



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

**Издатель**

ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет»  
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

**ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ**

<http://ecopri.ru>

**Т. 2. № 3(7). Октябрь, 2013**

**Главный редактор**

А. В. Коросов

**Редакционный совет**

В. Н. Большаков  
А. В. Воронин  
Э. К. Зильбер  
Э. В. Ивантер  
Н. Н. Немова  
Г. С. Розенберг  
А. Ф. Титов

**Редакционная коллегия**

Г. С. Антипина  
В. В. Вапиров  
А. Е. Веселов  
Т. О. Волкова  
В. А. Илюха  
Н. М. Калинин  
А. М. Макаров  
А. Ю. Мейгал

**Службы поддержки**

А. Г. Марахтанов  
А. А. Кухарская  
О. В. Обарчук  
Н. Д. Чернышева  
Т. В. Климюк  
А. Б. Соболева

**ISSN 2304-6465**

**Адрес редакции**

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31. Каб. 343.

E-mail: [ecopri@psu.karelia.ru](mailto:ecopri@psu.karelia.ru)

<http://ecopri.ru>



УДК 575.86:598.1:597.6

## Происхождение и расселение: а если было не так?

**РАТНИКОВ**  
**Вячеслав Юрьевич**

*Воронежский государственный университет,  
vratnik@yandex.ru*

**Ключевые слова:**

происхождение  
распространение  
гипотезы  
филогеография  
палеонтология  
палеогеография

**Аннотация:**

Автор критикует некоторые гипотезы появления и расселения земноводных и пресмыкающихся, выдвинутые герпетологами, в том числе на основании интерпретации данных филогеографии. По молекулярным данным невозможно определить, где появился подвид и как менялся его ареал. Метод определения времени появления видов нуждается в очень серьезной корректировке. И нельзя отождествлять приблизительное время возникновения подвида, полученное по молекулярным данным, со временем занятия им современной территории. Это мы можем предположить, анализируя палеонтологические находки и палеогеографическую обстановку в то время, но никак не наоборот.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: О. А. Ермаков

Получена: 27 ноября 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

В последние годы биология становится наукой, оперирующей громадными массивами данных, включающими полные нуклеотидные последовательности геномов, последовательности метагеномных фрагментов ДНК, индивидуальные геномы, сведения об уровнях транскрипции генов и концентрациях белков в различных тканях и условиях, о структуре и модификациях хроматина и т. д. Наличие и доступность больших объемов информации позволяет делать выводы, базирующиеся на сопоставлении данных (Гельфанд, 2009). Молекулярно-генетические исследования очень широко используются сейчас для построения филогенетических деревьев, иногда вступая в противоречие с предшествующими филогенетическими схемами (Ананьева, 2013).

На этом фоне не ослабевает внимание специалистов к обнаружению места возникновения и стадий расселения конкретных систематических групп животных различного ранга. В последнее время очень популярным стало использовать для этого методы филогеографии (например, Macey et al., 1999; Grechko, 2006; Wüster, 2008; Литвинчук, 2011; Fijarczyk et al., 2011; Gvoždík et al., 2012; Recuero et al., 2012). Причем, кроме эволюции надвидовых таксонов, пытаются восстановить и историю современных видов (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Литвинчук, Боркин, 2009). Филогеография предоставляет серьезные возможности для этого, если выводы основываются не только на молекулярных данных и современном распределении гаплотипов. Необходимо еще разобраться с палеогеографической ситуацией и проверить, подтверждаются ли выводы палеонтологическими данными. К сожалению, информированность неонтологов в этих областях не всегда оказывается достаточной, а новые факты и новые гипотезы появляются довольно часто. Поэтому герпетологи зачастую неверно интерпретируют или «забывают» использовать палеонтологические данные и основывают свои гипотезы на устаревшей информации. Опубликованные же ошибочные выводы становятся источником дальнейших заблуждений, потому что воспринимаются ссылающимися на них как доказанный факт.

