

Н.Н. Каландадзе, А.В. Шаповалов

**СУДЬБА МЕГАФАУНЫ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ МАДАГАСКАРСКОЙ  
ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ В ПОЗДНЕМ АНТРОПОГЕНЕ**

В рамках общей концепции позднеантропогенового экологического кризиса рассматривается судьба мегафауны наземных экосистем Мадагаскарской зоогеографической области. Выявлены особенности протекания кризиса отдельно для Мадагаскара и для островов области. Предложена модель развития кризиса, отражающая конфликт биосферы с антросферой, не последовательно формирующейся на территории области, а предварительно сформированной за ее пределами и впоследствии наложенной на биосферу. Для Мадагаскарского региона обоснован ранг самостоятельной области не только с позиций оценки биологического разнообразия, но и с учетом данных исторической зоогеографии и исторической геологии. Составлен список таксонов тетрапод крупного и среднего размерного класса Мадагаскарской зоогеографической области, включая вымерших позднеантропогеновых представителей. Охарактеризовано современное состояние фауны области.

**Введение**

Настоящая работа является второй из задуманной авторами серии статей, посвященных обзору позднеантропогеновых континентальных фаун зоогеографических областей мира и изменению их таксономического разнообразия. Концептуальная основа серии была изложена в предшествующей публикации, посвященной судьбе мегафауны Голарктики (Жегалло и др., 2001), и связана, в первую очередь, с переоценкой природы биотических событий конца плейстоцена — голоцена. Согласно ей предполагается, что:

1. позднеантропогеновый экологический кризис в большей, чем принято считать, степени спровоцирован характером природопользовательской деятельности человека;
2. прогрессивное усовершенствование орудий и способов охоты, характеризующее в числе прочих сущность мезолитической революции, в конечном итоге повлекла вымирание мегафауны во многих зоогеографических областях;
3. полная или частичная элиминация мегафауны из наземных экосистем привела к значительным ландшафтным перестройкам, произошедшим в голоцене;
4. в историческое время возросли не только масштабы преобразования среды "цивилизованным" человеком, но увеличилось и число способов непосредственного воздействия на нее. Среди них массовое освоение территорий для природопользования, нередко приводящее к уничтожению местообитаний животных, несбалансированная интродукция чужеродных видов в сообщества, варварские методы охоты и т.д.

Как уже подчеркивалось нами ранее (Жегалло и др., 2001; с. 287), лишь внимательное отношение к опыту истории сможет помочь нам осмыслить последствия кризиса и наметить пути его преодоления.

Авторы благодарны А.Р. Алякринскому, В.И. Жегалло, М.В. Сороколетову и Е.М. Тесаковой за помощь, оказанную в ходе подготовки настоящей статьи. Работа выполнена в рамках проекта РФФИ (грант № 04-05-64561). В печати настоящей публикации предшествовало тезисное изложение ее основных положений (Каландадзе, Шаповалов, 2005).

**О ранге Мадагаскарского региона**

Принимая в основных чертах схему зоогеографического районирования суши Ф.Л. Склетера, еще А.Р. Уоллес (Wallace, 1876) особо отметил уникальность своеобразной и богатой фауны Мадагаскара, заслуживающей рассмотрения в ранге самостоятельной подобласти Эфиопской зоогеографической области. В последнее время, когда среди биогеографов, с одной стороны, возобладали тенденции к повышению рангов подобластей, а с другой стороны — к синтезу схем флористического и фаунистического районирования, Мадагаскарский регион стали нередко называть областью или царством — *Madagascariensis* (Второв, Дроздов, 2001). Не вдаваясь в существо синтетической классификации, справедливо призванной ликвидировать искусственно возникший разрыв между фито- и зоогеографическими построениями, можно утверждать, что, даже исключительно по данным зоогеографии, Мадагаскарский регион целесообразно рассматривать как подразделение, равное по рангу зоогеографическим областям. В основе такого суждения лежит известный феномен: высокая степень эндемизма мадагаскарской фауны. В понятиях исторической зоогеографии это будет означать, что коэффициент сходства фаун Мадагаскара и ближайших к нему зоогеографических областей не высок не только на видовом, но и на следующих таксономических уровнях — родовом и семейственном, чего вполне достаточно для обоснования ранга самостоятельной области.

**О времени изоляции Мадагаскара**

Высокая степень эндемизма мадагаскарской фауны не может быть объяснена иначе, как длительной изоляцией острова. Но если сам факт такой изоляции всегда понимался как нечто очевидное, то вопрос о времени последнего контакта между Африкой и Мадагаскаром долгое время оставался открытым. По данным исторической зоогеографии и исторической геологии картина изоляции Мадагаскара может быть восстановлена следующим образом.

**Пермь (Р).** В пермский период Мадагаскар еще являлся частью единого материка — Гондваны. Он располагался близ Антарктиды, на стыке Африки и Индостана, занимая положение между изрезанным побережьем современного Мозамбика и почти прямым западным побережьем Индии. Сравнение пермских фаун и флор Африки, Индии и Мадагаскара позволяет уверенно говорить о единстве биоты этого времени.

**Поздний триас (Т<sub>3</sub>).** К позднему триасу палеогеографическая картина южного полушария существенно изменилась — распад мегаконтинента зашел довольно далеко: материки оказались обособленными, хотя и не потеряли связи между собой (Каландадзе, Раутиан, 1983; 1992). Австралия через Антарктиду была связана с Южной Америкой, которая, в свою очередь, соединялась с северо-западной Африкой. Южная Африка уже не имела прямой связи с Индостаном и сообщалась с ним через южную часть Азии. Между Южной Америкой и Африкой, с одной стороны, и Африкой и Индостаном, с другой, в это время уже четко просматриваются меридиональные закладки Атлантического и Индийского океанов. Хотя очевидных данных, указывающих на изоляцию Мадагаскара в позднем триасе, нет, исходя из изложенных ниже фактов, можно понять, что процесс обособления Мадагаскара от Африканского континента к позднему триасу уже начался.

**Юра (J).** По результатам бурения (Борисяк, 1934), отложения побережий Мозамбикского пролива, разделяющего Африку и Мадагаскар, имеют юрский возраст и морской генезис, причем, тем более глубоководный, чем ближе к проливу располагались скважины. Широкое распространение юрских отложений позволяет предположить, если не полное отсутствие сухопутных контактов Африки и Мадагаскара, то, во всяком случае, существенную обособленность последнего в юрский период.

Вопрос, когда Мадагаскар был окончательно изолирован от Африки, мог бы быть решен методами исторической зоогеографии (Каландадзе, Раутиан, 1983), в частности, посредством анализа коэффициентов сходства между фаунами острова и континента. Но его решение сильно усложняется тем, что, начиная с раннего мела и до кайнозоя, Африка сама была в полной изоляции от всех других крупных массивов суши. Меловые фауны недостаточно хорошо известны и в Африке, и на Мадагаскаре. А кайнозойских фаун Мадагаскара, вплоть до плейстоцена, мы просто не знаем. Тем не менее, этих данных оказывается достаточно, для того, чтобы утверждать, что, по крайней мере, в верхнем мелу фауны Африки и Мадагаскара уже мало похожи, и говорить об очевидной изоляции смежных фаун в эту эпоху.

Судьба единых прежде фаун Индостана, Африки и Мадагаскара сложилась по-разному. Древняя фауна Индостана была полностью сметена с лица Земли в палеогене переселенцами из Азии, потомки которых составляют сейчас современную фауну Индии. Африка, континент значительно больших размеров, чем Индостан, даже после мощного вторжения евразийских мигрантов в кайнозое, сохранила некоторые элементы исходной мезозойской фауны, среди которых — трубокосы, выдровые землеройки, слоновые прыгунчики, хомяки и другие современные и ископаемые млекопитающие. На Мадагаскаре же, благодаря длительной и непрерывной изоляции, нативная фауна осталась практически нетронутой волнами миграций с других континентов и, развиваясь в изоляции в течение многих миллионов лет, обеспечила тот широкий спектр эндемичного разнообразия фауны, который характеризует эту зоогеографическую область<sup>1</sup>. Следует отметить, что состав фауны тетрапод современного Мадагаскара полностью исключает возможность возникновения каких-либо сухопутных контактов в кайнозое — иначе была бы совершенно непонятна уникальность и реликтовость фауны и флоры Мадагаскара. Миграции с Африканского континента на Мадагаскар в период его изоляции оставались весьма ограниченными и были возможны лишь для животных, способных преодолевать морские преграды по воздуху или вплавь. Последним способом на Мадагаскар проникли немногие животные, среди которых нильский крокодил и, по-видимому, африканский бегемот. Но даже среди птиц, большинство из которых имеют не африканское, а азиатское происхождение, процент эндемиков достаточно велик (Мартынов, Миланова, 1985; Бенсон, 1990). Новая волна миграций была связана уже с заселением в позднем голоцене Мадагаскара человеком, благодаря которому на острове появились животные-переселенцы из различных зоогеографических областей.

### Состав Мадагаскарской зоогеографической области

Помимо Мадагаскара и прилежащих к нему островов в состав области входят (рис.1; 1-6):

1. Маскаренский архипелаг с о-вами Маврикий и Родригес (территория Республики Маврикий) и Реюньон (заморский департамент Франции);
2. Сейшельский архипелаг с о-вами Маэ, Праслин, Ла-Диг, Св. Анны, Олений и др. (территория Республики Сейшельские о-ва);
3. Амирантский архипелаг с о-вами Ремир, Этуаль, Д'Аррос, Будез, Дерош, Марии- Луизы, Африкан Банк, атолл Сен-Жозефа, атолл Пуавр, атолл Альфонса и Сен-Франсуа (территория Республики Сейшельские о-ва);
4. Коморский архипелаг с о-вами Нбазинджа (Гранд-Комор), Ндзуани (Анжуан), Мвали (Мохели) и др. (территория Республики Коморские о-ва), и о-вом Майотга (заморский департамент Франции);

<sup>1</sup> Излагаемые представления отнюдь не новы. Об этом упоминал еще Уоллес (Wallace, 1891): «Несомненно, однако, что Мадагаскар некогда соединялся с южной частью этого материка [Африки — прим. авторов], но что отделение его произошло до нашествия тех крупных зверей, о которых говорено выше, ибо все они отсутствуют на Мадагаскаре, тогда как лемуры, насекомоядные и виверры водятся во множестве и являются именно теми низшими формами, которые некогда были единственными обитателями Африканского материка». Цитировано по: Уоллес, 1975.

5. Архипелаг Альдабра с о-вами Астов, Ассомпсон, атоллom Альдабра, атоллom Космоledo (территория Республики Сейшельские о-ва);
6. Архипелаг Фаркуар с атоллами Провиденс и Фаркуар (территория Республики Сейшельские о-ва).

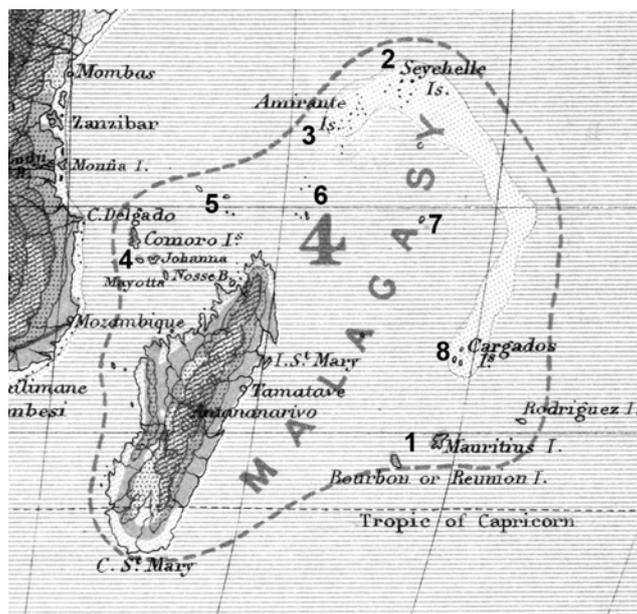


Рис. 1. Состав Мадагаскарской зоогеографической области. Обозначения в тексте. В основу схемы положен фрагмент карты из работы А.Р. Уоллеса (Wallace, 1876), в которой регион рассматривался в ранге подобласти Эфиопской зоогеографической области.

