМИЯ НАУК МНР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

СОВМЕСТНАЯ
СОВЕТСКО-МОНГОЛЬСКАЯ
КОМПЛЕКСНАЯ
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ

ЗСБНХУ-ЫН ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ
АМЬТАН СУДЛАЛЫН
ХҮРЭЭЛЭН

БНМАУ-ЫН ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ
БИОЛОГИЙН УХААНЫ
ХҮРЭЭЛЭН

МОНГОЛ-ЗӨВЛӨЛТИЙН
БИОЛОГИЙН ХАМТАРСАН
ИЖ БҮРЭН ЭКСПЕДИЦИ



**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
И ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ
МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ
РЕСПУБЛИКИ**

Т о м I

**БҮГД НАЙРАМДАХ
МОНГОЛ АРД УЛСЫН
БАЙГАЛИЙН БАЯЛАГ**

I б о т ь



«НАУКА» ХЭВЛЭЛ
Ленинградын салбар
Ленинград · 1972

НАСЕКОМЫЕ МОНГОЛИИ

Выпуск 1

МОНГОЛ ОРНЫ ШАВЪЖ

1-р цуврал



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Ленинградское отделение
Ленинград • 1972

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE USSR

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE MPR

THE JOINT SOVIET-MONGOLIAN COMPLEX BIOLOGICAL
EXPEDITION

BIOLOGICAL RESOURCES AND NATURAL CONDITIONS
OF THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

V o l u m e I

ZOOLOGICAL INSTITUTE
OF THE ACADEMY OF SCIENCES
OF THE USSR

INSTITUTE OF BIOLOGY
OF THE ACADEMY OF SCIENCES
OF THE MPR

INSECTS OF MONGOLIA

N u m b e r 1

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ
ТРУДОВ СОВМЕСТНОЙ СОВЕТСКО-МОНГОЛЬСКОЙ КОМПЛЕКСНОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ

Е. М. Лавренко (главный редактор), *Ц. Даважамц*, *П. Б. Вин-
пер*, *Д. Банзрагч*, *Л. П. Медведев*, *И. А. Банникова*
(ученый секретарь)

Редакционная коллегия выпуска:
А. Ф. Емельянов, *И. М. Кержнер* (ответственный редактор),
Л. Чогсомжав

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКИЕ ПУБЛИКАЦИИ СОВМЕСТНОЙ
СОВЕТСКО-МОНГОЛЬСКОЙ КОМПЛЕКСНОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ

ENTOMOLOGICAL PUBLICATIONS OF THE SOVIET-
MONGOLIAN COMPLEX BIOLOGICAL EXPEDITION.

В приведенный ниже перечень вошли статьи, полностью или в значительной части основанные на материалах, собранных Советско-Монгольскими зоологическими экспедициями 1967-1969 гг. и Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедицией. Они получают номера с 1-го по 20-й в серии "Энтомологические публикации Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции". Статьи, опубликованные в данном сборнике, имеют номера 21-63 в той же серии (см. Содержание).

- № 1. ЕМЕЛЬЯНОВ А.Ф. 1968. Два новых рода цикадок (*Homoptera, Cicadellidae*) из Монгольской Народной Республики. *Энтом. обзор.*, 47 (1) : 147-150.
- № 2. МИЩЕНКО Л.Л. 1968. Ортоптероидные насекомые (*Orthopteroidea*), собранные энтомологической экспедицией Зоологического института Академии наук СССР в Монгольской Народной Республике в 1967 г. *Энтом. обзор.*, 47 (3) : 482-497.
- № 3. ЕРМОЛЕНКО В.М. 1968. Новые пустынные род и вид пилильщикоземприи (*Hemiptera, Tenthredinidae*) из Монгольской Народной Республики. *Вестн. зоол.*, 1968, № 6 : 32-37.
- № 4. НАРЧУК Э.П. 1968. Два новых вида злаковых мух из Монголии (*Diptera, Chloropidae*). *Энтом. обзор.*, 47 (4) : 937-941.
- № 5. ЕМЕЛЬЯНОВ А.Ф., ЗАЙЦЕВ В.Ф., КЕРЖНЕР И.М. 1968. Экспедиция энтомологов Зоологического института АН СССР в Монгольскую Народную Республику в 1967 г. *Энтом. обзор.*, 47 (4) : 942-946.
- № 6. ЛОГИНОВА М.М. 1969. Новые виды псиллид (*Homoptera, Psyllodea*) из Монгольской Народной Республики. I. *Энтом. обзор.*, 48 (1) : 162-170.
- № 7. MEINANDER M. 1969. Coniopterygidae from Mongolia (*Neuroptera*). *Notulae entom.*, 49 (1) : 7-10.

- № 8. РИХТЕР В.А. 1969. Материалы по фауне тахин (Diptera, Tachinidae) Монголии. Энт. обзор., 48 (3) : 561-572.
- № 9. ЗАЙЦЕВ В.Ф. 1969. Новые виды жужжал рода *Conophorus* Meigen (Diptera, Bombyliidae) из Средней Азии и Монголии. Энт. обзор., 48 (3) : 663-668.
- № 10. ДАНЦИГ Е.М. 1969. Первое сообщение о кокцидах (Homoptera, Coccoidea) Монголии. Зоол. журн., 48 (10) : 1579-1581.
- № 11. РИХТЕР В.А. 1970. Новый вид ктырей (Diptera, Asilidae) из Монголии. Зоол. журн., 49(3) : 472-473.
- № 12. WITTMER W. 1969. Resultate der Expedition des Zoologischen Institutes in Leningrad nach der Mongolei 1967. Coleoptera: Cantharidae und Meloidae. Entom. Arb. Mus. Frey, 20: 510-547.
- № 13. ЕМЕЛЬЯНОВ А.Ф. 1970. Палеарктические представители цикад рода *Athysanella* Baker (Homoptera, Cicadellidae). Энт. обзор., 49 (1) : 160-164.
- № 14. КЕРЖЕНЕР И.М. 1970. Новые и малоизвестные слепняки (Heteroptera, Miridae) из СССР и Монголии. Энт. обзор., 49(3): 634-645.
- № 15. РУБЦОВ И.А. 1971. К фауне мошек (Diptera, Simuliidae) Монголии. Энт. обзор., 50 (1) : 79-84.
- № 16. ЗЕРОВА М.Д. 1971. Новые виды хальцид рода *Nikanoria* Nik. (Hymenoptera, Eurytomidae) из Средней Азии и Монголии. Энт. обзор., 50 (1) : 147-160.
- № 17. САВЧЕНКО Е.Н. 1971. Новый короткокрылый вид комара-лимонииды рода *Dactylolabis* O.-S. (Diptera, Limoniidae) из высокогорий Монголии. Энт. обзор., 50 (1) : 163-166.
- № 18. САВЧЕНКО Е.Н. 1971. Об обнаружении комаров-танидерид (Diptera, Tanyderidae) в Монголии. Энт. обзор., 50 (1) : 167-170.
- № 19. ФЕДОСЕЕВА Л.И. 1971. О фауне злаковых мух рода *Meigomyza* (Diptera, Chloropidae) Монголии. Зоол. журн., 50 (6) : 945-948.
- № 20. (ТАНАСИЙЧУК В.Н.) TANASIJTSHUK V.N. 1970. Flies of the family Chamaemyiidae from Mongolia. Ann.Hist.-Nat.Mus.Natn. Hung., 62 : 297-315.

А.Ф. ЕМЕЛЬЯНОВ

ОБЗОР ВЗГЛЯДОВ НА ИСТОРИЮ ФОРМИРОВАНИЯ
БИОТЫ ЦЕНТРАЛЬНОАЗИАТСКИХ ПУСТЫНЬ¹

A.F. Emeljanov. Review of viewpoints on origin
of desert biota of Central Asia.

Плодотворное изучение истории живой природы пустынь Палеарктики невозможно без уяснения той роли, которую играли отдельные естественные районы ее пустынь в прошлом, и того состояния, которого они достигли в настоящем.

Центральная Азия, принадлежащая к числу таких районов, привлекает особый интерес потому, что ей многими приписывается роль важнейшего очага формирования древнесредиземноморских пустынь, и потому, что она по-прежнему остается недостаточно изученной.

Накопление новых зоологических и ботанических материалов по Центральной Азии и успехи смежных наук, прежде всего палеогеографии, требуют критического пересмотра высказанных ранее взглядов и выдвижения новых предположений.

Поскольку взгляды на роль Центральной Азии в истории пустынь еще весьма разноречивы, а данных для разрешения многих вопросов пока еще явно не хватает, целесообразно рассмотреть в достаточно полном объеме точки зрения и зоологов, и ботаников. Данным из области ботаники необходимо уделять большое внимание, так как растения в целом более тонко отражают специфику среды и ее изменения по сравнению, например, с большинством позвоночных, принадлежащих к эврибионтным и подвижным крупным жизненным формам.

¹ Статья представляет расширенное изложение доклада, сделанного на симпозиуме по изучению фауны насекомых и клещей Монгольской Народной Республики (Ленинград, Зоологический институт АН СССР, 25 ноября - 1 декабря 1969 г.).

ВЗГЛЯДЫ БОТАНИКОВ И ЗООЛОГОВ НА ИСТОРИЮ ПУСТЫНЬ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

Флора и фауна ЦАЗ¹ издавна привлекала к себе внимание исследователей и служила основой для создания различных гипотез о ее происхождении и роли в формировании других флор и фаун. Многие взгляды и предположения, высказанные ранее, теперь уже устарели, другие отчасти теряют свое актуальное значение в последнее время в связи с накоплением новых данных по палеогеографии и по самой флоре и фауне ЦАЗ и других стран. Однако некоторые более ранние работы, устаревшие по своему конкретному содержанию, сохраняют интерес по своим общим положениям.

Ниже будут рассмотрены преимущественно более новые взгляды, а также и некоторые более старые, в той или иной мере не потерявшие своего значения до сих пор. Разбор взглядов отдельных авторов при этом проводится не с точки зрения их достижений для своего времени, а с точки зрения верности этих взглядов с современных позиций, какими они мне представляются.

На фоне широко распространенных в ботанической и зоологической литературе взглядов о древности пустынь Центральной Азии и даже наибольшей их древности по сравнению с другими пустынями Палеарктики выделяется точка зрения М.М.Ильина. Он считает, что в ЦАЗ пустыни очень молодые, существуют только с четвертичного периода или с конца плиоцена, хотя аридный режим господствует в ЦАЗ с мела. До пустынь же в ЦАЗ были саванны и степи. При этом пустыни Средней Азии Ильин считает древними, сформировавшимися в миоцене, а отчасти даже в мелу (Ильин, 1946).

В подтверждение своих взглядов Ильин рассматривает разнообразный материал, палеогеографический и палеоботанический. Однако факты, привлеченные для доказательства своих взглядов, он толкует часто весьма тенденциозно, в свою пользу. Так, например, в обзоре взглядов на эволюцию климата ЦАЗ свидетельства существования в ЦАЗ в плиоцене более влажного климата, чем теперь, превращает в доказательство существования непустынного климата, а найденные в северной Гоби погребенные горизонты почв, соответствующих сухим степям, толкует как доказательство существования в ЦАЗ периодов исчезновения пустынь, хотя это свидетельствует лишь об изменении (колебании) границ пустынь, сокращающихся во влажные фазы и расширяющихся в сухие.

¹ В дальнейшем в данной статье для краткости и удобства чтения принято сокращенное написание слов «Центральная Азия» — ЦАЗ, также СТР — Северный Туран, ЮТР — Южный Туран, ЦТШ — Центральный Тянь-Шань.

Основные доказательства своей точки зрения Ильин строит на анализе пустынной флоры ЦАЗ, особенно из семейства маревых. Он говорит, что если бы пустыни ЦАЗ были древними, то там был бы богатый набор пустынных эндемиков высокого ранга, как это наблюдается в других очагах пустынь, но в ЦАЗ этого нет. Характеризуя богатый эндемизм западных пустынь Палеарктики, Ильин опять допускает натяжку, включая в примеры *Haloxylon*, *Iljinia*, *Sympregma*, *Halochargis*, *Londesia*, *Marophyton*, из которых три первые широко распространены в ЦАЗ, остальные заходят в ее западную часть. В ЦАЗ, по Ильину, нет эндемичных пустынных родов, это он подтверждает анализом ряда пустынных семейств растений. Во всех случаях роды и виды, имеющие хотя бы небольшой выход из ЦАЗ на запад, трактует как позднейших вселенцев с запада (так же, как некоторые другие авторы - В.И.Грубов, многие специалисты по позвоночным - всякий вид, заходящий в ЦАЗ, сразу же признают центральноазиатским по происхождению). Наиболее спорны истолкования совершенно нецентральноазиатского происхождения родов и групп видов: *Anabasis* секции *Adenophora* (*A. brevifolia* и близкие), *Kalidium*, *Salsola* секции *Arbuscula* (= *Anchophyllum*), *Iljinia*, *Sympregma*. Ильин насчитывает в ЦАЗ 41 эндемичный вид маревых, причем лишь 16 признает настоящими эндемиками, другие же относит к группам: киргизо-центроазиатцы, памиро-центроазиатцы и сино-центроазиатцы, считая, что эти группы уже не могут иметь центральноазиатского происхождения. Также к киргизо-центроазиатцам причислен эндемичный *Zygophyllum xanthoxylon*, входящий в олиготипный подрод *Sarcozygium*, ограниченный ЦАЗ и Ферганской депрессией.

Спорным является истолкование родов *Ammopiptanthus* и *Tetraena* как саванновых реликтов, недавно перешедших в пустынную обстановку; род *Tetraena* Ильин причисляет к тропическому семейству *Malpighiaceae*, характерному для саванн, теперь же доказана принадлежность *Tetraena* к преимущественно пустынному семейству *Zygophyllaceae* (Василевская, Петров, 1964) в качестве особого подсемейства.

Некоторые факты, противоречащие его взглядам, Ильин не замечает или недооценивает; так, не обсуждается *Nitraria sphaerocarpa* - оригинальный эндемик ЦАЗ, не могущий быть очень молодым ввиду большого своеобразия, не обсуждается эндемичный подрод парнолистника - *Pseudococcus*, недооценивается значение эндемичной *Reaumuria trigyna* из монотипной секции, не дается никакого толкования эндемизма *Potaninia mongolica*, принадлежащей к монотипному, обособленному пустынному роду розоцветных.