В последнее столетие было выдвинуто немало гипотез об эволюции видов и их ареалов. Их

обоснованность обсуждается специалистами разного профиля. С моей точки зрения, не все они согласуются с современными данными палеонтологии и геологии и могут быть отвергнуты. О некоторых из них уже упоминалось прежде (Бакиев, Ратников, 2003, 2007; Ратников, 2004а, б; Бакиев, Ратников, Зиненко, 2007). В этой статье я также остановлюсь на некоторых утверждениях герпетологов, с которыми не согласен.

«По-видимому, в раннем палеоцене (около 68—66 млн) жабы проникли из Южной в Северную Америку, а затем и в Европу» (Литвинчук, 2011). Указанное здесь абсолютное время соответствует не палеоцену, а позднему мелу (Стратиграфический кодекс, 2006). Однако главное не в этом. Дело в том, что, отделившись от Гондваны, Южная Америка была изолирована от Северной до образования Панамского перешейка в неогене. Учебники по исторической геологии ни о каких других контактах этих материков не говорят. Хотя зоогеографическая информация свидетельствует об обратном. Вопрос о возможности более раннего кратковременного контакта Америк изучался Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутианом (2013). Они использовали данные о географическом и стратиграфическом распространении млекопитающих. Оказалось, что в раннем мелу должен был быть такой контакт, в результате чего в Северную Америку проникли сумчатые, а в Южную – плацентарные. Авторы допускают, что их реконструкции могут быть ошибочны, если неверна система наземных тетрапод. В случае с жабами также вероятны два варианта: или неверна систематика, или жабы попали в Северную Америку вместе с сумчатыми в раннем мелу. Предполагать, что контакты двух Америк происходили отдельно в случае млекопитающих и в случае жаб, будет слишком большой натяжкой.

«В межледниковые периоды *прежние* границы климатических и растительных зон вновь восстанавливались. Более того, во время днепровско-валдайского межледниковья северная граница зоны широколиственных лесов достигала широты Санкт-Петербурга, а зона лесостепи простиралась от *верховий* Дона до Крыма и Кавказа (Гричук, 1946)» (Литвинчук, Боркин, 2009, с. 293) (курсив мой – В. Р.). Межледниковья отличались между собой по различным показателям, поэтому в каждом из межледниковых оптимумов границы зон не могли повторяться. Авторы сами опровергают свое утверждение в следующем предложении, однако хочу заметить, что здесь или опечатка, или устаревшие сведения. Лесная зона в оптимум микулинского межледниковья (видимо, оно имеется в виду) простиралась несколько южнее – до Среднего Дона (Гричук, 1989; Палеоклиматы и палеоландшафты ..., 2009).

«Кавказ указывается областью возникновения и в дальнейшем – основным плейстоценовым рефугиумом для таких животных, как *Lacerta agilis*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*» (Туниев и др., 2009, с. 153). Для двух последних видов это утверждение противоречит палеонтологическим данным: их ископаемые остатки на Кавказе не известны. А вот на территории Восточно-Европейской равнины они известны, начиная с миоцена – *Anguis fragilis*, и с плиоцена – *Coronella austriaca*. Количество же местонахождений с их остатками в Западной Европе больше, чем в Восточной (Ратников, 2009).

«Кроме того, имеющиеся палеонтологические находки свидетельствуют о длительном существовании на Кавказском перешейке *Rana ridibunda* и *Emys orbicularis*, что могло бы быть прямым подтверждением автохтонности этих видов для данной территории» (Туниев и др., 2009, с. 153). Длительное существование вида в пределах современного ареала не означает его автохтонности. Нынешний ареал – это современная стадия его существования. В прошлом он мог быть значительно обширнее. Например, монгольская жаба, ныне обитающая в Забайкалье, с плиоцена до среднего неоплейстоцена населяла южную половину Восточно-Европейской равнины (Ратников, 1996, 2002, 2009), а значит, появиться она могла и за пределами своего теперешнего проживания. Я допускаю, что в прошлом ареал вида мог занимать территорию, не охватывающую его нынешнее местоположение. Распространение же *Rana ridibunda* и *Emys orbicularis*, ни в настоящем, ни в прошлом не ограничивалось Кавказом.

