



## ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

УДК 591.9(470. 62/67)

### ИСТОРИКО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАВКАЗА

### HISTORICAL, FAUNISTIC AND ZOOGEOGRAPHICAL CHARACTERISTIC OF MAMMALS OF THE CAUCASUS

*Г.М. Абдурахманов<sup>1</sup>, А.М. Батхиев<sup>2</sup>*  
*G.M. Abdurakhmanov<sup>1</sup>, A.M. Batkhiev<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Институт прикладной экологии РД,  
ул. Дахадаева, 21, Махачкала, Республика Дагестан 367001 Россия

<sup>2</sup> Чеченский государственный университет,  
ул. Шерипова, 32, Грозный, Чеченская Республика 364907 Россия.

<sup>1</sup>Institute of applied ecology,  
Dakhadaev str., 21, Makhachkala, Republic of Dagestan 367001 Russia

<sup>2</sup>Chechen State University,  
Sheripov str., 32, Grozny, Chechen Republic 364907 Russia

**Резюме.** В работе приводятся материалы по происхождению и зоогеографии фауны млекопитающих Кавказа. Проведенный подробный аналитический обзор проблемы становления и характера современного состояния териофауны Кавказа позволяет объяснить с позиций генезиса, в тесной связи с историей формирования природы Кавказа как пути формирования, так и современное состояние зоогеографической структуры териофауны Кавказа и различие между фаунистическими комплексами отдельных его районов. В итоге получена развернутая картина реконструкции наиболее вероятного пути становления фауны млекопитающих Кавказа с древнейших времен до наших дней под влиянием формирования структуры высотной поясности, а затем и закономерностей оледенения региона.

**Abstract.** Subject, theme, aim of the work. Caucasian mountainous country is the original biogeographic region with a large number of endemic species, including mammals. The aim of the work was to conduct a historical analysis of the development of a modern faunal zoogeographical structure of the Caucasus theriofauna.

**Methods.** We used in the work the methods of paleogeographic, historical and faunal analysis of the causes and ways of modelling a modern structure of Caucasus theriofauna and distribution of kinds and faunal species of mammals on its territory. There was a detailed analysis of all the available literature on the history of nature and fauna formation of the Caucasus, habitats of mammals, and their modern zoogeographical structure. Such a methodological approach allows us to explain many features of modern zoogeographic Caucasus theriofauna, not amenable to scientific explanation from the perspective of modern geographical situation.

**Results.** The conducted detailed analytical overview of the formation problem and the nature of the current state of the Caucasus theriofauna lets explain, in terms of genesis, in close connection with the history of the Caucasus nature formation, a way of formation as well as the structure of the current state of the zoogeographical Caucasus theriofauna and the difference between the faunal complexes of its individual parts. As a result, now a there is picture of reconstruction of the most probable path of becoming the mammalian fauna of the Caucasus since ancient times to the present day, influenced by the formation of the structure of high-altitude zone, and then the patterns of glaciation in the region.

**The area of the results application.** The results are of considerable theoretical and practical importance as a basis for assessing the causes of faunal diversity of ecological-faunal systems of mammals and patterns of their genetic relationship to the specific landscape. Of particular importance are the results for the implementation of the objective zoogeographical zoning of the Caucasus, the identification and protection of endemics, rare and endangered species, acclimatization and re-acclimatization of mammals.

**Summary.** It has been conducted the most comprehensive thematic overview of the stages of the Caucasus joint historical landscape development and its flora and fauna, many of which defined zoogeographical characteristics of the region and its relations with the surrounding areas, ways and means of protection, use and reproduction.

**Ключевые слова:** зоогеография, вид, типы ареалов, млекопитающие, Кавказ.

**Key words:** zoogeography, species, types of ranges, mammals, Caucasus.



Кавказ как горная страна имеет сложную и весьма самобытную геологическую историю, результатом которой стало большое разнообразие физико-географических, почвенных, климатических и других природных условий, современная, очень пестрая и сложная орография. Все это самым непосредственным образом сказалось на составе, состоянии и особенностях характеристики его фауны, богатстве фаунистических комплексов.

Современное распространение животных не итог, а лишь срез непрерывного процесса эволюции фаун. Для полноценного объяснения такого среза в целом необходимы результаты историко-фаунистического анализа в плодотворном синтезе с экологической, ландшафтной зоогеографией (Второв, 1977). Из этого следует, что конкретное современное географическое распределение видов, родов и других таксонов животных кавказской горной страны определяется не только сложившимися параметрами окружающего их пространства и территории обитания, географической изменчивости, но и во многом историей формирования их ареалов, спецификой образования фаунистических комплексов различных регионов Кавказа.

По истории формирования фауны и составу млекопитающих региона Кавказ, конечно же, неоднороден (Верещагин, 1959). В равнинных районах многократно менялся облик фауны, происходило интенсивное ее обогащение мигрантами и обмен между фаунистическими комплексами. С другой стороны, в горных районах возникли и существуют самостоятельные центры автохтонного видообразования, чем и объясняются значительные различия в фаунах разных регионов Кавказа. Нужно при этом отметить также и наличие здесь рефугиумов-убежищ, где сохранились палеогеографические условия былых экосистем и благодаря чему сохранились и могут жить многие реликтовые виды.

Зоогеографическая характеристика как всей териофауны этого региона, так и характеристика различий между фаунистическими комплексами отдельных его районов не могут быть объяснимы лишь с точки зрения современного состояния фауны и физико-географической характеристики исследуемого региона, а должны рассматриваться с позиций генезиса, в тесной связи с историей формирования рельефа и почвенно-климатических условий. Об этом говорят результаты многих современных исследований, в том числе и по другим группам животных (Даревский, 1967; Исмаилова, 2007).

Такой подход позволяет понять многие зоогеографические особенности современной фауны Кавказа, не поддающиеся логичному объяснению с позиций современной географической обстановки.

Вслед за Абдурахмановым и др. (1995) мы также считаем, что отличия между фаунистическими комплексами различных природно-территориальных классификационных единиц, имеющих в зависимости от разрабатываемых авторами систем дифференциации природных условий различные названия (естественно-исторические зоны, природно-территориальные комплексы, типы и варианты поясности и т. д.), пути и особенности их формирования, характер связей с фаунами сопредельных территорий не могут быть раскрыты и объяснены лишь с точки зрения анализа современного состояния фауны и физико-географической характеристики природы Кавказа. Они должны изучаться и оцениваться с позиций генезиса фауны, в тесной взаимосвязи с геологической историей рельефа и природно-климатических условий региона, его тектогенезом, так как выделяемые для зоогеографических целей вышеуказанные современные территориальные единицы включают биоты, имеющие разновозрастные генетические основы как фаун, так и территорий, то есть имеющие различный ход текто- и фауногенеза.

Палеогеографическая характеристика Кавказа, пути формирования фауны млекопитающих и вопросы происхождения фаун горных областей, в том числе и Кавказа, были в центре внимания многих ведущих исследователей региона. Однако причины сходства и различий между фаунами отдельных районов Кавказа, с одной стороны, и этими фаунами с таковыми сопредельных стран, с другой стороны, по мнению одного из самых авторитетных зоогеографов Кавказа Г.М. Абдурахманова, не вполне раскрыты.



При характеристике генезиса териофауны Кавказа, обосновании современной классификации типов фауны мы в основном опирались на исследования ведущих зоологов-кавказоведов: Г.М. Абдурахманова, Н.К. Верещагина, А.К. Темботова, которые использовали в настоящей работе, с учетом мнения ряда других авторов.

Для реконструкции наиболее вероятного пути становления фауны млекопитающих в качестве исходного следует брать конец палеогена. В этот период территория Кавказа представляла собой морской прогибающийся район с вулканическим центром в Закавказье. Окончательное становление суши Кавказа, имевшего вначале островное положение, произошло лишь в эоцене в результате мощных тектонических движений. Эта суша имела гористый рельеф и была представлена частью нынешнего Большого Кавказа.

В центральной части Главного Кавказского хребта уже располагались поднятия. К концу палеогена происходит формирование центральных частей осевых современных хребтов Крыма-Кавказ. Море оттесняется под влиянием восходящих движений. Кавказский остров неуклонно увеличивался в размерах и становился выше. К сожалению, палеоботанические материалы этого периода очень скудны. В составе пыльцы обнаружены представители флор субтропического и умеренного климата. Характерно появление хвойных как представителей тургайской флоры. Что касается фауны, то, как отмечает Н.К. Верещагин, костных остатков этого периода на территории региона не обнаружено, хотя имеются некоторые данные о нахождении в районе Ахалцихе (Грузия) остатков грызунов, копытных. В то же время Закавказье приобрело вид многочисленных мелких островов, а Предкавказье все еще было залито морем.

В течение всего олигоцена Кавказ оставался в виде острова с природой тропического характера. Происходит формирование центральных частей осевых современных хребтов Крыма-Кавказа, активное горообразование. Кавказский остров постоянно увеличивается в размерах и по высоте, между ним и Азией возникают континентальные связи Малокавказской суши с Малой Азией, а также и с Западной Европой (Верещагин, 1959).