Принадлежность к Мадагаскарской зоогеографической области архипелагов Агалега (рис. 1; 7) с двумя островами рифового происхождения и Каргадос-Карахос (рис. 1; 8) с 22 островами рифового происхождения (оба — территория Республики Маврикий) не может быть достоверно подтверждена в силу отсутствия на островах нативной фауны наземных позвоночных. Зоогеографически многие небольшие рифовые острова Индийского океана, удаленные от континентов на значительные расстояния, представляют собой типичные зоны обеднения — перехода (Дарлингтон, 1966). Однако фитогеографические связи, порою, удается проследить более точно. Так, до ввода в хозяйственный оборот земель островов Агалега, на них были широко распространены казуариновые деревья, области произрастания которых впоследствии были сокращены за счет распространения пальмовых плантаций. Казуарина — типичный представитель растений Австралийского флористического царства.

#### Заселение области человеком

По данным археологов, до исторического времени следов автохтонного населения на Мадагаскаре не известно. Его освоение человеком связывается с волной миграций палеоиндонезийцев — южных монголоидов, уже заселивших к тому времени Индокитай и Малайский полуостров, а затем освоивших всю юго-западную Пацифику — Полинезию (V — X века н.э.) и Новую Зеландию (X — XIV века н.э.). Продвигаясь на запад, в Индийский океан, тот же народ заселил более полутора тысяч километров восточного побережья Индии и Мальдивский архипелаг. Помимо морфологического сходства единое происхождение этих народов подтверждается близостью их материальных культур и языка, очевидность чего неоднократно замечали даже натуралисты (Грандидье — по Шуцу, 2004; Attenborough, 1961; Эттенборо, 1986; Durrell, 1992; Даррелл, 1996). Первое население Мадагаскара в этнографической литературе получило название протомалагасийцев.

Переселение на Мадагаскар было облегчено существованием постоянного морского течения, проходящего от берегов Индонезии на запад и позволяющего при поддержке пассатных ветров дрейфовать непосредственно до Мадагаскара. Освоение острова первой волной переселенцев датируют возрастом от двух до полутора тысяч лет. Расселение человека происходило с западного и восточного побережий на юг и вглубь острова и сопровождалось массовым выжиганием лесов для подсечно-огневого земледелия. Уровень материальной культуры протомалагасийцев была весьма высокой. Поселенцы занимались рыбной ловлей; для них известно гончарство, изготовление орудий из камня и железа (Емельянов, 1985).

В VII—XI веках на Мадагаскаре существовали торговые поселения, основанные выходцами из Аравии и Персии (Буато, 1961). В это же время были колонизированы и исламизированы (непосредственно арабами или через суахили) Коморские острова (История..., 1984; Иванова, 2003).

Новая волна индонезийских мигрантов — неомалагасийцев, привнесших на Мадагаскар культуры поливного и террасного рисоводства и металлургии, датируется XI—XV веками. Считается, что переселенцы вытеснили прежнее население из большинства районов острова, а в дальнейшем ассимилировали большую его часть. По-видимому, в качестве невольников на Мадагаскар впервые попали темнокожие африканцы, привезенные либо малагасийцами, либо арабами. Обе народности, что очевидно из излагаемого выше, были

искусными мореходами, чего нельзя сказать о населении Восточной Африки, даже в XIX веке еще не освоившем водные пути до Мадагаскара (Шурц, 2004).

В отличие от Коморских, острова других архипелагов не были заселены ни малагасийцами, ни арабами, несмотря на то, что были известны последним, о чем свидетельствуют средневековые тексты и географические карты (например, арабские названия Маскаренских островов на карте мира Йохана Рюйша из издания Птолемея 1507—08 гг. (Багров, 2004)). Многие из них (Амирантские, Альдобра, Космоledo, Фаркуар и др.), особенно острова рифового происхождения, благодаря своим небольшим размерам не были пригодны для успешного хозяйствования. На наиболее крупные из островов впервые серьезное внимание обратили европейцы: португальцы, голландцы, а затем французы и англичане. Все эти острова, включая Мадагаскар, были переоткрыты ими в эпоху Великих географических открытий. Сначала европейские флотоводцы использовали удобные бухты островов как перевалочные базы во время своих походов через Индийский океан. Затем возник интерес к их природным ресурсам. Постоянные поселения появились намного позже. Первыми были колонизированы Маскаренские о-ва: Родригес — в 1644 г., Реюньон (Бурбон) — в 1665 г. и Маврикий (Иль де Франс) — в 1721 г. (после двух неудачных попыток 1638 и 1644 гг.). В 1770-х гг. поселение было основано на о-ве Святой Анны из группы Сейшельских о-вов, в 1778 г. был заселен о-в Маэ, а затем и другие о-ва (рис. 2).

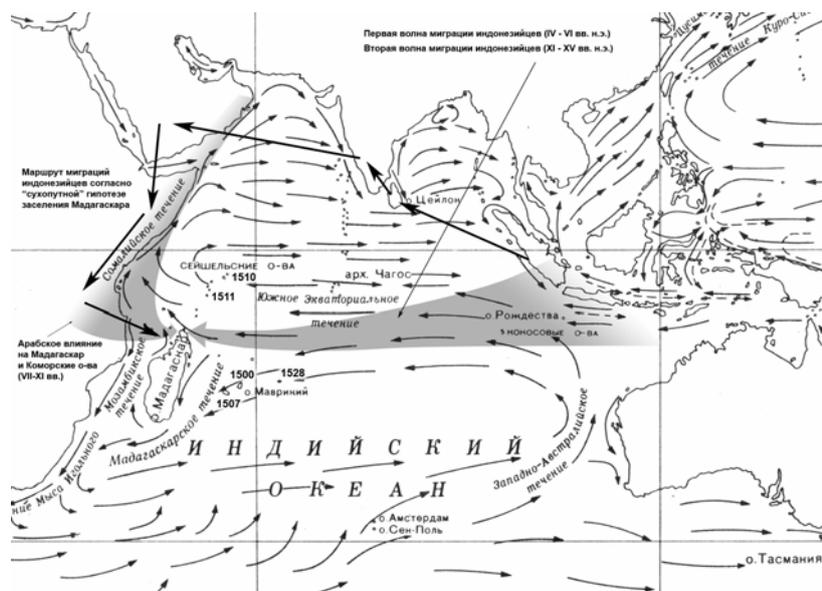


Рис. 2. Современные представления о заселении территорий Мадагаскарской зоогеографической области человеком. Даты показывают время открытия островов области европейцами. Основа схемы — из издания: *Океанские пути мира*, 1962.

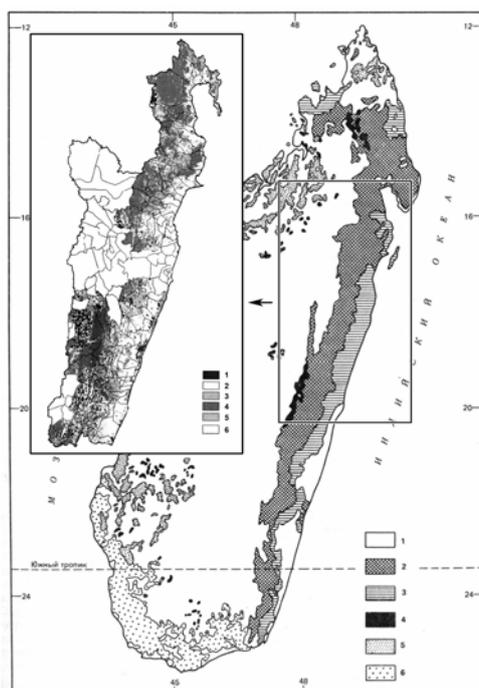
С развитием постоянного транспортного сообщения между островами в хозяйственный оборот были введены и малые о-ва архипелагов — на них появились небольшие поселения преимущественно туристического назначения.

### Природные сообщества области в голоцене

Масштабные изменения в составе и структуре сообществ, произошедшие на территориях Мадагаскара и других островов этой части Индийского океана, имеют антропогенную природу и характеризуются высокой скоростью преобразования среды. Начало этих преобразований соответствует времени заселения островов человеком и составляет для Мадагаскара величину порядка полторы тысяч лет, а для других островов области, как правило, нескольких сотен лет. Их последствия по сути оказались губительными для природных сообществ. Так, масштабы преобразования среды на Мадагаскаре, уступают, разве что, европейским, а на заселенных островах архипелагов области неизменные ландшафты в настоящее время нередко отсутствуют вовсе. Основные причины уменьшения биоразнообразия фауны области можно свести к трем родам деятельности: уничтожению местообитаний животных, нарушению баланса внутри сообщества путем интродукции новых видов и непосредственному истреблению представителей фауны.

**Уничтожение местообитаний** связано, в первую очередь, с практикой экстенсивного подсечно-огневого земледелия, при котором для расширения сельскохозяйственных площадей предполагаются выжигание и последующая вырубка лесов. неплодородные тропические почвы не выдерживают длительной эксплуатации, что вынуждает земледельцев постоянно осваивать новые территории для землепользования. При таком способе хозяйствования области распространения дождевых лесов на Мадагаскаре непрерывно сокращаются. Согласно Гишо (Джолли, Джолли, 1990), в конце 40-х гг. XX века их площади составляли всего 21 % от первоначального распространения, для середины 80-х гг. приводится цифра 10 % (Мартынов, Миланова, 1985). Некоторые районы Мадагаскара и прилегающие к нему мелкие острова в результате сведения полностью утратили свои лесные богатства. Среди последствий сведения лесов не только снижение численности видов и сокращение

биоразнообразия в целом, но и общая аридизация климата, развитие эрозионных процессов и деградация почвенного покрова, нарушение баланса в пресноводных сообществах острова и т.д. Предпринимаемые попытки восстановить лесные богатства на прежних территориях не приводят к успеху. Вторичные леса — савука — существенно отличаются от первичных и по составу и по структуре экосистем. Это сообщества светолюбивых быстрорастущих видов деревьев, формирующих редколесья, чрезвычайно медленно заменяющиеся сообществами близкими к первичным, но с резко обедненным составом, и, в первую очередь, фаунистическим (рис. 3). Несмотря на проводимые правительством Мадагаскара природоохранные мероприятия, их эффективность невысока. Только в биосферных заповедниках (как государственных, так и частных) и национальных парках они реализуются в действительности. На заселенных островах архипелагов области также предпринимаются меры по сохранению естественных лесных угодий, сохранившихся в крайне небольшом количестве. В настоящее время специальные резерваты созданы на островах Реюньон, Маврикий, Маэ, Праслин и других островах. Создание биосферных заповедников распространяется и на ландшафты других типов, в том числе на естественные ландшафты мелких островов Индийского океана, таких как атолл Альдабра или остров Раунд.



**Рис. 3.** Схема, показывающая состояние лесного покрова о-ва Мадагаскар по данным на 1949—1958 гг. (по Гийоме, 1990): 1 — саванна и степь; 2 — сомкнутый дождевой лес; 3 — савука (вторичный влажный лес); 4 — горный лес; 5 — листопадное редколесье; 6 — ксерофильный кустарник. На врезке — современное состояние лесного покрова северо-восточного побережья острова (Agarwak *et al.*, 2004): 1 — безлесные территории; 2 — сведенные леса; 3 — вторичный лес; 4 — первичный лес; 5 — нет данных; 6 — границы городов.