Некоторые исследователи ставили *Lacerta agilis* в основании филогенетического древа рода *Lacerta* (Прыткая ящерица, 1976). В связи с этим хотелось бы обратить внимание на ошибку в этой монографии, из-за которой появление вида на Кавказе считается палеонтологически доказанным (Прыткая ящерица, 1976, с. 92): «Этот вывод подтверждается и палеонтологическими данными: нахождением ископаемых фрагментов рода *Lacerta* в *верхнемиоценовых* озерных отложениях в долине р. Белой и на Северном Кавказе. Отметим, что в Западной Европе остатки представителей этого рода известны *лишь начиная с эоцена* (Huene, 1956)» (курсив мой – В. Р.). Дело в том, что эоцен – более ранний период земной истории, отстоящий от верхнего миоцена более чем на 20 млн лет (Стратиграфический кодекс, 2006)! Таким образом, если Huene не ошибся, то род *Lacerta* существовал в Европе задолго до появления его на Кавказе! Из более новых обзоров Чхиквадзе (1988) указывает самую

древнюю находку *Lacerta cf. agilis* в среднемиоценовом местонахождении Беломечетская на Северном Кавказе, хотя эта же находка в других сводках с его участием (Зерова, Чхиквадзе, 1984; Чхиквадзе, 1987; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988) определена как *Lacerta sp.*, а Estes (1983) ссылается на находку *Lacerta sp.* в нижнем миоцене Франции (древнее Северокавказской)!

«*Lacerta agilis* как вид предположительно возникла в пределах Кавказского перешейка, одного из важнейших центров видообразования палеарктической фауны» (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004, с. 69). Это «подтверждается результатами молекулярного анализа: группа «*boemica*» является базальной, и генетические дистанции между «*boemica*» и остальными группами прыткой ящерицы имеют наибольшие значения» (Там же, с. 69-70). Допустим, что с помощью молекулярного анализа можно определить, когда появился вид. Но откуда видно, где он появился? «Косвенным подтверждением того, что именно Кавказ являлся центром возникновения данного вида, является тот факт, что именно здесь располагался рефугиум для большинства генетических линий прыткой ящерицы, в настоящее время рассматриваемых в качестве подвидов» (Там же, с. 70). Я думаю, что это в качестве подтверждения принимать нельзя. Что мешало этой ящерице появиться за пределами Кавказа, а потом использовать его как рефугиум? Тем более что такое использование Кавказа не является очевидным, а напрямую связано с принятой авторами гипотезой о смещении природных зон в течение позднего кайнозоя и миграции фауны в рефугиумы, располагающиеся на юге. Но в последнее время появились и другие представления о рефугиумах. Как уже отмечалось ранее (Ратников, 2004а, б, 2009; Бакиев, Ратников, 2007; Бакиев, Ратников, Зиненко, 2007), миграции зон в неоплейстоцене, скорее всего, не было, а происходило дробление лесной зоны, с последующим уменьшением и исчезновением её частей. Сохранившиеся рефугиумы лесной растительности располагались в пределах перигляциальной зоны, являясь убежищами для животных закрытых биотопов. А открытые биотопы в периоды оледенений приобретали за счет сокращения лесов более широкое распространение. При будущих реконструкциях истории видов следует учитывать, что слишком далеко (на Кавказ) мигрировать не было никакой необходимости.

Для определения времени подвидовых дифференциаций *Lacerta agilis* используется скорость дивергенции митохондриальной ДНК (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Такой метод, по ссылке авторов, был уже использован для определения времени внутривидовой дифференциации некоторых мелких млекопитающих, в том числе *Arvicola ssp.*, оказавшейся предплейстоценовой. Однако род *Arvicola* появляется в геологической летописи не ранее самого конца раннего неоплейстоцена (Агаджанян, 1979, 1992; Маркова, 1992, 2004; Иосифова и др., 2009), то есть не раньше 540 тыс. лет назад, тогда как плейстоцен начался 1,8 млн лет назад! Приведенный пример – не единственный случай такой ошибки (еще, например, Eisenmann, 2006). Генетические дистанции часто дают завышенное или, наоборот, заниженное время расхождения филогенетических ветвей, а разброс минимального и максимального времени этих расхождений, по которым определяется среднее значение, оказывается очень большим. То есть метод нуждается в очень серьезной корректировке. Эта мысль не нова. Не так давно оценку достоверности выводов, полученных по молекулярным данным, провела Н. И. Абрамсон (2007, 2009). По-хорошему, молекулярные данные нужно не просто сопоставлять с палеонтологическими, а ориентироваться на них, а также на данные четвертичной геологии и палеогеографии.