Существенно в связи с этим отметить, что конец палеогена характеризуется началом формирования аридных ландшафтов Древнего Средиземноморья. Растительность представлена тропической флорой. Известны остатки гигантских папоротников, пальм, лавровых, тропические хвойные деревья.

В составе олигоценовой флоры принимали участие как виды тропической растительности, так и представители умеренного климата, обнаруженные в составе пыльцы. Комплекс тропическо-субтропической полтавской флоры, сложившейся в Восточной Европе, проникает и на Кавказ, где преобладают вечнозеленые растения. Подобная тропическая растительность имела также на Балканах, в Средней Европе (Палибин, 1936). Со стороны востока и севера современной Азии начинает мигрировать в сторону Кавказа и древняя тургайская флора из хвойных и листопадных. Уже в начале миоцена растительность Кавказских островов начала подвергаться бореализации, хотя и оставалась субтропической.

Тропические леса Кавказа и прилегающих к нему южных районов были заселены примитивными копытными, хищными, хоботными и другими представителями, известными из эоцена и олигоцена Европы. То есть это были теплолюбивые гигрофильные формы, близкие к современным видам тропиков Старого Света. Реликтом того периода является, например, черная крыса – неспециализированный всеядный вид.

Как уже было сказано, имеются отдельные палеонтологические находки в районе Ахалцихе (Грузия) древнейших грызунов, копытных. Известно, что тогда же, в близких к указанным условиям Европы, сформировались древние насекомоядные (Страхов, 1936).

В миоцене воздымание Кавказской суши продолжается, ее полоса удлиняется и простирается уже от территории современной Анапы до верховьев рек Самур (Котович, Хехнева, 1975). Все пространство Предкавказья, так же как и Закавказья, было покрыто морем. В Закавказье время от времени происходили трансгрессии, в результате чего Кавказские острова временами соединялись с Передней Азией.



Следует отметить и появление представителей аркто-третичной (тургайской) флоры, таких как хвойные северного происхождения. Широколиственные породы с опадающей листвой составили средний пояс растительности, были приурочены к возвышенным местам, хвойные произрастали на участках с более высокими абсолютными отметками. В верхнем миоцене произошло первое широкое распространение безлесных формаций травяной и ксерофильно-кустарниковой растительности. Данное положение подтверждается мнением Федорова (1952) о том, что третичный Кавказ представлял собой типичную горную систему с высотой не менее 3000 м. Сформировалось и появилось субальпийское разнотравье, особенно развитое и мощное в настоящее время на Западном Кавказе.

В целом неогеновый период и особенно его вторая часть, плиоцен, отличаются интенсивным развитием орогенического процесса и постоянно нарастающим похолоданием климата. Это эпоха напряженных горообразовательных процессов, создавших в итоге ряд высочайших горных цепей. Уже в сарматское время, около 5 млн лет назад, максимальные поднятия в осевых частях Кавказского хребта достигли 700–1000 м н.у.м., а в меотическом веке до 2,5–3 км в центре и на востоке Большого Кавказа. Море в верхнем сармате начинает отступать от северной части Кавказского хребта, оставляя территорию нынешнего Закаспия, осушая территорию Ставропольской возвышенности. Увеличивается Кавказская суша, соединяется через острова Закавказье и становится полуостровом. Кавказский остров в миоцене сближается с иранским нагорьем, его островное положение было окончательно ликвидировано, и он превратился в крупный полуостров Малой Азии, что способствовало осуществлению миграции различных групп.

Существенным моментом этого периода была дифференциация вертикальных поясов: выделение нижнего пояса с растительностью из вечнозеленых (магнолия, лавры) и листопадных пород (ива, груша, граб, орех, клен и др.) и более высокого, где фон составляли представители хвойных. В некоторых районах Восточной Грузии листопадные виды составляли уже до 70 %.

Отметим, что, по мнению Темботова и др. (2001), именно с высотной поясностью связано образование в верхнем миоцене ряда близкородственных видов кавказских мелкопитающих: субальпийских кустарниковых полевок, лесных кустарниковых полевок Большого и Малого Кавказа, полевки Шелковникова Тальша, мышовок Кавказа, землероек, ежей.

Этот период в истории речной сети Кавказа был одним из важнейших этапов, так как в связи с резким понижением моря образовались глубокие каньонообразные долины, обусловившие расчленение отдельных горных массивов. Данные о климате этого периода указывают на нарастание аридности и постепенное похолодание в течение плиоцена, плейстоцена. Такая направленность эволюции климата в значительной мере обязана сводово-глыбовой тектонике. Формируются и начинают господствовать континентальные условия. Орогенические процессы и сопутствующие им изменения экологических условий приводят к объединению исходной фауны, причем тем интенсивнее, чем более изолированно поднятие и чем меньше приток фаунистического материала извне. В районах поднятий, сливающихся в единые цепи, устранялась изоляция фаун равновысотных поясов, поскольку фауны здесь контактировали друг с другом на протяжении всей системы. Это способствует миграционному обмену между хребтами вдоль поясов, лежащих в пределах сходного термического диапазона. Возможно также вторжение иммигрантов из равновысотных хребтов других горных систем. Все это создает условия для обогащения фауны и усиления процессов видообразования. Поскольку мы не располагаем конкретными палеоматериалами, то вправе предположить, что под влиянием общего хода аридизации параллельно началось формирование териофауны с уклоном к ксерофильным формациям. Третичные мезофильные горно-лесные и горно-луговые виды стали отесняться в верхние гумидные пояса, где в течение длительного периода шло интенсивное видообразование эндемичных форм. К этому же времени палеоботаники относят становление



как ряда растительных сообществ, так и флоры современного типа, что позволяет с большей степенью вероятности относить к неогену развитие эндемичных и субэндемичных для региона таксонов. Как пишет Н.К. Верещагин: «Крупные поднятия кавказских хребтов третичного периода к этому времени были, по-видимому, уже завершены, и формирование биокомплексов высокогорного кавказского типа шло уже полным ходом в условиях высотно-зональных климатов и вероятных местных оледенений» (1959).

Перечисленные сдвиги в составе растительного покрова Кавказского полуострова в верхнем миоцене свидетельствуют об усилившемся процессе бореализации. С этим же периодом связано и первое широкое распространение на Кавказе безлесных формаций травяной и ксерофильно-кустарниковой растительности, о чем выше уже было сказано.

Еще в начале миоцена, 7–8 млн лет назад, на Кавказе обитали древние хомяки, гиены, волки, представители лошадиных – архитериумы, двурогие носороги, болотные мастодонты, оленьки.

В верхнем сармате на Кавказ стала проникать гиппарионовая фауна со стороны мощного иранского ксерофильного центра и древнего Средиземноморья. В ее состав входили приматы, хищные, хоботные, непарнокопытные, парнокопытные, грызуны. Среди них и такие индикаторные формы, как мелкие и крупные гиены, динотерии, гиппарионы, различные носороги, свиньи, жирафы, козлороги, газели (Борисяк, 1943). Начинают формироваться как продукт местного видообразования, корни которого уходят в миоцен, палеоэндемики Кавказа, такие как хомяки (*Mesocricetus*), прометеева полевка (*Prometheomis*), кавказские козлы (*Capra*).

Фауна среднего миоцена была уже достаточно богатой, имела сходство с миоценовой фауной Северной Америки. Так, по Верещагину (1958), в захоронениях близ Черкесска и ст. Беломечетской обнаружены костные останки хомяков (*Paleocricetus*), крупных волков из рода *Amphicyon*, мелких гиен (*Hyæna*), лошадиных (*Paranchitherium*, *Ancitherium*), двурогих носорогов (*Dicerorhinus*), болотных мастодонтов (*Mastodon*), оленьих (*Micromeryx*, *Dicrocerus*).

По мнению Темботова и др. (2001), в среднем миоцене в связи с формированием высотной пояности растительности образовался целый ряд близкородственных видов млекопитающих. Таковы, например, три вида *Pistimys* Кавказа: субальпийские кустарниковые полевки *Pitymys daghestanicus*, лесные кустарниковые полевки *Pitymys major* Большого и Малого Кавказа и полевка Шелковникова *Pitymys schelkovicovi* Талыша. С таким мнением согласовываются и результаты исследований по мышовкам Кавказа (Соколов и др., 1981; 1986; Соколов, Баскевич, 1988 и др.), по землеройкам и ежам Кавказа (Темботова, 1987, 1997).

Важно отметить, что в эту эпоху проникновение гиппарионовой фауны шло с юга, по широкому Закавказскому перешейку, проливы Босфор и Дарданеллы тогда еще не существовали. Представители этой фауны проникали и в Предкавказье, в обход образовавшимся хребтам.

Характеризуя особенности пройденного этапа развития Кавказа и его природы, следует особо отметить, что, согласно мнению многих ведущих палеобиологов, для флоры и фауны доисторическим является именно домиоценовый период. Только с миоценового периода начинается сложение современных ландшафтов, сопряженное развитие флоры и фауны, определившее многие их особенности (Темботов и др., 2001).

Плиоцен характеризуется активной вулканической горообразовательной деятельностью, дальнейшим увеличением площади суши, общим похолоданием климата, появлением широкой континентальной связи Кавказа с Восточной Европой и, как отмечает Темботов и др. (2001), усилением обмена фаунами, особенно за счет ксерофильных элементов из соседних регионов.