За миллионы лет изоляции, по-видимому, лишь в плейстоцене на пике регрессии на Мадагаскар проникли несколько видов крупных наземных тетрапод, и, в первую очередь, нильский крокодил и измельчавший на Мадагаскаре африканский бегемот. Последнего нередко рассматривают как самостоятельный вид (или несколько самостоятельных видов). В настоящее время на Мадагаскаре бегемот не встречается, но свидетельства его существования на острове сохранились в памятниках культуры: о нем упоминает Этьен де Флакур (Flacourt, 1661), он известен по скульптурам и фольклору малагасийцев. Именно, в плейстоцене, когда общий уровень мирового океана был значительно ниже, а ширина Мозамбикского пролива — намного меньше, его пересечение могло оказаться возможным для животных, способных преодолевать морские преграды, случаи чего известны для крокодилов и для бегемотов.

Независимыми от плейстоценового понижения уровня мирового океана, и поэтому менее точно привязанными во времени, были миграции птиц, в том числе летающих предков мадагаскарских и маскаренских нелетающих птиц. Одними из наиболее древних, скорее всего, были миграции предков мадагаскарских бескилевых птиц (эпиорнисы, мюллерорнисы), редукция скелета которых говорит о давней утрате способности к полету. Среди воздушных мигрантов можно назвать и рукокрылых, в обычных условиях не способных преодолевать по воздуху большие расстояния. Однако известны случаи, когда рукокрылые переносились на значительные расстояния ураганскими ветрами, и, наверное, это пока единственный способ объяснить их миграции на Мадагаскар, Сейшельские, Коморские и Маскаренские о-ва.

Появление многих видов животных на островах связано непосредственно с деятельностью человека, случайно или преднамеренно заселившего остров многими видами млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий. Прежде всего, на острова завозились домашние животные — млекопитающие и птицы. Только немногие из них

вторично одичали и заселили естественные ландшафты. Одним из самых известных домашних животных Мадагаскара является зебу, широко распространенный на острове уже во времена де Флакура. Он упоминается и в более древних письменных источниках — священных рукописях XVI века «Антай муру». Для малагасийцев зебу стал не только основным объектом животноводства, но и главным жертвенным животным, забиваемым на праздниках малагасийского нового года, при испытаниях, погребениях, при совершении обрядов обрезания и т.д. (Обычай..., 1977). поголовье крупного рогатого скота в настоящее время оценивается в 10265 тыс. голов. Помимо зебу в хозяйстве используются свиньи (1461 тыс. голов), козы (1283 тыс. голов), овцы (753 тыс. голов), а также птица: куры (2200 тыс. голов), утки (6 млн. голов) и индейки (4 млн. голов). Вместе с человеком на острове появились собаки и кошки, а также мыши (домовая) и крысы (серая и черная), вероятно, случайно завезенные на судах. Среди интродуцентов Мадагаскара обычно указывают малую цивету, тигровую лягушку, черепаху *Kinixys belliana*; Маврикия — оленей, коз, кабанов (завезенных португальцами), макак (попавших на остров в XVI веке из юго-восточной Азии), мангустов (в том числе привезенных из Индии для уничтожения крыс), диких кроликов; Реюньона — кабанов, диких коз, ежей и других животных (рис. 4).

**Интродукция новых видов в сообщества** также является фактором риска для существования нативных сообществ. Так или иначе, но успешная интродукция иноземных видов в сообщества отрицательно сказывается на составе и гомеостазе сложившегося сообщества (Ehrenfeld, 1970; Эренфельд, 1973; Примак, 2002). Последствия интродукции особенно хорошо заметны на островах архипелагов области, где появление мигрантов сыграло весомую роль в исчезновении некоторых видов животных-аборигенов. Наибольшее давление вселенцев испытали, в первую очередь, рептилии, кладки яиц и молодняк которых оказались незащищенными перед новыми обитателями островов. Так интродукция кошек и свиней указывается как одна из причин сокращения численности мадагаскарских черепах, вымирания (наряду с охотой) маврикийских, родригесских гигантских черепах, черепахи Восмера; как единственная причина исчезновения геккона Ньютона и гигантского дневного геккона с о-ва Родригес (Даревский, Орлов, 1988).

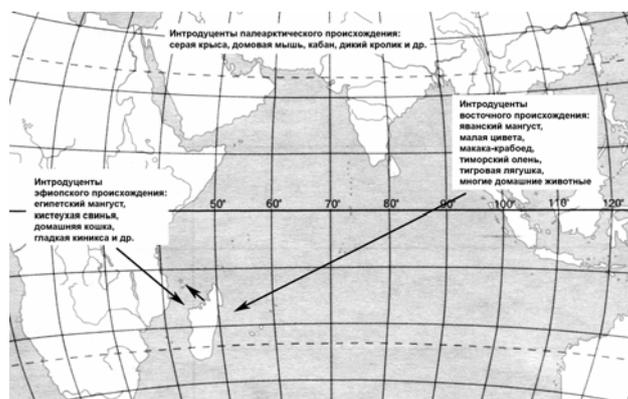


Рис. 4. Основные направления интродукции наземных позвоночных на острова Мадагаскарской зоогеографической области.

Непосредственная **охота**, как промысловая, так и спортивная, ритуальная, в целях коллекционирования или для обеспечения безопасности человека нанесла наибольший урон фауне Мадагаскара и архипелагов области и, по-видимому, спровоцировала волну вымирания мегафауны на островах. В настоящее время крупнейшими представителями фауны области являются гигантские черепахи и крокодилы, но в недавнем прошлом на Мадагаскаре обитали гигантские лемуры, размеры наименьшего из которых превышали размеры наиболее крупного из современных лемуров — индри, бегемот, трубкозуб, гигантские бескилевые птицы; на Маскаренских о-вах — дронты. В отличие от Маскаренских островов, где исчезновение дронтов было зафиксировано в памятниках культуры, о времени вымирания Мадагаскарской мегафауны долго не было четких представлений, и предпочиталось говорить, что их исчезновение предшествовало появлению на острове человека. Однако при внимательном анализе источников, и главным образом, вспомогательных палеонтологических источников, каковыми являются источники культуры: тексты, устные формы творчества, произведения изобразительного искусства, выяснилось, что вымершие животные были хорошо известны малагасийцам. А, принимая во внимание общее правило, что в дописьменном обществе мифологизированные образы, не имеющие постоянного материального подтверждения, не сохраняются долго, можно допустить, что окончательное вымирание многих мадагаскарских животных крупного размерного класса завершилось относительно недавно, по-видимому, на рубеже эпохи великих географических открытий. Де Флакур (Flacourt, 1661) в «Истории Великого острова Мадагаскар» приводит описания или изображения, по крайней мере, трех представителей мегафауны: бегемота (рис. 5), гигантской нелетающей птицы вурон патра и загадочного животного тре-тре-тре-тре: «Вурон патра, — пишет де Флакур, — это большая птица, которая водится в местечке Ампатра [букв. пастбище (*малаг.*) — Rakotoarisoa, Radimilahu, 2003] и несет яйца, подобные страусиным. Это вид страуса; он селится в труднодоступных местах, из которых он выбирает наиболее безлюдные»; «Тре-тре-тре-тре, или тра-тра-тра-тра, — отмечает де Флакур в другой главе, — это животное размером с двухлетнего теленка, с круглой головой и лицом человека, передними ногами как у обезьяны, и задними тоже. У него слегка вьющаяся

шерсть, короткий хвост и уши как у человека. Он напоминает танахта (Tanacht), описанного Амбруазом Паре<sup>2</sup>. Он его видел вблизи Липомами, в окрестностях которого у него есть логова. Это животное исключительно одиночное; жители страны очень его боятся и пускаются наутек при виде его». Несмотря на то, что при прочтении текста складывается впечатление, что де Флакур описывает животных с чужих слов, созданные им образы вполне могут быть отождествлены с существовавшими на Мадагаскаре эпиорнисами и гигантскими лемурами.

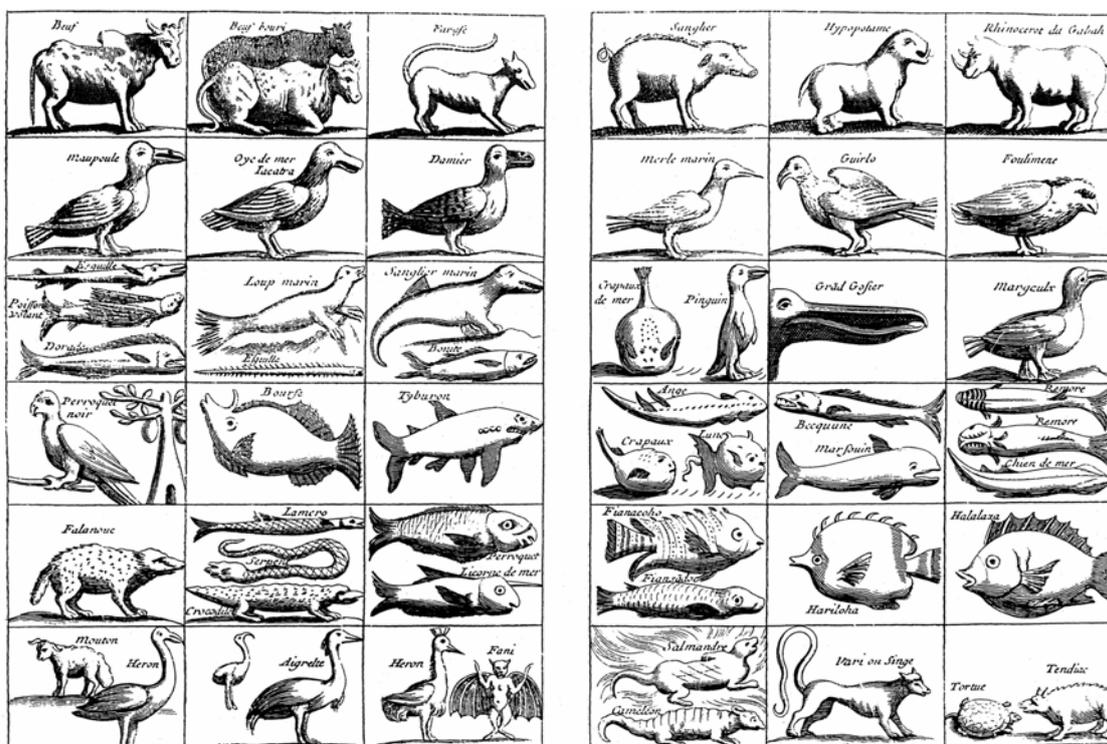


Рис. 5. Этьен де Флакур. Животный мир Мадагаскара (Flacourt, 1661). Среди мадагаскарских животных указан вымерший на острове бегемот и неизвестный для Мадагаскара носорог (справа сверху).