Расселение появившейся на Кавказе прыткой ящерицы по территории современного ареала происходило в шесть этапов (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Второй этап связывается с позднеплиоценовым похолоданием, вследствие которого уже сложившийся широкий ареал за пределами Кавказа разобщился, а вновь появившиеся линии ящериц отступили в рефугиумы на Балканах и Кавказе. Однако плиоценовые криохроны проявлялись лишь в виде относительных похолоданий, не изменявших палеогеографическую ситуацию настолько, чтобы «отступить» на Кавказ. Если в это время и происходила дифференциация и изменение ареала, то по другим причинам. Серьезные ландшафтные перестройки, связанные с оледенениями, начинаются в позднем эоплейстоцене (Палеоклиматы ..., 2009).

Миграция прыткой ящерицы из Балкан в Европу произошла только на пятом этапе (видимо, в среднем неоплейстоцене – В. Р.), а заселение ею «Восточно-Европейской равнины должно было быть сравнительно поздним, не более 30-50 тыс. лет назад» (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004, с. 72)! А кто же тогда населял Европу прежде? Ведь палеонтологи сообщали о находках значительно более древних остатков прыткой ящерицы на территории как Западной (Holman, 1998), так и Восточной (Ратников, 2002) Европы.

По молекулярным данным невозможно определить, где появился подвид и как менялся его ареал. И нельзя отождествлять приблизительное время возникновения подвида, полученное по молекулярным

данным, со временем занятия им современной территории. Это мы можем предположить, анализируя палеонтологические находки и палеогеографическую обстановку в то время, но никак не наоборот.

## Библиография

Абрамсон Н. И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2009. Прил. № 1. С. 185-198.

Абрамсон Н. И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307-331.

Агаджанян А. К. Изучение истории мелких млекопитающих [Studying of the small mammals history] // Частные методы изучения истории соврем. экосистем. М., 1979. С. 164-193.

Агаджанян А. К. Этапы развития мелких млекопитающих плейстоцена Центральных районов Русской равнины [Stages of development of small mammal of pleistocene of the Russian plain Central areas] // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Восточной Европы. М., 1992. С. 37-49.

Ананьева Н. Б. Современное состояние проблем филогении и биогеографии игуа Журнал публикует статьи по экологическим направлениям. Основные рубрики – аналитические обзоры, оригинальные исследования, методы исследований, рецензии, информационные сообщения. номорфных ящериц (Sauria, Reptilia) [The present state of the problems of phylogeny of Iguania lizards (Sauria, Reptilia)] // Праці Українського герпетологічного товариства. 2013. № 4. С. 3-10.

Бакиев А. Г., Ратников В. Ю. История формирования ареала узорчатого полоза *Elaphe dione* и современное распространение вида в Волжском бассейне [History of formation of the area of dione snake *Elaphe dione* and modern distribution of species in the Volga river basin] // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. Спец. вып.: Актуальные пробл. экологии. 2003. № 2. С. 313-316.

Бакиев А. Г., Ратников В. Ю. Современная фауна ужей (*Natrix*, Colubridae, Serpentes, Reptilia) Волжского бассейна и история ее формирования [Modern fauna of water snakes (*Natrix*, Colubridae, Serpentes, Reptilia) of the Volga basin and history of its forming] // Биол. науки Казахстана. 2007. № 1-2. С. 65-71.

Бакиев А. Г., Ратников В. Ю., Зиненко А. И. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна [About forming of vipers' fauna of the Volga river basin] // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. 2007. Т. 9. № 1 (19). С. 163-170.