Итак, Ильин объясняет бедность пустынной флоры ЦАЗ ее молодостью, искусственно уклоняясь от обсуждения противоречащих его точке зрения случаев обособленных эндемиков или приписывая им нецентральноазиатское или недавнее непустынное прошлое.

Все же бедность флоры не обязательно говорит об ее молодости -

бедность флоры пустынь ЦАЗ может быть достаточно убедительно объяснена исключительно суровым климатом ЦАЗ и возможным недавним его дальнейшим ухудшением (в рамках пустынных условий), как справедливо указывает Грубов (1959). Бедность флоры из-за суровых условий объясняет и низкий в целом эндемизм. При сравнении эндемизма различных пустынь (для доказательства бедности эндемизма ЦАЗ) Ильин показывает на деле прежде всего то, что наиболее резок эндемизм в менее крупных изолированных пустынях, а в наших древнесредиземноморских как раз строгий эндемизм более низок, так, например, нет строго эндемичных семейств и других высших групп. А происходит это, надо думать, потому, что такой мощный очаг пустынных флор, как Древнее Средиземье, оказал преимущественное влияние на соседние очаги, как Сонора, Южная Африка и Австралия; в первой присутствуют, например, *Eurotia*, *Peganum* и нек. др., во второй *Tamarix*, *Sarcocolla*, в третьей *Nitraria*. Таким образом, Древнее Средиземье лишается показателей высшего эндемизма за счет своей выдающейся роли в формировании пустынной флоры (в приведенных примерах сем. *Tamaricaceae*, маревые подсем. *Spirolobaeae* и парнолистниковые подсем. *Nitrarioideae*).

Особо должны быть упомянуты неприемлемые взгляды П.Н. Овчинникова (1955), который, не касаясь прямо ЦАЗ, оценивает возраст пустынь вообще. Овчинников принимает гипотезу полицентрического формирования видов - т.е. принимает первичность разорванных ареалов. Другим узлом теоретических взглядов Овчинникова является признание очень быстрой биологической эволюции видов и быстрой смены типов растительности, причем переход какого-либо монофилума (вида во времени) в новый тип растительности сопровождается его биологическим перерождением. Так, например, мы не можем, по Овчинникову, приписывать пустынную природу непосредственным предкам саксаула и т.п. Как это увязать с приуроченностью почти всех полукустарниковых солянок к пустыням и солончакам в пустынной зоне всех континентов, Овчинников не объясняет. Исходя из своей концепции быстрой смены типов растительности и биологического перерождения видов, Овчинников определяет возраст пустынь Палеарктики послеледниковым! Потрясающей особенностью этой концепции является то, что ее не смогут поколебать, например, находки в третичных отложениях пыльцы того же саксаула или джужгуна (Федорович, 1946).

Взгляды ботаников - сторонников древности пустынь ЦАЗ не носят систематизированного характера, большей частью расплывчаты и отрывочны. Таковы взгляды М.Г. Попова, Е.П. Коровина, А.А. Юнатов, Е.Г. Боброва.

Взгляды М.Г. Попова (1927, 1963) на возраст пустынь не очень определенны; с одной стороны, он находит в пустынях ядро мелового возраста, с другой - появление настоящих пустынь в Древнем Средиземноморье, включая и Монголию (т.е. ЦАЗ), относит к концу неогена. Попов говорит о большом однообразии флоры Древнего Средиземноморья

"от Гибралтара до Монголии" в прошлом. Важной частью взглядов Попова, однако, является идея о гибридогенезе (т.е. о гибридном происхождении новых форм при встрече и взаимопроникновении различных флор, причем новые формы появляются часто в результате скрещивания неродственных исходных форм, принадлежащих даже к разным семействам), несовместимая с обычными филогенетическими представлениями, поэтому и его отдельные представления по конкретным вопросам часто не могут быть приняты без оговорок. Еще надо сказать, что, разбирая историю Древнего Средиземноморья, Попов почти не касается собственно пустынной растительности.

Е.П.Коровин косвенно затрагивает вопросы происхождения пустынь ЦАЗ в ряде своих работ (1935, 1961 и др.). Анализируя растительность пустыни Бетпак-Дала (1935), Коровин показал своеобразие северных пустынь и, подчеркнув различия между Северным и Южным Тураном, объединил в один тип пустыни СТР и ЦАЗ (Коровин и Кашкаров, 1933; Коровин, 1935). Однако это сходство у Кашкарова и Коровина оказалось несколько преувеличенным, так как, анализируя ритмику выпадения осадков в ЦАЗ, они, располагая данными лишь по Джунгарии и Западной Кашгарии, где еще заметно влияние Турана, распространили их на всю ЦАЗ.

Коровин считает, что основой северной пустынной флоры послужила ксерофильная флора материка Наливкина ("Киргизия"), которая в свою очередь является производным аридной флоры южного берега Тетиса (т.е. древнесредиземноморской флоры), которая, наконец, имеет гондванские корни. "Киргизская" флора сформировалась перед альпийским этапом горообразования в Тянь-Шане, очевидно, в миоцене; она была богаче современной. Затем, благодаря горообразованию, произошла ее дифференцировка на равнинную (СТР) и горную (ЦТШ) части. Очаги пустынной растительности в межгорных понижениях Тянь-Шаня трактуются Коровиным как реликты равнинных пустынь прошлого, отделенных горами в миоцене-плиоцене.

К числу родов, имеющих "киргизское" происхождение, Коровин причисляет *Arthrophytum* (понимая его в современном объеме, т.е. без южной группы видов, входящих теперь в род *Hammada*), *Anabasis*, *Nanophyton*, *Iljinia*, *Kalidium*, солянки группы *Gypsicola* (черные боялычи), парнолистники подрода *Fabago*, полныи подрода *Seriphidium*, джугуны подрода *Calliphysa* и нек. др.

Взаимоотношения СТР и ЦАЗ у Коровина трактуются неясно и порой противоречиво, особенная роль ЦАЗ в формировании северных пустынь нигде ясно не показана, хотя все северные пустыни (т.е. СТР, ЦАЗ и ЦТШ) противопоставляются южным под названиями центрально-азиатские и средиземноморские. В высказываниях Коровина проскальзывает мысль о позднейшем обеднении растительности пустынь ЦАЗ, откуда, по причине ухудшения условий, ряд видов был вытеснен на запад. У большинства родов, приводимых Коровиным как севернопустынные по происхождению, центры разнообразия лежат не в ЦАЗ, как

это показывает и сам Коровин. Так, он говорит о центральноазиатском происхождении родов *Ofaiston*, *Nanophyton*, *Anabasis*, подрода *Seriphidium*, которые сейчас в типичной ЦАЗ либо отсутствуют (два первых), либо представлены слабо (два последних). Зато в другом месте он говорит о том, что связь "Киргизии" и ЦАЗ носит характер современного взаимообмена с преобладанием инвазии из "Киргизии".

В разграничении северных и южных пустынь Коровин также допускает непоследовательность, причисляя пески Северного Турана (Муңкумы, Прибалхашские пески) к Южному Турану (1935).

В целом в представлениях Коровина ценно признание своеобразия и общности северных пустынь и представления о происхождении и возрасте пустынной флоры Центрального Тянь-Шаня.

А.А.Кнатов (1950), характеризуя историю растительности Монголии, в основном пересказывает взгляды других исследователей. Он признает древность центральноазиатских пустынь и отвергает взгляд на флору пустынь ЦАЗ, как на продукт заселения ксерофилизированными представителями флор окружающих гор.

Вопросов происхождения пустынь ЦАЗ касается также Е.Г.Бобров (1965, 1966) при обзоре родов *Nitraria* и *Reaumuria*. Взгляды Боброва основываются на признании ЦАЗ за древнейший очаг формирования пустынной флоры. Это утверждение не подкрепляется независимым (т.е. на основе признаков самих растений) анализом филогении разбираемых родов, а, напротив, их эволюция подгоняется под предвзятую схему. Ввиду такого умозрительного произвольного характера представления Боброва мало интересны.

Из двух рассмотренных Е.Г.Бобровым родов селитрянки была предметом внимательного изучения ряда исследователей - В.Л.Комарова, М.Г.Попова, М.М.Ильина и др., поэтому интересно рассмотреть различные взгляды на историю этого рода более подробно. Систематика рода не вызывает споров и полно разработана у Боброва (1965).

Первым рассмотрел эволюцию рода *Nitraria* В.Л.Комаров (1908). На основе анализа морфологических признаков он считал североафриканскую *N.retusa* (т.е. нынешнюю секцию *Tridentatae*) наиболее примитивной, *N.schoberi* (т.е. нынешнюю серию *Schoberianaе* секции *Nitraria*), представленную в Палеарктике и Австралии, более продвинутой, а *N.sibirica* и близкие виды, сосредоточенные в ЦАЗ, (т.е. нынешнюю серию *Sibiricaе* секции *Nitraria*) наиболее молодыми, слабо разошедшимися. Далее, Комаров считал, что селитрянки сформировались на Гондване еще до образования пустынь, и сближал ее с родом *Balanites* - растением саванн северной части тропической Африки. Проникновение *Nitraria* в ЦАЗ с Гондваны произошло через Среднюю Азию после ее освобождения из-под вод Тетиса; лишь гондванским происхождением селитрянки, по Комарову, можно объяснить ее существование в Австралии.

М.Г.Попов (1927) также относит возникновение селитрянки к

Гондване, после чего она неизвестным путем (!) была перенесена в ЦАЗ в конце мела-эоцене, откуда потом проникла на запад и заняла Среднюю Азию и Северную Африку по мере отступления Тетиса. Во взглядах Попова слабым местом является необъяснимое появление *Nitraria* в ЦАЗ и неясность пространственной эволюции серии *Schoberiana*, имеющей, как теперь известно, трижды разъединенный ареал.

М.М.Ильин (1958) признает вслед за Комаровым возникновение селитрянки на Гондване и ее родство с *Balanites*, а также ее проникновение в ЦАЗ с запада по мере усыхания Тетиса. Ильин считает, что секции рода сформировались уже в начале третичного времени как западная *Tridentatae* и восточная *Nitraria* (*Integra* у Ильина). В ЦАЗ, по Ильину, селитрянка попала не ранее конца плиоцена, и центральноазиатские селитрянки самые молодые. Во взглядах Ильина вызывает сомнение слишком молодой возраст центральноазиатских селитрянок, особенно это относится к *N. sphaerocarpa*. Ильин не говорит ничего об австралийском виде и не знает о существовании сенегальского, который до ревизии Боброва долгое время не признавался самостоятельным видом и был забыт.

Е.Г.Бобров (1965), не опровергая доводов Комарова и Ильина о примитивности *N. retusa* и молодости гобийских селитрянок и не обосновывая свои взгляды признаками самих растений, считает именно центральноазиатские виды исходными, так как данные палеогеографии доказывают наибольшую древность пустынь ЦАЗ. Таким образом, Бобров филогенетические представления Комарова-Ильина бездоказательно переворачивает с ног на голову.

В своих рассуждениях Бобров полностью игнорирует *N. retusa*.

И в целом, не рассматривая подробно статью по роду *Reaumuria*, можно сказать, что Бобров часто делает бездоказательные утверждения (например, что древние виды рода *Reaumuria* были деревьями) или пользуется сомнительными доказательствами - например, саванновое центральноазиатское происхождение селитрянок серии *Sibiricae* доказывается существованием ныне в саваннах некоторых селитрянок серии *Schoberiana*! Провозглашая древность пустынь ЦАЗ, Е.Г.Бобров своими материалами ее никак не доказывает.

Современное распространение видов рода *Nitraria* в свете филогенетических построений Комарова и на основе системы рода Ильина-Боброва может быть довольно непротиворечиво истолковано. Наиболее примитивная группа рода - секция *Tridentatae* - сохранилась в лице единственного вида, который занимает ареал в самых теплых пустынях - т.е. там, где условия более напоминают существовавшие в прошлом. Следующая группа - серия *Schoberiana* - также реликтовая, но более подвинутая, имеет многократно разорванный разбросанный ареал - Австралия; запад Северной Африки; Центральная, Средняя и Передняя Азия. Некоторые виды этой группы про-

никают уже и на север, в более холодные (по условиям зимы) пустыни, температурные условия которых возникли значительно позднее. Третья группа — серия *Sibiricae* — имеет цельный восточно-туранско-центральноазиатский ареал, весь лежащий на территории северных пустынь, это и по ареалу бесспорно самая молодая группа рода.

Однако молодость центральноазиатских селитрянок вовсе не противоречит, как будет показано позднее, древности пустынного режима в ЦАЗ.

Данные современного распространения селитрянок позволяют предположить, что их родиной были древние аридные территории, скорее всего нынешней Палеарктики (а среди них и ЦАЗ), где сосредоточены почти все виды, в том числе и наиболее примитивный, и что селитрянка давно широко расселилась по Древнему Средиземноморью. Наиболее неясным остается время и путь проникновения *N. billardieri* в Австралию. Однако, учитывая способность селитрянок существовать на морских берегах (не только на Средиземном море, но и в Китае) и далекое проникновение в прошлом аридных условий на юг по Индокитайскому полуострову (Страхов, 1960; Синицын, 1965), можно предположить, что именно этим путем, а не с Гондваны, она попала в Австралию. В пользу гораздо более позднего, чем время существования Гондваны, проникновения *N. billardieri* в Австралию говорит и ее близость к другим видам серии *Schoberianaе*.

Подробную критику взглядов М.М.Ильина на историю пустынь ЦАЗ дал в ряде своих работ В.И.Грубов (1955, 1959, 1963, 1966). Грубов — убежденный сторонник древности пустынь ЦАЗ, но поскольку он ее объединяет с СТР (следуя за Коровиным) и строит доказательства часто для ЦАЗ в таком необычном объеме, то доказательства эти часто не годны для ЦАЗ в общепринятом понимании. В противоположность Ильину Грубов всякому виду, хотя бы немножко заходящему в ЦАЗ, приписывает центральноазиатское происхождение. Грубов оценивает возраст основных пустынных растений ЦАЗ верхним мелом — палеогеном и разделяет взгляды Коровина об исторической отчужденности пустынь Казахстана и Средней Азии и родстве казахстанских пустынь с гобийскими. Отвергая взгляды Ильина на молодость пустынь ЦАЗ, он приводит примеры древнепустынных эндемиков, возраст которых по родственным связям с представителями отдаленных аридных территорий трактует как верхнемеловой-палеогеновый: *Potaninia*, *Sarcozygium*, *Tetraena*, *Nitraria*, *Ammodiptanthus*, *Synomorium*.