За прошедшее столетие на Мадагаскаре изучено около трех десятков местонахождений позднеантропогеновой фауны позвоночных, откуда происходят субфоссильные остатки вышеперечисленных животных. В литературе они нередко характеризуются как местонахождения в отложениях торфяного или болотного типа, хотя спектр их генетического разнообразия, как правило, шире. Местонахождения известны во многих районах острова, различающихся по природным условиям (рис. 6). Наличие захоронений листоядных полудревесных и древесных лемуров в зонах, в настоящее время лишенных лесного покрова, лишний раз подтверждает глобальный характер произошедших в позднем голоцене ландшафтных перестроек. Радиоуглеродные датировки костных остатков из них показывают разброс от  $26150 \pm 400$  до  $510 \pm 80$  лет, но, за редким исключением, единичны как для самих местонахождений, так и для конкретных видов животных. К сожалению, слабое приложение методов археологической стратиграфии и геохронологии пока не позволяет говорить о точном времени заселения острова и датировании дописьменных свидетельств хозяйственной деятельности человека на острове. И то, и другое обстоятельство до сих препятствует созданию единой временной событийной шкалы, которая смогла бы адекватно реальности показать сопоставление ключевых событий исторического развития сообществ области в голоцене (табл. 1). Тем не менее, этих данных оказывается достаточно, чтобы считать: одновременное сосуществование человека и многих вымерших представителей мегафауны Мадагаскара подтверждается геохронологическими методами и подкрепляется историко-культурными свидетельствами. Первые позволяют утверждать, что вымирание некоторых представителей мегафауны произошло на острове не раньше рубежа первых тысячелетий нашей эры (позднейшие реперные датировки получены для археолемура —  $1020 \pm 50$  лет назад (по косвенным данным —  $830 \pm 60$ )<sup>3</sup>; мадагаскарского бегемота  $980 \pm 200$  лет назад; палеопроритка  $510 \pm 80$ ; Tattersall, 1975; Simons et al., 1995; Godfrey et al., 1997). Вторые свидетельствуют о возможном существовании малочисленных популяций в труднодоступных местах вплоть до XVII века — времени выхода в свет первого исследования о Мадагаскаре, созданного де Флакуром.

<sup>2</sup> Возможно, речь идет о труде известного французского хирурга и акушера Амбруаза Паре (1510—1590) «Об уродах и чудовищах».

<sup>3</sup> Эта датировка уже близка описанию Мадагаскара, составленному Марко Поло, и вошедшему в его «Книгу о разнообразии мира» (1296). Несмотря на всю неправдоподобность характеристики острова (на котором Марко Поло не был), среди его мифологизированных обитателей присутствуют гигантские птицы, называемые Рок, за образом которых принято угадывать эпиорнисов (Поло, 1999).

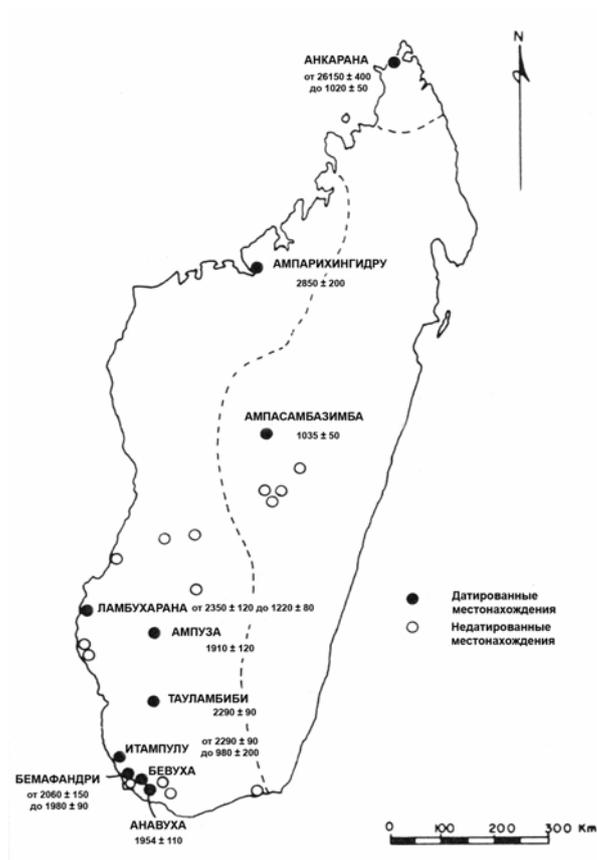


Рис. 6. Схема основных местонахождений ископаемых голоценовых позвоночных на Мадагаскаре (по Tattersall, 1975; Simons *et al.*, 1995).

ИНТЕРВАЛ ВРЕМЕНИ	МАДАГАСКАР	КОМОРСКИЕ О-ВА	СЕЙШЕЛЬСКИЕ О-ВА	МАСКАРЕНСКИЕ О-ВА
I тысячелетие нашей эры	IV — VI вв. — первая волна миграций индонезийцев; основание первых поселений на острове  VII — XI вв. — арабские торговые поселения на северо-западе острова  1020 ± 50 лет — датировка костных остатков археолемура	VII — XI вв. — освоение зинджами Коморских о-вов  XI в. — Коморские о-ва под властью Кильвы	851 г. — открытие Сейшельских о-вов арабскими мореплавателями	
с 1000 г. по 1500 г.	980 ± 200 лет — датировка костных остатков мадагаскарского бегемота  XI — XV вв. — вторая волна миграций индонезийцев  830 ± 60 лет — датировка копролитов, приписываемых археолемуру  1296 г. — свидетельство Марко Поло о существовании гигантской птицы на острове  510 ± 80 лет датировка костных остатков палеопронитика  1500 г. — открытие острова европейцами (Диегу Диаш)			
с 1500 г. по 1600 г.		Начало XVI в. — открытие Коморских о-вов европейцами   1598 г. — посещение Коморских о-вов голландским путешественником Корнелисом Хаутманом	1510 г. — открытие Сейшельских о-вов (Жоан ди Нова)  1511 г. — открытие Амирантских о-вов (Васко да Гама)	1500 г. — открытие о-ва Маврикий (Диегу Диаш)  1507 г. — открытие о-ва Реюньон (Д.Ф. Перейра)   1528 г. — открытие о-ва Родригес (Диегу Родригеш)
с 1600 г. по 1700 г.				1644—65 гг. — неудачные попытки колонизации Маврикия

	1661 г. — выход в свет книги Этьена де Флакура «История Великого острова Мадагаскар» — первого научного описания острова			1664 г. — колонизация о-ва Родригес 1665 г. — колонизация о-ва Реюньон 1680—90 гг. — исчезновение дронтов на о-вах Маврикий и Реюньоне
с 1700 г. по 1800 г.			1770-е гг. — первые колонии на Сейшельских о-вах	1721 г. — колонизация о-ва Маврикий вторая половина XVIII в. — исчезновение родригесского дронга 1773 г. — исчезновение реюньонской гигантской черепахи
с 1800 г. по 1900 г.	1865—70 гг. — исследование Мадагаскара французским натуралистом Альфредом Грандидье 1898—1902 гг. — исследование Мадагаскара французским натуралистом Гийомом Грандидье		1830 г. — исчезновение на Сейшельских о-вах крокодилов	1877 г. — исчезновение гигантской черепахи на о-вах Маврикий и Раунд
с 1900 г. по 2000 г.			1976 г. — создание резервата строгого режима на атолле Альдабра	1986 г. — исчезновение родригесской гигантской черепахи конец XX в. — исчезновение маскаренского многокилевого удава

**Табл. 1.** Сопоставление ключевых событий естественной и общественной истории Мадагаскара и прилегающих островов.

Отметим ключевые моменты позднеантропогенного экологического кризиса на примере фауны Мадагаскарской зоогеографической области:

1. В основе кризиса лежит межсистемный конфликт между биосферой и антропосферой, определяемый принципиально иными системными параметрами основной структурной единицы антропосферы — человека; среди показателей этого кризиса — его глобальность и скоротечность;
2. Появление первых симптомов назревающего кризиса сопоставимо по времени с заселением территории области человеком; в Мадагаскарской зоогеографической области межсистемный конфликт возникает без подготовительной фазы, в результате контакта с уже сформированной антропосферой, что отличает ее от областей, где ее становлению предшествовало формирование и развитие человека в рамках биосферы;
3. Присвоение антропосферой пространства обитания и пространства ресурсов является главным фактором сокращения численности и вымирания представителей фауны наземных тетрапод на территории Мадагаскара; это проявляется, прежде всего, в преобразовании естественной среды обитания фауны области;
4. Сокращение площади местообитаний и непременно следующий за ним подрыв кормовой базы более чувствительны для мегафауны, что неизбежно ведет к сокращению численности популяций последней; масштабное вымирание мегафауны предшествует масштабному вымиранию фауны позвоночных среднего размерного класса;
5. В условиях быстроразвивающегося кризиса долговременные компенсационные механизмы, направленные на поддержание численности популяций мегафауны (например, переход в меньший размерный класс, часто реализуемый островными популяциями млекопитающих) невозможны в силу принципиальной разницы между скоростями процессов двух оболочек: процессы в биосфере протекают в эволюционном (естественно-историческом), а в антропосфере — в историческом (социо-историческом) времени;
6. Выступая в качестве системного суперхищника, человек осуществляет точечное истребление фауны; на ранних стадиях орудийной специализации приоритетным остается истребление мегафауны, в то время как по мере сокращения ее численности и совершенствования орудий охоты, акцент постепенно смещается на истребление животных среднего размерного класса;
7. Обеспечив проникновение на заселяемые территории синантропных видов, на фоне глобального межсистемного кризиса человек провоцирует локальные внутрисистемные кризисы экосистем; поскольку успех освоения местообитаний вселенцами обратно пропорционален площади заселяемых территорий, этот фактор наиболее значим для небольших островов зоогеографической области (Маскаренские, Сейшельские, Коморские о-ва).

#### Фаунистический список

Осознавая уникальность фауны Мадагаскарской зоогеографической области и принимая во внимание стремительно возрастающие масштабы экологического кризиса сообществ этого региона, авторы решили не ограничивать статью обзором только млекопитающей мегафауны, как это было принято нами для других областей, а сочли необходимым охватить всех позднеантропогенных наземных позвоночных крупного и среднего размерного класса. В качестве ведущего параметра, используемого для классификации, была использована масса

животного. К крупному размерному классу (мегафауне) были отнесены животные, масса которых превышала 20 кг. В средний размерный класс попали животные с массой от 1 до 20 кг.

В список фауны крупного и среднего размерного классов, составленный авторами, включены представители млекопитающих, птиц и пресмыкающихся, известные из Мадагаскара и архипелагов области, за исключением:

из млекопитающих — морских и факультативно морских форм (китообразные, сирены, ластоногие);

из птиц — килевых птиц (кроме дронтов);

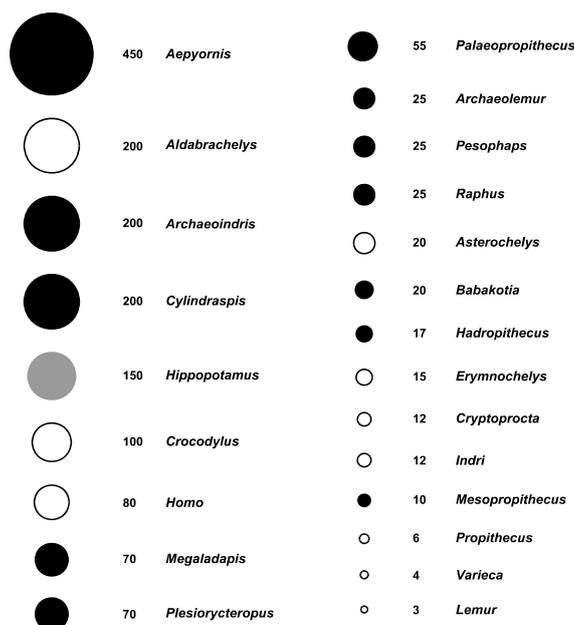
из пресмыкающихся (парарептилий и эурептилий) — морских и факультативно морских форм (морские черепахи, морские змеи).