Бакрадзе М. А., Чхиквадзе В. М. Материалы к третичной истории герпетофауны Кавказа и сопредельных регионов [Materials to tertiary history of herpetofauna of the Caucasus and adjacent regions] // Вестн. гос. музея Грузии им. акад. С. Н. Джанашиа. 1988. Т. 34-А. С. 176-193.

Гельфанд М. С. Геномы и эволюция [Genoms and evolution] // Вестн. РАН. 2009. Т. 79. № 5. С. 411-418.

Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. [History of Russian Plain flora and vegetation in the Pleistocene] М.: Наука, 1989. 183 с.

Зерова Г. А., Чхиквадзе В. М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР [The review of Cenozoic lizards and snakes of the USSR] // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1984. Т. 10. № 5. С. 319-326.

Иосифова Ю. И., Агаджанян А. К., Ратников В. Ю., Сычева С. А. Об икоретской свите и горизонте в верхах нижнего неоплейстоцена в разрезе Мастюженка (Воронежская область) [About ikorets svita and horizon at the top of the lower neopleistocene in Mastiuzhinka section (the Voronezh area)] // Бюл. регион. межведомств. стратигр. комиссии по Центру и Югу Русю платформы. М., 2009. Вып. 4. С. 89-104.

Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С. Историческая зоогеография наземных тетрапод. [Historical zoogeography of land tetrapods] URL: [http://evolution.powernet.ru/library/zoogeography\\_tetrapod.html](http://evolution.powernet.ru/library/zoogeography_tetrapod.html) (дата обращения: 09.12.2013).

Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). [Phylogeography and intraspecies structure of wide distributed sand lizard, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (case study of mitochondrial cytochrome b gene) СПб., 2004. 108 с.

Литвинчук С. Н. Молекулярно-генетический анализ истории становления фауны амфибий Северной Палеарктики [Molecular-genetic analysis of evolution of North-Paleartic amphibians] // Вопр. герпетологии: Материалы Четвертого съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. 2011. С. 154-161.

Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. [Evolution, Systematics and Distribution of Crested Newts (*Triturus cristatus* complex) in Russia and adjacent Countries] СПб.: Европ. Дом, 2009. 592 с.

Маркова А. К. Плейстоценовая микротериофауна Восточной Европы [Pleistocene microtheriofauna of East Europe] // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Вост. Европы. М., 1992. С. 50-94.

Маркова А. К. Плейстоценовые фауны млекопитающих Восточной Европы [Pleistocene faunas of mammals of East Europe] // Структура, динамика и эволюция природных геосистем. М.: Городец, 2004. Т. 1. С. 583-598.

Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен - голоцен: Атлас-монография [Paleoclimates and paleoenvironments of extra-tropical area of the northern hemisphere. Late Pleistocene - Holocene: Atlas-monograph] / Под ред. профессора А. А. Величко. М.: ГЕОС, 2009. 120 с.

Прыткая ящерица: Монографическое описание вида. [Sand lizard: Monographical description of the species] М.: Наука, 1976. 376 с.

Ратников В. Ю. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов [Fossil remains of modern amphibian and reptile species as the material for studying of their areas history] // Тр. науч.-исслед. ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2009. Вып. 59. 91 с.

Ратников В. Ю. К истории фауны ящериц Волжского бассейна [To the history of lizard's fauna of the Volga river basin] // Актуальные пробл. герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Тольятти, 2004б. Вып. 7. С. 103-111.

Ратников В. Ю. К истории формирования офидиофауны Волжско-Камского края [To the history of forming of the Volzhsko-Kamskij region ophidiofauna] // Змеи Волжско-Камского края. Самара, 2004а. С. 21-27.

Ратников В. Ю. О находках зеленых жаб (*Bufo viridis* complex) в позднем кайнозое Восточно-Европейской платформы [On the Finds of Green Toads (*Bufo viridis* complex) in the Late Cenozoic of the East-European Platform] // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 100-106.

Ратников В. Ю. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины [Late Cenozoic amphibians and reptiles of the East-European plain] // Тр. науч.-исслед. ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2002. 138 с.