Формируется рельеф с высотами, близкими к современным. Начинается переход от тропической флоры к умеренной, флора и климат становятся все более приближающимися к современным. Однако имеется много обширных рефугиумов, где сохраняются



условия для выживания теплолюбивых форм. В этой связи в отложениях рек, в слоях вулканического пепла и магмы сохранились остатки таких видов: страусов, носорогов, мастодонтов, динотериев, гиппарионов, тапиров и в то же время бобров, косуль, плиоценового оленя, хомяков.

Интенсивная адаптивная радиация, характерная для многих зверей, протекала именно в плиоцене, ибо особенности возникновения и современного распространения отдельных видов, подродов и родов не могут быть выяснены целиком недавними (четвертичными) событиями. Большую роль играло при этом наличие широких континентальных связей с Передней Азией. Важным событием в конце неогена явилось массовое вселение средиземноморских и переднеазиатских видов на Кавказ. Этому способствовало то, что поверхности выравнивания многих горных систем по своим амплитудам были близки к Кавказу. Влияние фауны Средиземноморья на фауну Кавказа велико и в общем зоогеографическом спектре. Средиземноморские элементы занимают большое место в фауне Кавказа. Это серна, белка персидская, куница каменная, переднеазиатский леопард и др.

Примером может служить проникновение из Малой Азии в Закавказье ежей рода *Erinaceus*. Первые поселенцы натурализовались в Закавказье, в центральных его районах, а в последующем и на территории Малого Кавказа, Джавахето-Армянского нагорья и частично Восточного Закавказья. Позже этот вид расселился и по всему Западному Закавказью (Темботова, 1999). В итоге в Закавказье повсеместное распространение имеет вид *E. concolor*.

На границе нижнего и среднего плиоцена Тетис уже исчезает. Каспийская и Черноморская впадины разъединяются. В эту эпоху Кавказский полуостров соединяется с Русской равниной широким материковым соединением, что создавало предпосылки к обмену флористическими и фаунистическими элементами.

Таким путем из Восточной Европы в европейскую часть России, затем через Русскую равнину на Северный Кавказ проникает вид *E. roumanicus*. Кроме того, в эту эпоху могло, как предполагает Н.К. Верещагин, уже идти и проникновение с северо-востока некоторых древних элементов фауны среднеазиатских пустынь далеко на запад, в равнины восточной части Кавказа, в Восточное Закавказье. В этом регионе серьезное значение имело (в силу существования низкогорных участков речных долин) взаимное обогащение северных и южных склонов Главного Кавказского хребта на востоке, чем можно объяснить общий облик современной фауны. Длительное (с позднего плиоцена) локальное существование аридного района во внутреннем горном Дагестане привело к образованию дагестанского центра ксерофильной флоры и фауны (безоаровый козел, малоазийский хомяк, дагестанская полевка, переднеазиатский леопард). Большинство видов здесь средиземноморского корня, с примесью кавказских видов. На формирование фауны этого района повлияла его изоляция и образование локальных форм вследствие адаптивной радиации, датируемой верхним плиоценом, плейстоценом. Приведенные выше материалы позволяют считать, что в неогене продолжалась автохтонная переработка исходного фаунистического материала, извлеченного из нижнего пояса и перенесенного поднятиями в различные, сильно дифференцированные горные пояса.

Отсутствие воды в области Каспия привело к формированию обширных пространств полупустынь в Восточном Предкавказье и Закавказье. В Западном Закавказье растительность оставалась тропической. Однако в связи с тем, что в Предкавказье и в целом на Кавказе наступает жаркий и сухой климат, проникновение сюда в этот период северных видов маловероятно (Гвоздецкий, 1963). Проникновение их, как полагает этот автор, скорее всего, происходило в конце плиоцена, когда началось существенное общее похолодание климата и лесная зона юга Русской равнины соединилась через Ставропольскую возвышенность с лесами Предкавказья, а через них и Кавказа. В верхнем плиоцене на Кавказе встречались гиены, медведи, волки, бобры, мастодонты, южные слоны, верблюды, сложнорогие олени.



В этот период на Кавказ произошло проникновение и большинства видов из Средней Азии, а также интенсивное проникновение древних средиземноморских видов. Проникновение представителей как фауны среднеазиатских пустынь, так и видов европейской фауны в Предкавказье возможно было по северному пути. Река Волга изменяла свое русло в нижнем течении, что позволяло целому ряду сухопутных животных перемещаться с одного берега на другой, преодолевая эту мощную водную преграду. В верхнем плиоцене вследствие депрессии земной коры в максимальный период ее развития происходила трансгрессия Каспийского бассейна, которая выступала в качестве естественной преграды, разграничивающей Русскую равнину и Предкавказье, тем самым временно препятствуя проникновению фаунистических комплексов из Средней Азии на Северный Кавказ.

В дальнейшем в результате отступления воды и охлаждения климата лесные ландшафты в Восточном Закавказье заменялись аридными – степными и полупустынными. Описанные изменения способствовали проникновению в Восточное Закавказье представителей аридной фауны из Средней и Передней Азии. Находки этой фауны в Южном Закавказье также указывают на значительную ксерофитность ландшафтов названного района в верхнем плиоцене.

Оценивая в целом плиоценовую эпоху, Темботов и др. (2001) отмечали, что «фаунистические комплексы предгорных равнин и плоскогорий Кавказа этой эпохи развивались главным образом за счет проникновений с юга и севера». В этом процессе преобладали, очевидно, миграции с юга. Северное фаунистическое влияние начало сказываться лишь в конце плиоцена.

В эту же эпоху наряду с проникновением на Кавказ представителей европейской и азиатской фауны продолжилось становление кавказской эндемичной фауны. Кавказ в конце плиоцена имел уже высокогорный рельеф с высотами до 3000 м и более. Следовательно, имело место проявление закономерностей высотной изменчивости природно-климатических условий (Гвоздецкий, 1963), а значит, и неизбежное формирование высотно-поясной неоднородности горных ландшафтов. С тех пор это является важнейшим фактором становления биологического разнообразия Кавказа (Темботов и др., 2001).

Подтверждение этому мнению можно встретить и у ведущего палеотериолога-кавказоведа Верещагина (1959), считавшего, что высокогорные ландшафты Кавказа с момента своего формирования служили в плиоцене древним очагом образования и развития горно-лесного и горно-лугового кавказского териокомплексов, представленных такими видами, как малоазийская мышь, снеговые полевки, прометеева полевка, серна, кавказские козлы и т. д. Все виды древнего териокомплекса плиоцена адаптировались длительное время к зональным равнинно-предгорным и высотно-поясным факторам Кавказа.

Объективно доказано, что эти факторы в данный период характеризовались уже очень широким размахом – от пустынных на юго-востоке до влажно-субтропических, сохранившихся на северо-западе, а в высотном плане – от аридных на равнине до альпийского высокогорья, отражая, таким образом, сложившуюся высотно-горизонтальную неоднородность горных ландшафтов. Однако палеогеографических зоологических исследований с учетом этой основополагающей биогеографической закономерности выполнено еще очень мало.

Таким образом, обобщая особенности развития териофауны Кавказа в неогене, отметим, что именно в этот период происходило формирование основного ядра фауны, что было связано с интенсивным поднятием гор, сопровождавшимся резкой дифференциацией климата различных районов Кавказа и формированием высотных поясов. Установившиеся в неогене связи со смежными территориями Азии, а затем и Европы создали предпосылки к вселению на Кавказ животных, принадлежавших к различным фаунистическим комплексам. В горы Большого Кавказа и Закавказья проникли представители лесного тургайского, или арктотретичного, комплекса видов млекопитающих, широко распространенного в прошлом в умеренных широтах Евразии. В настоящее время их потом-



ки составляют основу фауны низкогорных и среднегорных лесов Кавказа. Данное положение подтверждается и компетентным мнением Е.Н. Матюшкина о том, что леса равнин северной части Евразии и лесные пояса горных цепей юга Палеарктики зоогеографически теснейшим образом связаны по составу лесной фауны и общему облику сообществ в целом (Матюшкин, 1982). Особенно показательны подобные взаимосвязи на родовом уровне. Известно, что для выяснения глубоких зоогеографических связей и реконструкции истории фауны особенно показательны именно родовые ареалы (Крыжановский, 1965).

По Е.Н. Матюшкину, несмотря на очень большие расстояния между основными фауногенетическими очагами Палеарктики и наличием дизъюнкций между ними, имеются пронизывающие эти, разобщенные в настоящее время территории, связи – наследие единой основы палеарктической лесной фауны.

