

ИСТОРИЯ И СИСТЕМАТИКА САЙГАКОВ (ARTIODACTYLA, BOVIDAE)

СООБЩЕНИЕ 1

Історія та систематика сайгаків (Artiodactyla, Bovidae). Повідомлення 1.— Барышников Г. Ф., Крахмальная Т. В.— В цьому повідомленні аналізується положення роду *Saiga* в родині Bovidae, зокрема обґрунтування виділення його в трибу Saigini. Обговорюються питання історичного розвитку роду та його єдиного сучасного представника — *Saiga tatarica*. При цьому ставиться під сумнів уявлення про єдину лінію розвитку сайгаків; в роді *Saiga* визначається існування двох паралельних еволюційних ліній, які розійшлися наприкінці середнього плейстоцену. Детально розглянута таксономічна структура роду із залученням встановлених викопних таксонів видової групи.

Ключові слова: Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Saigini, *Saiga*, викопні форми, еволюція, таксономія.

History and Systematics of the Saiga (Artiodactyla, Bovidae). Communication 1.— Baryshnikov G. F., Krakhmalnaya T. V.— An analysis of taxonomic position of the genus *Saiga* in the family Bovidae is given in this communication, including substantiation of its assignment to a distinct tribe Saigini. Historical development of the genus and its sole recent species, *Saiga tatarica* is discussed. An idea of joint *Saiga* developmental line is questioned; instead, the existence of two parallel evolutionary lines in the genus *Saiga* is accepted to diverge at the late Middle Pleistocene. Taxonomic structure of the genus with reference to all established fossil species group taxa is considered in detail.

Key words: Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Saigini, *Saiga*, fossil forms, evolution, taxonomy.

Сайга, сайгак — один из наиболее обособленных представителей семейства полорогих (Bovidae). Он относится к роду *Saiga* Gray, 1843, включающему единственный вид *Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766) с 2 современными подвидами: номинативным и *S. tatarica mongolica* В а н н і к о в, 1946.

Положение сайги в семействе Bovidae. Антилопообразное телосложение сочетается у сайги с признаками, сближающими ее с родами *Capra* и *Ovis*, а хоботообразный нос и редукция носовых костей выделяют сайгу среди остальных Bovidae. Поэтому мнение о родственных связях рода *Saiga* внутри семейства полорогих неоднократно менялось.

Длительное время сайгу считали антилопой и относили к роду *Antilope* (Pallas, 1766; Wagner, 1844; Черский, 1876). Даже после признания ее родовой самостоятельности сайгу продолжали помещать в состав подсемейства Antilopinae (Trouessart, 1905) или же совместно с родом *Pantholops* сближали с группой газелей (Schlosser, 1923).

Своеобразное устройство роstralной части головы и восковой цвет рогов у самцов дали основание некоторым исследователям для обособления сайги на уровне семейства или подсемейства. Так, Грей (Gray, 1872), разделивший полорогих на несколько самостоятельных семейств, отнес сайгу к отдельному семейству Saigadae, которое поставил рядом с Pantholopidae. Однако чаще сайгу включали как подсемейство Saiginae в состав семейства Bovidae (Роскоп, 1910; Lydekker, Blaine, 1914; Haltenorth, 1963).