Стратиграфический кодекс России. [Stratigraphic code of Russia] Изд. 3-е. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 96 с.

Туниев Б. С., Орлова Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. [Snakes of Caucasus: taxonomical diversity, distribution, preservation] СПб.; М.: Т-во науч. изданий КМК, 2009. 223 с.

Чхиквадзе В. М. Современное представление об ископаемых амфибиях и рептилиях с территории Северного Кавказа [Modern representation about fossil amphibians and reptiles from territory of Northern

Caucasus] // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь, 1987. С. 84-90.

Чхиквадзе В. М. Новые данные о черепахах миоцена и плиоцена Предкавказья [New data about miocene and pliocene turtles of the Ciscaucasia] // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь, 1988. С. 128-139.

Eisenmann V. Pliocene and Pleistocene Equids: palaeontology versus molecular biology // Late Neogene and Quaternary Biodiversity and Evolution: Regional Developments and Interregional Correlations: Abstracts 18 International Senckenberg Conference and 6 International Palaeontological Colloquium, Weimar, 20-25 Apr., 2004. V. 1. CFS: Cour. Forschungsinst. Senckenberg, 2006. N 256. P. 71-89.

Estes R. Encyclopedia of paleoherpetology. Part. 10. Sauria terrestria, Amphisbaenia. Stuttgart; New-York: Gustav Fischer Verlag, 1983. 249 p.

Fijarczyk A., Nadachowska K., Hofman S., Litvinchuk S. N., Babik W., Stuglik M., Gollmann G., Choleva L., Cogălniceanu D., Vukov T., Džukić G. and Szymura J. M. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the European fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata* supports their independent histories // Molecular Ecology. 2011. V. 20. P. 3381-3398.

Grechko V., Ciobanu D.G., Darevsky I.S., Kosushkin S.A., Kramerov D.A. Molecular evolution of satellite DNA repeats and speciation of lizards of the genus *Вфкумылшф* (Sauria: Lacertidae) // Genome. 2006. V. 49. P. 1297-1307.

Gvoždík V., Jandzik D., Cordos B., Reháč I., Kotlík P. A mitochondrial DNA phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2012. V. 62. P. 1019-1024.

Holman J. A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. New York; Oxford: Oxford University Press, 1998. 254 p.

Macey J.R., Schulte J.A., Larson A., Tunijev B.S., Orlov N., Papenfuss T.J. Molecular Phylogenetics, tRNA Evolution, and Historical Biogeography in Anguid Lizards and Related Taxonomic Families // Molecular Phylogenetics and Evolution. 1999. V. 12. № 3. P. 250-272.

Recuero E., Canestrelli D., Vörös J., Szabó K., Poyarkov N.A., Arntzen J. W., Crnobrnja-Isailovic J., Kidov A.A., Cogălniceanu D., Caputo F. P., Nascetti G., Martínez-Solano I. Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura, Bufonidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2012. V. 62. P. 71-86.

Wüster W., Peppin L., Pook C. E., Walker D. E. A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008. V. 49. P. 445-459.

## **Благодарности**

Автор благодарит А. И. Зиненко, дискуссии с которым подтолкнули к написанию этой статьи, и О. А. Ермакова за критические замечания.

## Occurance and expansion: if it was not so?

**RATNIKOV**  
**Viatcheslav**

*Voronezh State University, vratnik@yandex.ru*

**Keywords:**

occurrence  
distribution  
hypotheses  
phylogeography  
paleontology  
paleogeography

**Summary:**

The author criticizes some hypotheses of amphibians and reptiles occurrence and expansion, including those on the basis of data phylogeography interpretation, suggested by herpetologists. Using molecular data, it is impossible to define, where subspecies has appeared and how its area varied. The method of definition of species appearance time requires very serious correlation by means of paleontological data. It is also impossible to identify approximate time of the subspecies occurrence, defined by molecular data, with the time of its modern area occupation. We can assume it, analyzing paleontological findings and paleogeographical conditions at that time, but not vice versa.