Кроме того, уже в позднем миоцене при понижении уровня морских бассейнов возникла связь лесов юга Европы и полуизолированного тогда Кавказа через Малую Азию. В это же время в более сухих районах Кавказа формировались комплексы млекопитающих ксерофитных ландшафтов. Часть свойственных им видов имеет родственные связи с субтропическими группировками Восточной Азии, Средиземноморья. Некоторые из них существовали на Кавказе уже в палеогене, другие вселились сюда не ранее плиоцена. С юга из Малой Азии и Ирана на Кавказ, особенно в его южные и восточные районы, проникли ксерофильные средиземноморские виды. Их потомки населяют теперь участки, занятые фриганой и ксерофитными редколесьями на Армянском вулканическом нагорье и во внутреннем Дагестане, куда они проникли по сухим предгорьям, покрытым светлыми лесами из можжевельника, эльдарской сосны. Среди них много видов, распространенных в предгорьях Средней Азии и низкогорных районах Ирана. Пустынные комплексы Закавказья сложились частично также в неогене. Их связь с туранскими и иранскими пустынными группировками животных довольно очевидна, но затем ряд видов преобразовался в местные эндемичные формы, как правило, невысокого таксономического ранга.

В неогене, особенно в условиях горных степей и среднегорных лесов Большого и Малого Кавказа, а также на Армянском вулканическом нагорье в прилежащих районах Ирана и Малой Азии происходило интенсивное развитие местных видов млекопитающих. К этой категории автохтонных видов относятся не раз уже упоминавшиеся прометеева полевка, малоазийско-кавказские хомяки из рода *Mesocricetus*, кавказские горные козлы, или туры, армянский муфлон и др. Они существуют в настоящее время в составе различных горных комплексов, в которые, кроме них, входят древние и молодые, слабо изменившиеся мигранты. Эти виды придают фауне гор чисто кавказский колорит. По происхождению они разнородны и ведут свое начало как от лесных, арктотретичных, так и древних субтропических (также в основном лесных) форм или же от переднеазиатских горно-луговых мигрантов. Последние, очевидно, имели в неогене возможность распространения по хребтам Ирана в горы Кавказа и далее через Малую Азию – в горы Европы.

Начало четвертичного периода знаменуется большими изменениями природы, при которых неогеновая фауна млекопитающих Кавказа претерпела дальнейшие изменения. Наступило сильное похолодание, на равнине образовались оледенения, произошли мощные горообразовательные движения с резким омоложением рельефа (Гвоздецкий, 1963). Воздымания горных областей Кавказа сочеталось с опусканием предгорных равнин и дна Черного и Каспийского морей неоднократным наступлением воды на сушу. Из-за заполнения Кума-Маньчской впадины водой образовался Маньчский пролив, отделявший Кавказ от юга России и Европы в целом. Это затрудняло проникновение зверей, особенно мелких и зимоспящих, на Кавказ.

Становление высокогорного рельефа и похолодание климата вызвало появление ледников на значительной территории, которые внесли большие изменения в растительный покров и животное население Кавказа. Поэтому без учета ледникового периода не-



возможно понять такие особенности фауны Кавказа, как многочисленные разрывы ареалов, ряд отрицательных и положительных признаков фауны и т. д.

Охлаждение климата, вполне отчетливо наметившееся в конце третичного периода, постепенно привело к распределению суши, моря и к климату, сходному в общих чертах с современным. Это вызвало, в свою очередь, полное и повсеместное вымирание одних животных и растений, а также частичное исчезновение в результате миграций других с тех территорий, которые они занимали ранее.

Таким образом, уже в плиоцене разрушаются прежние фаунистические комплексы и возникают новые биологические ассоциации. Они создаются частью из уцелевших третичных реликтов, частью из мигрировавших, частью из вновь появившихся форм в результате эволюции автохтонов, приспособившихся к новым изменившимся условиям существования.

Однако дальнейшая характеристика териофауны антропогена и ее формирования и распределения не может быть корректной и репрезентативной без объективной оценки масштабов и кратности оледенения Кавказа.

Если наличие оледенения не вызывает сомнений ни у одного исследователя, то определение его размеров на Кавказе и количества ледниковых эпох вызывают большую дискуссию. Одни признают многократность оледенения – от 4–5 крупных ледниковых эпох, чередующихся с жаркими и сухими межледниковыми эпохами (Павлов, 1925; Вardanянц, 1948; Гроссгейм, 1948). Другие, например Сатунин (1910) и Динник (1911), признавали однократность ледниковой эпохи, а Громов (1948, 1965) – двукратность оледенения Кавказа. Так же обстоит и вопрос о размерах территории оледенения – от грандиозности ледяного покрова на всей высокогорной части (Сатунин, 1910; Гвоздецкий, 1963) до незначительных оледенений верховьев рек (Федоров, 1952; Верещагин, 1958; Тумаджанов, 1963).

Мы считаем, что даже в самые грандиозные этапы оледенения, при большом развитии ледникового покрова, значительная часть горной территории Кавказа была свободной от льда и на ней могла выжить и развиваться высокогорная флора и фауна.

К концу плейстоцена сохранились все основные растительные пояса, а объем бывшего оледенения сравнительно немного, по крайней мере почти вдвое меньше, чем предполагали сторонники альпийских взглядов, превосходил своими размерами современное оледенение. Но границы растительных поясов, видимо, были смещены вниз, особенно пояс высокогорных лугов.

Фауна Кавказа в плейстоценовую эпоху имела богатый и разнообразный видовой состав. В Предкавказье и Закавказье в нижнем плейстоцене обитали десятки видов, в том числе бобры, слоны, лошади, носороги, свиньи, верблюды. Такое единообразие свидетельствует об однотипности и средиземноморском характере ландшафтов и плоскогорий всего Кавказа.

В то же время наблюдалась и дифференциация природных условий. Как отмечает Темботов и др. (2001), в Западном Предкавказье доминирующими ландшафтами среднего плейстоцена были мезофильные горно-луговые и горно-лесные, с кабанями, оленями, медведями, зубрами, кавказскими козлами. Наряду с ними сюда проникали по открытым местам обитания представители восточно-европейских степей (например обыкновенный хомяк).

В Восточном Предкавказье в тот период, видимо, были широко распространены степные и пустынные ландшафты, населенные такими арало-каспийскими сухолюбивыми видами, как малый суслик, среднеазиатские песчанки и тушканчики. В то же время здесь обитали такие виды, как белозубки, ежи, волки, лисицы, бурый медведь, перевязка, сайга, могли проникнуть степной кот, гепард, гигантский олень, известный из Апшерона. В Западном Предкавказье в верхнеплейстоценовых захоронениях остатки зверей имели уже смешанный (лесной и степной) характер.



Были представлены сайгаки, ослы, лошади, а также одновременно и олени, гигантские олени, кабан. Это говорит о том, что доминирующими были лесостепные и даже степные ландшафты.

Интересно, что отсутствовали даже в самые мощные периоды оледенения такие северные виды, как песцы, овцебыки, северные олени, заяц-беляк. Видимо, связано это с наличием степной зоны в низовьях Дона и Волги, выполнявшей роль непреодолимой преграды для субарктических видов. Лесостепной ландшафт господствовал и в Центральном Предкавказье.

В Восточном Предкавказье разница в характере формирования ландшафтов и фаунистических комплексов выявлена мало. На равнинах и в предгорьях встречались представители арало-каспийской фауны – суслики, песчанки, тушканчики. В Дагестане обитали муфлонообразные бараны (по данным археологических раскопок), дикие козлы, в лесах – благородные олени, на плоскогорьях – зубры, джейраны, серны, туры. В равнинных лесах обитали лоси.

Важно подчеркнуть, что в захоронениях Предкавказья, в т. ч. и в низкогорье, даже по таким обычным видам, как снежные полевки, кавказские туры и др. не обнаружены остатки ни в одном из захоронений, включая равнинно-предгорные районы. Это лишний раз доказывает, что ледники Кавказа никогда не вытесняли высокогорных животных в предгорье или на равнину.

Природные условия Западного Закавказья значительно отличались от Предкавказья. Здесь были представлены горно-лесные ландшафты с типично лесными видами, без примеси как южнорусских степных, так и переднеазиатских нагорно-ксерофитных видов. Это пещерный медведь, горный козел, олень, кабан, косуля. Обнаружены кости лося, лесных котов, обыкновенных хомяков, остатки крота, ежа. В горах Имеретии наряду с типично лесными видами – косуля, кабан, зубр, лось, лесной кот, куницы – присутствовали и некоторые звери переднеазиатских степей – малоазиатский хомяк, дикобраз, аргалиобразный баран, лошадь, плейстоценовый осел. Были остатки и горных животных – горный козел, прометеева полевка и болотный бобр. Все это говорит о наличии в окрестностях Имеретии ландшафтов, благоприятных для горно-луговых видов и видов болот.

В Среднем Закавказье, судя по захоронениям костей в окрестностях с. Кваиси, Часовали, были нередки сухие ксерофитные местообитания с малоазиатским хомяком, тушканчиком Вильямса, дикобразом, ослом, аргалиобразным бараном и др. Наряду с ними встречались и горные животные – туры, снежные полевки, прометеевы полевки, и широко распространенные – волк, лиса, пещерный медведь, барсук.

По Малому Кавказу данных мало. В нижнем плейстоцене близ Ахалкалаки обнаружены в захоронении остатки волка, пещерной гиены, барсука, сурка, слона, лошади, носорога, бегемота, гигантского оленя, тура европейского (Верещагин, 1959). В окрестностях Лениакана обнаружены остатки первобытного зубра, гигантского оленя, благородного оленя, слона и лошади (Богачев, 1938). Известны остатки лошади, осла и барана из окрестностей с. Башкитечи. На берегу озера Севан обитали в плейстоцене карликовый тур, одногорбый верблюд.

