

А. П. СЕМЕНОВ-ТЯН-ШАНСКИЙ

**ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ
АЛЬПИЙСКИХ ФАУН**

**(A. P. Semenov-Tian-Shanskiĭ. Les principaux traits de l'évolution
des faunes alpestres)**

А. П. СЕМЕНОВ-ТЯН-ШАНСКИЙ

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ АЛЬПИЙСКИХ ФАУН

Настоящий очерк есть вклад в историю развития не только альпийских, но и вообще горных фаун. В нем автор устанавливает два основных пути развития горных фаун как последствия, с одной стороны, тектонических, с другой — вулканических процессов и путем анализа и соответствующей терминологии элементов горных фаун намечает основные черты и главные моменты истории их развития. Приводятся примеры, иллюстрирующие основные элементы горных фаун и наиболее характерные ареалы их слагаемых.

Под именем альпийских фаун мы разумеем всю совокупность животных форм, населяющих в настоящее время наиболее высоко поднятые горообразовательными процессами участки земной коры (горные массивы, хребты, плоскогорья).

Все альпийские фауны Земного шара имеют свой определенный облик и ограниченный, более или менее однородный или же бионически эквивалентный состав, обусловливаемый прежде всего строго определенными и всюду повторяющимися условиями существования; всюду в значительной мере однообразными на высокогорьях климатом и условиями субстрата и растительности¹.

Тип фауны альпийских зон надо признать одним из древнейших на Земном шаре, принимая во внимание, что горообразовательные процессы (вулканические, а затем и геотектонические) возникли на нем очень рано и порождали однообразные во все геологические эпохи условия существования для организмов.

¹ Хорошей иллюстрацией этого положения может служить состав фауны жужжелиц (семейство *Carabidae* отряда *Coleoptera*) альпийской зоны высочайшей на земном шаре горы Mount-Everest в Гималаях. Фауна эта (по Andrewes, 1930) слагается из представителей следующих родов: *Carabus*, *Nebria*, *Leistus*, *Paroeristhius**, *Brososoma*, *Asarhidion*, *Bembidion*, *Tachys*, *Trechus*, *Dinotus*, *Zabrus*, *Chvdzeus**, *Diorythe**, *Onhonus*, *Harnalus*, *Trichotichnus*, *Stenotichnus*, *Acunalus*, *Psychristus*, *Amara*, *Pterostichus*, *Nirmala*, *Abacetus**, *Leptis*, *Trochoxenus*, *Calathus*, *Megalonychus**, *Dicranonchus**, *Colnodes**, *Anchomenus*, *Araruna**, *Desera**, *Brachinus*, *Aephnidius**, *Tetragonoderus**, *Taridius**, *Cymindis*, *Metabletus*, *Dromius*, *Risophilus*, *Stephana**, *Lebia*, *Lebidia**.

Роды, отмеченные звездочкой (*), — тропического происхождения или же локализованные в пределах палеарктической подобласти; остальные имеют диапалеарктическое распространение. Роды, представленные в альпийской фауне Эвереста наибольшим числом видов (как *Amara* — 17 видов, *Anchomenus* — 10 видов, *Bembidion* — 9 видов, *Harpalus* — 9 видов), принадлежат именно к последней категории.

Состав животного населения альпийских зон был в разные геологические эпохи разным по происхождению, так как он вербовался из представителей животного населения нашей планеты в разных стадиях его развития. Поэтому в разные геологические эпохи биоценозы альпийской зоны могли быть до известной степени различными. Однако конечный результат адаптации к условиям альпийского существования, вследствие их неизменности, был всегда более или менее однороден, по крайней мере в определенных широтах, и можно допустить, что некоторые элементы альпийской фауны выработались уже очень давно, а в части случаев возникали полифилетически, повторяя один и тот же путь развития в разные геологические периоды.

В этом отношении животный мир альпийских зон можно поставить в параллель с фауной морских глубин и видеть в нем многие черты весьма древнего происхождения.

В образовании состава отдельных альпийских фаун или фаунул наряду с процессами миграционными большую роль играли также и процессы строго параллельной эволюции животных форм. Критический анализ видового состава многих характерных для альпийской зоны групп животных, в особенности таких, которые привязаны к почве и не способны на дальние перекочевки, показывает нам с полной очевидностью возникновение некоторых типов полифилетически, путем параллельного прохождения тех же путей эволюции с эквивалентным конечным результатом. Так, некоторые характерные для альпийских зон группы рода *Carabus* L. (*Coleoptera*) взаимно как бы повторяют друг друга на больших дистанциях в условиях полной и исконной альпийской изоляции; характернейший для альпийских зон тип видов рода *Carabus*, отмечаемый в систематике термином *Carabi cechenogenici* (цехеновидные жужелицы), характеризующийся сильным развитием головы при более или менее уплотненных надкрыльях, возникал в горных странах, несомненно, многократно, совершенно независимо в разных областях. Так, он представлен в Пиренеях группой (подродом) *Iniopachys* Sol., на Кавказе — группой *Cechenus* Fisch.-W., в горах Туркестана — группами *Cratophyrtus* Rtr., *Cratocechenus* Rtr., *Leptoplesius* Rtr., в Тибете — группой *Eocechenus* Sem., в горах Китая — группой *Cryptocechenus* Sem. Все эти группы морфологически настолько близки между собою, что возникает ложное впечатление непосредственной между ними генетической связи. Еще сильнее это ложное впечатление производят группы *Microplectes* Rtr. и *Eotribax* Sem., ошибочно объединяемые современным монографом рода *Carabus* (L.) д-ром Ст. Бренингом в одну секцию *Microplectes*. Ту же картину наблюдаем мы и в некоторых других группах ряда *Carabi tribacogenici* (трибаковидные жужелицы), как, например, во взаимоотношении подродов *Tribax* Fisch.-W. и *Deroplectes* Rtr.