Причину бедности и слабой оригинальности флоры пустынь ЦАЗ Грубов видит в особо суровых условиях существования, которые не могут приводить к новообразованиям. Особенно большой урон флоре ЦАЗ нанес, по Грубову, ледниковый период. Грубов поддерживает взгляды Н.И.Вавилова и М.Г.Попова (1931) об отсутствии видообразовательных импульсов в пустынях ЦАЗ в новейшую эпоху.

Грубов считает, что на общем саванном фоне в ЦАЗ в палеогене

существовали острова пустынь, однако решающим моментом формирования пустынь ЦАЗ был ледниковый период. Оторванные участки ареалов некоторых пустынных севернотуранских элементов в ЦАЗ датирует концом ледникового периода и ксеротермическим временем, что косвенно говорит о том, что Грубов преувеличивает скорость эволюции растений и преобразования флоры. Эти разрывы имеют скорее позднеплиоценовый возраст, так как отгораживающие их горы уже перед оледенением были достаточно высоки и непреодолимы для пустынной флоры.

В то время как ботаники оперируют в своих рассуждениях флорой в целом, зоологи ограничиваются материалами лишь по отдельным группам — пресмыкающимся, птицам и т.п.; многие группы животных, и прежде всего насекомых, изучены в ЦАЗ еще совершенно недостаточно, поэтому дать общую характеристику фауны пока невозможно. В целом по большинству групп фауна пустынь ЦАЗ весьма бедная, значительно беднее соседней Средней Азии.

О происхождении герпетофауны пустынь ЦАЗ писал С.И.Чернов (1959). Он показал, что пресмыкающиеся представлены в ЦАЗ бедно, значительно беднее, чем в Средней Азии, цифры для сравнения: ЦАЗ — немногим более 20 видов (эндемиков — 9), Средняя Азия — 76 (эндемиков более 20), Иран — 136, Малая Азия — 66, Египет — 84 (вместе с морскими черепахами), Ливия — 56, Марокко — 45, Центральная Сахара — 22. Лицо центральноазиатской герпетофауны создают эндемичные виды родов *Eremias* и *Phrynoscephalus*. Эндемики ЦАЗ принадлежат к родам *Alsophylax* (1 sp.), *Teratoscincus* (1 sp.), *Agama* (1 sp.), *Eremias* (2 sp.), *Phrynoscephalus* (3 sp.), *Coluber* (1 sp.).

В пустынях преобладают молодые группы рептилий — ящерицы (с пры) и змеи (с мела). Современные роды известны не ранее чем с миоцена. Чернов считает, что исходная турано-ирано-гобийская фауна была общей, однородной (верхний миоцен-плиоцен) и разделилась при возвышении Тянь-Шаня, по-видимому, в конце неогена — начале четвертичного периода. Роль центральноазиатского очага в формировании фауны Турана, по Чернову, ничтожна. Чернов критикует взгляды Никольского, который, следуя М.А.Мензбиру, считал возраст пустынь ЦАЗ эоценовым, а пустынь Средней Азии послеледниковым и выводил фауну востока Средней Азии из Кашгарии через Алайскую долину. Признавая взгляды Никольского ошибочными, так как в Кашгарии нет большинства среднеазиатских родов гадов, Чернов пишет: "Взгляд на молодость пустынь Средней Азии и большую роль в их формировании пустынь Центральной Азии должен быть отброшен как несостоятельный".

Сравнение среднеазиатской и центральноазиатской пустынной фауны птиц дает А.Я.Тугаринов (1948) в книге "Животный мир СССР": Тугаринов отмечает незначительную общность этих фаун, несмотря на непосредственный контакт, — он приводит 8 общих видов. Большинство этих видов проникло из Средней Азии в Центральную, а наоборот — 1 (долгохвост). Одновременно Тугаринов отмечает единство турано-иранской фауны. Стациально пустынных птиц в Средней Азии 40, вместе

со степно-пустынными - 60.

А.М.Судиловская (1937, 1958), давая характеристику орнитофауны Кашгарии, сравнивает списки видов птиц, тесно связанных с пустынными ландшафтами, в Кашгарии и в Каракумах - в первой насчитывается 18 таких видов (14 собственно пустынных и 4 преимущественно пустынных) в последних 36, причем 14 из них те же, что и в Кашгарии. В то же время Судиловская указывает, что пустынная фауна Кашгарии (Такла-Макана) мало отличается от фауны Центральной Гоби, "как бы являясь ее продолжением".

Подробный анализ фауны птиц ЦАЗ дал П.П.Сушкин (1925). Он говорит, что в фауне Монголо-Тибетской и Афгано-Туркестанской провинций бросается в глаза обилие горно-степных или горно-пустынных, собственно горных, а также собственно пустынных форм; пустынных Сушкин ставит на последнее место. Судя по его данным, фауна птиц пустынь ЦАЗ очень бедна (точные цифры из статьи извлечь трудно), по-видимому, насчитывает 33 вида, эндемичных центральноазиатских видов 11-12, причем собственно пустынных всего 4. Таким образом, цифровые данные по птицам не позволяют говорить ни о каком сколько-нибудь значительном очаге центральноазиатского пустынного эндемизма. Что касается пустынных видов гобийско-туранского и другого более широкого распространения, то трудно доказать их центральноазиатское, а не туранское или другое более западное происхождение, как указывает Тугаринов (см. выше).

Путь к заблуждению многих авторов (орнитологов, маммало-логов) относительно большой роли центральноазиатского очага пустынной фауны, по-видимому, таков: выделяют Нагорно-Азиатскую подобласть Палеарктики, переименовывают ее в Центральноазиатскую и в ней смешивают, кроме центральноазиатских, еще туранские и даже иранские фауны, равнинные и горные, и, находя в целом значительное своеобразие, приписывают его целиком собственно ЦАЗ, гипнотизируемые названием подобласти и противопоставлением ее другой подобласти - Средиземноморской, тогда как настоящая пустынная фауна ЦАЗ бедна и малосвоеобразна в большинстве групп.

Во взглядах Сушкина на историю пустынной фауны также чувствуется некоторое влияние недифференцированной оценки роли центральноазиатского центра.

Сушкин отмечает, что богатство фауны Монголо-Тибетской и Афгано-Туркестанской провинций своеобразными, обособленными представителями говорит о древности фауны; фауна Афгано-Туркестана богаче за счет прибавления ряда стациальных групп, отсутствующих в Монголо-Тибете (группы широколиственных лесов, поречных зарослей, горных хвойных лесов). Сушкин указывает, что бедность фауны ЦАЗ рисуется и перерывами ареалов ряда видов на ее территории - одни виды обходят ее, другие останавливаются перед ее западной или восточной границей, - и в островном характере ареалов некоторых видов на ее территории. Эти перерывы говорят об опустынивании ЦАЗ,

а ранги разрывов - о недавности их образования, так как часто разрывы даже не привели к обособлению подвидов. Однако современный облик фауны ЦАЗ, по Сушкину, определенно давнего происхождения, он считает, что в плиоцене фация пустынь уже развилась и заняла значительную площадь, хотя меньшую, чем теперь. Сушкин предполагает наличие первичных очагов пустыни в Средней Гоби и в равнинном Туркестане, и что последующее поднятие гор расширило пределы пустынь, захвативших северо-западную Монголию, Джунгарию и северо-восточную Монголию.

Сушкин разбирает эволюцию характерного ирано-турано-гобийского пустынного рода *Podoces* - саксаульная сойка. Он считает, что этот род имеет определенное центральноазиатское происхождение - из четырех видов наиболее примитивный джунгаро-гобийский *P. hendersoni*, несколько более подвинут кашгарский *P. biddulphi*, далее следует иранский *P. pleskei*, а самый подвинутый *P. panderi* из Турана.

В распределении примитивных и прогрессивных видов рода *Podoces* наблюдается большая аналогия с некоторыми ящерицами - *Tegartoscincus*, *Eremias*, *Phrynoscephalus* (см. Чернов, 1959), при этом такое распределение трудно истолковать последовательным проникновением этих групп из Гоби в Кашгарию, оттуда в Иран и из Ирана в Туран, скорее всего здесь имеет место распад прежде единого вида на ряд викарных, которые затем эволюционировали с разными скоростями, что и привело к нынешней картине, причем наибольший прогресс претерпел вид с крупным ареалом в более благоприятных туранских условиях.

В целом во взглядах Сушкина не усматривается особая роль ЦАЗ в формировании пустынной фауны.

Вопросам происхождения пустынной фауны млекопитающих посвятил ряд статей В.Т. Гептнер (1938, 1945).

Фауна млекопитающих гобийских пустынь беднее, чем туранских, однако ее эндемизм довольно высок, чем она выделяется среди гобийских фаун большинства других групп. В ЦАЗ 4 эндемических пустынных рода - *Euchoreutes*, *Cardiocranium*, *Salpingotus* и *Brachionus* (в Средней Азии - 6: *Pygerethmus*, *Eremodipus*, *Paradipus*, *Selevinia*, *Spermophilopsis* и *Diplomesodon*). Столь высокий эндемизм гобийской фауны целиком обязан представителям семейства тушканчиков (первые три рода).

Гептнер признает единство пустынно-степной фауны и, вслед за орнитологами, 2 главных очага ее формирования - центральноазиатский и африканский, но выделяет несколько второстепенных, территориально промежуточных - казахстанский (по-видимому, в севернотуранских пустынях вместе с казахстанскими степями), туранский (южнотуранский, хотя включает в него Семиречье, Барсуки и Рыи-пески), ирано-афганский глинисто-пустынный и предгорно-пустынный. Казахстанский очаг фауны пустынь с плотными почвами он сильно сближает с

монгольским (по-видимому, гобийские пустыни и монгольские степи), признавая монгольский более богатым. Далее Гептнер говорит о преимущественной близости ирано-афганского очага к казахстанскому, а не туранскому, из чего можно сделать вывод о взаимной близости всех очагов пустынь с плотными почвами. Фауна песчаных пустынь ЦАЗ и Средней Азии не имеет, по Гептнеру, почти ничего общего (1 турано-гобийский вид *Dipus sagitta*) из-за якобы разобщенности песчаных пустынь Гоби и Турана; из этого можно было бы сделать вывод о гобийском очаге также и песчаных пустынь, но Гептнер его не делает.

Во взглядах Гептнера на центральноазиатский очаг пустынной фауны чувствуется предвзятость - все общие Турану и Гоби формы он причисляет к центральноазиатскому очагу, не мотивируя это (турано-гобийские формы по Гептнеру: *Gazella subgutturosa*, *Lepus* группы *tolai-tibeticus*, *Meriones meridionalis*, *Rhombomys opimus*, *Dipus sagitta*, *Alactagulus acontion*, *Allactaga sibirica* и нек. др.). Африканских форм, говорит далее Гептнер, в Туране мало - 2 кошки, поэтому Средняя Азия находится под преимущественным влиянием центральноазиатского очага. Гептнер на основе анализа своеобразных пустынных грызунов и других групп делает вывод о древности и постоянстве пустынной фауны. Гептнер считает, что в плиоцене пустынная фауна Турана уже была развита достаточно; исходя из этого и общих взглядов Гептнера, можно заключить, что фауна пустынь ЦАЗ по меньшей мере не моложе. Ледниковый период, по мнению Гептнера, не оказал заметного влияния на пустынную фауну.

К сожалению, в своих работах Гептнер не приводит полной аргументации своих взглядов (как об этом сам пишет) и не приводит полных списков анализируемых фаун, что затрудняет критическую оценку его взглядов. К недостаткам взглядов Гептнера надо отнести его нечеткие зональные и ландшафтные представления - смешение зон степей и пустынь в Казахстане, в Монголии, причисление песков Северного Турана к Южному и т.п., хотя он сам призывает к четкости в отношении зональных разграничений. Другим недостатком его взглядов является смешение задач региональной зоогеографии и задач истории фауны, что часто ведет также к смысловой неясности и путанице; так, например, некоторые представители ирано-афганского очага оказываются распространенными даже на Мангышлаке; если и другие представители тех или иных очагов фауны выходят так далеко за их пределы, то особенно важно приводить еще фактическое распространение, в котором субъективного элемента неизмеримо меньше, чем в любых историко-фаунистических построениях. При чтении работ Гептнера создается впечатление, например, что казахстанский и туранский очаги оба по распространению слагающих их видов могут быть названы туранскими.

Смешение целей и задач зоогеографии и истории фауны (зоогеографического районирования и исторической зоогеографии), отсут-

ствии отдельного самостоятельного ареалогического анализа изучаемых групп и в связи с этим переплетение ареалогического и историко-фаунистического смысла одних и тех же терминов, вроде центральноазиатский или иранский, приводящее к путанице, характерно для работ большинства зоологов позвоночных.

Исключение в этом отношении представляют лишь взгляды Сушкина, который считает, что в основу зоогеографического деления должно быть положено современное распределение организмов, история же является, по Сушкину, одним из факторов распределения организмов, причем зачастую не самым важным. В своих работах Сушкин дает и ареалогический анализ фауны и анализ истории фауны отдельно. Предварительный ареалогический анализ является естественной основой историко-фаунистических изысканий. В области зоогеографии Сушкин также придерживается взглядов, которые до сих пор еще не нашли полного признания среди зоологов позвоночных — он придавал зональным границам более важное значение, чем провинциальным.

Тушканчикам, которые являются характернейшей пустынной группой животных и сравнительно богато представлены в ЦАЗ, посвящена работа Б.С.Виноградова (1937) в серии «Фауна СССР», которая позволяет охарактеризовать и фауну тушканчиков гобийских пустынь. В ЦАЗ имеется 3 эндемичных рода тушканчиков — *Cardiocranium*, *Salpingotus*, *Euchoreutes*, которые, по Виноградову, принадлежат к наиболее примитивным пустынным представителям семейства. Наиболее богато представлены тушканчики в Туране, как в Северном, так и в Южном, в Иране же и особенно в Сахаре, напротив, представлены бедно, особенно в последней, и при этом наиболее подвинутыми родами. Налицо ясная картина распространения тушканчиков по пустыням из ЦАЗ на запад и на юг.

Поскольку наиболее примитивные тушканчики — *Zapodinae* — непустынные, а из них ближе всего стоящий к пустынным *Zapus veschuanus* обитает на востоке Палеарктики (Сычуань), можно предположить, что действительно проникновение их в пустыню произошло в ЦАЗ, откуда, кроме того, известны наиболее древние — верхнемиоценовые — ископаемые тушканчики пустынных групп. Бедность и неоригинальность фауны тушканчиков на юге в более теплых пустынях и богатство и разнообразие в более холодных северных, выраженное столь ярко, заставляет думать, что тушканчики проникли в пустыни позже образования самих пустынь, когда похолодание уже изменило облик пустынь на севере.