Териофауна Восточного Закавказья, по захоронениям Бинагадинской ловушки, включала в себя выходцев из степей Восточной Европы (корсак, сайга, большой тушканчик), переднеазиатских нагорий (пятнистый кот, гепард, слепушонка), пустынь туранского типа (малый тушканчик) и местных кавказских (апшеронская полевка). Характерно отсутствие слонов и пещерных медведей. Были среди костных остатков и фрагменты длиннохвостой белозубки, ушастого ежа, ежа европейского.

В верхнем плейстоцене произошло увлажнение климата, и в этом районе сократилось число ксерофильных видов. Были обнаружены кости первобытного тура, благородного оленя, сайгака, волка, лисицы, пещерной гиены, лошади. Господствовали лесостепные ландшафты, видимо, проникшие в связи с оледенением Восточного Кавказа, благодаря чему высотные пояса снизились на 250–300 м н.у.м.



В целом плейстоценовая фауна Кавказа была весьма разнообразна, что указывает на пестроту жизненной обстановки региона в то время. Уже можно считать доказанным, что с середины плейстоцена на Кавказе существовала флора, очень близкая к современной, а фитоландшафтная поясность соответствовала нынешней (Гроссгейм, 1936, 1948; Верещагин, 1959; Громов, 1965).

В конце плейстоцена происходит изменение фауны Кавказа, выразившееся в первую очередь в вымирании ряда видов: пещерный и степной медведи, тигролев, мелкий волк, пещерная гиена, апшеронская земляная полевка, мамонт, мелкий осел, биногадинский и волосатый носорог, аргалиобразный баран, гигантский олень и др. (Верещагин, 1958). Послеледниковые характеризуется резким потеплением климата и усилением сухости на всем Кавказе. Эта ксеротермическая эпоха вызвала значительное отступление ледников, смещение верхних поясов, сокращение площади лесов, особенно на равнинах и в предгорьях. С другой стороны, расширились горные степи. Однако высотно-поясная структура осталась в целом почти неизменной. Соответственно потеплению существенно изменилась и фауна Кавказа – ареалы степных животных расширились, а лесных и мезофильных сократились, образовались разрывы в их распространении, происходило вселение новых видов из степей Европы, пустынь Средней Азии, нагорных степей Передней Азии. Сильно сузились ареалы лося, оленя, козули, кротов, сони, некоторых полевок и других видов.

Кроме того, на Кавказ проникли из Передней Азии, с северо-запада Ирана тигр, лев, барс, камышовый кот, полосатая гиена, шакал, джейран, кулан. Расширились в Закавказье ареалы песчанки, горной слепушонки, малоазиатского хомяка, дикобраза и других представителей фауны Малой Азии.

Обобщая вышесказанное, еще раз подчеркнем, что в эпоху плейстоценовых оледенений неогеновая фауна Кавказа претерпела дальнейшие изменения. По рефугиумам сохранился ряд теплолюбивых древних форм тропического и субтропического облика. Вместе с тем в четвертичное время Кавказ сильно обогатился новыми видами. Сюда вселился ряд бореальных мало изменившихся животных, потомки которых, сходные с современными европейскими и сибирскими видами, обитают теперь на высокогорных лугах или в горных лесах.

В ксеротермическую послеледниковую эпоху из Восточной Европы на Кавказ распространились европейско-казахстанские виды: сайгак, большой тушканчик, корсак и др. Они заселили большую часть Предкавказья, а некоторые продвинулись через Дагестан в Закавказье. В настоящее время эти виды представлены там слабо выраженными подвидами. В последнюю ксеротермическую эпоху Восточное Предкавказье заселили виды млекопитающих солончаковых и песчаных пустынь, пришедшие туда из северного Прикаспия. В Закавказье они, как правило, отсутствуют. Виды, мигрировавшие на Кавказ в четвертичный период, в отличие от существовавших здесь в доледниковый период не создали сколько-нибудь цельных фаунистических комплексов. Исключение составляют лишь степные животные Северного Кавказа и животные песчаных пустынь Восточного Предкавказья, которые относятся к фауне юго-востока Европы и пустынь Турана. Расселение некоторых из них происходит и в настоящее время.

Таким образом, учитывая вышесказанное, следует подчеркнуть, что четвертичный период ознаменовался формированием и радиацией кавказского корня при значительном обогащении новыми видами. Дальнейшая экологическая дифференциация этих комплексов обусловила переход в реликтовое состояние пойменных, прежде всего палеоравнинных форм и развитие субальпийских и альпийских форм. Вследствие продолжающегося орогенеза континентализации климата и обострения региональных различий в связи с ростом горных экранов разной ориентировки ускорились темпы фауногенеза. Формирование высотно-горизонтальной неоднородности горных ландшафтов влияло на популяции по всему высотному профилю и вдоль высотных поясов, вызывая их значительную дифференциацию. В подъем вовлекались экологически измененные фаунистич-



ческие комплексы, обогащенные в силу вышеописанных контактов. Именно с конца плиоцена, когда Кавказ сохранил свой горный вид с высотами не менее 3000 м, высотнопоясная неоднородность горных ландшафтов явилась важнейшим фактором становления биологического разнообразия Кавказа.

Вероятно, по такой схеме протекал фауногенез в горах и высокогорьях Кавказа, который привел к возникновению богатой и своеобразной фауны, включающей не только эндемичные виды, но и таксоны более высокого ранга. Наши предположения о значительных изменениях фауны млекопитающих можно подтвердить на примере Восточного Кавказа путем сравнительного анализа палеотериоценоза биногадинских смол Апшерона, датируемых раннечетвертичным временем, и данных о составе современной фауны этого района (Верещагин, 1959).

Важным, на наш взгляд, является то, что соотношение зоогеографических групп в ископаемых материалах было довольно близким к современному, характеризующимся обилием видов средиземноморского происхождения по сравнению с представителями туранского корня. Таким образом, равнинные районы Кавказа, особенно Восточного, с конца третичного и в начале четвертичного периода имели довольно гетерогенную фауну, напоминающую фауны этих мест в настоящее время, формирование которых шло в тесном контакте с фаунами Восточного Средиземноморья, Турана и европейских степей, а сама кавказская фауна также снабжала своими видами сопредельные территории в виду сравнительно выровненных условий среды и общих этапов сложения рельефа.

Влияние средиземноморской фауны и флоры на биоту Кавказа можно считать неоспоримым, но малоубедительным является предположение о путях этой инвазии, не говоря о времени. Большая часть Кавказа являлась дном океана Тетис. В результате редукции Тетиса (следствие орогенеза) в его восточной части всюду возникла суша, исключая район Каспийского моря. В западной части редукция Тетиса была значительно меньше, хотя и здесь в результате ее образовалась большая часть территории Италии, Греции. Таким образом из-под вод океана Тетиса появляются огромные, ставшие впоследствии аридными, области суши в тропической (особенно в субтропической) зоне с цепью горных (местами очень высоких) систем. Описываемые геологические события датируются неогеном, естественно, и возраст многих видов и родов обсуждаемого района следует отнести к этому периоду. Однако в этот район входят не только такие участки суши, которые вышли из-под вод Тетиса в неогене, но и те, которые были сушами до неогена (в палеогене) и составляли прежде всего побережье Тетиса, а возможно, острова и полуострова. Отсюда вытекает предположение о том, что на общем фоне неогенового фауногенеза некоторые элементы этой фауны могут быть рассмотрены как предковые исходные формы, по крайней мере для некоторых древнесредиземных родов и видов. Следует подчеркнуть, что контрастность смен условий в рассматриваемом регионе не была выражена резко на протяжении последних геологических эпох.

Тем не менее многократные трансгрессии и регрессии Каспийского моря вызвали смену растительного мира и животного населения. Общим следствием такого хода событий явилось постепенное обеднение третичного лесного териоценоза и замещение его элементами фаун аридных областей: Туранской, Средиземноморской, Переднеазиатской провинций. Зоогеографический анализ видового состава млекопитающих Кавказа указывает на сложный характер этой териофауны, где на фоне мощного автохтонного эндемизма сталкиваются целые комплексы форм из Средней и Передней Азии, Средиземноморья, степей юга европейской части России и Казахстана и т. д. При этом существенную роль играют также реликтовые, третичные элементы фауны, сохранившиеся в регионе. Все виды древнего териокомплекса плиоцена длительное время должны были адаптироваться к сложившимся зональным равнинно-предгорным и к вертикальным высотнопоясным факторам природных условий Кавказа. Размах их был очень широк – от пустынных на юго-востоке до влажно-субтропических и мезофильных на северо-западе, а вертикально от аридных равнин до субальпийского разнотравья (Темботов и др., 2001).



Таким образом, исходя из вышесказанного, можно наметить основные пути формирования этой фауны. Полагаем при этом, что некоторые элементы сопредельных фаун могли развиваться и на территории региона. Считаем необходимым отдельно выделить и охарактеризовать кавказскую зоогеографическую группу видов млекопитающих, несмотря на ее принадлежность по корням происхождения к восточно-средиземноморскому типу фауны, в связи с их местным происхождением и с эндемичностью.