В горах Чили голарктический род *Carabus* (L.), не представленный ни одним видом в Южной Америке, замещен близким морфологически, но самостоятельным филогенетически родом *Ceroglossus* Sol. — блестящий пример параллельного возникновения в горной обстановке вполне эквивалентных, аналогичных и конвергентно сближенных форм, развившихся из близко родственного родоначального материала мезозойской эры.

Полифилетическое происхождение групп (подродов) *Oreonebria*

Дап. и *Alpheus* Вон. рода *Nebria* Latr. (*Coleoptera, Carabidae*), а также и некоторых других групп жесткокрылых, принимая во внимание географическое распределение их компонентов, также совершенно очевидно.

Широкое расселение выработавшихся в альпийской обстановке форм возможно было только в известных климатических условиях, именно при приближении равнинных условий существования к экологическим условиям альпийских зон. Эти благоприятные моменты возникали именно в периоды оледенений, которых, как известно, было несколько в разные геологические эры. Только в такие периоды обширных оледенений или вообще изменений климата в сторону его сильного охлаждения могли совершаться смещения и взаимообмен элементов альпийских фаун, причем постепенно вырабатывался и устанавливался тип фаун приполярных, в частности арктической и отчасти бореальной зон.

При условиях обратного изменения климата — в сторону его потепления и в особенности усиления сухости — происходили постепенные перекочевки в горы форм животных, прежде широко расселенных по равнинам. Геологическая история расселения видов рода *Ovis* L. — нынешних горных баранов, как это неоспоримо доказывают палеонтологические данные¹, прекрасно иллюстрирует это явление.

Во всяком случае, однако, как бы ни развивались временно миграционные процессы на равнинных и горных площадях, ядро животного населения всякой горной области надо искать в элементах ее фауны до совершившегося поднятия, элементах, нередко сильно видоизмененных, а затем уже в пришлых элементах.

Вообще надо помнить, что ареалы большинства ныне живущих форм во множестве случаев обуславливаются ареалами третичными, являясь иногда лишь незначительными их модификациями.

Применяя это общее правило к горным странам, мы приходим к картине постепенной переработки фауны по мере совершившегося в разных темпах поднятия целых участков земной коры со всеми им присущими фауной и флорой в их первоначальных естественных биоценозах².

Характер состава животного населения каждой альпийской области по его происхождению лучше всего определяется путем биомического анализа его слагаемых. Анализ этот резюмирован нами в следующей классификационной схеме элементов альпийских фаун³.

¹ См. Н. В. Насонов, Географическое распространение диких баранов Старого Света, стр. 177—188, 1923.

² Первый подход к этой мысли мы находим у М. А. Мензбира в его книге «Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего», стр. 121—122, 1914.

В дальнейшем своем развитии мысль эта была высказана докладчиком впервые еще в 1922 г. в прениях по докладу Г. Г. Якобсона о географическом распространении рода *Oreomeles* Jacobs., а затем подробнее развита им же в специальных докладах Зоологическому музею (ныне институту) Академии Наук СССР в 1924, 1925 (20/XI), 1926 гг. и в докладе III Всероссийскому съезду зоологов, анатомов и гистологов 1928 г. (см. Труды III Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов, 1928, стр. 50—51). Позже мысли А. П. Семенова-Тян-Шанского были отражены в очерках Н. Н. Кузнецова-Угамского, Б. П. Уварова и покойного акад. П. П. Сушкина.

³ Предварительно она была опубликована мною в 1928 г. в Трудах III Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов.

I. Аконториты (acontorites¹) — невольные горцы (пассивный элемент).

II. Геконториты (hecontorites²) — так сказать, добровольные горцы (активный элемент).

1. Ореогенеты и гипсогенеты (oreogeneti s. hypso-geneti³) — все горные и высокогорные автохтоны, сложившиеся в данной экологической обстановке. = I и II.

2. Филоры и филипсы (philori s. philypsi⁴) — формы животных, привлеченные или привлекаемые горами или горными высотами. = II.

а) Ореапэки и гипсапэки (oreapoesi s. hypsapoesi⁵) — горные вселенцы.

б) Орёоксены и гипсоксены (oreoxeni s. hypsoxeni⁶) — привычные горные гости.

3. Ореофеты (oreoetheti⁷) — горные приемыши. = I и II.