Оценку центральноазиатской фауны насекомых, не считая, возможно, беглых высказываний в статьях, посвященных другим вопросам, мы находим только у Г.Я.Бей-Биенко (1948, 1959) и О.Л.Крыжановского (1965). Бей-Биенко рассматривает пустынную центральноазиатскую фауну прямокрылых как в значительной степени автохтонную и древнюю, имеющую отдаленное родство с западными аридными группами и

не имеющую связи с мезофильной восточноазиатской фауной (1948). Сюда относятся группа *Filchnerellae* трибы *Trinchini*, подсемейство *Deracanthinae* из прыгающих и тараканы родов *Polyphaga* и *Europolyphaga*. Эндемичная для ЦАЗ группа (подтриба?) *Filchnerellae* насчитывает 7 родов большей частью монотипных, в то же время в Средней Азии триба *Trinchini* представлена шестью родами (17 видов). Другую часть пустынной фауны ЦАЗ составляют ксерофильные представители восточноазиатского мезофильного родства — роды *Bruchodesma*, *Angaracris*, *Comptosia*. В более поздней статье (1959) сделана попытка примирить факт своеобразия фауны прямокрылых ЦАЗ с представлениями М.М.Ильина о молодости пустынь ЦАЗ. В этой статье группа *Filchnerellae* рассматривается уже как вторично-аридная — пережиток лугово-лесного ландшафта, ксерофильная существовавшая на месте.

О.Л.Крыжановский (1965) говорит о бедности фауны жуков ЦАЗ, об отсутствии в ней ряда групп, имеющих в Туране. По Крыжановскому, на фауну Средней Азии ЦАЗ не оказала заметного влияния, обратное же влияние, безусловно, было (например, в роде *Chioneosoma*). Причину богатства фауны Турана Крыжановский видит в глубокой древности ее независимого существования (с палеогена) и в благоприятных условиях Турана. Зарождение фауны пустынь Крыжановский относит к мелу, с этого времени они существуют преемственно, он считает пустыни Средней Азии более древними, чем центральноазиатские и североафриканские. Однако в оценке времени опустынивания ЦАЗ допускает неопределенность — он говорит, что в Средней Азии пустынный режим установился раньше, чем на большей части (!) ЦАЗ; затем датирует пустыни ЦАЗ концом плиоцена, т.е. по Ильину.

В заключение обзора взглядов на эволюцию биоты пустынь необходимо остановиться на нескольких широко распространенных ошибочных положениях о путях эволюции флор и фаун.

1. Допущение очень далеких миграций, поиск происхождения той или иной биоты обязательно за пределами изучаемой территории. Чаще всего центры происхождения в таких гипотезах переносятся в далекие и малоизученные области (*asylum ignorantiae*) — ЦАЗ, дно океанов — Лемурия, Южная Африка. О гипотезах этого типа справедливо сказал Гептнер (1945): "Традиционное перенесение вопроса о месте и времени происхождения той или иной фауны в прошлое и на несуществующие территории ничем не оправдано". В таких гипотезах часто допускаются произвольные, не оправданные природными условиями и их изменениями миграции, например проникновение южного аридного элемента на север при идущем (с севера) похолодании. Относительно Древнего Средиземноморья следует указать, что оно является весьма древним и наиболее обширным аридным очагом, поэтому можно ожидать, что оно сыграло важнейшую роль и в формировании аридных (в том числе и пустынных) биот; скорее следует ожидать влияния древнесредиземноморской биоты на другие, чем наоборот (см.,

напр., Тахтаджян, 1970).

2. Противоположная тенденция отождествления возраста биоты с возрастом заселяемой ею территории и привязка древних биот, так сказать, к номинальным "механическим" территориям, невзирая на большие изменения условий, происходящих на данной территории. Такой крайний антимиграционизм выражается в отождествлении нынешних центров реликтовых фаун с местом их возникновения. Характерный пример - Юго-Восточная Азия, где ищут место происхождения многих флористических и фаунистических элементов, хотя известно, что в прошлом биота такого типа занимала почти всю Евразию от Атлантики до Пацифики. Применительно к Центральной Азии взгляды и сторонников молодости биоты пустынь ЦАЗ, и сторонников древности, как ни странно, покоятся на взглядах типа "мистическое значение древней суши". Сторонники молодости пустынь ЦАЗ (Ильин) проводят мысль: раз флора (или фауна) пустынь ЦАЗ молодая, значит и пустыни молодые; сторонники древности пустынь ЦАЗ наоборот: раз пустыни ЦАЗ древние, значит и флора древняя. Во взглядах некоторых авторов, например, М.Г.Попова, уживаются крайности и миграционистских и автохтонистских взглядов - он, признавая приход аридной флоры Древнего Средиземья из Южной Африки и других осколков Гондваны, замечает, что относительное богатство флоры пустынь в районе Северо-Восточной Африки и Передней Азии есть следствие того, что именно здесь африканская флора перешла в Азию.

Другой аспект тех же заблуждений - отождествление богатства и эндемизма фауны с их возрастом на данной территории. Так, считают, например (О.Л.Крыжановский и др.), что пустыни ЦАЗ моложе среднеазиатских потому, что фауна Средней Азии богаче и эндемизм ее выше, чем в ЦАЗ. Между тем итогом развития любой фауны, хотя бы и весьма богатой, может быть ее постепенное полное вымирание, и перед полным своим исчезновением она не будет уже ни богатой, ни своеобразной - первыми вымрут именно представители, отражающие ее былое, а ныне исчезнувшее своеобразие, которое и было причиной возникновения и существования таких эндемичных форм. Богатый эндемизм какой-либо фауны говорит, конечно, о древности этой фауны, а молодая возникающая фауна не может быть резко своеобразной, однако применительно к пустыням Древнего Средиземноморья нельзя, например, утверждать, что наибольшее богатство и своеобразие пустынной биоты в Средней Азии говорит о наибольшем возрасте именно среднеазиатских пустынь. Это своеобразие говорит о древности пустынь (Древнесредиземноморских) в целом и о благоприятных условиях их существования в Средней Азии в настоящем.

О связи тех или иных фаун с местом их возникновения можно было бы говорить лишь при условии общей стабильности природных условий (прежде всего климата и очертаний суши) на изучаемой территории, однако, ни одно из этих условий в кайнозойе не соблюдалось

даже в самом грубом приближении. Молодая и старая суша, конечно, имеют различия и в рельефе, и в геохимии и т.п., однако все эти различия носят второстепенный характер и нивелируются сходными природными условиями (см., напр., Петров, 1969). Так, например, в Средней Азии нельзя усмотреть никакой прямой связи биоты западной и восточной равнинных частей с возрастом территории, хотя западная часть осушилась позже. Консерватизм в расположении и соотношении отдельных частей тех или иных фаун определяется только сохранением самой общей схемы природных условий — расположением полюсов, местонахождением океанов и континентов.

Основными направлениями изменения природных условий за кайнозой были похолодание, приходившее с севера (при относительно мало менявшемся положении полюса), и континентализация и иссушение внутренних частей материка Евразии в связи с ростом его размеров и другими причинами. Эти основные направления изменений абиотических условий и должны быть наиболее важными факторами изменения, эволюции биоты. Они определяют и основные направления миграций — с севера на юг и от центра на запад и восток, — и территории наибольших преобразований биоты — северные и внутренние части материка, применительно к пустыням — северные части пустынь, где происходило похолодание.

Следует считать наиболее вероятным сохранение древней фауны и флоры не на месте ее возникновения, а там, где существуют ныне наиболее близкие к исходным условия существования при условии их преобладания. Такое положение определяет и возможность миграций, и малую вероятность их чересчур большого размаха и протяженности. Локальный эндемизм и космополитные ареалы отражают две крайности, существующие в пространственной эволюции биоты.

3. Наконец, третье заблуждение связано с недооценкой значения чисто климатических барьеров, особенно провинциальных, для расселения биот и с преувеличением значения изоляции (б.ч. механической — горы, моря или ландшафтной — для пустынь леса и т.п.) для объяснения формирования своеобразия и эндемизма отдельных провинций пустынь.

Взгляды на большое значение изоляции (независимого существования) в формировании пустынь Средней Азии и др. наиболее ярко выражены у В.Г.Гептнера и О.Л.Крыжановского. Однако данные палеогеографии не подтверждают представления об изоляции большей, чем теперь, большинства районов пустынь; следует, в частности, отметить, что между ЦАЗ и Средней Азией нет абсолютных преград в распространении пустынь, в том числе и песчаных — отдельные массивы песков в Южном Казахстане и Средней Азии разобщены не более, чем пески Семиречья, Джунгарии, Гоби и т.д., также нет абсолютных преград между Средней Азией и Ираном и т.д.; в прошлом, когда горы не достигали современной высоты, эти преграды были еще менее значительны. Причины своеобразия и богатства фауны (и флоры) Средней Азии

надо искать в другом, например, в ее благоприятных условиях, о чем говорит и Крыжановский. Прекрасным примером важной границы, проходящей по равнинной, однообразной территории, является граница между Северным и Южным Тураном. Наиболее важным барьером и причиной своеобразия граничащих фаун является климат. Именно он в первую очередь препятствует проникновению гобийских видов в Северный Туран, а севернотуранских в Гоби, и т.д. Даже в тех группах, которые, как можно думать, расселяясь по пустыням, занимают новые свободные ниши, это расселение из провинции в провинцию происходит медленно. Так, можно думать, что тушканчики еще только начали проникновение в пустыни Северной Африки.

После обзора взглядов различных авторов-биологов на историю пустынь ЦАЗ, прежде чем сделать попытку суммировать их достижения, необходимо кратко рассмотреть современные представления о палеогеографии Азии, прежде всего Центральной. Это особенно важно потому, что представления многих авторов базируются на устаревших или недостаточных палеогеографических данных, а другие авторы их просто игнорируют.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ПАЛЕОГЕОГРАФИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ И ЕЕ СОВРЕМЕННЫХ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

Значительные успехи, достигнутые в последнее время палеогеографией (Страхов, 1960; Сеницын, 1965, 1967; Атлас литолого-палеогеографических карт СССР, 1967) и суммированные по Азии в сводках В.М.Сеницына (1959, 1965, 1967), дают теперь твердую основу для увязки частных ботанических и зоологических построений с общими природными условиями прошлого и заставляют критически отнестись ко многим гипотезам, высказанным ранее.

Наибольший интерес для биологов представляет проделанная Сеницыным реконструкция общей природной обстановки прошлого Центральной Азии, основанная на обширных и достоверных данных геологии и палеонтологии, в частности на данных литогенетического анализа, позволяющих дать даже количественные оценки элементов климата и т.д. Что же касается реконструкции растительности аридных зон ЦАЗ, и прежде всего пустынь, то она строится почти целиком на косвенных данных и не представляет самостоятельного интереса, так как ископаемые остатки настоящих пустынных растений из ЦАЗ не известны. В свою очередь, данные по ископаемым позвоночным мало что дают для различения основных аридных ландшафтов — пустынных, степных, саванновых — из-за весьма большой эвритопности большинства представителей позвоночных. Аридные условия не способствуют, как известно, захоронению животных и растений, от аридных биот в ископаемом состоянии сохраняются большей частью представители интразональных околотовных местообитаний, по которым нельзя составить ясного представления об уровне аридности господствовавших зональных

условий.

Континентальный режим господствует в Центральной Азии с перми непрерывно по настоящее время; климат становится аридным начиная с верхней юры, то есть уже более 100 миллионов лет назад. В мелу ЦАЗ была в целом равнинной, местами всхолмленной невысокой страной, большая часть ее была занята саванновыми ландшафтами с лесками и многочисленными озерами, вплоть до очень крупных. К концу мела аридизация усиливается. С верхнего мела начинается общее поднятие ЦАЗ, продолжающееся в течение всего кайнозоя. За время кайнозоя (см. карты 1-7) ЦАЗ постепенно оказывается все больше в глубине континента в связи с отступанием Тетиса с территории Средней Азии и Ирана, осушением Западно-Сибирского моря и вообще, за счет сокращения моря и роста континентальных масс на западе, затрудняющих перенос влаги с Атлантики, оказывающей большое влияние на климат западных пустынь. В палеогене ЦАЗ становится уже приподнятой равниной, ее орографические комплексы совпадают с современными по общей конфигурации и направлению развития. Саяны, Забайкалье, Алтай, Хангай, так же как Тянь-Шань, Куньлунь, Нань-Шань представляют собой нагорья не выше 1500 м. В это же время Тибет и Гималаи испытывают резкое и значительное поднятие, Трансгималаи становятся горной цепью. В западную часть Кашгарии (Яркендская депрессия) из Ферганской и Таджикской депрессий с верхнего мела по среднему олигоцену заходит залив Тетиса. Аридизация климата ЦАЗ в палеогене продолжается, внутренние бассейны распадаются, засоляются и высыхают. Количество осадков, выпадающих в наиболее засушливых частях ЦАЗ в палеогене, оценивается в 300-500 мм в год, что соответствует опустыненным саваннам. В палеогене климат земли дифференцируется, усиливаются его контрасты и местные различия. В олигоцене начинается похолодание климата, идущее в течение всего неогена и позже. Уже в палеогене ЦАЗ начинает превращаться в замкнутую область пустынных ландшафтов, где круглый год господствует сухой континентальный воздух.

В неогене усиливается орогенез; поднятия, возникшие в пределах современных горных систем, становятся постепенно мощными хребтами. Горообразование сопровождается общим поднятием страны. Саяны, Алтай, Хангай, Забайкалье за неоген поднялись до 2000-2500 м, Тибет и Куньлунь, сохраняя разницу высоты в 1200 м, за неоген возросли на 3500 м, Гималаи резко поднимались, имея к концу неогена высоту лишь на 1500-1800 м меньше современной, Тянь-Шань был ниже современной на 1000-1500 м. Равнины Северной Гоби к концу неогена достигли высоты 500-600 м, Южной - 800-1000 м, Цайдам - 2000 м. В плиоцене горы становятся уже настолько высокими, что начинают играть роль барьеров для движущихся над континентом воздушных масс. Гималаи задерживают осадки, приносимые индийским муссоном. Иссушение ЦАЗ усиливается не только горами, поднимающимися по ее окраинам, но и общим поднятием страны. В миоцене количество осадков

снижается до 200–300 мм в год, что соответствует условиям полупустыни, в конце миоцена в Кашгарии выпадает уже менее 200 мм осадков, что соответствует пустыне. Очаг пустынь в плиоцене достигает приблизительно современных размеров. Начавшееся в олигоцене от среднеянварской температуры около $+10^{\circ}$ похолодание в неогене прогрессирует, достигая к концу плиоцена примерно $(-2^{\circ})-(+4^{\circ})$.