#### I. Кавказская фауна.

К этому комплексу мы относим, как и многие исследователи, прежде всего характерную для Большого Кавказа и его отрогов, а также и Закавказья, мезофильную фауну – эндемиков Кавказа. К этой группе считаем правильным отнести и реликтовые виды, сохранившиеся в регионе. Как было уже отмечено, часть видов этой фауны ограничена разными частями хребта Большого и Малого Кавказа (западной, центральной, восточной) или локализована на северных или южных склонах и обладает очень узкими ареалами. К этой же группе примыкают эндемичные для Кавказа виды, имеющие другие корни. Среди них наиболее древними являются средиземноморские. То есть мы считаем, что при этом отдельные виды кавказской фауны могут иметь другие корни происхождения, в том числе древнесредиземноморские, нагорно-аридного происхождения. Как правило, их распространение связано со значительными высотами и специфическими горными ландшафтами. Вполне очевидно, что в связи с этим для большинства видов кавказской фауны присущ гумидный и высокогорный типы ареалов. Все виды одноцветных мышевок относятся к реликтовой фауне, связанной с мезофильными ландшафтами высокогорий Большого и Малого Кавказа (Соколов, Баскевич, 1988). Сюда же можно отнести и прометееву полевку, кротов и бурозубок, полевку Роберта. Краткий анализ эндемичных кавказских видов еще раз подтверждает истинность положения о древности автохтонного видо- и формообразования, относительной самостоятельности формирования фауны этого района, особенно в горной его части (Абдурахманов и др., 1995).

#### II. Средиземноморская фауна.

Анализ ареалов средиземноморских (особенно восточно-средиземноморских) видов, обитающих в регионе, говорит о распространении и относительном обилии, особенно на юге региона. На Кавказе они сосредоточены в основном в восточной его части. Как было отмечено ранее, в неогене, при установлении сухопутной связи кавказских островов с Передней Азией, в условиях все возрастающей аридизации, ксерофильные элементы фауны Средиземноморья и Передней Азии начали вытеснять остатки субтропических и тропических палеокомплексов. Особенности их распространения в регионе, а также повышения количества и пропорций эндемичных видов средиземноморского корня, в первую очередь на Восточном Кавказе, могут быть объяснены при допущении следующей картины их проникновения на территорию Кавказа. В неогеновый период, когда поверхности выравнивания многих горных систем Средиземноморья, Передней и Средней Азии по своим амплитудам были близки к Кавказу, намечается первая и наиболее древняя инвазия средиземноморцев и представителей фауны Передней Азии на Кавказ.

Первая волна мигрантов из данной области может датироваться периодом проникновения на юг России гиппариновой фауны, то есть сарматом. Наиболее ясно прослеживается проникновение древнесредиземноморских элементов на Кавказ через Переднюю Азию и Иран.

Эта волна, которая пришла с юго-запада и дошла до аридного, впоследствии изолированного, горного массива, какими являются горные степи, и нашла в нем оптимальные условия. Длительное (с позднего плиоцена) преемственное существование этого района привело к образованию и расцвету здесь центра ксерофильной фауны, в котором средиземноморские и переднеазиатские виды занимают ведущее положение. Это подковоносы, кожаны, полевки – общественная, снежная, – камышовый кот, серна, закавказский хомяк, некоторые песчанки и другие виды.



Наиболее древними представителями третичной мезофильной фауны, родственные связи которых уходят к фауне Балкан и Малой Азии, являются некоторые виды бурозубок, кротов (бурозубка Радде, кавказский крот). Их эндемизм и присутствие в талышском и колхидском рефугиумах говорят о третичном их проникновении в регион.

Для большинства млекопитающих восточно-средиземноморского происхождения характерны небольшие ареалы, часто занимающие древние рефугиумы. Это свидетельствует о наличии у данной группы в пределах региона мощного центра формообразования, который, предположительно, мог зародиться в миоцене. Для других – высокогорных видов – обособление произошло уже в плиоцене.

Существует ряд видов, обладающих широким ареалом, которые в плейстоцене проникли в регион. Широкие волны проникновения с юга Кавказа на север, в сторону юга России ксерофильных элементов восточно-средиземноморского, переднеазиатского и иранского происхождения начались с Сармата.

Вторая волна переселенцев из Средиземноморья на Кавказе двигалась, видимо, в период среднего плейстоцена по южному побережью Манычского пролива – северо-западный путь. Уменьшение общего количества таких видов в зоогеографическом спектре северо-восточных районов Кавказа и относительное обилие их на юге региона обусловлены, по нашему мнению, оттеснением их на юг в верхнем плейстоцене с северо-запада европейско-азиатским степным, а с северо-востока туранским зоогеографическим комплексом (куница каменная, заяц-русак и т. д.).

Согласно мнению Абдурахманова (1988а, б), основанного на энтомологическом материале, уменьшение вообще средиземноморских видов в зоогеографическом спектре северо-восточных районов Кавказа и относительное обилие их на юге региона может быть обусловлено оттеснением их на юг в верхнем плейстоцене с северо-запада степной, а с северо-востока северо-туранской зоогеографической группой.

### III. Среднеазиатская фауна.

Это фауна, представляющая Туран, один из важнейших и достаточно древних (Крыжановский, 1965) очагов формирования фауны аридных областей, оказывала и оказывает ощутимое влияние на формирование териофауны Кавказа, особенно в восточной его части. С северо-востока и юго-востока, а частью и непосредственно с востока, шло проникновение среднеазиатского полупустынно-пустынного комплекса в плейстоцене и голоцене (тушканчик малый, мохноногий, гребенчуковая песчанка).

Эта фауна имела, по мнению представителей школы Г.М. Абдурахманова, двойное влияние. Наиболее древняя волна этой фауны могла иметь воздействие примерно так же, как и средиземноморская в неогеновом периоде.

В этот период комплекс видов, прямо не связанных с песками, а свойственных плотным почвам, мог проникнуть через ирано-среднеазиатские низкогорные системы с юго-востока Кавказа. Сказанное подтверждается и рядом фаунистических аналогий, говорящих об участии чисто кавказских, средиземноморских элементов в фауне горных систем Копетдага и его отрогов.

Истинно псаммофильная туранская фауна проникла на Кавказ значительно позже, по мере освобождения северной части территории обоих регионов.

Именно в ксеротермическую эпоху в периоды мангышлакской, межхвалынской, послехазарской регрессивных стадий состояния Каспия, в связи с возникновением широких возможностей для миграции представителей туранского полупустынно-пустынного фаунистического комплекса в Восточное Предкавказье стали проникать среднеазиатские виды грызунов и насекомоядных, такие как полуденная песчанка, гребенчуковая песчанка, ушастый еж, тарбаганчик, мохноногий тушканчик, емуранчик. Среднеазиатский тип фауны оформился где-то в нижнем плиоцене, оказав наибольшее влияние на животный мир Восточного Предкавказья.

Интересно отметить, что присутствие в фауне аридных районов восточной части Северного Кавказа ряда северо-туранских и широко туранских видов свидетельствует о



том, что формирование этой фауны шло параллельно с аридизацией климата и протекала как часть общего процесса для Северного Турана (Гаджиева, 2010).

В целом же формирование фаун Восточного Кавказа шло в тесном контакте с фаунами Восточного Средиземноморья, Турана и европейских степей, а сама кавказская фауна снабжала своими видами сопредельные территории по причине сравнительно-выравненных условий среды и общих этапов истории сложения рельефа.

По мере продвижения от Апшеронского полуострова к северу возрастает степень сходства фаун прикаспийских территорий с фауной турана. Это говорит о ведущей роли в формировании фауны аридных районов Восточного Предкавказья туранских и северо-туранских видов.

По происхождению эти виды связаны как с фауной Средиземноморья, так и Турана, что говорит о взаимном влиянии этих фаун. Миграционным процессам способствовало то, что поверхности выравнивания многих систем (Копетдаг – горы Малой Азии, Ирана, Средней Азии) по своим амплитудам близки к Кавказу. Думается, что некоторые виды туранской фауны проникли в аридные районы Юго-Восточного Кавказа по низкогорным системам Северного Ирана. Особенно в фауне северо-восточной части Предкавказья (в пределах региона) преобладают элементы северо-туранской и туранской фаун.

#### IV. Европейско-азиатская степная фауна.

По данным пыльцевого анализа и опубликованным работам по палеофаунистике, фауна юго-востока европейской части бывшего СССР сформировалась уже в плиоцене. Допускается, что заселение равнинных районов Кавказа представителями фауны восточноевропейского и североказахстанского комплексов могло происходить в несколько этапов уже со среднего плиоцена. Время от времени этому способствовала восстанавливающаяся связь Предкавказья с расположенной северо-западнее территорией Крыма. Эта наиболее древняя из мигрантов волна вместе со средиземноморскими комплексами продвинулась по побережью Маньчского пролива и дошла до юга региона. Массовое проникновение степных группировок, как было сказано выше, и частичное вытеснение средиземноморцев из северо-западных районов происходит значительно позже – в плейстоцене (белозубка малая и белобрюхая, корсак, сайгак, суслик малый и т. д.).