4. Хтамалориты (chthamalarites⁸) — равнинные формы, без морфологических изменений, прижившиеся в горах. = I и II.

Все формы животных, населяющие горные области и участки Земного шара, мы делим на две основные категории: аконторитов и геконторитов.

Под именем аконторитов (I) мы разумеем всех, так сказать, невольных горцев — формы животных, постепенно поднятые горообразованием процессами вместе с почвой иногда на большую абсолютную высоту, оставшиеся на ней вследствие неспособности своей к быстрым и дальним миграциям и постепенно переработавшиеся физиологически, биомимически, а в большинстве случаев и морфологически в процессе адаптации к новым условиям существования (морфический путь эволюции). В эту категорию входят прежде всего все формы насекомых, прочно привязанные к почве, как, например, бескрылые представители семейства *Carabidae* и других семейств жуков, все высокогорные бескрылые виды кобылок (*Acridioidea*), некоторые муравьи (*Formicidae*), привязанные к определенным растительному субстрату и почвенным условиям виды шмелей (*Bombidae*), некоторые многоножки (*Myriopoda*), ложноскорпионы (*Pseudoscorpiones*), дождевые черви (*Lumbricidae*), некоторые моллюски и т. д.; из позвоночных животных могут быть названы здесь высокогорная ложная саксаульная сойка (*Pseudopodoces humilis* Hume), живущая на значительной высоте в Западном Тибете и гнездящаяся в норах мелких млекопитающих, а также горные агамы (виды подрода *Stellio* Daud., рода *Agama* Daud.); из млекопитающих можно назвать так называемую Прометееву мышь (*Prometheomys* Sat.) на Кавказе и представитель рода слепышей (*Ellobius* Fisch.) в горах Средней Азии.

¹ ἄκων + ορειτής.

² ἕκων + ορειτής.

³ ὄρος + γεννητός; ὕψος + γεννητός.

⁴ φίλος + ὄρος; φίλος + ὕψος.

⁵ ὄρος + ἀποικος; ὕψος + ἀποικος.

⁶ ὄρος + ξένος; ὕψος + ξένος.

⁷ ὄρος + θετός.

⁸ χθθαμάλος + ορειτής.

Геконторитами (II) мы называем, напротив, всех, так сказать, добровольных горцев, т. е. формы животных, вселившиеся извне в данную горную обстановку и прижившиеся в ней, как, например, целый ряд видов млекопитающих, характерных для горных областей, в том числе и для альпийской зоны: горные бараны (*Ovis* L.), горные козлы и туры (род *Capra* L.), тибетские яки (р. *Poëphagus* Gray), кабарги (*Moschus* L.), беломордый марал [*Cervus (Przeva'skium) Albirostris* Przew.] и некоторые другие оленевые (*Cervidae*), многие виды птиц, бабочек (*Lepidoptera*), перепончатокрылых, мух и других подвидных насекомых.

С другой стороны, мы делим все свойственные горам формы животных по их происхождению на следующие основные категории.

1. Ореогенеты и гипсогенеты. Под этими терминами мы разумеем формы животных, сложившиеся в горной (или высокогорной) обстановке, в которой они приобрели свои и морфологические и, в большинстве случаев, биомические особенности. Лучшими примерами этой категории могут служить все виды жуков-листоедов рода *Oreomela* Jacobs., мелкие жужелицы рода *Colpostoma* Sem. в горах Средней Азии, крупные жужелицы (*Carabus*) из подродов *Tribax* Fisch.-W., *Microplectes* Rtrr., *Eotribax* Sem., *Platycarabus* A. Mor., *Cechenus* Fisch.-W., *Inipachys* Sol., *Cratocechenus* Rtrr., *Eocechenus* Sem., *Cryptocechenus* Sem., *Leptoplesius* Rtrr., *Neoplesius* Rtrr., группы *Oreonebria* Dan. и *Alpaeus* Bon. рода *Nebria* Latr., подрод *Chaetoleistus* Sem. рода *Leistus* Fröhl., некоторые группы рода *Trechus* Clairv. (семейство *Carabidae*), некоторые роды семейств *Catopidae* (как, например, *Dzungarites* Jeann.) и *Silphidae*, роды *Hypsozenia* Sem. и *Pedilus* Fisch.-W. (семейства *Pedilidae*); из прямокрылых особенно характерные для горных частей Туркестана роды *Conophyma* Zub., в котором ныне, по Л. Л. Мищенко, насчитывается около 60 видов, *Gomphomastax* Grunp.-W., *Paedomastax* C. Bol., *Tropidauchen* Sauss., исключительно высокогорные роды бескрылых кобылок *Dysanema* Uv. (его представители живут на Эвересте на высоте от 4 400 до 5 000 м), *Hypernephia* Uv. (там же, на высоте до 5 800 м), *Orinipus* Uv. (Западный Тибет, до 4 060 м), *Indopodisma* Dovn. (Гималаи), *Oreoptigonotus* Tarb., *Ptygonotus* Tarb. (горы Западного Китая), *Nocarodes* Fisch.-W., *Plöcerus* Fisch.-W., *Micropodisma* Dovn. на Кавказе, *Podisma* Latr., *Odontopodisma* Dovn. и *Pseudoprumna* Dovn. в горах Западной Европы, роды уховерток *Oreasiobia* Sem. и *Mesasiobia* Sem. (первый из них бывает обычно представлен в Туркестане на высотах, во многих случаях превосходящих 3 000 м), подроды *Burriola* Sem. и *Borelliola* Sem. рода *Anechura* Scudd., виды родов *Chelidura* Latr. и *Pseudochelidura* Verh. в горах Западной Европы; среди жуков множество видов рода *Otiorrhynchus* Germ. и т. п.; из млекопитающих мы можем назвать серн (род *Rupicapra* Blainv.) в Европе и на Кавказе, куку-яманов (род *Pseudois* Hodgs.), антилоп-оронго (род *Pantholops* Abel) в Тибете, горалов (род *Nemorrhuedus* H. Smith) по высокогорьям палеарктической подобласти и даже в пределах Индо-Малайской области (о. Суматра). Формы животных этой категории могут быть по своему происхождению как аконторитами, так и геконторитами (I и II).