В плейстоцене, вследствие усилившегося похолодания, на высоких горах произошло оледенение, но из-за сухости центральноазиатского воздуха оно было незначительным. В Тибете снеговая линия спустилась до 4000 м (примерно как сейчас в Тянь-Шане), в Куньлуне, Восточном Памире и Западном Нань-Шане не ниже 3500 м, в Южном и Восточном Тянь-Шане до 3000 м, в Западном и Северном Тянь-Шане, Монгольском Алтае и Хангае до 2500 м и несколько ниже. Затем, в период энергичного таяния ледников, возросла влажность воздуха, возникли озера, позднее они сократились или высохли. Орогенез в плейстоцене еще более усилился, Тибет поднялся до высоты 4000–5000 м, Цайдам до 2700–3000 м, равнины Гоби до высоты 1000–1500 м.

Современные центральноазиатские пустыни представляют собой высокие равнины, пересеченные цепями гор и окруженные почти со всех сторон высокими горами. Равнины – Кашгария, Джунгария, Алашань, Ордос – лежат в так называемом гобийском ярусе (Синицын, 1959) на высоте 500–2000 м, в среднем – 1200 м. Цайдам, лежащий на высоте 2600–3000 м, составляет переход к более высокому тибетскому ярусу.

Центральная Азия – бессточный внутриматериковый бассейн с очень дезорганизованной гидрографической сетью.

Преобладающее распространение в ЦАЗ имеют щебнистые пустыни, на западе и востоке имеются большие массивы песчаных пустынь – Такла-Макан, Дзосотын-Алисун, Алашань. Зональные типы почв – серобурные, малокарбонатные на севере и сильнокарбонатные на юге (Петров, 1966).

Климат ЦАЗ резко континентальный, континентальность выражается в резких колебаниях температуры и других показателей в течение суток, в году и по годам, в малом количестве осадков, выпадающих почти исключительно летом, в материковом типе давления, низком летом и относительно высоком зимой, в слабой облачности и большой продолжительности солнечного сияния, в сезонности ветров (Синицын, 1959).

Суточные амплитуды крайних температур достигают 35° , годовые – 90° . Среднегодовая температура от $+3^{\circ}$ до $+13^{\circ}$, в полупустынях меньше, в Котловине озер, например, около -2° . Среднеянварские температуры от -8° до -16° и ниже, в Джунгарии до -22° , в Кашгарии заметно теплее – от -8° до -14° , на юго-западе до -5° (Физико-геогр. атлас мира, 1964; Мурзаев, 1966); в полупустыне ниже, особенно низки в Котловине Озер – до -30° ! (Бадамжав и др., 1966). Абсолютные минимумы в пустынной зоне от -27° до -36° , в юго-запад-

ной Кашгарии от -20° до -25° , а в Котловине Озер -48° . Летние температуры относительно невысокие — средние июля от $+20^{\circ}$ до $+24^{\circ}$, в Алашани и Кашгарии немного выше $+24^{\circ}$, в полупустынях до $+15^{\circ}$, но в Котловине Озер выше $+20^{\circ}$; абсолютные максимумы около $+40^{\circ}$, только в Турфанской впадине $+48^{\circ}$, в полупустыне от $+35^{\circ}$ до $+38^{\circ}$.

Осадков в пустынях ЦАЗ выпадает от 100 мм в год и менее, вплоть до почти полного отсутствия, основные площади пустынь имеют осадков менее 50 мм; в полупустынях — 100–200 мм. Максимум выпадения осадков приходится на лето — июль–август, минимум на зиму и весну; в Джунгарии и самой западной части Кашгарии, кроме летнего, появляется еще весенний максимум, отделенный от летнего небольшим спадом.

Суровость климата ЦАЗ усиливается отсутствием снежного покрова зимой и господствующей большой сухостью воздуха, особенно весной; так, абсолютные минимумы относительной влажности в Далан-Дзадагаде (полупустыня) в мае достигают 2% при среднегодовой 42%, в пустынях влажность не поднимается выше 40%, при абсолютных минимумах до 0.

Центральная Азия, находясь в глубине Евразийского континента и будучи окружена сплошными или прерывающимися горными цепями, оказывается между сферами атлантической и тихоокеанской воздушной циркуляции, которые проявляют свое непосредственное влияние лишь на ее флангах. Климат ЦАЗ в значительной мере автономен, а характерный для него летний максимум осадков объясняется не следствием влияния восточнокитайского муссона, а особенностями самостоятельной внутриконтинентальной циркуляции. Как показал Мурзаев (1952), даже на востоке ЦАЗ влияние муссона ясно не ощущается. Затухание китайского летнего муссона на восточных окраинах ЦАЗ ускорено горными хребтами Нань-Шаня, Циньлина и Большого Хингана, стоящими на его пути. Проникновению в ЦАЗ с запада в какой-то мере еще влажных воздушных масс, связанных с атлантической циркуляцией, препятствуют горы Памира, Тянь-Шаня, Пограничной Джунгарии. Влияние западных воздушных масс сказывается только в Западной Кашгарии и в Джунгарии, куда они проникают через седловину Нилхи и перерывы в горах Пограничной Джунгарии; оно обуславливает там появление весенних осадков.

Зимой, вследствие охлаждения воздуха, над Азиатским континентом возникает Монголо-Сибирский антициклон, под влиянием которого в пустыни ЦАЗ с севера приносится холодный сухой воздух. Ветры, направляющиеся первоначально от максимума давления на юг, перед горами Нань-Шаня и Куньлуня отворачивает на запад и восток, приходя в Кашгарию как восточно-северо-восточные, а в Ордос как северо-западные. Ветры, вызываемые Монголо-Сибирским зимним антициклоном, имеют наибольшее постоянство, среднюю силу. Весной антициклон распадается, при этом характерны сильные ветры и бури.

Летом над пустынями ЦАЗ воздух сильно прогревается и здесь

образуется область низкого давления, в которую устремляется воздух с соседних территорий. Основные направления ветров в это время северные, северо-западные и северо-восточные, лишь в районе Ордоса южные и юго-восточные, связанные с муссонной циркуляцией (Физико-геогр. атлас мира, 1964), воздух этот приходит в пустыни, потеряв большую часть влаги, уже как континентальный. Сухой континентальный воздух преобладает в ЦАЗ круглый год, зимой он имеет особенности воздуха умеренных широт, а летом тропического (Синицын, 1959). Летние дожди, по Мурзаеву (1952), являются следствием циклонической деятельности, возникающей при взаимодействии полярного и тропического воздуха, граница которых смещается в это время к Северной Монголии. Осенью, перед восстановлением зимнего антициклона, характерно безветрие. Большое разнообразие в местные особенности климата вносит рельеф.

В.М.Синицын утверждает, что в существенных чертах современная циркуляция атмосферы над ЦАЗ существует уже в течение всего неогена (1959).

ПОЛОЖЕНИЕ ГОБИЙСКИХ ПУСТЫНЬ В СИСТЕМЕ ПУСТЫНЬ ПАЛЕАРКТИКИ

Большинство зоогеографических подразделений Палеарктики (например, Гептнер, 1936; Семенов-Тянь-Шанский, 1936) носит эклектический непоследовательный характер, в них некоторые отдельные зоны попадают в разные подобласти, а подобласти объединяют участки разных зон. Так, например, у А.П.Семенова-Тянь-Шанского западная часть степей попадает в преимущественно лесную Европейско-Сибирскую подобласть, другая в виде выделов разного ранга в Средиземноморскую; у В.Г.Гептнера южные пустыни на север до Средней Азии вместе со Средиземноморьем попадают в одну подобласть (Средиземноморскую), а более северные - Средняя и Центральная Азия - со степями - в другую (Нагорноазиатскую).

Среди ботанических схем подразделения Палеарктики наиболее удачной надо признать подразделение Е.М.Лавренко (1950, 1962, 1965), где четко проведен зональный принцип. Эта схема содержит и наиболее удачное провинциальное расчленение Центральной Азии, суммирующее достижения А.А.Юнатова и В.И.Грубова (Грубов и Юнатов, 1952; Грубов, 1959; Юнатов, 1950). Лавренко пустынно-равнинные территории Центральной Азии считает Гобийской провинцией Центральноазиатской подобласти пустынь и разделяет ее на Джунгарскую, Кашгарскую, Центрально-Гобийскую и Алашаньскую подпровинции. В данной работе везде, если особо не оговорено, принимается схема Е.М.Лавренко.

Зоогеографическое районирование Центральной Азии рассмотрено у П.П.Сушкина (1925) и у Б.А.Кузнецова (1957). Сушкин Джунгарию и Кашгарию отделяет от Центральной Азии и относит к Афгано-Туркестанской провинции, остальную часть пустынь Центральной Азии вместе с полупустынями и даже отчасти степями разделяет на окру-

га: Северо-Западная Монголия (Котловина и Долина Озер), Гоби (Центральная Гоби и запад Алашани), Юго-Восточная Монголия (восток Алашани и Ордос) и Северо-Восточная Монголия; карты Сушкин не приводит. Деление Кузнецова дано также без карты и, по-видимому, не имеет существенных отличий от ботанических схем.

Сопоставляя взгляды различных биогеографов, можно видеть, что на территории пустынь выделяется некоторое количество достаточно бесспорных участков, которые разными способами объединяются в группы более высокого ранга. Это пустыни центральноазиатские, севернотуранские, южнотуранские, иранские, сахарские, синдские. Такое разделение пустынь Палеарктики является суммарным отражением зональной и секторальной их дифференциации.

Как известно (см., напр., Исаченко, 1965, 1971), секторальный принцип после зонального является важнейшим из определяющих состав и распределение биоты на суше. На континентах выделяются прежде всего три сектора, в основном меридионального протяжения — два приокеанических с мягким климатом и один внутриматериковый с континентальным. Сходство условий приокеанических или континентальных частей различных зон создает как бы вторую, перпендикулярную настоящей, зональность, которая находит свое отражение в ареалах многих растений и животных, распространенных далеко с севера на юг, но только в определенном секторе. Некоторые зоны выражены не во всех секторах. Пустыни располагаются в континентальном секторе во внутренних частях материков и лишь в пассатных областях выходят на их западные побережья, где особые условия воздушной циркуляции нейтрализуют смягчающее влияние океана.

Континентальный сектор по выраженности контрастов климата, в свою очередь, может быть разбит на подсекторы, например, умеренно-континентальный, континентальный, резкоконтинентальный. В Палеарктике хорошо выражены западный континентальный и резкоконтинентальный подсекторы, в которые попадают собственно все пустыни (см., напр., Физико-геогр. атлас мира, 1964); большинство пустынь относится к континентальному подсектору и только пустыни Центральной Азии к резкоконтинентальному.

Основной причиной зональной дифференциации является неравномерная обеспеченность земли теплом, возрастающая от полюсов к экватору, однако во внутриконтинентальных областях зональное значение приобретает обеспеченность влагой. Обеспеченность влагой становится ведущим фактором, определяющим существование пустынной зоны, а обеспеченность теплом нисходит на роль фактора, определяющего подзональное расчленение пустынь.

По теплообеспеченности пустыни северного полушария Старого Света, занимающие более или менее непрерывную территорию, можно разбить на 5 подзон, границы которых совпадают с провинциальными или более высокого ранга границами в схемах биогеографического

подразделения пустынь: холодноумеренную, теплоумеренную, полусубтропическую, субтропическую и тропическую. Границы этих подзон удовлетворительно совпадают с определенными изотермами средних температур самого холодного месяца (января) и могут быть охарактеризованы рядом других климатических показателей.

1. Холодноумеренная подзона. Зимы суровые, средняя температура января от -22° до -16° и -8° , не выше -8° , безморозный период 120–180 дней. Сюда относятся пустыни Центральной Азии и Северного Турана, Кашгария немного теплее и составляет переход к следующей подзоне.

2. Теплоумеренная подзона. Зимы более мягкие, но морозные, средняя температура января от -8° до 0° , безморозный период 180–210 дней. Сюда относятся пустыни Южного Турана.

3. Полусубтропическая подзона. Зимы мягкие, вегетация обычно с перерывами продолжается и зимой, средняя температура января от 0° до $+8^{\circ}$, безморозный период до 240 дней. Сюда относятся пустыни Иранской провинции.

4. Субтропическая подзона. Заморозки не ежегодно, вегетация продолжается весь холодный период, средняя температура января от $+8^{\circ}$ до $+16^{\circ}$. Сюда относятся Сахаро-Синдские пустыни.

5. Тропическая подзона. Заморозков не бывает, средняя температура января выше $+16^{\circ}$ (от 16° до 24°). Сюда относятся южносахарские и сомалийские пустыни и полупустыни Палеотропики.

На указанные зональные и секторальные различия отдельных частей пустынь накладываются еще провинциальные, к которым можно отнести ритмику выпадения осадков, приподнятость над уровнем моря, рельеф и т.п. Секторально-провинциальными особенностями центральноазиатских пустынь являются выпадение большей части осадков летом, сухая весна, бесснежная зима; северотуранских – довольно равномерное выпадение осадков по сезонам, благоприятная весна, снежный покров зимой; южнотуранских, иранских и сахарских – так называемый средиземноморский тип выпадения осадков с бездождным летом и более влажной прохладной частью года, в Южном Туране максимум осадков приходится на весну.

Биогеографическое расчленение Центральноазиатских пустынь (Гобийской провинции) также вызвано переплетением зональных и секторально-провинциальных особенностей. Кашгарская подпровинция характеризуется более теплым климатом, что можно отнести к чертам зонального характера (см. также Мурзаев, 1966). По средним температурам января, лежащим в пределах от -14° до -8° , а на юго-востоке до -5° , и по длительности безморозного периода в 180–210 дней она образует переход к более южной подзоне. Необычная скудость Кашгарии осадками может быть отнесена к провинциальным особенностям. Джунгарская подпровинция носит переходный гобийско-северотуранский характер, в выпадении осадков наблюдается минимум в первой половине лета и слабый максимум во второй, осадков везде

больше 100 мм, годовые амплитуды средних температур очень значительные, достигают 40°. Центральногобийская и Алашаньская подпровинции носят типичный гобийский характер, но различаются суровостью климата — Алашаньская летом теплее и лучше увлажняется — здесь в какой-то мере сказывается еще влияние восточнокитайского муссона. В Алашаньской Гоби концентрируются ареалы большинства центральноазиатских пустынных эндемиков.