Подобный выбор был обусловлен задачей исследования — анализом фауны исключительно наземных экосистем. Среди животных, способных пересекать морские преграды или подозреваемых в такой способности, рассмотрены лишь избранные случаи — крокодилы и бегемоты. Среди интродуцентов рассмотрены дикие или вторично одичавшие млекопитающие. Среди одомашненных животных рассмотрены только зебу, как крупнейшие представители современной мегафауны Мадагаскара. Представители земноводных Мадагаскарской зоогеографической области не попали в поле зрения настоящего обзора, поскольку в рамках области не выходят за рамки мелкого размерного класса.

Список наземной фауны Мадагаскарской зоогеографической области содержит следующие данные:

1. Научное название рода. При указании авторства видов мы старались соблюдать правила, позволяющие установить, было ли сочетание родового и видового названий изменено. К сожалению, не во всех случаях это удалось установить. В тех случаях, когда достоверно установлено такое изменение, фамилии авторов и первоначальные даты опубликования помещены в круглые скобки, как рекомендуется Международным Кодексом зоологической номенклатуры. Во всех остальных случаях скобки в написании названий отсутствуют, что, однако, не говорит о том, что сочетание не было изменено. 2. Общеупотребительное русскоязычное название. В случаях, если известно малагасийское народное название, оно также указывается. 3. Число видов в составе рода. 4. Геохронологическое распространение рода. Если остатки представителей рода неизвестны в ископаемом состоянии, временем существования указывается *современность*. Если существование представителей вымершего рода достоверно подтверждается современными ему культурологическими источниками, временем вымирания указывается *историческое время*. В противном случае — *голоцен*. 5. Географическое распространение рода. 6. Усредненные показатели массы и/или размеров тела представителей рода. 7. Видовой состав. В случае широкого распространения рода в других зоогеографических областях указываются виды, характерные только для Мадагаскарской области. 8. Дополнительные данные, представляющиеся наиболее ценными для получения общего представления о представителях рода. 9. Природоохранный статус для современных видов. Если статус вида оценен по критериям МСОП, то он приводится с использованием принятых МСОП аббревиатур: EW — вымерший в дикой природе; CR — на грани исчезновения, EN — в опасности; VU — уязвимый.

По итогам анализа списка позднеантропогенных таксонов Мадагаскарской зоогеографической области была построена схема, иллюстрирующая вымирание мегафауны на ее территории в позднем антропогене (рис. 7).



**Рис. 7.** Родовой состав мегафауны Мадагаскарской зоогеографической области в позднем антропогене. На схеме родам мегафауны соответствуют круги. Площадь круга пропорциональна массе наиболее крупных представителей рода. Вымершие роды отмечены черной заливкой круга, вымершие в области — серой; круги, отвечающие ныне существующим родам, оставлены без заливки.

При составлении списка были использованы следующие литературные сводки: Альбиньяк (1990), Бенсон (1990), Блан (1990), Вебер (1936), Винокуров (1992), Даревский и Орлов (1988), Джолли, Альбиньяк и Петтэр (1990), Иванова (2000, 2003), Мартынов, Миланова (1985), Основы палеонтологии (1962, 1964), Павлинов (2003), Полиан (1990), Соколов (1973; 1977; 1979; 1986; 1990), Терентьев (1961), Токарева (1992; 1998), Фридман (1979), Чегодаев (2002, 2003), Anderson (1984), Decary (1950), Fuller (2000), Trouessart (1904) и др.

В работе использована система наземных тетрапод, разработанная А.К. Агаджаняном, Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом.

### Список фауны тетрапод наземных экосистем Мадагаскарской зоогеографической области

1. Класс **Mammalia** Linnaeus, 1758. Млекопитающие

Отряд **Carnivora** Bowdich, 1821. Хищные

Семейство **Herpestidae** Bonaparte, 1845

Подсемейство **Galidiinae** Gray, 1864

Триба **Galidiini** Gray, 1864

1. Род **Galidia** I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1837. Мунго кольцехвостые. Вунцика, или кукиа. Один вид. Современность, Мадагаскар.

Длина тела около 38 см, длина хвоста около 30 см.

Видовой состав: кольцехвостый мунго *G. elegans* I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1837. Обитает в различных районах острова. Ведет полудревесный образ жизни. Дневной хищник. Численность особей данного вида оценивается как очень невысокая.

2. Род **Mungotictis** Россок, 1915. Мунго узкополосые. Буки-буки. Один вид.

Современность, Мадагаскар.

Длина тела 35—84 см, длина хвоста 35—60 см.

Видовой состав: узкополосый мунго *M. decemlineata* (A. Grandidier, 1867). Обитает только в листопадных редколесьях на песчаных почвах западных и юго-западных районов острова. Ведет полудревесный образ жизни. Дневной хищник. В некоторых районах распространен относительно широко. EN.

3. Род **Salanoia** Gray, 1865. Мунго буроухвостые. Один вид.

Современность, Мадагаскар.

Длина тела примерно 33 см, длина хвоста около 18 см.

Видовой состав: буроухвостый мунго *S. concolor* (I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1837). Распространен в вечнозеленых лесах восточных районов острова. Ведет полудревесный образ жизни. Дневной хищник. VU.

Триба **Galidictini** Mivart, 1882

4. Род **Galidictis** I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1839. Мунго широкополосые. Два или три вида.

Голоцен — современность, Мадагаскар.

Длина тела около 35 см, длина хвоста около 35 см.

Видовой состав: полосатый мунго *G. fasciata* (Gmelin, 1788) — VU; мунго Грандидье *G. grandidieri* Wozencraft, 1986 — EN. Иногда в качестве самостоятельного вида выделяют широкополосого мунго *G. striata* (I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1837), чаще рассматриваемого в качестве подвида *G. fasciata*. Ведут полудревесный образ жизни. Населяют влажные тропические леса восточных районов острова. Ночные хищники.

Подсемейство **Herpestinae** Bonaparte, 1845

5. Род **Herpestes** Illiger, 1811. Мангусты. Четырнадцать видов.

Историческое время — современность, Мадагаскар, Маврикий, Гавайские о-ва, о-ва Фиджи, Вест-Индия, Италия, Испания (все — интродукция); современность, Аравийский п-ов, Малая Азия, Афганистан, Индия, Шри-Ланка, Непал, Бирма, Южный Китай, о-ва Хайнань и Тайвань, Индокитай, п-ов Малакка, о-ва Суматра, Ява, Калимантан.

Длина тела 23—64 см, длина хвоста 23—51 см.

На Мадагаскар был интродуцирован египетский мангуст *H. ichneumon* Linnaeus, 1758 (Hinton et Dunn, 1967). На Маврикий — *H. javanicus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1818 и/или *H. auropunctatus* Hodgson, 1836. На Маврикий мангуст был завезен из Индии в 1900 г. для сокращения численности популяции крыс. Численность самого мангуста при этом быстро возросла, что сказалось на численности других его потенциальных жертв — птиц, рептилий и амфибий.

Семейство **Viverridae** Gray, 1821

Подсемейство **Cryptoproctinae** Gray, 1864

Триба **Cryptoproctini** Gray, 1864

6. Род **Cryptoprocta** Bennett, 1833. Фоссы. Один современный и один ископаемый вид.

Голоцен — современность, Мадагаскар.

Длина тела 61—100 см, длина хвоста 60—90 см; масса 7—12 кг.

Видовой состав: фосса *C. ferox* Bennett, 1833. На Мадагаскаре обитает везде, кроме центрального горного плато. Населяет зрелые леса. Ведет полудревесный образ жизни. Ночной хищник. Малочисленна, в ближайшее время может оказаться под угрозой исчезновения. Фосса внесена в Красную книгу МСОП. Снижение численности связано с охотой (Соколов, 1986). EN. Остатки ископаемой фоссы *C. spelea* G. Grandidier, 1902 известны из юго-западного Мадагаскара (Тауламбиби, Триандруина). Масса ископаемой фоссы оценивается в 17 кг (Burness et al., 2001).

Подсемейство **Hemigalinae** Gray, 1864Надтриба **Eupleruni** Chenu, 1852

7. Род **Fossa** Gray, 1865. Фаналуки. Один вид.

Голоцен — современность, Мадагаскар.

Длина тела около 40 см, длина хвоста около 20 см; масса 1,5 кг.

Видовой состав: фаналука *F. fossana* (Muller, 1776).

Была распространена по всем лесам Мадагаскара. В настоящее время встречается вдоль водотоков в лесах восточной и северо-западной частей острова. Ведет наземный образ жизни. Ночной хищник. Численность мала и продолжает снижаться. Охраняется в национальных резерватах, созданных на территории ареала данного вида. Внесена в Красную книгу МСОП. VU.

8. Род **Eupleres** Douere, 1835. Мунго мелкозубые. Два вида.

Современность, Мадагаскар.

Длина тела 60—90 см, длина хвоста 20—30 см.

Видовой состав: мелкозубый мунго *E. goudoti* Douere, 1835 — EN; большой мунго *E. major* Lavauden, 1921. Прежде были распространены в лесах всего Мадагаскара, в настоящее время встречаются в восточных, северных и северо-западных влажных прибрежных зонах острова. Ведут наземный образ жизни. Ночные хищники. Один из видов — мелкозубый мунго внесен в Красную книгу МСОП. Малочисленный вид, который в ближайшее время может оказаться под угрозой исчезновения. Снижение численности связано с перепромыслом, освоением мест обитания человеком, интродукцией малой циветы. Охраняется законом.

Подсемейство **Viverrinae** Gray, 1821Триба **Viverrini** Gray, 1821

9. Род **Viverricula** Hodgson, 1838. Малые циветы. Один вид.

Историческое время — современность, Мадагаскар, Коморские о-ва, Занзибар, Филиппины, о-в Сокотра (все — интродукция); современность, Индия, Шри-Ланка, Южный Китай, о-ва Хайнань и Тайвань, Суматра, Ява, Бали, Юго-Восточная Азия.

Длина тела 45—63 см, длина хвоста 30—43 см.

На Мадагаскаре обитает малая индийская цивета *V. indica rasse* Horstfeld, 1824, иногда рассматриваемая как самостоятельный вид. Кроме Мадагаскара и Коморских о-вов этот подвид (всего насчитывается до двенадцати подвидов малой циветы) интродуцирован также на о-в Занзибар. Встречается в саваннах, обычно вблизи деревень, никогда не проникает в леса. Ведет наземный образ жизни.

Отряд **Primates** Linnaeus, 1758. ПриматыСемейство **Lemuridae** Gray, 1821Подсемейство **Lemurinae** Gray, 1821Триба **Lemurini** Gray, 1821

10. Род **Lemur** Linnaeus, 1758. Лемуры кошачьи, лемуры обыкновенные. Шесть современных и два ископаемых вида.

Плиоцен — современность, Мадагаскар; современность, Коморские о-ва (Майотта, Анжуан, Мохели), о-ва Нусе-Бе и Нуси-Кумба.

Длина тела 30—45 см, длина хвоста 40—51 см; масса до 3 кг.

Видовой состав: кошачий, или кольцехвостый, лемур *L. catta* (Linnaeus, 1758) — VU; черный лемур *L. macaco* Linnaeus, 1766 — VU; мангустовый лемур, или монго *L. mongoz* Linnaeus, 1766 — VU; бурый лемур *L. fulvus* E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1796; венценосный лемур *L. coronatus* Gray, 1842 — VU; краснобрюхий лемур *L. rubriventer* I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1850 — VU. Населяют дождевые и листопадные леса и редколесья Мадагаскара. Заселение лемурами Коморских островов связывают с мореходным освоением малагасийцами прилежащих к Мадагаскару территорий. Ведут древесный, полудревесный, реже наземный образ жизни. Активны днем. При выделении Саймонсом и Рамплером нового рода *Eulemur* Simons et Rumppler, 1988 к нему были отнесены все виды рода, кроме типового — *L. catta*.<sup>4</sup> В Красную книгу МСОП внесены монго *L. mongoz* и четыре подвида черного лемура *L. macaco*. В Приложение I Конвенции о международной торговле внесены все виды рода. Основная причина снижения численности — уничтожение природных местообитаний. В целях сохранения природных популяций лемуров созданы резерваты различного статуса (в том числе Локобе, Монтань д'Амбр, Анкарафанцика). Охраняются законом, который плохо претворяется в жизнь.