2. Терминами филоры и филипсы мы обозначаем формы животных, привлеченных или привлекаемых горной обстановкой извне и уживающихся с этой обстановкой, хотя бы временно. Эта кате-

горя животного населения горных областей, состоящая только из геконторитов (II), включает в себя две группы:

а) Ореапэки и гипсапэки — формы животных, привлеченные горной (или высокогорной) обстановкой и окончательно в ней осевшие, сделавшись прочными горными вселенцами. Хорошими примерами биономической группы горных колонистов, иногда относительно древнего происхождения, могут быть все горные виды рода баранов (*Ovis* L.), красный волк (*Cyona'pinus* Pall.), горные виды рода зайцев (*Lepus* L.), горные медведи (*Ursus* L.), лисицы (*Vulpes* Briss.), кавказский зубр (*Bison bonasus caucasicus* Sat.), тибетский як (*Poëphogus mutus* Przew.), бо́льшая часть видов рода сеноставок (*Ochotona* Link. = *Lagomys* Cuvier), сурков (*Marmota* Blumenbach); все почти характерные оседлые или гнездящиеся в горах птицы, как, например, клушицы и альпийские галки (*Pyrrhocorax* Vieill.), улары (*Tetraogallus* Gray), кулик-серпоклюв (*Ibidorrhyncha struthersi* Vigors), горные кулики: *Heteroscelis incanus* Baird, *numenius minutus* Gould., *Charadrius mongolus* Pall., горный дупель (*Gallinago solitaria* Hodgs.), гнездящийся и отчасти зимующий в горах Средней Азии, горный, так называемый индийский гусь (*Anser indicus* Lath.), горные куропатки (*Alectoris* Kaup.), лофофоры (*Lophophorus* Temm.) в альпийской обстановке палеарктической подобласти; характерные для высокогорий той же подобласти роды фазановых: *Crossoptilon* Hodgs., *Ithaginis* Wagl., *Tetraophasis* Ell., тундрянка (*Lagopus mutus* Mont.) в европейских Альпах, обыкновенный тетерев (*Lyrurus tetrix* L.) в горах Европы и Сибири, кавказский тетерев (*Lyrurus mlokoszeviczi* Tacz.), ягнятник (*Gypaëtus* Storr.), грифы (*Gyps* Sav.), характерные для альпийской зоны разных горных областей виды снежных вьюрков (*Montifringilla* Brehm и *Leucosticte* Swains.) и др.; бо́льшая часть горных рыб, бабочек (*Lepidoptera*, особенно *Rhopalocera*), ручейников (*Trichoptera*), некоторые прямокрылые саранчевые, как, например, горные виды рода *Bryodemata* Fib., многие гигро- и гидрофилы из жуков, как, например, *Dytiscidae*, *Gyrinidae*, *Hydrophilidae*, все горные виды жуков-скакунов (*Cicindela* L.), многие мелкие жужжелицы из родов *Vebria* Latr., *Patrobis* Steph., *Deltomerus* Motsch, *Bembidion* Latr. и др.; представители арктического рода *Diachila* Motsch. (из того же семейства *Carabidae*): *D. polita* Fald. в горах Алтая и *D. fausti* Heyd. в горах Семуречья (ледниковые реликты); бореальный *Pytho depressus* L. (*Coleoptera*, *Pythidae*) в горах Семуречья; северо-сибирская жужжелица *Carabus (Megalonus) ermaki* Lutshn.), в альпийской зоне западных Саян (Минусинский округ), также жуки-навозники (*Coprophaga*), в особенности горные и альпийские виды рода *Aphodius* Ill.