ОБСУЖДЕНИЕ ДАННЫХ ПАЛЕОГЕОГРАФИИ О ПУСТЫНЯХ, ВОЗРАСТ ПОДЗОН

Палеоклиматические построения и карты В.М.Синицына позволяют представить общую историю формирования пустынь и историю их подзональной дифференциации, которая может быть выявлена путем сопоставления изогиев и изотерм самого холодного месяца, характеризующих границы подзон.

Полупустыни в тропическом поясе лежат между изогиев 200–500 мм осадков в год (см.Забродская, 1966), в субтропическом между 200–400 мм. Северная граница пустынь в Прикаспии примерно совпадает с изогией 200 мм, в Центральном Казахстане идет по изогие 150 мм, а в Центральной Азии приближается к изогие 100 мм; полупустыни в Прикаспии занимают полосу 200–300 мм, в Центральном Казахстане полосу 150–250 мм, а в Монголии 100–200 мм осадков в год. Как видно, при похолодании пределы увлажнения пустынь и полупустынь несколько сдвигаются.

В палеогене настоящих пустынь (меньше 200 мм осадков в год) не было. Засушливый климат с 300–500 мм осадков существовал на территории Аравии, Ирана и Центральной Азии (Кашгария и Центральная Гоби). Аравия находилась в тропическом поясе, Иран и Центральная Азия в субтропическом, по температурам января соответствующем условиям современной Сахаро-Синдской провинции. В тропическом поясе 300–500 мм осадков в год соответствуют опустыненным саваннам (Забродская, 1966). Во второй половине олигоцена при сохранении того же уровня увлажнения полупустынные территории Центральной Азии уже оказываются в полусубтропической подзоне, которая в современную эпоху проходит через Иран. В раннем и среднем миоцене устанавливается более строгий полупустынный режим, с 200–300 мм осадков в год, на тех же территориях Аравии, Ирана, юга Средней Азии и Центральной Азии. Полупустынные территории Средней и Центральной Азии лежат в это время в полусубтропической, Иран в субтропической, Аравия по-прежнему в тропической температурной полосе. В позднем миоцене пространства полупустынь расширяются, захватывая Южный Казахстан и протягиваясь от Ирана до Центральной Азии сплошной полосой; на территории Аравии, Ирана и Кашгарии появляются очаги пустынь (т.е. территории с менее чем 200 мм осадков в год). Расположение температурных подзон сохраняется прежнее, только на северную часть Аравии надвигается субтропическая температурная поло-

са. В плиоцене территория пустынь расширяется в Аравии, в Средней и Центральной Азии, в Иране, наоборот, восстанавливается полупустыня. Аравия почти целиком и южная половина Ирана лежат в субтропической температурной полосе, Северный Иран, весь Туран и Центральная Азия в полусубтропической полосе, на полупустыни с севера надвигается теплоумеренная полоса, которая в конце плиоцена уже охватывает большие территории полупустынь Южного Казахстана и полупустыни и часть пустынь Центральной Азии.

Из приведенных сопоставлений следует, что на более или менее засушливых территориях температурные условия субтропической подзоны пустынь существуют с эоцена, полусубтропической с конца олигоцена, теплоумеренной примерно с середины плиоцена, а холодноумеренных, очевидно, только с предледникового времени.

Палинологические данные по среднему и верхнему плиоцену и нижнему плейстоцену Котловин и Долин Озер (Девяткин, Шилова, 1970) дают картину природы, сходную с современной, без ясных свидетельств более теплого климата — из ныне отсутствующих здесь растений, указывающих на более теплый климат, единично обнаружены дуб, липа и ель секции *Omorica*.

Каждая последующая, менее обеспеченная теплом подзона появлялась на северной окраине предыдущей (так как похолодание надвигалось с севера) и раньше всего на востоке — в Центральной Азии, то есть в самых континентальных условиях. Так, во второй половине олигоцена в Центральной Азии появились первые полусубтропические полупустыни, затем в позднем миоцене первые настоящие полусубтропические пустыни, затем в плиоцене теплоумеренные полупустыни, а в его конце и пустыни. Сравнение современных пустынь и полупустынь Казахстана и Монголии также показывает, что последние холоднее и суровее.

Первый важный этап формирования пустынной биоты, очевидно, должен быть отнесен ко времени возникновения значительных территорий полупустынь — олигоцен-миоцен, — когда в экстрazonальных условиях уже должны были существовать чисто пустынные местообитания. Поэтому можно считать, что важный начальный этап формирования пустынной флоры и фауны наступил в южных подзонах — тропической, субтропической и полусубтропической — приблизительно одновременно, возможно, в полусубтропической (ныне Иранской) несколько позже. Далее, моменты образования теплоумеренной и холодноумеренной подзон разделены значительными промежутками времени, формирование каждой из них происходило за счет уже сформировавшейся предыдущей более теплой подзоны, причем, если в западной части, находящейся ныне в континентальном секторе, более теплые подзоны сохранялись, лишь отодвигаясь на юг, то в восточной, в Центральной Азии, находящейся ныне в резкоконтинентальном подсекторе, пустыни в значительной мере перерождались на месте, так как здесь они прерваны с юга горами Тибета, которые начали подниматься уже в олигоцене.

Таким образом, если считать, что современные провинциально-секторальные различия Центральной Азии и более западных пустынь существовали и раньше и препятствовали совершенно свободному обмену между ними, то можно предположить, что наиболее древние теплолюбивые пустынные элементы Центральной Азии в основном исчезли (вымерли) вместе с исчезновением необходимых им условий; в более западных же пустынях такие элементы могли лишь отступить на юг, так как здесь преимущественно наблюдается весь спектр подзон вплоть до тропической.

Далее, поскольку скорость надвигания все более холодных условий возрастала, то времени на формирование более северных подзон было все меньше и можно поэтому предположить, что в формировании биоты северных подзон большую роль играла сортировка уже существующих пустынных элементов с вымиранием их части, чем новообразование на основе прогрессивной эволюции.

Палеогеография также показывает, что Аравийская аридная территория до вступления в сухопутный контакт с Евразией в конце миоцена находилась в тропическом климате, а остальные аридные очаги с эоцена в субтропическом при постоянном сохранении друг с другом сухопутного, а также, по-видимому, и полупустынного ландшафтного контакта. Субтропические условия надвинулись в Аравию с севера одновременно с возникновением сухопутного контакта, поэтому можно сделать предварительное предположение о том, что основное ядро внетропической (палеарктической) аридной биоты сформировалось в достаточно цельном ирано-центральноазиатском очаге, не имевшем тесного контакта с большими очагами тропических пустынных биот. Современная граница между Палеарктикой и Палеотропикой, проводимая через пустыни Северной Африки, поэтому разделяет пустынные биоты, не только приспособленные к разным условиям теплообеспеченности, но и сформировавшиеся независимо из разных источников.

АНАЛИЗ РАЗОРВАННЫХ АРЕАЛОВ ПУСТЫННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ КАК ПУТЬ К ВОССОЗДАНИЮ ИСТОРИИ ЕЕ ПУСТЫНЬ

Для выяснения истории биоты той или иной природной зоны или области на основе изучения современных животных или растений наилучшие результаты может дать, конечно, взаимосвязанный анализ филогении отдельных групп и их распространения в свете данных филогении. При отсутствии ископаемых свидетельств, как это характерно для аридных биот, такой путь и увязка полученных данных с данными палеогеографии является единственным или, по крайней мере, самым продуктивным путем. Однако филогенетические исследования характерных пустынных групп фактически еще почти полностью отсутствуют и на них опираться пока нельзя.

Для восстановления некоторых обстоятельств более поздних

этапов истории пустынь может кое-что дать и один анализ современного распространения без учета филогении. Особенно интересны в этом отношении различные разорванные ареалы характерных пустынных растений и изолированные горами участки пустынной природы. Для решения некоторых вопросов истории пустынь ЦАЗ такой материал дают ареалы многих характерных растений и в меньшей степени животных, а также многочисленные изолированные участки пустынной природы, промежуточные по составу между Средней и Центральной Азией.

Обратимся к анализу распространения характерных центральноазиатских растений. Кроме видов, более или менее строго ограниченных ЦАЗ (как *Nitraria sphaerocarpa*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Peganum nigellastrum*, *Calligonum mongolicum* и др.), имеется ряд преимущественно центральноазиатских растений, распространенных шире. В этом отношении интересны прежде всего *Reaumuria soongorica* и *Iljinia regelii*. Оба вида имеют в основном центральноазиатский ареал (Грубов, 1966; Лавренко, Никольская, 1963) и в ЦАЗ являются эдификаторами пустынных сообществ. Однако отдельные местонахождения их известны далеко на западе в Северном, а у Ильинии и в Южном Туране. Аналогично в этом отношении представляет секция *Adenophora* рода *Anabasis* и подрод *Sarcozygium* рода *Zygophyllum*. Секция *Adenophora* является в основном центральноазиатской, но имеет далеко оторванный участок ареала, занятый особым видом — *Anabasis turgaica* — в горах Улы-Тау Центрального Казахстана; подрод *Sarcozygium* в лице *Zygophyllum xanthoxylon* широко распространен в ЦАЗ, второй и последний вид подрода ограничен небольшим ареалом в Ферганской долине.

Картина распространения этих видов или их групп может быть истолкована как следствие вымирания их в западной части своего ареала, причем большие перерывы распространения и, в некоторых случаях, их видовой ранг говорят в пользу не слишком позднего их образования.

Аналогичную, но противоположного характера картину распространения дают в основном туранские виды *Suaeda physophora*, *Halostachys caspia*, *Sarcocaulon nitraria*, широко распространенные в Туране, но известные по отдельным далеко отброшенным местонахождениям в ЦАЗ (Грубов, 1966), два последних, кроме того, известны из Кашгарии. Виды рода саксаульчик — *Arthrophytum balchashense*, *A. iliense*, *A. longibracteatum*, распространенные в восточной части Северного Турана, обнаружены в виде оторванных местонахождений в северной части Кашгарии (Грубов, 1966).

Другую интересную группу с аналогичным распространением составляют центральноазиатские эндемичные виды, имеющие разорванные ареалы на территории ЦАЗ. В их числе можно назвать алашаньско-за-

падномонгольско-центральнотяньшаньский - *Salsola passerina*¹; алашаньско-джунгарский - *Salsola laricifolia*; ордосско-джунгарский - *Helianthemum soongoricum*; алашаньско-кашгарский *Gymnocarpus przewalskii*; алашаньско-центральнотяньшаньский - *Timouria saroshnikovii* (Грубов, 1959, 1966; Лавренко, Никольская, 1963). Алашаньско-кашгарский дизъюнктивный ареал имеет род *Ammopiptanthus*, состоящий из двух видов - восточного *A. mongolica* и западного *A. nana*. Эти разорванные ареалы видов, большая часть которых является эдификаторами, говорят о необычайно суровых современных условиях существования, отсутствие же серьезных различий между формами, населяющими отдельные участки, говорит в пользу относительно недавнего их возникновения. Примечательно, что разрывы приходятся на центральную, самую суровую часть пустынь ЦАЗ, а на востоке все оторванные части ареалов концентрируются в Алашаньской Гоби, в то время как на западе разбросаны, располагаясь либо в Котловине Озер, либо в Джунгарии, либо в Кашгарии и т.д.

Кроме того, Алашаньской Гоби, или более широкому, или более узкому участку востока центральноазиатских пустынь, свойствен ряд эндемиков, часто весьма высокого своеобразия: *Tetraena mongolica*, *Potaninia mongolica*, *Reaumuria trigyna*, *Ammopiptanthus mongolicus*, *Nitraria tangutorum* и *N. praevisa*.

Большой интерес представляют замкнутые и полузамкнутые котловины среди гор со смешанной турано-гобийской флорой и фауной. К числу таких могут быть отнесены Тувинская котловина, Убсунурская котловина, основная Котловина Больших Монгольских Озер, Иссыккульская котловина, Нарынская котловина в Центральном Тянь-Шане, средняя часть Илийской долины - Джаркентский округ, по районированию Грубова (1959), наконец, Ферганская долина.

Пустынный элемент в Тувинской котловине представлен весьма бедно, из характерных растений может быть назван *Nanophyton erinaceum*, господствующее растение местных полупустынь, из характерных пустынных грызунов - *Meriones meridianus*. В.Е.Флинт и А.Н.Головкин (1961), проанализировав фауну степных и пустынных позвоночных Тувы, пришли к выводу, что почти все аридные виды Тувинской котловины эвритопные и, поскольку некоторые окружающие горы (Танну-Ола) не являются для них препятствием сейчас, а тем более в ксеротермическое время, проникли туда с юга в послеледниковье. Указанные авторы предполагают, что в ледниковый период в Тувинской котловине не было условий для существования степных и тем более пустынных видов. Однако их концепцию нарушает тот самый сте-

¹ В.П.Бочанцев (1969) считает его синонимом юнотурано-ирано-атласского тоже дизъюнктивного *Salsola gemmasensis*, но это не нарушает хода приводимых здесь рассуждений.