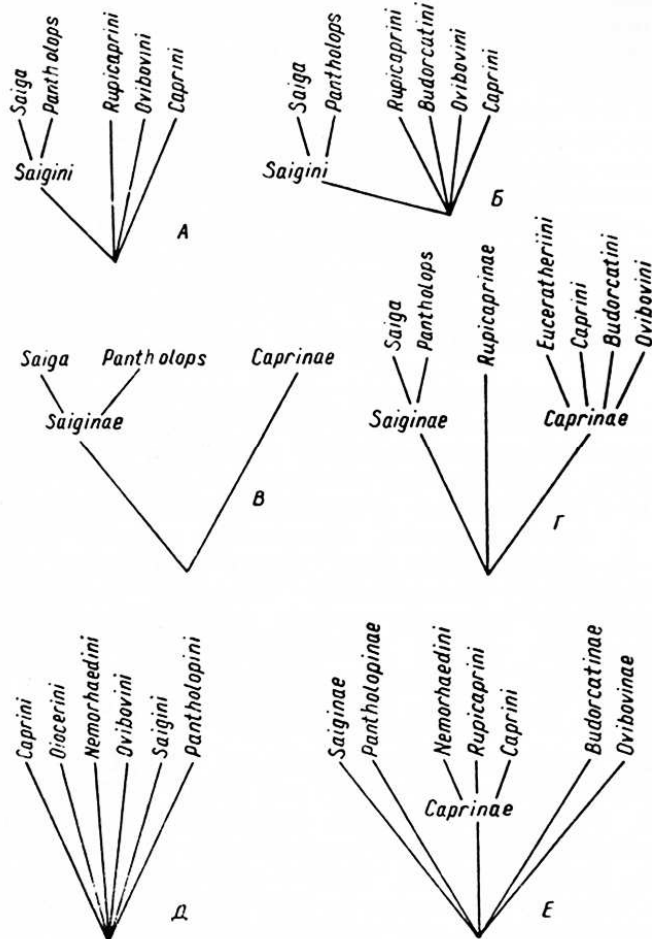


Рис. 1. Схема родственных связей сайги (объяснения в тексте).
 Fig. 1. Relationship connections chart of saiga (explanation in text).

В то же время еще Марш (Murie, 1870) показал анатомическое сходство сайги с баранами. Начиная с работ Пилгрима (Pilgrim, 1939) и Симпсона (Simpson, 1945), большинство систематиков относили род *Saiga* к подсемейству Caprinae (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Соколов, 1953; Гептнер и др., 1961; Барышников, 1981; Павлинов, Россолимо, 1987), выделяя трибу Saigini Gray, 1872.

Родственные связи сайги и других представителей Caprinae в настоящее время не вызывают сомнения, хотя точки зрения на систематическую структуру «козлообразных» половогих различны (см. рис. 1).

Caprinae — морфологически весьма неоднородная группа парноногих. Она характеризуется не столько общими признаками, сколько развитием их в одном определенном направлении. Однако всех ее представителей объединяет сходный тип строения резцов. Они долотовидной формы, узкие, с очень высокими коронками; их ширина равномерно уменьшается от I_1 к I_3 . Характерный для Caprinae тип резцов наблюдается уже у наиболее ранних представителей подсемейства, например, у мноценового *Oioceros* (Соколов, 1953).

Основанием для включения рода *Saiga* в подсемейство Caprinae И. И. Соколов (1953) считал сходное с козлами и баранами устройство межкопытных желез и ряд краниологических признаков, указывающих на близость сайги с другими Caprinae. К таким признакам относятся трубкообразность глазниц, плоская и короткая, почти квадрат-

ной формы основная затылочная кость, а также тип резцов, хотя и недостижных настоящей гипсодонтии, но все же типично долотовидных и высококоромковых.

Вместе с тем яркая морфологическая обособленность и односторонняя специализация при одновременном сохранении большого числа примитивных черт (непневматизированные лобные кости и роговые стержни, развитая зароговая часть черепа) говорят о длительности самостоятельного развития сайгаков в особом направлении и оправдывают выделение отдельной трибы *Saigini*.

Архантность рода *Saiga* помимо краниологических признаков подтверждается и другими данными. Так, кариологически сайга близка к предковым формам подсемейства *Carpinae* (Орлов, Булатова, 1983, с. 148).

Диагноз и краниологическая характеристика трибы *Saigini* подробно изложены Соколовым (1953, с. 184—186). Из основных признаков трибы можно указать следующие: вытянутая и загнутая на конце вниз ростральная часть черепа; необычайно длинное и высокое носовое отверстие, в образовании которого, помимо межчелюстных, верхнечелюстных и носовых костей, принимают участие передние края слезных костей; приподнятый вверх вместе с носовыми костями обонятельный лабиринт, усложненный сильным развитием верхней носовой раковины и передних концов *ethmoturbinalis*; резко редуцированные носовые кости, сливающиеся еще в эмбриональном онтогенезе с лобными костями; укороченная восходящая ветвь межчелюстной кости (короче ее небного отростка); открытая передняя долина на P_4 .