б) Ореоксены и гипсоксены — формы животных, привлекаемые горной (или высокогорной) обстановкой и являющиеся в ней привычными гостями на определенный период времени. Примером могут служить: перелетная саранча (*Locusta migratoria* L.), встречающаяся в фазе *danica* L. на Эвересте на высоте до 4700 м, крылатая кобылка *Bryodemata tuberculatum holdereri* Kr. (там же, в тех же условиях), многие божьи коровки *Coccinellidae*, в том числе обыкновенная семиточечная *Coccinella septempunctata* L. и более мелкая *Bulbea lichatshovi* Humm. на их зимовках, ухвертка *Anechura asiatica* Sem., многие *Hymenoptera*, *Diptera*, *Odonata*, отчасти *Lepidoptera* (как, например, *Sphingidae*) и другие виды насекомых, привлекаемые горной и, в частности, альпийской растительностью.

3. Ореофеты. Этим термином мы отмечаем всех, так сказать, горных приемышей — все животные (как и растительные) формы, нашедшие убежище в горной обстановке (микроклимат, условия инсоляции) от изменившихся условий существования и поэтому пережившие в этой обстановке целые геологические периоды. Среди форм этой категории мы встречаем, следовательно, целый ряд характернейших реликтов минувших геологических времен, реликтов, имеющих или чрезвычайно суженные в наши дни или же характерно разорванные ареалы обитания.

Ярким примером того, что горная обстановка давала отдельным видам возможность пережить неблагоприятные для них условия существования, может служить нахождение в наши дни в горной части Таврического полуострова таких типичных третичных реликтов, как крупный представитель тропического рода шелкоунов *Alaus* Eschsch. (*A. parreyssi* Stev.) и гигантских жужжелиц восточносредиземноморского подрода *Procerus* Dej.; защищенные невысокими горами в особых условиях их микроклимата эти насекомые пережили весь ледниковый период, когда до гор Крыма доходили с севера такие бореальные формы животных, как песец, северный олень и белая куропатка¹.

Лучшим примером ореофетов может служить род *Broscosoma* Putz. из семейства жужжелиц (*Carabidae*). Его немногочисленные виды распределяются географически следующим образом: три вида занимают ничтожные ареалы очень близко друг к другу в Южном Тироле и в прилегающих к нему горах: на Monte Baldo, Monte Cadria, Cima Tombea и Monte Impichea (*Broscosoma baldense* Putz.), на Monte Pasubio (Лессинские Альпы) (*Br. pasubianum* Weismandl) и на вершине Monte Alben (Альпы-Бергамаские) (*Br. relictum* Weismandl). Виды, ближайшие географически к трем названным, *Br. gracile* Andr. и *Br. ribbei* Putz. живут в Сиккеме на южных склонах Гималайского хребта; один вид (*Br. moritulum* Sem.) известен из высоких гор китайской провинции Сычуань; наконец, последний известный вид рода, *Br. dōnitzii* Har. (= *elegans* H. W. Bates) встречается исключительно в горах о. Ниппона (Япония). Хорошим примером ореофетов могут служить также и представители рода *Apteroloma* Hatch. из семейства *Silphidae*; его виды распределены географически так: два вида (*A. turkestanicum* Sem. и *A. jankovskii* Sem. & Zn.) живут в горах Туркестана; один вид (*A. anglorossicum* Sem.) живет высоко в Гиндукуше; в Кашмире и Гималаях живут два вида (*A. rosti* Portev. и *A. harmandi* Portev.); один вид (*A. kozlovi* Sem. & Zn.) известен из северо-восточного Тибета; два (*A. davidi* Fairm. и *A. potanini* Sem.) — из гор западного Китая; два вида (*A. calathoides* Portev. и *A. discicolle* Lewis) из гор о. Ниппона (Япония); наконец, три вида (*A. caraboides* Fall., *A. tahoeca* Fall. и *A. tenuicorne* Lec.) обитают в горах Северной Америки. Ореофетом в горах Западной Европы должен быть признан также бореальный вид близкого монотипического рода *Pteroloma* Gyll., *Pt. forstroemi* Gyll. Вполне типичен для категории ореофетов также род *Brachyloma* Portev. с двумя видами в горах Японии и Юннани. В качестве дальнейших примеров ореофетов можно привести всех палеарктических и неарктических представителей немногочис-

¹ Оба названных вида жесткокрылых не являются при этом типичными горными формами, и первый из них (*Alaus parreyssi* Stev.) в Западном Закавказье встречается в равнинных условиях, будучи биологически привязан к сосне *Pinus pithyusa*.