нотопный и при этом обособившийся в отдельный подвид вид — *Meriones meridianus*, который, по их словам, вселился раньше других (когда, они об этом не говорят). Напротив, К.А.Соболевская (1958), изучавшая происхождение флоры Тувы в целом, считает основной эдификатор пустынь (полупустынь) Тувинской котловины — *Nanophyton erinaceum* (тасбийгун) — вселенцем плиоценового этапа расширения территории, занимаемой пустынной флорой. Полученные недавно палинологические данные по Котловине Озер (северный берег Хиргис-Нура и протока Чон-Хайрих) показывают, что на протяжении среднего плиоцена — нижнего плейстоцена там господствовали полупустынные условия с участием в растительном покрове маревых, в частности и тасбийгуна (Девяткин и Шилова, 1970). Поскольку Флинт и Головкин (по В.П.Маслову) считают, что хребет Танну-Ола в ксеротермический период носил степной характер до водоразделов, то и с их позиций нельзя объяснить вселение в Туву ни тасбийгуна — растения пустынного, ни полуденной песчанки — поселяющейся в опустыненных степях и не поднимающейся высоко в горы. Данные по цикадовым также скорее говорят в пользу доледникового появления полупустынь в Тувинской котловине и автохтонного переживания ими ледниковых эпох. На тасбийгуне в Туве обнаружен олигофаг родов *Anabasis* и *Nanophyton* — *Achaetia anabasis* и эндемичный пустынный вид, связанный также, по-видимому, только с тасбийгуном — *Mesogerius emammosus*. Оба этих вида бескрылые и не могут преодолеть не только остепненный хребет, но и значительные равнинные степные пространства, как и тасбийгун. Если бы тасбийгун проник в Тувинскую котловину через остепненный хребет единичными особями, то он оказался бы в Туве лишенным своей специфической свиты олигофагов, в связи с тем что для существования олигофагов нужны не единичные особи кормового растения, а их скопления (Емельянов, 1964). Предположение же о проникновении тасбийгуна через степной хребет в качестве доминанта наименее вероятно. Поскольку мы не знаем масштабов иссушения ксеротермического периода и, следовательно, высоты, до которой поднимались тогда в горы зональные типы растительности, в данном случае пустынные степи, нельзя полностью исключить контакт пустынных группировок Тувы и Убсу-Нура по наиболее низким перевалам хребта Танну-Ола, например в районе Самагалтая или на водоразделе рек Холу и Элегест, хотя подъем полупустыни в горы до водораздела Танну-Ола со стороны Тувинской котловины требует гораздо больших масштабов ее иссушения, чем современные.

Сравнивая Тувинскую котловину с Чуйской степью, надо признать, что последняя, по-видимому, позже обособилась от Котловины Озер, так как в Чуйской степи аналогичные пустынные стации, но с баглуром (*Anabasis brevifolia*), а не тасбийгуном занимает другой вид цикадовых — *Mesogerius tshujensis*, общий с Котловиной Озер и Убсунурской котловиной, где он замещает *M. emammosus* также и на тасбийгуне. Пустынный элемент в Чуйской степи, представляющий

один из примеров его наиболее далекого нахождения в глубине Алтайских гор (Куминова, 1960), отгорожен от Котловины Озер высоким хребтом Сайлюгем. В ряде котловин Монгольского Алтая, менее обособленных по сравнению с Чуйской, — урэгнурской, толбонурской и даже верхнекобдосской (последнее по карте — Грубов, 1966), так же как и в первой, имеются оторванные участки ареала баглера, причем и здесь его сопровождает специфическая фауна — *Achaetia anabasidis* (котловины Урэг и Толбо), *Mesogerius tshujensis*, *Caillardia anabasidis* (котловины Чуйская и Урэг). Эти местонахождения баглера вместе с фауной говорят о его былом сплошном здесь распространении в качестве доминанта. Во внутренних частях Алтая, как видно, пустынный элемент поднимается по котловинам и долинам примерно до 2000 м, что объясняется большой сухостью внутренних частей гор по сравнению с их периферией.

Необходимость предположить тесный полупустынный контакт отгороженных ныне высокими горами котловин Алтая и Тувы с полупустынями Котловины Озер, а также наличие в Туве обособившихся викарных видов или подвидов склоняют скорее к гипотезе доледникового появления пустынного элемента этих котловин, особенно Тувинской, еще при отсутствии значительных горных преград между ними и Котловиной Озер, каковые преграды впоследствии полностью замкнули пустынный элемент котловин и, возможно, были непреодолимы для него в последний ксеротермический период.

Убсунурская котловина уже не является полностью замкнутой, она сообщается полупустынным проходом с основной Котловиной Озер, которая в свою очередь имеет связь с гобийскими пустынями. Тем не менее в Убсунурской котловине имеются оторванные участки ареалов или отдельные оторванные местонахождения целого ряда западнопустынных видов (*Nanophyton erinaceum*, *Eurotia ewersmanniana*), ближайшие местонахождения которых находятся в Джунгарской Гоби. Кроме перечисленных, в Котловине Озер или там и в Убсунурской котловине еще известны оторванные местонахождения ряда западнопустынных видов: *Chenopodium chenopodioides*, *Ceratocarpus arenarius*, *Samphorosma lessingii*, *Londesia eriantha*, *Suaeda acuminata*, *S. linifolia*, *Petrosimonia litwinowii*, *Zygophyllum brachypterum*, *Frankenia pulverulenta* (в Тувинской котловине — *F. hispida*), некоторые кермеки и др. (Грубов, 1955, 1966). По А.А. Унатову (1950), в Котловине Озер значительную роль играет западный вид *Artemisia in-sana* s.l. и не играет большой роли гобийский *Allium polyrrhizum*. Туранский элемент Котловины Озер среди позвоночных — особый подвид сайги (Банников, 1954). Из насекомых также можно привести примеры оторванных местонахождений западных пустынных видов в Котловине Озер — из саранчовых — *Sphingonotus valinus*, из листоблошек — *Craspedolepta costulata*, из цикадовых — *Handianus eurotiae*, *Psammotettix comitans*, из чернотелок — *Melanesthes altaica* и др. (см. работы по соответствующим группам в наст. сборнике).

Каков возраст туранского элемента в Котловине Озер, говорить трудно, так как она полностью не замкнута и имеет полупустынный контакт через Халюнский и Дзабханский проходы с типично гобийскими пустынными пространствами. Сейчас этот контакт ограниченный, но в более засушливые периоды мог быть достаточно полным. От Джунгарской пустыни и вообще от непосредственного контакта с западной пустынной биотой Котловина Озер отделена с запада и юга высокими горами Монгольского Алтая, претерпевавшего оледенения и непреодолимого для пустынной флоры и фауны по крайней мере с предледниковья. Хотя неясно, какое влияние могло оказать потепление ксеротермического времени на продвижение западного элемента в восточном направлении, все же можно думать, что условия ксеротермического периода с усилением засухи скорее препятствовали, чем способствовали продвижению западного пустынного элемента на восток. Если это так, то туранский элемент и в ксеротермический период оказывался в Котловине Озер в ловушке, и его появление здесь надо датировать плиоценом, когда горы Алтая были ниже и не препятствовали как расселению на восток западной пустынной биоты, так и более далекому проникновению на восток западного климатического влияния. Такая точка зрения лучше согласуется и с трудностью послеледникового проникновения туранского элемента в обсуждавшиеся выше прилегающие замкнутые котловины Алтая и Тувы.

Вопрос о переживании ледникового периода пустынной биотой в Котловине Озер еще усложняется данными Э.М.Мурзаева (1952), показавшего значительное расширение площади западномонгольских озер при таянии ледников, когда озерный бассейн занимал почти всю котловину. Мурзаев считает достоверным подъем уровня до отметки около 1000 м и возможным примерно до 1500 м. Второе предположение, по крайней мере с точки зрения состава фауны Котловины Озер, кажется маловероятным, так как привело бы к почти полному истреблению пустынного элемента, чего мы все же в действительности не видим. Итак, исходя из всего вышесказанного, можно считать наиболее вероятной гипотезу перманентного сохранения пустынной биоты Котловины Озер, включая и туранский элемент, с предледниковья или ранее, когда Алтай еще не был преградой для распространения пустынного элемента и меньше препятствовал проникновению западного климатического влияния на восток.

Днища многих замкнутых котловин в Центральном Тянь-Шане также носят пустынный характер. Рассмотрим Иссыккульскую и Нарынскую депрессии. Западная часть котловины Иссык-Куль носит пустынный характер, в растительности принимают большое участие *Kalidium subpidatum*, *Sympagma regelii*, *Reaumuria soongorica*, кроме того, для этого района указываются *Salsola passerina* и *Iljinia regelii* (Грубов, 1966). Это все виды восточного распространения в своих западных местонахождениях. Наибольший интерес представляет, однако, Нарынская депрессия, в которой существует богатая смешанная пу-

стывшая флора и фауна с наличием эндемиков. Туранский элемент там представлен видами *Atriplex cana*, *Nanophyton erinaceum*, *Halosne - num strobilaceum*, *Suaeda physophora* и др., гобийский - *Anabasis brevifolia*, *Sympegma regelii*, *Salsola passerina*, *Reaumuria soongorica* и др., кроме того, имеются эндемичные пустынные виды, *Salsola goshevitzii*, например, и виды вроде *Sophora griffithii*, основной ареал которой находится далеко на юге (по Ильину, Коровину, Головковой и др.). Возраст этой упрямой далеко среди высоких гор Тянь-Шаня биоты не моложе, чем плиоценовый, как об этом уже писал Коровин (1935) и как это явствует из литолого-палеогеографических карт СССР (Атлас литолого-палеогеографических карт СССР, 1967), поэтому ее смешанный севернотурано-гобийский характер при наличии эндемизма особенно показателен.

Не вполне замкнутые котловины Тянь-Шаня - Илийская депрессия, Ферганская депрессия - также являются убежищем смешанных пустынных флор или восточных пустынных элементов. В Илийской долине в нижнем течении Шарына и в предгорьях Кетменя западнее поселка Чунджа находятся оторванные участки ареалов все тех же растений - *Iljinia regelii*, *Sympegma regelii*, *Reaumuria soongorica* в сообществе с местными севернотуранскими видами (Голоскоков, Кубанская, 1964). Центральноазиатский элемент в Ферганской долине выражен уже слабо, оттуда известны *Iljinia regelii*, *Salsola passerina*, *Zygophyllum ferganensis*, близкий к *Z. xanthoxylon* из ЦАЗ (Грубов, 1966; Борисова, 1949; Бочанцев, 1969).

Анализ климатических условий этих убежищ показывает, что все они имеют в той или иной мере промежуточный турано-гобийский характер по природным условиям и прежде всего по условиям увлажнения. В наиболее бедных западных элементах котловин Западной Монголии намечается некоторый сдвиг летнего максимума осадков к весне - с августа на июль, и более высокая, чем в Гоби, относительная влажность воздуха и ее минимумы (Бадамжав и др., 1966; Мурзаев, 1952).

В Центральном Тянь-Шане для Западного Иссык-Куля характерен центральноазиатский в общих чертах ритм осадков с летним максимумом, что хорошо согласуется с преимущественно гобийским характером пустынной флоры, а для Нарынской депрессии весенне-летний максимум, не имеющий прямых аналогов в равнинных пустынях, но напоминающий севернотуранский и джунгарский. Такой же как в ЦШ ритм выпадения осадков в Джаркентском участке Илийской долины - максимум весенне-летний.

Ритм выпадения осадков в Ферганской долине носит в основном южнотуранский характер с сухим летом, однако в западной и северо-западной части долины на склонах Моголтау и Кураминского хребта, где произрастает *Iljinia regelii*, лежащих в области ветровой тени, как и западная часть Иссыккульской котловины, возможно, ритмика выпадения осадков иная.

Для Джунгарии, как уже говорилось, кроме летнего максимума, характерен также весенний, что в отличие от Гоби делает условия увлажнения более благоприятными и составляет переход к северотуранским. Однако и Северный Туран не однороден по ритмике выпадения осадков: более равномерный тип с апрельским слабо выраженным максимумом свойствен западной части (примерно от долины Сарысу), а восточной свойствен более четкий небольшой максимум в мае (Челпанова, 1963).

Смешанный характер пустынных флор в горах в сопоставлении с ритмикой выпадения осадков в горах и на равнинах позволяют предположить, что ритм выпадения осадков определяет многие черты тех или иных районов пустынь, причем находят отражение не только самые общие особенности ритмики, характерные для СТР, ЮТР или ЦАЗ, но и более тонкие, вроде различий Западного и Восточного Турана и Джунгарии. Климатическая ритмика обособленных котловин в горах, особенно находящихся в глубине гор, имеет сходство с центрально-азиатской, т.е. имеется летний максимум осадков. Такая ритмика выпадения осадков, очевидно, носит в горных котловинах в значительной мере автономный характер и поэтому достаточно постоянна в историческом плане. Давняя замкнутость таких котловин и характерные их смешанные турано-гобийские флоры и фауны позволяют предположить, что они консервируют, конечно в обедненном виде, состав пустынь прошлого, очевидно плиоценового.

Сравнение западной и восточной части Северного Турана показывает большее флористическое и фаунистическое богатство Восточного Турана; в Восточном, например, много эндемичных видов родов *Zygophyllum*, *Arthrophytum*, из цикадовых можно привести трибу *Rapissini*, заходящую из Тянь-Шаня только в пустыни Восточного Турана; наконец, в Восточном Туране представлен ряд восточнотурано-джунгарских видов, не имеющих викариата на западе.

Все это позволяет предположить, что в прошлом пустыни были однообразные и, возможно, на всем протяжении напоминали по осадкам восточнотуранские, восточнотуранско-джунгарские или имели весенне-летний максимум, как в Нарынской депрессии, по условиям же теплообеспеченности были теплее современных. Отсутствие в Джунгарии выраженного пустынного эндемизма показывает ее переходный, несамостоятельный характер (по современному состоянию). Если говорить о всей северной полосе в целом, то представляется, что ритм выпадения осадков на большей части от запада был с весенне-летним максимумом, который на восток где-нибудь от меридиана Бейшаня или еще восточнее сменялся позднелетним муссонного характера. Очевидно, реликты западной древней провинции сейчас на равнине сконцентрированы в Восточном Казахстане, а в горах — в ЦТШ и Зап.Монголии, реликты же восточной — в Алашани и особенно в Ордосе. При такой картине северной полосы средиземноморский ритм ЮТР с его зимне-весенним максимумом в условиях теплой зимы уже не так сильно отличает-

ся и провинциальные различия ослабевают.

Таким образом, рассмотрение разорванных ареалов различных пустынных элементов при сопоставлении с данными палеогеографии позволяет предположить, что в позднейшей эволюции пустынь преобладал процесс провинциальной дифференциации, выражающийся в отступании одних видов в западные части пустынь, других в восточные и в образовании викарных пар и групп видов, замещающих друг друга с запада на восток. Процесс этот шел на фоне доказанного палеогеографией похолодания, ведшего к подзональной дифференциации. Можно предположить в плиоцене существование гораздо более однообразной, чем теперь, ирано-турано-гобийской или турано-гобийской биоты, в которой доминирующее положение занимала провинция или подпровинция (очевидно, соответствующая "Киргизской" провинции Е.П.Коровина и др.) с весенне-летним максимумом выпадения осадков, простиравшаяся почти по всей северной части зоны пустынь, кроме крайнего ее востока в ИАЗ.