#### V. Европейская и европейско-сибирская фауна.

Европейско-сибирский тип представлен видами, ареалы которых охватывают в большей своей части территории Европы и Сибири. Встречается почти во всех ландшафтах региона. Основным моментом в проникновении европейских и европейско-сибирских видов в регион была связь Кавказа с территориями, расположенными севернее.

Аридизация сильно сократила число представителей мезофильных группировок и обусловила локализацию многих из них либо в местах устойчивого увлажнения, либо на участках сезонного увлажнения. Это такие виды, как некоторые ночницы, вечерницы, куница лесная, барсук, косуля, сони, горностаи, лось.

С учетом геоморфологических особенностей становления Кавказа и юга России проникновение в регион северных элементов можно предположить в конце миоцена и в плиоцене. Полагается, что такое проникновение в эти периоды осуществлялось по крайней мере двумя путями. Первый путь происходил в период отсутствия пролива Босфор–Дарданеллы, миграциями через Балканы и Малую Азию. Второй – гораздо севернее, через Русскую равнину в конце плиоцена, когда происходило похолодание климата и лесная зона юга России соединялась с лесами Северного Кавказа.

Большинство широко распространенных видов северного происхождения проникло все же сюда относительно недавно, в четвертичный период, через Русскую равнину, и лишь немногие шли через Балканы и Малую Азию.

Анализ ареалов млекопитающих Кавказа показывает сложный характер этой фауны, где при наличии существенного местного очага формообразования одновременно представлены комплексы, происходящие из различных районов Евро-Азии. Таким образом, по типам рецентных ареалов в териофауне региона могут быть выделены следующие



нижеуказанные основные типы фаун, каждый из которых имеет свои эколого-фаунистические группы. Все они объединены в крупные зоогеографические комплексы: древнесредиземноморский, бореальный, внепалеарктический.

1. Европейско-азиатский степной.
2. Европейский лесной.
3. Европейско-сибирский, бореальный.
4. Восточнесредиземноморский.
5. Среднеазиатский аридный.
6. Палеотропический.
7. Прочие, завозные.

Перечень выделяемых нами в составе типов фауны эколого-фаунистических групп (комплексов), на основе анализа и сложной самобытной истории формирования и развития территории и териофауны Кавказа в геологические периоды, представлен в таблице 1.

Таблица 1

**Типы фаун и эколого-фаунистические комплексы млекопитающих Кавказа**

№	Типы фаун млекопитающих Кавказа	№	Эколого-фаунистические группы (комплексы)
I.	Восточнесредиземноморский	1	Широко распространённые евроазиатские
		2	Кавказский горно-луговой мезофильный
		3	Кавказский горно-лесной мезофильный
		4	Кавказский горно-степной ксерофильный
		5	Малоазиатский влажно-субтропический
		6	Переднеазиатский нагорно-степной ксерофильный
		7	Переднеазиатский нагорно-пустынный ксерофильный
II.	Европейско-азиатский лесной	8	Восточноевропейский лесной мезофильный
		9	Западноевропейский лесной мезофильный
III.	Европейско-азиатский степной	10	Восточноевропейский степной гидрофильный
		11	Североказахстанский степной гидрофильный
IV.	Среднеазиатский аридный	12	Туранский полупустынный ксерофильный
		13	Туранский пустынный ксерофильный
V.	Европейско-сибирский бореальный	14	Бореальный таежный холодолюбивый
VI.	Палеотропический	15	Южноазиатский теплолюбивый
VII.	Прочий, завозной	16	Случайные и акклиматизированные

При этом следует отметить, что в составе фауны Кавказа имеется много широко распространённых видов с ареалами транспалеарктического характера, в том числе и млекопитающих, но с учетом того, что большинство из них по происхождению имеет средиземноморские корни, мы включили такие виды териофауны Кавказа в состав восточнесредиземноморского типа фауны, опираясь на мнение Верещагина (1959). Кроме того, в современной фауне млекопитающих Кавказа есть и представители дальневосточного широколиственного комплекса (*Nyctereutes procionoides*, *Tadarida teniotes* и т. д.), однако на основании того, что они не являются естественно проникшими в териофауну Кавказа видами, а искусственно завезены, интродуцированы, мы не посчитали возмож-



ным выделить их как самостоятельный зоогеографический тип в фауне млекопитающих Кавказа. Данные виды включены нами во внеклассификационную группу случайных, невозных видов.

В настоящее время структура териофауны Кавказа, в том числе и зоогеографическая, подвержена значительным изменениям под влиянием активной деятельности человека, ведущей к серьезным переменам в составе и распространении видов животных и состоянии ландшафтов.

### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Абдурахманов Г.М. 1988а. Восточный Кавказ глазами энтомолога. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во. 136 с.
- Абдурахманов Г.М. 1988б. Зоогеографическое районирование Восточной части Большого Кавказа. Материалы научной сессии Дагестанского филиала АН СССР. Махачкала. 3 с.
- Абдурахманов Г.М., Исмаилов Ш.И., Лобанов А.Л. 1995. Новый подход к проблеме объективного зоогеографического районирования. Махачкала: Изд-во ДГУ. 325 с.
- Богачев В.В. 1938. Миоцен Закавказья. *Труды Азербайджанского филиала АН СССР*. 10(44): 1–46.
- Борисяк А.А. 1943. Обзор местонахождения третичных наземных млекопитающих Союза ССР. Фрунзе: Киргизгосиздат. 42 с.
- Варданыц Л.А. 1948. Постплиоценовая история Кавказско-Черноморско-Каспийской области. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР. 184 с.
- Верещагин Н.К. 1958. История формирования наземной фауны Кавказского перешейка. *В кн.: Животный мир СССР*. М.–Л.: Изд-во АН СССР: 487–505.
- Верещагин Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 704 с.
- Второв П.П. 1977. Разделение экосистем на блоки и выбор объектов при биогеографических исследованиях. *В кн.: Системные исследования природы*. М.: Наука: 104–115.
- Гаджиева С.С. 2010. Фауна, биология и экология рода *Anopheles* MG. (сем. Culicidae) в прибрежных экосистемах Каспийского моря. Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. Махачкала. 50 с.
- Гвоздецкий Н.А. 1963. Кавказ. М.: Географгиз. 262 с.
- Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. *Труды Института геологических наук. Серия геологическая*. 64(17): 1–520.
- Громов В.И. 1965. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М.: Наука. 142 с.
- Гроссгейм А.А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Баку: Изд-во Азербайджанского филиала АН СССР. 257 с.
- Гроссгейм А.А. 1948. Растительный покров Кавказа. М.: Изд-во МОИП. 268 с.
- Даревский И.С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. 214 с.
- Динник Н.Я. 1911. Общие замечания о фауне Кавказа. *Труды Ставропольского общества для изучения Северо-Кавказского края в естественноисторическом, географическом и антропологическом отношении*. 1: 1–15.
- Исмаилова М.Ш. 2007. Жуки-долгоносики Северо-Восточного Кавказа (фауна, экология, зоогеография). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Махачкала. 50 с.
- Котович В.М., Хехнева Т.Д. 1975. К истории фауны наземных позвоночных Дагестана. *В кн.: Животный мир Дагестана*. Махачкала: Дагучпедгиз: 10–16.
- Крыжановский О.Л. 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. Л.: Наука. 420 с.
- Матюшкин Е.Н. 1982. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем. *В кн.: Теоретические и прикладные аспекты биогеографии*. М.: Наука: 59–80.
- Павлов А.П. 1925. Неогеновые и послетретичные отложения Южной и Восточной Европы. *Мемуары Геологического отделения общества любителей естествознания, антропологии и этнографии*. 5: 1–125.
- Палибин И.В. 1936. Этапы развития флоры прикаспийских стран со времени мелового периода. М.: Изд-во АН СССР. 60 с.
- Сатунин Н.К. 1910. Некоторые соображения о происхождении Кавказского Края. *Известия Кавказского отдела Русского географического общества*. 20(2): 1–12.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И. 1988. Новый вид одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodidae) Малого Кавказа. *Зоологический журнал*. 67(2): 303–304.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1981. Ревизия одноцветных мышовок Кавказа: виды-двойники *S. caucasica* Vinogradov, 1925 и *S. kluchorica* sp. n. *Зоологический журнал*. 60(9): 1386–1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1986. *Sicista casbeqica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae) из бассейна верхнего течения р. Терек. *Зоологический журнал*. 65(6): 949–959.
- Страхов А.В. 1936. Историческая геология. М.: Изд-во МГУ. 769 с.