ленной группы жужелиц *Myadini (Trigonognathini)*: все виды родов *Muas* Dej., *Xenion* Tschitsch., *Aristochroa* Tschitsch., *Steropanus* Fairm. и *Trigonognatha* Motsch. Вполне типичными ореофетами можно признать также все горные виды рода *Cychrus* F., а также сохранившихся только в горах западного Китая монотипических ныне родов *Cychropsis* Boil. и *Cephalornis* Sem.; род *Eustomis* Sem., единственный известный вид которого (*Eu. formosus* Sem.) уцелел в Заилийском Алатау (Семиречье); род *Liochirus* Tschitsch., единственный известный вид которого (*L. cycloderus* Solsky) живет, с одной стороны, в горах Туркестана, с другой — в Туркмено-Хорасанских горах (Копет-даг); монотипический род *Bronislavia* Sem. в горах Таджикистана; род *Martyr* Sem. & Zn., представленный двумя видами в восточном Тяньшане и горах провинции Ганьсу; два вида преимущественно палеарк-арктического рода *Trichotichnus* A. Mог. в горах Средней Европы; подобный же пример являет представитель восточноазиатского теперь рода *Palaeocimbex* Sem. (*Hymenoptera, Tenthredinidae*) в горах Западной Европы. Далее можно назвать все живущие в горах виды рода *Evodinus* Lec. (жуки семейства *Cerambycidae*), род *Cornumutilla* Letzn. (из того же семейства *Cerambycidae*) во французских Альпах и горах Силезии, характерный обитатель сибирской тайги жук *Trichodes irkutensis* Laxm. в баварских Альпах. Очень близкий к неарктическому роду *Opisthius* Kirby палеарк-арктический род *Paropisthius* Casey (семейства *Carabidae*), два вида которого живут: один (*P. davidi* Fairm.) в горах китайской провинции Юннань, другой (*P. indicus* Chaud.) в альпийской зоне Сиккима; роды *Chaetobroschus* Sem. (в горах Кашмира), *Deltomerus* Motsch (в горах Кавказа), *Ametor* Sem. (в горах Туркестана), могут быть также названы в качестве примера ореофетов. Присутствие в тропической Африке, в Альпах, Абиссинии отдельных видов таких родов, как *Amara* Bon., *Calathus* Bon., *Cymindis* Latr., *Bembidion* Latr., *Trechus* Clairv., *Ocyopus* Steph., *Deleaster* Erichs., *Otiorrhynchus* Germ., чуждых тропической Африке, должно рассматривать так же, как явление переживания благодаря горной обстановке. Из позвоночных хорошими примерами той же категории ореофетов могут служить: занимающий ничтожный ареал в горах Семиречья, именно только в Джунгарском Алатау, большой горный семиреченский тритон (*Ranodon sibiricus* Kessl.), горные тритоны восточной части Малой Азии (род *Neurergus* Cope) и саламандры (роды *Salamandra* Laug. и *Mertensiella* Wolterstorff), модифицированная сояя (род *Myomimus* Ogn.) в Туркмено-Хорасанских горах.

Ореофеты могут быть как аконторитами, так и геконторитами (I и II).

4. Под именем хтамалоритов мы разумеем все формы животных, которые сложились в равнинной обстановке и лишь позже, в силу тех или иных условий, стали горными иммигрантами, не претерпев никаких существенных морфологических изменений от вселения в горную обстановку. Наиболее показательными примерами этой категории горных животных могут служить все представители степной фауны, поднимающейся на значительную высоту, вместе со степной растительностью, во многих местах Средней Азии, прежде всего на Алае. В этих условиях мы видим в горах, нередко на значительной высоте, представителей таких типичных для степного ландшафта родов, как, например, среди жесткокрылых роды: *Lethrus* Scop., *Compsodorcadion* Ganglb., *Blaps* F., *Prosodes* Eschsch., *Deracanthus* Schödh., *Neodorcadion* Ganglb., *Ceratodirus* Fisch.-W.