По мнению многих териологов (Simpson, 1945; Гептнер и др., 1961; Bannikov, 1963; Thenius, 1972, 1980), род *Saiga* наиболее близок к роду *Pantholops*, с которым его часто объединяют в одну группу (подсемейство, трибу). Единственный современный вид последнего — оронго (*Pantholops hodgsoni* (Abel, 1826) — встречается на высокогорном плато Тибета. Однако некоторые другие авторитетные специалисты в области систематики полорогих разделяют рода *Saiga* и *Pantholops* по разным трибам (Соколов, 1953) или подсемействам (Haltenorth, 1963), хотя отмечает при этом наличие у обоих родов многих примитивных черт, сближающих их между собой, по которым они среди современных «кзлообразных» морфологически наиболее сходны с предком для всех *Carpinae*. Соколов (1953, с. 188) считал, что «расхождение их с корнями других триб и друг с другом должно было произойти очень рано, предположительно не позднее среднего миоцена».

История сайги. Морфологическая обособленность и черты примитивности предполагают значительную древность отделения сайги от общего ствола *Carpinae*. Однако достоверно принадлежащие к роду *Saiga* ископаемые остатки начинают встречаться в геологической летописи не ранее среднего плейстоцена. Малопонятным является факт отсутствия сайги в фаунах неогена, впрочем плохо известных для Центральной Азии. Столь же загадочна и поздняя (поздний плейстоцен) регистрация первого появления рода *Pantholops*, единственный вымерший вид которого *P. hundsienensis* определен из местонахождения Ксизанг в Тибете (Lydekker, 1901). Оба рода предстают уже вполне сформировавшимися, и их предковые формы до сих пор остаются неизвестными.

Возможно, что к трибе *Saigini* принадлежит также *Quirliqnorina* — вымерший род полорогих из раннего плиоцена (?) Цайдама, Китай (Gentry, 1968, р. 769). Он был немного меньше оронго, имел более короткие и несколько шире расставленные, слабо загнутые рога и походил на предполагаемого древнего предка *Pantholops*. Соколов (1953, с. 269), напротив, считал наиболее вероятным родство *Quirliqnorina* с представителями подсемейства лошадиных антилоп *Hippotraginae*.

Большинство из найденных в четвертичных отложениях ископаемых черепов сайги не имеют точной геологической привязки. Их совокупная характеристика показывает, что плейстоценовая сайга отличалась от современной главным образом несколько более крупными размерами и некоторыми пропорциями черепа, более хорошо выраженными у самцов. Череп был относительно узкий в глазницах, с удлинённой лобно-теменной частью, широким (относительно его высоты) затылком и слабо опущенным зароговым отделом (Верещагин, 1959; Шер, 1967). Носовые кости были несколько длиннее, чем у современной сайги (Вагущников, Тихонов, 1994). Имеются незначительные различия в величине и пропорциях коренных зубов, а также в строении и пропорциях костей конечностей (Барышников и др., 1990).

Хотя отмеченные признаки достаточно постоянны, они не демонстрируют значительного морфологического различия между плейстоценовой и современной сайгой. Вместе с тем более сильное развитие зароговой части черепа и слабый перегиб между лобной и теменной плоскостями у древней сайги можно рассматривать в качестве архаичных признаков.

В течение плейстоцена у самцов наблюдались следующие тенденции в изменении роговых стержней: возрастание их массивности, уменьшение угла расхождения и сокращение расстояния между их основаниями (Kahlke, 1990, 1991b). Кальке (Kahlke, 1990) предложил выделить два типа строения роговых стержней. Тип «Боттроп» (названный так по местонахождению Bottrop в Вестфалии, Германия) характерен для более примитивных черепов из верхнего среднего плейстоцена Европы. Сюда относятся следующие местонахождения: Комбе-Греналь и Абри Сюард во Франции, Боттроп и пески Цейхфельдер в Германии, Лучка в Среднем Поволжье, Бинагады в Азербайджане (Kahlke, 1991a). Тип «Парен» (названный по местонахождению Pahren в Тюрингии, Германия) представлен главным образом на черепках сайги из европейского вюрма (вейхзеля). Этому морфотипу присущи продвинутые черты строения: меньшее расстояние между основаниями роговых стержней, меньший угол расхождения стержней и т. д.

Сайга из Якутии и с Аляски по некоторым черепным признакам (более вытянутая зароговая часть, более низкий затылок) отличалась от плейстоценовой сайги из западных регионов Северной Евразии, что позволяет предполагать существование двух географических подвидов.