- Темботов А.К., Шебзухова Э.А., Темботова Ф.А., Темботов А.А., Ворокова И.Л. 2001. Проблемы экологии горных территорий. Учебное пособие для учителей и студентов вузов биологического и географического профиля. Майкоп: Изд-во Адыгейского госуниверситета. 187 с.
- Темботова Ф.А. 1987. К систематике белозубок (*Crosidura*) Кавказа. В кн.: Фауна и экология млекопитающих Кавказа. Нальчик: Изд-во КБГУ: 163–189.
- Темботова Ф.А. 1997. Ежи Кавказа. Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН. 80 с.
- Темботова Ф.А. 1999. Закономерности изменчивости и эволюции насекомоядных Кавказа. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нальчик. 48 с.
- Тумаджанов И.И. 1963. Опыт дробного геоботанического районирования склонов Большого Кавказа. Тбилиси: Изд-во АН Грузинской ССР. 242 с.
- Федоров А.А. 1952. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. В кн.: Материалы по четвертичному периоду СССР. Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР: 42–63.
- Шхашамишев Х.Х. 1992. Закономерности пространственной структуры ареалов млекопитающих (на примере гор Кавказа). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нальчик. 59 с.

## REFERENCES

- Abdurakhmanov G.M. 1988a. Vostochnyi Kavkaz glazami entomologa [The Eastern Caucasus through the eyes of an entomologist]. Makhachkala: Dagestan Book Publishing House. 136 p. (in Russian).
- Abdurakhmanov G.M. 1988b. Zoogeographical zoning of the eastern part of the Greater Caucasus. In: Materialy nauchnoy sessii Dagestanskogo filiala AN SSSR [Proceedings of the Scientific Session of the Dagestan branch of the Academy of Sciences of the USSR]. Makhachkala. 3 p. (in Russian).
- Abdurakhmanov G.M., Ismailov Sh.I., Lobanov A.L. 1995. Novyi podkhod k probleme obektivnogo zoogeographicheskogo raionirovaniya [A new approach to the problem of objective zoogeographical zoning]. Makhachkala: Dagestan State University Publ. 325 p. (in Russian).
- Bogachev V.V. 1938. Miocene of the Transcaucasia. *Trudy Azerbaydzhanskogo filiala AN SSSR*. 10(44): 1–46 (in Russian).
- Borisyak A.A. 1943. Obzor mestonakhozhdeniya tretichnykh nazemnykh mlekopitayushchikh Soyuzu SSR [Review of Tertiary land mammals location of the USSR]. Frunze: Kirgizgosizdat. 42 p.
- Darevsky I.S. 1967. Skalnye yashcheritsy Kavkaza [Rock lizards of the Caucasus]. Leningrad: Nauka. 214 p.
- Dinnik N.Ya. 1911. General comments about the fauna of the Caucasus. *Trudy Stavropol'skogo obshchestva dlya izucheniya Severo-Kavkazskogo kraya v estestvennoistoricheskom, geograficheskom i antropologicheskom otnosheniyakh*. 1: 1–15.
- Fedorov A.A. 1952. History of alpine flora of the Caucasus during the Quaternary, as an example of the indigenous development of the tertiary floral bases. In: Materials on the Quaternary period in the USSR. Iss. 3. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publ.: 42–63.
- Gadzheva S.S. 2010. Fauna, biologiya i ekologiya roda *Anopheles* MG. (sem. Culicidae) v pribrezhnykh ekosistemakh Kaspiyskogo morya [Fauna, biology and ecology of the genus *Anopheles* MG. (family Culicidae) in the coastal ecosystem of the Caspian Sea: ScDr Thesis]. Makhachkala. 50 p.
- Gromov V.I. 1948. Paleontological and archaeological substantiation stratigraphy of continental sediments of the quaternary period in the USSR. *Trudy Instituta geologicheskikh nauk. Seriya geologicheskaya*. 64(17): 1–520.
- Gromov V.I. 1965. Kratkiy obzor chetvertichnykh mlekopitayushchikh Evropy [A brief review of the Quaternary mammals of Europe]. Moscow: Nauka. 142 p.
- Grossgeim A.A. 1936. Analiz flory Kavkaza [Analysis of the Caucasian flora]. Baku: Azerbaijanian branch of the Academy of Sciences of the USSR Publ. 257 p.
- Grossgeim A.A. 1948. Rastitelnyy pokrov Kavkaza [The vegetation cover of the Caucasus]. Moscow: Society of Naturalists of Moscow Publ. 268 p.
- Gvozdetskiy N.A. 1963. Kavkaz [The Caucasus]. Moscow: Geographgiz. 262 p.
- Ismailova M.Sh. 2007. Zhuki-dolgonosiki Severo-Vostochnogo Kavkaza (fauna, ekologiya, zoogeografiya) [Weevils of the North-Eastern Caucasus (fauna, ecology, zoogeography): ScD Thesis]. Makhachkala. 50 p.
- Kotov V.M., Hehneva T.D. 1975. On history of terrestrial vertebrates of Dagestan. In: *Zhivotnyy mir Dagestana* [Fauna of Dagestan]. Makhachkala: Daguchpedgiz: 10–16.
- Kryzhanovskiy O.L. 1965. Sostav i proiskhozhdenie nazemnoy fauny Sredney Azii [The composition and origin of terrestrial fauna of Central Asia]. Leningrad: Nauka. 420 p.
- Matyushkin E.N. 1982. Regional differentiation of Palaearctic forest fauna in past and present. In: *Teoreticheskie i prikladnye aspekty biogeografii* [Theoretical and applied aspects of biogeography]. Moscow: Nauka: 59–80.
- Palibin I.V. 1936. Etapy razvitiya flory prikaspiyskikh stran so vremeni melovogo perioda [Stages of development of the Caspian countries flora since the Cretaceous Period]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publ. 60 p.



- Pavlov A.P. 1963. Neogene and Post-Tertiary deposits of the southern and eastern Europe. *Memuary Geologicheskogo otdeleniya obshchestva lyubiteley estestvoznaniya, antropologii i etnografii*. 5: 1–125.
- Satunin N.K. 1910. Some thoughts on the origin of Caucasus region. News. *Izvestiya Kavkazskogo otdela Russkogo geograficheskogo obshchestva*. 20(2): 1–12.
- Shhashamishev H.H. 1992. Zakonomernosti prostranstvennoy struktury arealov mlekopitayushchikh (na primere gor Kavkaza) [Patterns of spatial structure of the mammals' ranges (on example of the Caucasian mountains): ScD Thesis]. Nalchik. 59 p.
- Sokolov V.E., Baskevich M.I. 1988. A new species of *Sicista* (Rodentia, Dipodidae) from the Lesser Caucasus. *Zoologicheskii zhurnal*. 67(2): 303–304.
- Sokolov V.E., Baskevich M.I., Kovalskaya Yu.M. 1981. Revision of Caucasian *Sicista*: sibling species *S. caucasica* Vinogradov, 1925 and *S. kluchorica* sp. n. *Zoologicheskii zhurnal*. 60(9): 1386–1393.
- Sokolov V.E., Baskevich M.I., Kovalskaya Yu.M. 1986. *Sicista casbeqica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae) from the basin of the upper reaches of Terek River. *Zoologicheskii zhurnal*. 65(6): 949–959.
- Strakhov A.V. 1936. Istoricheskaya geologiya [Historical Geology]. Moscow: Moscow State University Publ. 769 p.
- Tembotov A.K., Shebzukhova E.A., Tembotova F.A., Tembotov A.A., Vorokova I.L. 2001. Problemy ekologii gornyykh territoriy. Uchebnoe posobie dlya uchiteley i studentov vuzov biologicheskogo i geograficheskogo profilya [Problems of Ecology of Mountain Territories. A manual for teachers and students of biological and geographic specialties]. Maikop: Adyghe State University Publ. 187 p.
- Tembotova F.A. 1987. To systematics Crocidura of the Caucasus. In: Fauna i ekologiya mlekopitayushchikh Kavkaza [Fauna and ecology of mammals of the Caucasus]. Nalchik: Kabardino-Balkarian State University Publ.: 163–189.
- Tembotova F.A. 1997. Ezhi Kavkaza [Hedgehogs of the Caucasus]. Nalchik: Kabardino-Balkarian Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences. 80 p.
- Tembotova F.A. 1999. Zakonomernosti izmenchivosti i evolyutsii nasekomoyadnykh Kavkaza [Patterns of variation and evolution of the Caucasian insectivorous: ScD Thesis]. Nalchik. 48 p.
- Tumadzhyanov I.I. 1963. Opyt drobnogo geobotanicheskogo rayonirovaniya sklonov Bol'shogo Kavkaza [Experience of fractional geobotanic zoning of slopes of the Greater Caucasus]. Tbilisi: Academy of Sciences of Georgian SSR. 242 p.
- Vardanyants L.A. 1948. Postpliotenovaya istoriya Kavkazsko-Chernomorsko-Kaspiyskoy oblasti [Post Pliocene history of the Caucasus – Black Sea – Caspian region]. Yerevan: Academy of Sciences of Armenian SSR Publ. 184 p.
- Vereshchagin N.K. 1958. History of the terrestrial fauna formation of the Caucasus Isthmus. In: Zhivotnyy mir SSSR [Fauna of the USSR]. Moscow – Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Publ.: 487–505.
- Vereshchagin N.K. 1959. Mlekopitajushie Kavkaza [Mammals of the Caucasus]. Moscow – Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Publ. 704 p.
- Vtorov P.P. 1977. The division of ecosystems into blocks and selection under biogeographic studies. In: Sistemnye issledovaniya prirody [Systematic studies of nature]. Moscow: Nauka: 104–115.