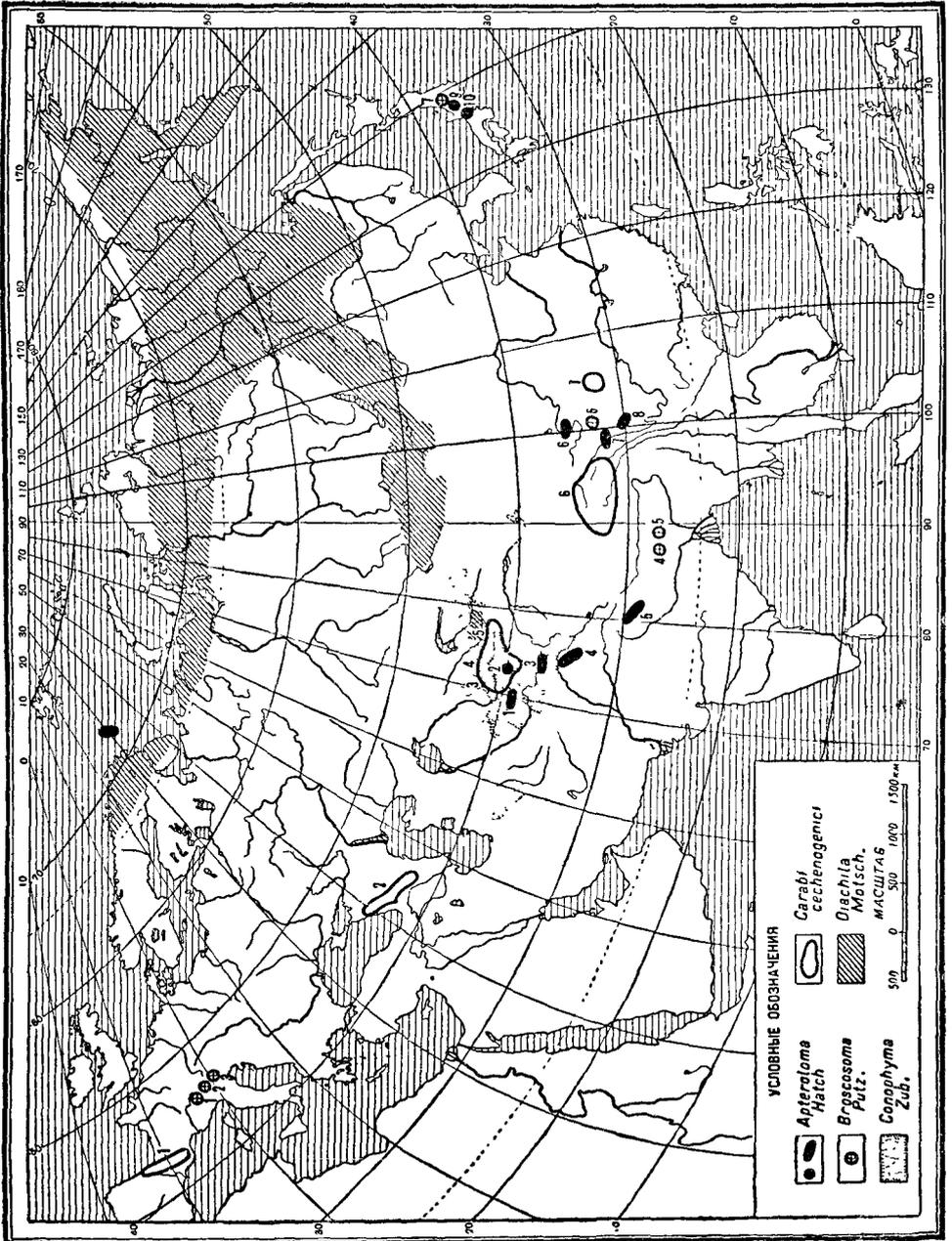
(последний только в горах Семиречья) и многие др.; степную гадюку (*Vipera renardi* Christ.), жуков: жужжелицы *Carabus (Megodontus) violaceus aurolimbatus* Dej., хрущика *Lasiopsis caninus* Zubk. — в горах Кавказа. В эту же категорию горных жителей мы относим волка (*Canis lupus* L.), шакала [*Canis (Thos) aureus* L.], зайца-беляка (*Lepus timidus* L.), белую куропатку (*Lagopus lagopus* L.).

Хтамалориты могут быть как аконторитами (I), так и геконторитами (II). Активное вселение в горы равнинных, в частности степных, животных в поисках лучших условий питания имело место во множестве случаев. Лучшим примером этого могут служить вселения пустынной антилопы-джейрана (*Gasella subgutturosa* Güll.) в горы Средней Азии, например в Семиречье между хребтами Заилийским Алатау и Кунгеем, где она нашла себе приют на дне исчезнувшего озера (плато Сюгаты), или на плоскогорье западного Тибета (здесь джейран образовал уже особую, но слабо выраженную расу *G. subgutturosa reginae* Adlerberg). С другой стороны, имеется много случаев постепенного поднятия горообразовательными процессами равнинных, в частности степных и даже пустынных, элементов на значительные высоты, где они, в силу большой биологической эластичности, выжили без существенных морфологических изменений. Ярким примером этого явления может служить нахождение на большой высоте (до 4 000 м) одного вида рода *Cymindis* Latr., принадлежащего к полупустынному подроду *Psammoxenus* Chaud. (*Cymindis nivicola* Sem.) на Памиро-Алае, в то время как другой вид того же подрода (*C. hyaloptera* Sem.) живет в горной обстановке китайского Туркестана, а тип подрода *C. sabulosa* Chaud. свойственен исключительно полупустыням Нижнего Заволжья. В высокой степени показательно также нахождение нескольких типичных равнинных представителей семейства чернотелок (*Tenebrionidae*) в горных местностях Восточного Закавказья (наблюдения А. В. Богачева).

На основании всего изложенного мы можем себе представить процессы эволюции альпийских фаун следующим образом.

В случаях вулканических поднятий земной коры в виде отдельных пиков или горных массивов их животное население, за исключением лишь немногих мелких животных, привязанных к почве, могло быть только пришлым (геконторитным), относясь к категориям ореапэков и гипсапэков, ореофетов и хтамалоритов, постепенно, на протяжении геологических периодов, вырабатывая в некоторых случаях также и своих ореогеннетов и гипсогеннетов. Исконный фонд фауны участков земной коры, поднятой вулканическими процессами, или погибал в значительной своей части, в результате не только быстрого поднятия, но и извержений, или откочевывал.