11. Род **Haplemur** I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1851. Лемуры кроткие, или полумаки. Выделяют от трех до четырех видов.

Современность, Мадагаскар.

Длина тела и длина хвоста 28—46 см; масса до 1 кг.

Видовой состав: серый лемур *H. griseus* (Link, 1795); широконосый лемур *H. simus* (Gray, 1871); *H. occidentalis* Rumppler, 1975; золотой бамбуковый лемур *H. aureus* Meier et al., 1987 — CR; *H. alaotrensis* Rumppler, 1975. Населяют влажные леса восточного побережья острова. Изолированные популяции сохраняются на западе Мадагаскара. Предпочитают заросли тростника или бамбука. Активны ночью. Широконосый лемур

<sup>4</sup> И.Я. Павлиновым (2003) в род *Eulemur* с долей условности были помещены виды *E. sanfordi* (Archbold, 1932), *E. albifrons* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1796), *E. rufus* (Audebert, 1799), *E. collaris* (E. Geoffroy Saint Hilaire, 1812), *E. albocollaris* (Rumppler, 1975).

рассматривается И.Я. Павлиновым (2003) в составе монотипического рода *Prolemur* Gray, 1871. Серый лемур *H. griseus* и широконосый лемур *H. simus* внесены в Красную книгу МСОП и в Приложение I о международной торговле. Снижение численности и сокращение ареала обусловлены охотой и освоением человеком их местообитаний. Местными жителями употребляются в пищу. Охраняются законом, который плохо претворяется в жизнь.

12. Род *Varecia* Gray, 1863. Вари. Варикандана, варикандра. Один современный и два ископаемых вида. Голоцен — современность, Мадагаскар.

Длина тела около 51—55 см, длина хвоста 56—62 см; масса около 4 кг.

Современный вид *V. variegata* (Kerr, 1792) населяет леса восточной части острова. Ведет древесный образ жизни. Активен днем. Внесен в Приложение I о международной торговле. Местными жителями в больших количествах употребляется в пищу. EN. Ископаемые виды *V. insignis* Forsyth-Major, 1900 и *V. jullyi* Ravolonanarivo, 1990 происходят из голоценовых отложений Мадагаскара.

Триба **Lepilemurini** Gray, 1870

13. Род *Lepilemur* I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1851. Лемуры тонкотелые, или лемуры ласковидные. Семь видов.

Голоцен — современность, Мадагаскар; современность, о-в Нуси-Бе.

Длина тела 28—36 см, длина хвоста 25—30 см; масса от 0,5 до 1 кг.

Видовой состав: ласковидный лемур *L. mustelinus* I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1851; краснохвостый лемур *L. ruficaudatus* A. Grandidier, 1867; нусибейский лемур *L. dorsalis* Gray, 1870 — VU; лемур Эдвардса *L. edwardsi* Forbes, 1894; белоногий лемур *L. leucopus* Forsyth-Major, 1894; малозубый лемур *L. microdon* (Forbes, 1894); *L. septentrionalis* Rumpler et Albignac, 1975 — VU. Населяют леса разных типов и кустарниковые пустыни. Ведут древесный и полудревесный образ жизни. Активны ночью. Три вида — нусибейский, белоногий и краснохвостый лемуры — внесены в Красную книгу МСОП, все виды внесены в Приложение I Конвенции о международной торговле. На месте сильно сократившегося ареала нусибейского лемура создан заказник. Охраняются законом, который плохо претворяется в жизнь.

Подсемейство **Megaladapinae** Forsyth-Major, 1893

Триба **Megaladapini** Flower et Lydekker, 1891

14. Род + *Megaladapis* Forsyth-Major, 1894. Коаловые лемуры. Три вида.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Размером с небольшого взрослого человека, максимальная длина черепа 30—31 см; предполагаемая масса до 70 кг.

Видовой состав: мадагаскарский мегаладапис *M. (M.) madagascarensis* Forsyth-Major, 1894; мегаладапис Грандидье *M. (M.) grandidieri* Standing, 1905; мегаладапис Эдвардса *M. (Peloriadapis) edwardsi* G. Grandidier 1899. Череп гигантских лемуров этого рода демонстрирует непропорциональное удлинение лицевого отдела, так что мозговой отдел занимает не более его половины. Вели полудревесный образ жизни, приближающийся к образу жизни коала. Передвижение по земле осуществляли на четырех конечностях. Листоядные. Все найденные остатки — субфоссильные, происходят из болотных отложений голоцена Мадагаскара. Известны полные скелеты. Радиоуглеродные датировки, полученные в ходе анализа остатков мегаладаписа, составили  $26150 \pm 400$  (местонахождение Ансируандуха (Анкарана)) и  $12760 \pm 70$  (местонахождение Андрафиабе (Анкарана)).

Семейство **Palaeopropithecidae** Tattersall, 1973

15. Род + *Palaeopropithecus* G. Grandidier, 1899. Ленивцевые лемуры. Два вида.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Длина нижней челюсти *P. ingens* G. Grandidier, 1899 — 21 см; предполагаемая масса животного 40—55 кг.

Видовой состав: *P. ingens* G. Grandidier, 1899; *P. maximus* (Standing, 1903); *P. sp.* sensu Godfrey et Jungers, 2002. Имеют относительно массивный череп, с выдающимися вперед костями лицевого отдела. Кости дистальных отделов конечностей — удлиненные. Предполагается образ жизни, близкий к образу жизни современных ленивцев. Листоядные. Позднейшая датировка, известная для ленивцевого лемура  $510 \pm 80$  (Godfrey et al., 1997).

16. Род + *Archaeoindris* Standing, 1908. Археоиндри. Один вид.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Высота 150 см; масса до 200 кг.

Единственный вид — археоиндри Фонтоннта *A. fontoynti* Standing, 1908. Известен из местонахождения Ампазабазимба в центральном Мадагаскаре. Жизненная форма близка жизненной форме гориллы.

17. Род + *Babakotia* Godfrey et al., 1990. Бабакотии. Один вид.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Длина нижней челюсти 11 см, предполагаемая длина животного 75 см; масса 15—20 кг.

Видовой состав: *B. radofilai* Godfrey et al., 1990. Происходит из местонахождения Ансируандуха — пещеры массива Анкарана на северо-западе Мадагаскара. Типовой экземпляр представляет собой два фрагмента верхней челюсти, принадлежащих одной особи. Известны остатки четырех особей (Jungers et al., 1991). Из костей посткраниального скелета обнаружены локтевая и фрагмент лучевой костей, некоторые кости пясти и запястья, части поясничных позвонков, бедренной кости, пяточная кость. Наименее крупный из представителей данного

семейства. Выделен на основе особенностей строения зубной системы. Радиоуглеродные датировки определенных остатков составили  $4400 \pm 60$  лет.

Семейство **Indridae** Burnett, 1828

18. Род **Indri** E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1796. Индри короткохвостые. Бабакуту, амбунала, эндрина. Один вид.

Современность, Мадагаскар.

Длина тела 61—71 см, длина хвоста 3—6 см; масса до 12 кг.

Видовой состав: короткохвостый индри *I. indri* (Gmelin, 1788). Обитает во влажных лесах восточного побережья острова. Ведет древесный образ жизни. Активен днем. Ареал вида быстро сокращается. Основная причина снижения численности — распространенная, несмотря на существующее у малагасийцев табу на убийство индри, браконьерская охота и уничтожение человеком его местообитаний. Внесен в Красную книгу МСОП и Приложение I Конвенции о международной торговле. EN. Охраняется законом, который плохо претворяется в жизнь.

19. Род **Lichanotus** Illiger, 1811. Индри мохнатые. Три вида.

Современность, Мадагаскар.

Длина тела 30—54 см, длина хвоста 32—40 см; масса от 600 г до 1,3 кг.

Видовой состав: мохнатый индри *L. laniger* (Gmelin, 1788), западный мохнатый индри *L. occidentalis* Lorenz von Liburnau, 1898 — VU и выделенный недавно *L. unicolor* (Thalmann et Geissmann, 2000). Распространены в лесах северо-западной и восточной частей острова. Ведут древесный образ жизни. Активны ночью. Снижение численности мохнатых индри связано с освоением человеком его местообитаний, главным образом, уничтожением лесов. Мохнатый индри внесен в Приложение I к Конвенции о международной торговле, западный мохнатый индри в Красную книгу МСОП. Охраняется законом, но охрана малоэффективна.

20. Род + **Mesopropithecus** Standing, 1905. Мезопропитеки. Три вида.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Длина нижней челюсти 9—10 см; предполагаемая масса животного 10 кг.

Видовой состав: *M. globiceps* (Lamberton, 1936); *M. pithecoides* Standing, 1905; *M. dolichobrachion* Simons et al, 1995. Остеологически близки индри. Листоядные лемуры; вели древесный образ жизни. Костные останки первых двух видов происходят из местонахождения Ампасамбазимба.

21. Род **Propithecus** Bennet, 1832. Индри хохлатые, или сифаки. Три вида (в наиболее дробных системах до семи).

Плейстоцен — современность, Мадагаскар.

Длина тела 50—106 см, длина хвоста 43—53 см; масса до 6 кг.

Видовой состав: белолобый индри *P. diadema* Bennett, 1832 — EN; хохлатый индри, или сифака Верро *P. verreauxi* A. Grandidier, 1867 — VU и сифака Таттерсолла *P. tattersalli* Simons, 1988 — CR. Населяют леса и кустарниковые пустыни острова. Ведут древесный и полудревесный образ жизни. Активны днем. Являются объектами охоты местного населения. Подвид белолобого индри *P. diadema perrieri* Lavauden, 1931 и хохлатый индри внесены в Красную книгу МСОП. Сифака Верро известна в ископаемом состоянии.

Семейство **Daubentoniidae** Gray, 1870

Подсемейство **Archaeolemurinae** G. Grandidier, 1905

Триба **Archaeolemurini** G. Grandidier, 1905

22. Род + **Archaeolemur** Filhol, 1895. Археолемуры. Два вида.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Размеры нижней челюсти 13—15 см; предполагаемая масса животного 15—25 кг.

Видовой состав: археолемур Эдвардса *A. edwardsi* (Filhol, 1895), археолемур Майора *A. majori* Filhol, 1895. По-видимому, лазающие древесные формы, листоядные. Известны более чем из 20 местонахождений. Абсолютный возраст костных остатков из них варьирует в диапазоне от 2850 до  $1020 \pm 50$  лет. Датировка, полученная по копролитам, ассоциированным с остатками ювенильной особи из местонахождения Анзухикели, составила  $830 \pm 60$  лет.

Триба **Hadropithecini** Abel, 1913

23. Род + **Hadropithecus** Lorenz von Liburnau, 1899.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Предполагаемая масса около 17 кг.

Костные останки единственного вида *H. stenognathus* Lorenz von Liburnau, 1899 происходят из пещерного местонахождения Андрахумана. Морфология зубной системы свидетельствует о предпочтении зерен и семян в пищевом рационе.

Подсемейство **Daubentoniinae** Gray, 1870

24. Род **Daubentonia** E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1795. Руконожки. Ай-ай. Один современный и один ископаемый вид.