Большинство териологов (Bannikov, 1963; Harington, 1981; Kahlke, 1990) рассматривают плейстоценовую сайгу бореальных областей Евразии как непосредственного предка ныне живущей *S. tatarica*, объединяя их в один вид. Тем самым предполагается одна линия развития сайгаков от среднего плейстоцена до современности (рис. 2, А). В этом случае следует допускать большую экологическую пластичность вида *S. tatarica*, который смог освоить несколько весьма различных ландшафтных зон — от арктических тундростепей и степей до туркестанских полупустынь. Сайга оказывается единственной «антилопой», способной к продолжительному и быстрому бегу как в условиях жаркого засушливого лета, так и в условиях долгой морозной сибирской зимы.

Другая точка зрения предусматривает признание за северной сайгой видовой самостоятельности. Она предполагает, что плейстоценовый вид *S. borealis* (Tscherski, 1876) имел экологоморфологические адаптации несколько иные, чем современная *S. tatarica*.

Так, Шер (1967) допускал существование в прошлом двух видов сайгаков — европейско-казахстанского и восточносибирско-американского (рис. 2, Б). Этот исследователь считал, что формирование *S. borealis* (= *S. ricei*) происходило во второй половине плейстоцена, когда сайга широко расселилась в Сибири, вплоть до ее крайнего северо-востока, и проникла на Аляску. В позднем плейстоцене, по-видимому, произошло разобщение ареала сайги, приведшее к образованию двух

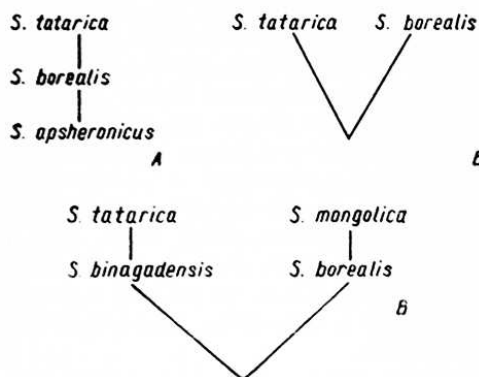


Рис. 2. Схема эволюционного развития сайги (объяснения в тексте).

Fig. 2. Evolutionary development of saiga chart (explanation in text).

форм. Впоследствии эти формы развивались самостоятельно, и различия между ними достигли видового ранга. Европейско-казахстанский вид *S. tatarica* оказался более прогрессивным и, пережив потепление на границе плейстоцена и голоцена, сохранился до наших дней.

Сходного мнения придерживались Барышников и Тихонов (Baryshnikov, Tikhonov, 1989, 1994), которые предполагали параллельное существование в роде *Saiga* двух эволюционных линий, разошедшихся в самом конце среднего плейстоцена (рис. 2, B). Первая линия была связана с ксерофитными ландшафтами южных сухих степей и полупустынь Прикаспия и Казахстана, где сформировался вид *S. tatarica*, известный в Азербайджане с начала позднего плейстоцена (*S. tatarica binagadensis*). Вторая линия сайгаков развивалась в гиперзональных условиях тундростепей, холодных степей и криогенных саванн boreальных и арктических областей Евразии и Берингии. Здесь шло становление *S. borealis* — вида, вымершего к началу голоцена. *S. tatarica* и *S. borealis* имели аллопатрические ареалы.

К *S. borealis* по пропорциям черепа близка современная мелкая монгольская сайга *S. tatarica mongolica* Van Prikov. Возможно, что ее следует рассматривать как реликтовую форму измельчавшей северной сайги, сохранившуюся с плейстоцена на небольшом изолированном участке нагорных полупустынь Монголии в котловине Больших Западных озер.

Таксономическая структура рода Saiga. Научное название *Capra tatarica* для сайги предложил Линней (Linnaeus, 1766) в 12-м издании «Системы природы», где он отметил ее отличительные особенности. Почти 200 лет спустя Банников (1946) описал из Монголии (Шаргин-Гоби) новый вид *Saiga mongolica*, отличающийся мелкими размерами, слабой горбоносостью и короткими, тонкими рогами у самцов. Однако вскоре монгольскую сайгу стали рассматривать лишь как резко дифференцированный географический подвид *S. tatarica mongolica* (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Соколов, 1959; Гентнер и др., 1961; Банников, 1963).

Таким образом, в род *Saiga* входит один современный вид с двумя подвидами. Что касается плейстоценовых находок сайги, то их неоднократно описывали под разными видовыми названиями.