В свою очередь, замкнутые котловины среди гор и особенно Нарынская, имеющая достоверную доледниковую историю обособления, замкнувшего в ней пустынную биоту, показывают, что в плиоцене или по крайней мере в его конце большинство видов в нынешней пустынной биоте были уже сформированы и не претерпели с тех пор заметных изменений. Это дает некоторые придержки для определения реальных скоростей эволюции в естественной природной обстановке и заставляет с осторожностью принимать слишком молодой возраст тех или иных видов.

Представления о скорости эволюции вообще, о ее связи с изменениями внешних условий и конкретные характерные скорости эволюции в отдельных родственных группах являются важнейшей основой историко-биотических построений и нуждаются в широкой и глубокой разработке.

Преобладающая сейчас тенденция преувеличивать скорость эволюции связана с достижениями в области изучения микроэволюции. Широко распространено мнение о сводимости "так называемой макроэволюции" к микроэволюции (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Тахтаджян, 1970). Однако такой сводимости на самом деле нет, что неопровержимо явствует из факта прогрессивной эволюции и необратимости эволюционного процесса. Необратим именно процесс макроэволюции, в то время как элементарные микроэволюционные сдвиги обратимы и именно по признаку обратимости-необратимости вернее всего проводить границу между микро- и макроэволюцией. Макроэволюционный сдвиг есть сумма многих микроэволюционных, связанных в систему естественным отбором и приводящих к новому неповторимому качественному состоянию, а не случайная сумма микроэволюционных изменений, колеблющихся в определенных пределах или приводящих к быстрым односторонним прямолинейным изменениям. Те эволюционные сдвиги, быстрые и значительные, но кратковременные, которые приводятся

обычно как довод в пользу больших скоростей эволюции вообще, носят по существу микроэволюционный комбинаторный характер, являются реализацией скрытого резерва изменчивости, накопленного за предшествующую историю; такие сдвиги обычно ведут только к односторонним преобразованиям, нарушающим корреляционные системы организма, и в плане макроэволюции сами по себе бесперспективны. Эволюционно перспективным является более медленный процесс перестройки всего организма в целом, всей его системы корреляций, а не отдельных немногих непосредственно адаптивных структур, органов или признаков. Представления о скоростях микроэволюции никак нельзя прямо переносить на макроэволюцию — процесс гораздо более капризный и связанный преимущественно с изменениями условий более общего и более крупного — исторического порядка, причем, применительно к биотическим условиям, с изменениями необратимого характера. Когда мы хотим составить представление о макроэволюции, в основу его всегда нужно брать данные палеонтологов и филогенетиков — т.е. специалистов в данной области, а не экспериментаторов в области микроэволюции и генетики популяций, строящих свои представления на малых изменениях в несоизмеримо короткие отрезки времени. Процесс макроэволюции, как убедительно доказывает Дж.Г.Симпсон, весьма неравномерен; этапы быстрых изменений кратки и относительно редки, а моменты застоя могут тянуться неопределенно долго — сотни миллионов лет, более обычные же средние скорости эволюции (горотелия) не так велики, как позволяют думать данные микроэволюционистов.

Связь макроэволюции с историческими изменениями внешних условий как будто бы общеизвестна и общепризнана; так, у Дж.Г.Симпсона мы видим, что прогрессивную эволюцию претерпевают филумы, попавшие в односторонне изменяющиеся условия, а филумы, оказывающиеся в стабильных условиях (условиях, колеблющихся в определенных пределах), сохраняются, мало изменяясь; сходные утверждения делает И.И.Шмальгаузен (1969); у А.Н.Криштофовича мы находим высказывания о том, что главной причиной новообразования флор является новообразование абиотических условий (1964: 40 и далее), однако именно Криштофович подчеркивал, что наиболее быстрые изменения природных условий больше ведут к перекомбинировке старого и лишь затем в ход пускается прогрессивная эволюция, дающая заметные сдвиги позднее (там же). Очевидно, для пустынной биоты кайнозой, и прежде всего неоген, были временем направленных изменений среды, ведущих по пути прогрессивной эволюции, а события ледникового периода были такими быстрыми изменениями, на которые она (биота) успела отреагировать преимущественно за счет выборки более выносливых форм из числа уже существовавших. В пользу этого говорит отсутствие викарных форм основных пустынных растений и животных в изолированных реликтовых участках пустынь вроде Нарынской депрессии, обособившихся давно и в других условиях.

Л и т е р а т у р а

- АТЛАС литолого-палеогеографических карт СССР. 1967. Палеогеновый, неогеновый и четвертичный периоды. Том 4, карты 1-55.
- БАДАМЖАВ Д., БАЗАРТУР Д., БУДЖАВ Ж., ЦЭДЭНСОДНОМ Х. 1966. Бүгд Найрамдах Монгол Ард Улс газарзүйн атлас. Улаанбаатар, 34 стр.
- БАНИКОВ А.Г. 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. Тр.Монг.комисс.АН СССР, 53 : 1-670.
- БЕЙ-БИЕНКО Г.Я. 1948. Саранчовые трибы *Trinchini* (Orthoptera, Acrididae), собранные русскими исследователями в Монголии и сопредельном Китае. Энт.обозр., 30, 1-2: 3-16.
- БЕЙ-БИЕНКО Г.Я. 1959. Новые саранчовые (Acridoidea) из Северного Китая и их зоогеографическое значение. ДАН СССР, 128, 2 : 414-417.
- БОБРОВ Е.Г. 1965. О происхождении флоры пустынь Старого Света в связи с обзором рода *Nitraria* L. Ботан.журн., 50, 8 : 1053-1067.
- БОБРОВ Е.Г. 1966. Обзор рода *Reaumuria* L. в связи с вопросом о происхождении флоры Афро-Азиатских пустынь. Ботан.журн., 51, 8 : 1057-1072.
- БОРИСОВА А.Г. 1949. Род 840. Парнолистник - *Zygophyllum* L. Флора СССР, 14 : 152-194.
- БОЧАНЦЕВ В.П. 1969. Род *Salvola* L., краткая история его развития и расселения. Ботан.журн., 54, 7 : 989-1001.
- ВАВИЛОВ Н.И. 1931. Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений. Тр.прикл.бот.,генет.,селект., 26, 3 : 3-44.
- ВАСИЛЕВСКАЯ В.К., ПЕТРОВ М.П. 1964. Центральноазиатский эндем *Tetraena mongolica* Maxim. Ботан.журн., 49, 10 : 1506-1513.
- ВИНОГРАДОВ Б.С. 1937. Млекопитающие. Том III, вып. 4. Тушканчики. Фауна СССР, н.с., 13 : 1-197.
- ГЕПТНЕР В.Г. 1936. Общая зоогеография. Гос.изд-во биол. и мед. лит., М.-Л., 548 стр.
- ГЕПТНЕР В.Г. 1938. Зоогеографические особенности фауны пустынь Туркестана и ее происхождение. Бюлл.МОИП, 47, 5-6 : 329-342.
- ГЕПТНЕР В.Г. 1945. Пустынно-степная фауна Палеарктики и очаги ее развития. Бюлл. МОИП, н.с., 50, 1-2 : 17-38.
- ГОЛОСКОКОВ В.П., КУБАНСКАЯ З.В. 1964. Формация симпегмы в Тянь-Шане. Тр. Инст.бот.АН КазССР, 18 : 3-30.
- ГРУБОВ В.И. 1955. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр.Монг.комисс., 67 : 1-308.
- ГРУБОВ В.И. 1959. Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л., 77 стр.
- ГРУБОВ В.И. 1963. Введение, папоротники, библиография. Растения Центр. Азии, 1:5-168.
- ГРУБОВ В.И. 1966. Маревые. Растения Центр.Азии, 2 : 1-135.

- ГРУБОВ В.И., КНАТОВ А.А. 1952. Основные особенности флоры Монгольской Народной Республики в связи с ее районированием. Ботан. журн., 37, 1 : 45-64.
- ДЕВЯТКИН Е.В., ШИЛОВА Г.Н. 1970. Палинологическая характеристика некоторых опорных разрезов средне-верхнеплиоценовых и нижне-четвертичных отложений Западной Монголии. Тр.Совместн.Сов.-Монг. научно-иссл. геол. экспед., 2 : 128-142.
- ЕМЕЛЬЯНОВ А.Ф. 1964. Пищевая специализация цикадок (*Auchenorrhyncha*) на материале фауны Центрального Казахстана. Зоол.журн., 43, 7 : 1000-1010.
- ЗАБРОДСКАЯ М.П. 1966. Опыт физико-географического районирования Африки. Изв.ВГО, 98, 5 : 432-438.
- ИЛЬИН М.М. 1946. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. Мат.ист. флоры и растит. СССР, 2: 197-256.
- ИЛЬИН М.М. 1958. Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. Мат. ист. флоры и растит. СССР, 3: 129-229.
- ИСАЧЕНКО А.Г. 1965. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. Изд. "Высшая школа", М., 327 стр.
- ИСАЧЕНКО А.Г. 1971. Системы и ритмы зональности. Изв. ВГО, 103, 1: 10-26.
- КОМАРОВ В.Л. 1908. О видах и распространении рода *Nitraria* (Schobert) L. (По изд.: Избранные сочинения, 2, 1947 : 137-158).
- КОРОВИН Е.П. 1935. Очерки по истории развития растительности Средней Азии. I. Пустыня Бетпак-Дала (Центральный Казахстан). Бюлл. САГУ, 20, 4 : 183-218.
- КОРОВИН Е.П. 1961. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Кн. I. Изд.АН УзССР, Ташкент, 452 стр.
- КОРОВИН Е.П., КАШКАРОВ Д.Н. 1939. Типы пустынь Туркестана. Тр. Бот. инст. АН СССР, 3, 1 : 301-331.
- КРИШТОФОВИЧ А.Н. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Мат.ист.флоры и растит. СССР, 2 : 21-86.
- КРЫЖАНОВСКИЙ О.Л. 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. Изд. "Наука", М.-Л., 419 стр.
- КУЗНЕЦОВ Б.А. 1957. Опыт зоогеографического районирования Центральной Азии. Докл. ТСХА, 30 : 40-45.
- КУМИНОВА А.В. 1960. Растительный покров Алтая. Изд.СО АН СССР, Новосибирск, 450 стр.
- ЛАВРЕНКО Е.М. 1950. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. Пробл.ботан., 1 : 530-548.
- ЛАВРЕНКО Е.М. 1962. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровск. чт., 15 : 1-169.

- ЛАВРЕНКО Е.М. 1965. Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Ботан. журн., 50, 1 : 3-15.
- ЛАВРЕНКО Е.М., НИКОЛЬСКАЯ Н.И. 1963. Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Ботан. журн., 48, 12 : 1741-1761.
- МУРЗАЕВ Э.М. 1952. Монгольская Народная Республика. Физико-географическое описание. Географгиз, М., 471 стр.
- МУРЗАЕВ Э.М. 1966. Природа Синьцзяна и формирование пустынь Центральной Азии. Изд. «Наука», М., 382 стр.
- ПЕТРОВ М.П. 1966. Пустыни Центральной Азии. Т. I. Изд. «Наука», М.-Л., 274 стр.
- ПЕТРОВ М.П. 1967. Пустыни Центральной Азии. Т. II. Изд. «Наука», М.-Л., 288 стр.
- ПЕТРОВ М.П. 1969. О классификации пустынь земного шара. Изв. ВГО, 101, 6 : 489-497.
- ПОПОВ М.Г. 1927. Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, 15 : 239-292.
- ПОПОВ М.Г. 1931. Между Монголией и Ираном. Тр. прикл. бот., генет., селекц., 26, 3 : 45-84.
- ПОПОВ М.Г. 1963. Основы флорогенетики. Изд. АН СССР, М., 135 стр.
- СЕМЕНОВ-ТЯН-ШАНСКИЙ А. 1936. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основе географического распределения жесткокрылых насекомых. Изд. АН СССР, М.-Л., 16 стр.
- СИНИЦЫН В.М. 1959. Центральная Азия. Географгиз, М., 456 стр.
- СИНИЦЫН В.М. 1965. Древние климаты Евразии. Часть I. Палеоген и неоген. Изд. Ленингр. унив., 167 стр.
- СИНИЦЫН В.М. 1967. Введение в палеоклиматологию. Изд. «Недра», Л., 232 стр.
- СОБОЛЕВСКАЯ К.А. 1958. Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени. Мат. ист. флоры и растит. СССР, 3 : 249-315.
- СТРАХОВ Н.М. 1960. Основы теории литогенеза, I. Изд. АН СССР, М., 212 стр.
- СУДИЛОВСКАЯ А.М. 1937. Об орнитогеографическом положении Кашгарии и фаунистической связи ее с Монголией. В кн.: Памяти акад. М.А. Мензбира, изд. АН СССР, М.-Л. : 481-501.
- СУДИЛОВСКАЯ А.М. 1958. Зоогеографическая характеристика фауны птиц юго-западного и центрального Синьцзяна. В кн.: Пробл. зоогеогр. суши. Изд. Львовск. унив. : 268-274.
- СУШКИН П.П. 1925. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей Нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. Бюлл. МОИП, 34 : 7-86.

- ТАХТАДЖАН А.Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Изд. "Наука", Л., 146 стр.
- ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В., ВОРОНЦОВ Н.Н., ЯБЛОКОВ А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. Изд. "Наука", М., 407 стр.
- ТУГАРИНОВ А.Я. 1948. Птицы - Ачев. Животный мир СССР, 2 : 96-126.
- ФЕДОРОВИЧ Б.А. 1946. Вопросы палеогеографии равнин Средней Азии. Тр.Инст.геогр. АН СССР, 37 : 152-174.
- ФЛИНТ В.Е., ГОЛОВКИН А.Н. 1961. Значение хребта Танну-Ола как географической преграды и происхождение пустынно-степной фауны Тувы. Зоол. журн., 40, 4 : 556-567.
- ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ атлас мира. 1964. АН СССР и ГУГК СССР, М., 298 стр.
- ЧЕЛПАНОВА О.М. 1963. Средняя Азия. Климат СССР, 3 : 1-447.
- ЧЕРНОВ С.А. 1959. Фауна Таджикской ССР. Том КЖШ. Пресмыкающиеся. Тр.Инст.зоол.паразитол. АН ТаджССР, 98 : 1-204.
- ШМАЛЬГАУЗЕН И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Изд. "Наука", Л., 494 стр.
- КНАТОВ А.А. 1950. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр.Монг.комисс., 39 : 1-223.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград

КАРТЫ 1-7

**ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ
КАРТЫ ЕВРАЗИИ
(по В. М. Сивинскому, 1962)**

1 — изолинии, количество осадков в год (в мм);
2 — изолинии самого холодного месяца (января).