Голоцен — современность, Мадагаскар.

Длина тела 36—44 см, длина хвоста 50—60 см; масса около 2 кг.

Видовой состав: мадагаскарская руконожка *D. madagascariensis* (Gmelin, 1788) — EN. Населяет леса восточной части острова. В конце 60-х гг. XX века интродуцирована на остров Нуси-Мангабе. Ведет древесный образ жизни. Активна ночью. Внесена в Красную книгу МСОП и Приложение I Конвенции о международной

торговле. Ископаемый вид *D. robusta* Lambertson, 1934 (длина 108 см, предполагаемая масса 4 кг) вымер в историческое время.

Семейство **Cercopithecidae** Gray, 1821  
Подсемейство **Cercopithecinae** Gray, 1821  
Триба **Papionini** Burnett, 1828

25. Род ***Macaca*** Lacépède, 1799. Макаки. Около двадцати видов.

Историческое время — современность, Маврикий (интродукция); Южная Азия, Индонезия, Япония, о-ва Хайнань, Тайвань, Северная Африка и Гибралтар; поздний миоцен (?), ранний плиоцен, Европа; ранний плейстоцен — современность, Африка.

Длина тела 38—76 см, длина хвоста до 61 см.

На Маврикий распространена макака-крабоед *M. fascicularis* Raffles, 1821. Завезена в 1528 г. португальцами из Малайзии. Населяет южную часть острова: ущелья и лесной массив Ривьер-Нуар, а также долину Шампань. Приносит существенный вред сельскохозяйственным посадкам и разоряет птичьи гнезда. Местным жителям служит объектом охоты, употребляется в пищу.

Семейство **Hominidae** Gray, 1825  
Подсемейство **Homininae** Gray, 1825

26. Род ***Homo*** Linnaeus, 1758. Человек. Один современный вид.

Современность, всемирно; голоцен — современность, Мадагаскар; историческое время — современность, Коморские о-ва, Маскаренские о-ва, Сейшельские о-ва, Амирантские о-ва; плейстоцен — современность, Европа, Азия; средний плиоцен — современность, Африка.

Высота — 170 см; длина тела — 90 см; масса — 80 кг.

По современным данным заселение Мадагаскара человеком произошло в течение первых столетий нашей эры, Коморских о-вов — на рубеже первого и второго тысячелетий. Первое поселение на о-ве Родригес появилось в 1644 г., о-в Реюньон был колонизирован в 1665 г., о-в Маврикий — в 1721 г. (после двух неудачных попыток 1638 и 1644 гг.), Сейшельские о-ва — в 1770-х гг.

Отряд **Tubulidentata** Huxley, 1872. Трубказубые  
Семейство **Orycteropodidae** Gray, 1821

Подсемейство **Plesiorycteropodinae** Patterson, 1975

27. Род + ***Plesiorycteropus*** Filhol, 1895. Мадагаскарские трубказубы. Два вида.

Плейстоцен — голоцен, Мадагаскар.

Длина до 160 см; предполагаемая масса до 70 кг.

Видовой состав: *P. madagascariensis* Filhol, 1895; *P. germainepetterae* McPhee, 1994. Известен из нескольких местонахождений на Мадагаскаре. С самого начала был определен Фильоном как трубказуб, но впоследствии рассматривался и среди грызунов, и среди насекомоядных. В научной литературе нередко фигурирует под синонимичными названиями *Myoryctes* Forsyth-Major, 1908 и *Majoria* Thomas, 1915. МакФи (MacPhee, 1994) рассматривает происхождение мадагаскарских трубказубов как самостоятельную эволюционную ветвь и выделяет их в монотипический отряд *Bibymalagasias* MacPhee, 1994. Вымерли менее тысячи лет назад. Неизвестны в ассоциации с человеком.

Отряд **Artiodactyla** Owen, 1848. Парнопалые  
Семейство **Hippopotamidae** Gray, 1821  
Подсемейство **Hippopotaminae** Gray, 1821

28. Род ***Hippopotamus*** Linnaeus, 1758. Бегемоты. Один современный и несколько ископаемых видов.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар; ранний плиоцен — ранний плейстоцен, Западная Европа; поздний плиоцен — голоцен, Азия; поздний плиоцен — современность, Африка; поздний плиоцен — плейстоцен, Индия; ранний — средний плейстоцен, Зондские о-ва.

Длина тела 400—450 см, масса до 3000 кг; для измельчавших островных форм — длина 180 см; масса 150—250 кг.

Из четвертичных местонахождений Мадагаскара описаны три вида: *H. madagascariensis* Guldberg, 1883; *H. lemerlei* A. Grandidier, 1868; *H. laloumena* Faure et Guerin, 1990. *H. lemerlei* и *H. laloumena* — возможно, измельчавшие островные формы африканского бегемота *H. amphibius* Linnaeus, 1758, описанные как самостоятельные виды. Населяли прибрежные районы острова. *H. madagascariensis*, относимый Харрисом (Harris, 1991) к роду *Hexaprotodon* Falconer et Cautley, 1836, характерен для возвышенных районов Центрального Мадагаскара. Известны полные скелеты мадагаскарских бегемотов, но *H. laloumena* описан только по нижней челюсти и костям конечностей. Встречались в историческое время, нашли отражение в малагасийском фольклоре, где выступают под именем «килопилопитсофи» (Burney, Ramilisonia, 1999). Изображены у де Флакура (Flacourt, 1661). Остатки *H. lemerlei* датированы изотопными методами и составляют 980 ± 200 лет.

Семейство **Suidae** Gray, 1821  
Подсемейство **Suinae** Gray, 1821  
Триба **Suini** Gray, 1821

29. Род ***Sus*** Linnaeus, 1758. Кабаны. Четыре вида.

Историческое время — современность, Маврикий, Реюньон (интродукция); поздний миоцен — ныне, Европа, Азия, включая Индостан; ранний плейстоцен — современность, Африка; поздний плиоцен — современность, Япония. В одомашненном виде всемирно, кроме Антарктиды и небольших островов.

Длина до 205 см, длина хвоста до 30 см; масса до 250—300 кг.

Кабаны *S. scrofa* Linnaeus, 1758 были завезены на Маврикий португальскими мореплавателями в XVI веке. Рассчитывая на то, что интродуцированные виды будут успешно развиваться в природной среде, мореплаватели планировали таким образом обеспечивать себя пищевыми запасами на время остановок на Маскаренских островах. В таких же целях на острова выпускались и домашние свиньи. Не удалось выяснить на диких или одичавших одомашненных представителей этого вида осуществлялась охота на т.н. «коричневых свиней», практиковавшаяся жителями Маврикия. Изображение домашней свиньи приведено де Флакуром среди прочих рисунков животных Мадагаскара (Flacourt, 1661).

Триба **Potamochoerini** Gray, 1873

30. Род **Potamochoerus** Gray, 1854. Кистеухие свиньи. Ламбу. Два вида.

Историческое время — современность, Мадагаскар, Коморские о-ва (интродукция); поздний миоцен, Западная Европа; средний миоцен — средний плейстоцен, Азия; ранний плиоцен — современность, Африка.

Длина тела 100—150 см, длина хвоста 30—45 см, высота в холке 60—96 см; масса 60—80 кг.

На Мадагаскаре — *P. larvatus* (Cuvier, 1822), нередко рассматривающийся как подвид *P. porcus* (Linnaeus, 1758). Обитает в лесах восточных и западных районов острова.

Семейство **Cervidae** Goldfuss, 1820

Подсемейство **Cervinae** Goldfuss, 1820

Триба **Cervini** Goldfuss, 1820

31. Род **Cervus** Linnaeus, 1758. Олени. Тринадцать современных видов.

Историческое время — современность, Мадагаскар, Маврикий, Коморские о-ва (интродукция); поздний миоцен — современность, Европа, Азия, включая Индостан; средний плиоцен — современность, Северная Африка; ранний плейстоцен (поздний плиоцен?) — современность, Северная Америка.

Длина тела 195—265 см, длина хвоста 10—55 см; масса до 200 кг.

На Мадагаскаре, Маврикии и Коморских о-вах обитает подвид тиморского оленя *C. timorensis russa* Müller et Schlegel, 1844, завезенный голландцами с о-ва Ява в XVII веке. На Маврикии распространены на заповедных территориях и в частных владениях; являются объектом строго регламентированной охоты.

Семейство **Bovidae** Gray, 1821

Подсемейство **Carpinae** Gray, 1821

Триба **Carpini** Gray, 1821

32. Род **Carpa** Linnaeus, 1758. Горные козлы. Восемь видов.

Историческое время — современность, Мадагаскар, Маскаренские, Сейшельские и Коморские о-ва (интродукция); поздний плиоцен — современность, Африка, Европа; поздний плейстоцен, Британия; поздний плейстоцен — современность, Азия; современность, Индия. В одомашненном виде всесветно, кроме Антарктиды и небольших островов.

Длина тела 100—170 см, длина хвоста 10-20 см.

На острова области интродуцирована домашняя коза *C. hircus* Linnaeus, 1758. На многих островах существуют популяции одичавших коз, являющихся наряду со свиньями, кошками и кроликами основными нарушителями нативных природных сообществ. В целях сохранения экосистем островов популяции коз были ликвидированы на о-ве Раунд (Даррелл, 1995).

Подсемейство **Bovinae** Gray, 1821

Триба **Bovini** Gray, 1821

33. Род **Bos** Linnaeus, 1758. Настоящие быки. Пять современных видов.

Историческое время — современность, Мадагаскар (интродукция); поздний плиоцен — голоцен, Европа, Африка; поздний плиоцен — современность, Азия, Северная Америка. В одомашненном виде всесветно, кроме Антарктиды и небольших островов.

Длина 150—325 см, длина хвоста 70—140 см, высота в холке 130—210 см; масса 325—1200 кг.

На Мадагаскаре распространен зебу *Bos taurus indicus* Linnaeus, 1758 — восходящая к туру порода горбатого скота. Изображения зебу на древнеегипетских фресках датированы возрастом три тысячи лет (Боголюбский, 1961), что свидетельствует о далеком времени его domestikации. По-видимому, зебу издревле были основой скотоводческого хозяйства на Мадагаскаре. Первое изображение мадагаскарского зебу было воспроизведено де Флакуром (Flacourt, 1661).

Отряд **Lagomorpha** Brandt, 1855

Семейство **Leporidae** Fischer, 1817

Подсемейство **Leporinae** Fischer, 1817

Триба **Oryctolagini** Gureev, 1948

34. Род **Oryctolagus** Lilljebord, 1874. Кролики. Один современный вид. Описаны ископаемые виды.

Историческое время — современность, Мадагаскар, Сейшельские, Маскаренские, Коморские о-ва (интродукция); Великобритания, Северная Америка, Австралия (интродукция); плейстоцен — современность, Европа, Северная Африка. В одомашненном состоянии — в подавляющем числе регионов.

Длина тела 36 — 44 см; масса до 7 кг.

Дикий кролик *O. cuniculus* Linnaeus, 1758 многократно завозился на острова области. Один из факторов риска разрушения природных сообществ на небольших островах. Популяция кроликов, причастная к вымиранию

нескольких видов рептилий на о-ве Раунд была ликвидирована усилиями природоохранных организаций (Даррелл, 1995).

2. Класс **Aves** Linnaeus, 1758. Птицы

Надотряд **Ratitae**. Бескилевые, или Бегающие

Отряд **Aepyornithiformes**. Эпиорнисообразные

Семейство **Aepyornithidae** I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1850. Эпиорнисовые

1. Род + ***Aepyornis*** I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1850. Эпиорнисы, или слоновые птицы. Воромпатра. Четыре вида.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Рост до 3 м, масса до 450 кг; объем яйца эпиорниса достигал 9 л.