Наиболее ранее из них *Antilope (Saiga) borealis* n. sp. *fossilis* было опубликовано Черским (1876). Он определил новый вид по фрагменту мозгового отдела ископаемого черепа самца из Вилюйского округа в Восточной Сибири и дал его диагноз. К новому виду был отнесен также левый роговой стержень из Нижнеудинской пещеры. Впоследствии типовой материал был утерян (см. Шер, 1967).

Saiga prisca описана Нерингом (Nehring, 1891) по правой нижней челюсти, извлеченной из верхнеплейстоценового слоя 2 в пещере Сипка (Sipka-Höhle), Моравия, Чехия. Диагностическим признаком для *S. prisca* Неринг считал присутствие альвеолы перед P₃, которую он при-

нял за альвеолу P_2 . На самом же деле, однако, это скорее всего альвеола молочного зуба D_3 , который у *S. tatarica*, например, иногда не заменяется постоянным коренным, но остается на всю жизнь, совсем не стираясь (Соколов, Рашек, 1961, с. 82). Поэтому наличие альвеолы перед P_3 не является видоспецифической особенностью *S. prisca*. По длине ряда нижних коренных зубов челюсть из пещеры Сипка не отличается от челюстей плейстоценовой сайги из Крыма, Урала и Западной Сибири (Baryshnikov, Tikhonov, 1989).

Saiga ricei была описана Фриком (Frick, 1937) по обломку ископаемого черепа самца из местонахождения Лиллиан Крик (Lillian Creek) около Ливенгуда, Аляска. Фрик не привел диагноза нового вида и его отличий от *S. tatarica*. Возраст находки определяют как поздний плейстоцен, по Певе (Pewe, 1975, p. 93) скорее висконсин, чем превисконсин. Шер (1967) показал, что сайга Аляски очень сходна с плейстоценовой сайгой Восточной Сибири, но неправомерно использовал для последней видовое название *S. ricei*. Последнее является младшим синонимом *S. borealis*, что уже отмечал Кальке (Kahlke, 1975, S. 138).

Вид *Saiga binagadensis* Алекперова (Алекперова, 1953) был установлен по трем черепам и серии других скелетных остатков из асфальтовых песков у селения Бинагады близ Баку, Азербайджан. Возраст Бинагадинского местонахождения точно не определен. Оно датируется либо концом среднего плейстоцена, вторым рисским оледенением (Верещагин, 1959, с. 156), либо последним межледниковьем, рисс-вюрмом (Алекперова, 1955, с. 62; Kahlke, 1975, S. 139). Мы принимаем последнюю датировку. Два черепа сайги из бинагадинской коллекции принадлежат самкам, а череп самца обломан сразу же за роговыми стержнями, что затрудняет сравнение *S. binagadensis* с большинством плейстоценовых находок в Европе и Сибири. Верещагин (1959, с. 442) отмечал, что, сближаясь с сайгой из среднеплейстоценовой хазарской фауны Поволжья по типу развала рогов, «бинагадинские черепа имеют более высокие (длинные) стержни и с заметным изгибом назад в сагиттальной плоскости». От современной *S. tatarica* бинагадинская сайга отличается небольшими размерами, а также более короткими и расширенными у своей вершины носовыми костями, более короткой паритальной костью, меньшей длиной нижнечелюстной (см. Алекперова, 1955, с. 62). Различия между *S. binagadensis* и *S. tatarica* весьма незначительны, и большинство исследователей придают сайге из Бинагады лишь подвидовой ранг *S. tatarica binagadensis* (Верещагин, 1959, с. 443; Bannikov, 1963, S. 282; Harington, 1981, p. 213).

На наш взгляд, современный уровень изученности систематики и эволюции рода *Saiga* позволяет рассматривать все описанные формы сайгаков, как вымершие, так и современные, в составе одного политипического вида *S. tatarica*. Однако вопрос о видовой самостоятельности северной плейстоценовой сайги заслуживает дополнительного исследования. Для решения его требуется получение нового, хорошо датированного материала, в первую очередь, полных черепов самцов с сохранившимися носовыми костями из Сибири и, особенно, с территории Казахстана и Средней Азии.

Таксономическая структура рода *Saiga*, с указанием основной синонимии, выглядит следующим образом.