Горообразовательные процессы тектонические, результатом которых было образование горных хребтов, во многих случаях большого протяжения, и обширных нагорий, вследствие того, что эти процессы протекали в большинстве случаев медленно, с многовековыми перерывами, создавали обстановку, при которой исконный фонд фауны в его первоначальных биоценозах поднимался на значительные высоты постепенно, что давало возможность одним животным формам на протяжении многих тысячелетий постепенно приспосабливаться к новым условиям существования (микроклимат, субстрат), образуя (физиологически и морфологически) новые формы (ореогеннетов и гипсогеннетов) или же совершая постепенные перемещения (мигра-



ции аборигенов, расселение ореогеннетов). При этом происходили, несомненно, и обширные процессы колонизационные (ореапэки, гипсапэки, орео- и гипсоксены, хтамалориты и во многих случаях ореофеты-геконториты). Благодаря разнообразию климатических и микроклиматических условий в горных участках тектонического происхождения, именно в них создавалась обстановка, наиболее благоприятная для всех условий переживания (ореофеты).

Периоды оледенений и вообще изменений климата в сторону его охлаждения вызывали в разные геологические эпохи обширные смещения альпийских фаун и в некоторых случаях (как это имело место, несомненно, в период четвертичных оледенений) выход многих ореогеннетов на равнину и расселения по ней, с одной стороны, в северном направлении, с другой — в соседние горные области.

На прилагаемой карте указаны ареалы некоторых наиболее характерных для гор групп насекомых.

I. Широко разобщенные ареалы семи подродов ряда *Carabi ceche-nogenici* (Coleoptera, Carabidae), жужжелиц, наиболее характерных для альпийской зоны (гипсогеннеты): подрод *Iniopachys* Sol. (1), подрод *Cechenus* Fisch.-W., (2) подрод *Cratophytius* Rtt. (1), подрод *Cratocechenus* Rtt. (4), подрод *Lepoplesius* Rtt. (5), подрод *Eocechenus* Sem. (6), подрод *Cryptocechenus* Sem. (7).

Пример параллельного развития морфологически близких между собою форм под влиянием однородных условий существования в альпийской зоне.

II. Широко разобщенные ареалы семи реликтовых видов рода *Broscosoma* Putz. (Coleoptera, Carabidae), нашедшего убежище в горных местностях (ореофеты): *Br. baldense* Putz. (1), *Br. pasubianum* Weismandl (2), *Br. relictum* Weismandl (3), *Br. ribbei* Putz. (4), *Br. gracile* Andr. (5), *Br. morilurum* Sem. (6), *Br. dönitzi* Har (7).

III. Широко разобщенные ареалы десяти палеарктических видов рода *Apteroloma* Hatch. (Coleoptera, Silphidae) (ореофеты): *A. turkestanicum* Sem. (1), *A. jankovskii* Sem. & Zn. (2), *A. anglorossicum* Sem. (3), *A. rosti* Portev. (4), *A. harmandi* Portev. (5), *A. kozlovi* Sem. & Zn. (6), *A. davidi* Fairm. (7), *A. potanini* Sem. (8), *A. calathoides* Portev. (9), *A. discicolle* Lewis. (10).

IV. Ареал бореально арктического рода *Diachila* Motsch. (Coleoptera, Carabidae), имеющего своих представителей в горных местностях (Алтай и Заилийский Алатау) (ореапэки — реликты ледникового периода).

V. Локализованный в горах Средней Азии ареал богатого видами рода *Coprophaga* Zub. (Orthoptera, Acrididae) (ореогеннеты).

Процессы деградации альпийских и вообще горных фаун в результате постепенного сглаживания рельефа страны путем выветривания и денудации горных пород в план настоящего очерка не входят.

В заключение считаю приятным долгом поблагодарить д-ра биологических наук Б. К. Штегмана, К. К. Флерова и д-ра биол. наук Г. Я. Бей-Биенко за проверку некоторых из приведенных выше данных и за другое содействие в моей работе. Выражаю мою искреннюю благодарность также и проф. Л. С. Бергу и К. В. Арнольди за несколько полезных указаний и другую помощь при составлении настоящего очерка.

**A. P. SEMENOV-TIAN-SHANSKIJ. LES PRINCIPAUX TRAITS DE L'ÉVOLUTION
DES FAUNES ALPESTRES****RÉSUMÉ**

Le fond de chaque faune alpestre se compose d'une modification des habitants du même territoire avant l'origine des procédés orogènes.

Il y a toujours une différence entre l'évolution des faunes des montagnes d'origine volcanique et de celle des montagnes d'origine géotectonique, puisqu'il est évident que les premières se composaient exclusivement d'éléments colonisateurs.

L'effectif de chaque faune alpestre et son origine ne pouvant être définis que par une analyse bionomique de ses éléments, nous proposons la classification suivante de ces derniers:

I. Acontorites — montagnards forcés (élément passif).

II. Hécontorites — montagnards spontanés (élément actif).

1. Oréogennètes et hypsogennètes — toutes les formes autochthones, originaires dans le présent paysage alpestre (=I et II).

2. Philores et philypses — formes animales attirées par les montagnes ou par les sommités (=II).

a) Oréapèques et hypsapèques — montagnards-colons.

b) Oréoxènes et hypsoxènes — hôtes habitués des montagnes ou de leurs sommités.

3. Oréothètes — formes animales adoptives des montagnes (=I et II).

4. Chthamatorites — formes animales propres aux plaines, devenues montagnards sans modification morphologique manifeste.

Бесплатно