Отряд Artiodactyla Owen, 1848

Подотряд Ruminantia Scopoli, 1777

Семейство Bovidae Gray, 1821

Подсемейство Caprinae Gray, 1821

Триба Saigini Gray, 1872

Saigadae Gray, 1872: vi, 3, 32.— Saigini Simpson, 1945: 161.

Состав. Монотипична.

Род *Saiga* Gray, 1843

Saiga Gray, 1843: xxvi, 160 (типовой вид *Capra tatarica* Linnaeus, 1766).— *Colus* Wagner, 1844: 419 (nom. praecox., non Humphrey, 1797; типовой вид *Antilope saiga* Pallas, 1766 = *Capra tatarica* Linnaeus, 1766, по первоначальному обозначению).

Состав. Моновитичен.

Saiga tatarica (Linnaeus, 1766)

Ibex imberbis J. Gmelin, 1760: 345 (nom. oblitum: Тара, р. Иртыш, Сибирь).— *Capra tatarica* Linnaeus, 1766 (май): 97 («Summa Asia», уточнено (Ellermann, Morrison-Scott, 1951: 396) — Уральские степи).— *Antilope saiga* Pallas, 1766 (ноябрь): 6 (pro *Ibex imberbis* Gmelin).— *Antilope scythica* Pallas, 1767: 9 (pro *Ibex imberbis* Gmelin).— *Capra sayga* Forster, 1768: 344 (Поволжье, типы не выделены).— *Cemas colus* Oken, 1816: 736 (nom. nudum., pro *Ibex imberbis* Gmelin).— † *Antilope borealis* Tscherski, 1876: 150 (Виллюйский округ, Сибирь, поздний? плейстоцен; типы не сохранились).— † *Saiga prisca* Nehring, 1891: 131 (Sipka, Moravia, поздний плейстоцен).— † *Saiga ricei* Frick, 1937: (Lillian Creek, Alaska, поздний плейстоцен; тип в Amer. Mus. Nat. Hist., Ф.: AM 30495).— *Saiga mongolica* Ваников, 1946: 397 (Духман-тала, Шаргин-Гоби, Зап. Монголия; голотип в Зоол. муз. Моск. ун-та, S-39835, самец).— † *Saiga binagadensis* Алекрегова, 1953: 70 (Бинагады, Азербайджан, начало позднего плейстоцена; типы не обозначены, материал в Естеств.-истор. музее АН Азербайджана, Баку).

Возраст и распространение. Средний плейстоцен — современность. Евразия; средний — поздний плейстоцен, Аляска и прилегающие районы Канады.

Состав. Включает 5 подвидов. Вымершие подвиды: *S. t. binagadensis* (последнее межледниковье, Закавказье), *S. t. prisca* (поздний плейстоцен, Европа и Западная Сибирь), *S. t. borealis* (= *ricei*) (Восточная Сибирь и Аляска). Систематический статус сайги из среднего плейстоцена не определен (близка к *S. t. borealis* и к *S. t. binagadensis*). Современные подвиды: *S. t. tatarica* (ю.-в. Европа, Казахстан, Средняя Азия, зап. Джунгария), *S. t. mongolica* (Зап. Монголия).

Зоологический институт РАН
(199034 С.-Петербург)
Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 11.05.92

ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

Новые данные о гнездовании деревенской ласточки на скалах в Украине.— Первые достоверные данные о размещении гнезд деревенской ласточки в Украине на естественном субстрате, а не домах или сооружениях приведены А. И. Кошелевым и А. И. Корзюковым (1986). Они обнаружили поселение ласточек на скалах в нижнем течении Южного Буга в районе х. Курипчино Первомайского р-на Николаевской обл. Примерно в 50 км от места расположения указанной колонии, в скальном каньоне р. Мертвовод (между с. Актово и Петропавловка, Вознесенский р-н Николаевской обл.), который мы обследовали трижды (1989—1991 гг.), ежегодно регистрировалось жилое гнездо деревенской ласточки. Длина каньона составляет в этом районе 1,5—2 км, высота скальных стенок достигает 30—40 м. Гнездо располагалось под скальным карнизом, примерно на высоте 50—60 см от уреза воды. Несмотря на неоднократное посещение каньона, нам не удалось обнаружить других гнезд деревенских ласточек.— В. А. Костюшин (Институт зоологии АН Украины, Киев).