Видовой состав: *A. maximus* I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1850; *A. medius* Milne-Edwards et A. Grandidier, 1866; *A. hildebrandti* Burckhardt 1893; *A. gracilis* Monnier 1913. Нелетающие птицы, близкие современным бескилевым. Для видов, описанных И. Жоффруа Сент-Илером и Буркхартом, известны полные скелеты, для *A. medius* — череп и нижняя челюсть, бедренная кость, кости предплюсны и верхнего пояса конечностей, а для *A. gracilis* — бедренная кость. Все находки — субфоссиальные. Нередко приурочены к торфяным отложениям. Многочисленные фрагменты скорлупы яиц обычны для южных территорий острова. Фрагменты скорлупы, найденные на Коморских о-вах, близки по строению скорлупе яиц эпиорниса. Существование на Мадагаскаре «видов страуса» отмечал де Флакур (Flacourt, 1661), побывавший на острове в конце 1640-х гг. Возможно, именно поэтому в качестве времени исчезновения эпиорнисов обычно чаще всего называют 1650 г. Внесены в Черный список МСОП.

2. Род + ***Mullerornis*** Milne-Edwards et A. Grandidier, 1894. Мюллерорнисы. Три вида.

Плейстоцен — историческое время, Мадагаскар.

Размеры

Видовой состав: *M. betsilei* Milne-Edwards et A. Grandidier 1894; *M. agilis* Milne-Edwards et A. Grandidier 1894; *M. rudis* Milne-Edwards et A. Grandidier 1894. Нелетающие птицы, близкие современным бескилевым. Полные скелеты неизвестны. *M. betsilei* описан по группе костей пояса нижних конечностей и нижних конечностей; *M. agilis* — по большой берцовой кости; *M. rudis* — по большой берцовой кости и костям предплюсны. Внесены в Черный список МСОП.

Надотряд **Carinatae**. Килевые, или летающие

Отряд **Columbiformes** Mirrem. Голубеобразные

Семейство **Raphidae** Linnaeus, 1758. Дронтовые

3. Род + ***Raphus*** (Linnaeus, 1758). Дронты. Два вида.

Голоцен — историческое время, Реюньон, Маврикий.

Достигал 75 см в высоту, длины 1 м и массы 25 кг.

Видовой состав: маврикийский дронг, или додо *R. cuculatus* (Linnaeus, 1758); реюньонский, или бурбонский дронг *R. solitarius* (Selys-Longchamps, 1848). Эндемики соответствующих островов Маскаренского архипелага. Нелетающие птицы. Истребление дронтов — классический пример неумеренной охоты человека на животных. Маврикийский дронг полностью исчез к 1680—90 гг., во время второй попытки заселения острова голландскими колонистами (1644—1710). Последнее упоминание о живом дронте относится к 1679 г. Реюньонский дронг известен только по описаниям и рисункам, сделанным в 1613—1669 гг. С середины XVIII века сведения об этом виде больше не поступали. Внесены в Черный список МСОП.

4. Род + ***Pezophaps*** Strickland et Melville, 1848. Пустынники, или дронты-отшельники. Один вид.

Голоцен — историческое время, о-в Родригес.

Размером с додо.

Видовой состав: родригесский дронг, или пустынный *P. solitaria* (Gmelin, 1789). Иногда рассматривается в составе рода *Raphus*. От представителей предыдущего рода отличается строением передних конечностей. Был обычен на острове еще в 1730-х гг. Во второй половине XVIII века вид исчез в результате его неумеренного промысла. Внесен в Черный список МСОП.

3. Класс **Parareptilia** Olson, 1947. Парарептилии

Отряд **Testudinata** Linnaeus, 1758. Черепахи

Подотряд **Pleurodira** Cope, 1870. Бокошейные черепахи

Семейство **Pelomedusidae** Cope, 1865. Пеломедузовые

Триба **Podocnemini** Gaffney, 1988

1. Род ***Erymnochelys*** Ваг, 1888. Мадагаскарские щитоногие черепахи. Рере. Один вид.

Современность, Мадагаскар; верхний мел, Африка.

Длина карапакса до 50 см; масса около 15 кг.

Единственный вид — мадагаскарская щитоногая черепаха *E. madagascariensis* (A. Grandidier, 1867).

Населяет пресноводные водоемы западной и северо-западной частей острова. Питается беспозвоночными, рыбами, лягушками. Эта черепаха близка представителям южноамериканского рода *Podocnemis* Wagler, 1830. Численность сокращается в результате уничтожения природных местообитаний и употребления местным населением в пищу. EN. Вид внесен в Красную книгу МСОП и приложение II Конвенции о международной

торговле. С 1974 г. охраняется законом. Области обитания черепах в районе оз. Кинкуни объявлены охраняемой зоной.

#### Триба **Pelomedusini** Cope, 1865

2. Род ***Pelomedusa*** Wagler, 1830. Шлемоносные черепахи. Капика. Один вид.

Современность, Мадагаскар; Африка; олигоцен — плиоцен, Египет.

Длина карапакса до 25 см.

Видовой состав: капика *P. subrufa* (Lacépède, 1788). Пресноводный вид. На Мадагаскаре встречается тот же подвид, что и в тропической части Африки — *P. subrufa subrufa* (Lacépède, 1788). Обитает в стоячих и медленнотекущих водоемах с илистым дном. Предпочитают районы распространения дождевых тропических лесов, но обитают также и в семиаридных условиях, где на время засухи закапываются в ил. Питается водными беспозвоночными, головастиками и лягушками. Употребляется в пищу местными жителями.

3. Род ***Pelusios*** Wagler, 1830. Складные черепахи. Девять видов.

Современность, Мадагаскар, Маврикий, Сейшельские о-ва; миоцен — современность, Африка.

Длина карапакса до 45 см.

В Мадагаскарской зоогеографической области встречаются мадагаскарская складная черепаха *P. subniger* (Lacépède, 1788) и сейшельская грязевая черепаха *P. seychellensis* (Siebenrock, 1906) — VU. Образ жизни близок таковому у шлемоносных черепах. На Маврикий появилась благодаря интродукции (Чегодаев, 2002). Употребляется в пищу местными жителями.

#### Подотряд **Cryptodira** Dumeril et Bibron, 1835. Скрытошейные черепахи

##### Семейство **Testudinidae** Gray, 1825. Сухопутные черепахи

4. Род ***Astrochelys*** Gray, 1873. Мадагаскарские черепахи. Два вида.

Плиоцен — современность, Мадагаскар.

Длина карапакса до 60 см; масса до 15 кг и более.

Видовой состав: лучистая черепаха, или сукака *A. radiata* (Shaw, 1802) — VU, клювогрудая черепаха, или ангуника *A. yniphora* (Vaillant, 1885) — EN. Часто рассматриваются в составе афро-азиатского рода *Geochelone* Fitzinger, 1835. Сухопутные черепахи. Растительноядны. Лучистая черепаха, которую также называют тулеарской черепахой, населяет ксерофитные леса южной оконечности острова. Распространение клювогрудой черепахи ограничено местообитаниями в районе бухты Бали на северо-западе острова, где сохранились три изолированных массива первичного леса. Вид находится на грани исчезновения. Несмотря на табу, существующее у местных жителей, другими племенами употреблялись в пищу, а, начиная с XVII века, активно экспортировались на Коморские о-ва. Число местообитаний сокращается в связи со сведением лесов под сельскохозяйственные угодья и частыми пожарами в сухой сезон. Кладки яиц и молодняк черепах активно истребляются дикими свиньями. Обычный объект контрабандного вывоза. Оба вида внесены в Красную книгу МСОП и Приложение I о международной торговле.

5. Род ***Aldabrachelys*** Loveridge et Williams, 1957. Гигантские, или сейшельские, черепахи. Пять вымерших и один современный вид.

Плиоцен — современность, Альдабра; историческое время, Сейшельские о-ва, Реюньон; о-в Св. Елены (интродукция).

Длина карапакса до 100—120 см; масса до 250 кг.

Единственный современный вид — *A. elephantina* (Dumeril et Bibron, 1835) — VU. Долгое время этот вид ошибочно отождествляли с видом *Testudo gigantea* Schweigger, 1812, типовой материал которого происходил из Бразилии. Родовое название *Aldabrachelys* приоритетно по отношению к *Dipsoschelys* Bour, 1982. Сухопутная черепаха. Обитает на особо охраняемой территории — в природном резервате ЮНЕСКО на атолле Альдабра. Предпочитает местообитания юго-восточной части атолла (Стодарт, Феррари, 1983). Прежде был распространен значительно шире, населял многие мелкие острова, но варварски истреблен вследствие промысла. В настоящее время интродуцированы на Реюньон, Маврикий, Нуси-Бе, некоторые острова из группы Сейшельских. Вид включен в Красную книгу МСОП и Приложение II Конвенции о Международной торговле. Находятся под охраной государства, с 1995 г. изготовления изделий из панцирей черепах и торговля ими полностью запрещены. Посещение атолла Альдабра ограничено.

Среди вымерших видов — фаркуарская гигантская черепаха *A. sumeirei* (Sautzier, 1893); известна по единственному типовому экземпляру, предположительно обитавшему на атолле Фаркуар и умершему в неволе на о-ве Маврикий в 1918 г. С Сейшельских о-вов описано несколько видов вымерших гигантских черепах: *A. daudini* (Rothschild, 1906), *A. hololissa* (Günter, 1877), *A. arnoldi* (Bour, 1982). Черепахи Арнольда в 1776 г. были завезены на о-в Св. Елены, на котором просуществовали до 1874 г.

6. + Род ***Cylindraspis*** Fitzinger, 1835. Четыре вымерших вида.

Плиоцен — историческое время, Маскаренские о-ва.

Размеры сравнимы с размерами представителей предыдущего рода.

Маврикийские гигантские черепахи *C. inepta* (Günter, 1873), *C. graii* (Dumeril et Bibron, 1835) встречались на о-вах Маврикий и Раунд. В 1740 г. они были там обычны, но уже к 1877 г. окончательно истреблены в результате использования в пищу яиц и молодняка инвазивными видами: свиньями и кошками. Родригесская черепаха *C. peltastes* (Dumeril et Bibron, 1835) встречалась на о-ве Родригес в 1691—1761 гг. в огромных количествах. В последующее время ее численность стала резко сокращаться в связи с вывозом на другие о-ва, выжиганием растительности и истреблением яиц и молодняка домашними свиньями и кошками.

Гигантская черепаха Восмера *C. vosmaeri* (Fitzinger, 1843) также встречалась на о-ве Родригес. В 1915—1938 гг. ее численность резко упала в результате длительного вывоза, а также истребления молодняка и яиц одичавшими кошками. В 1986 г. исчезла на острове окончательно, известна только в субфоссильном состоянии. Реюньонская гигантская черепаха *D. bourbonica* (Boig, 1978) населяла о-в Реюньон. Открыта в 1611 г. Спустя столетие стала очень редкой. После 1728 г. единичные особи встречались только в западной части острова, а, начиная с 1773 г., никем не наблюдалась. В последующие годы многие особи черепах других видов завозились на Реюньон для употребления в пищу. С Маскаренских о-вов указываются еще два вымерших вида этого рода: *C. indica* (Schneider, 1783), *C. triserrata* Gunter, 1873.

7. Род *Acinixys* Siebenrock, 1902. Плоские черепахи. Один вид.

Современность, Мадагаскар.

Длина карапакса до 12,5 см.

Видовой состав: капидулу *A. planicauda* (A. Grandidier, 1867) — EN. Сухопутная черепаха. Растительноядна. Обитает только в лесной области в среднем и нижнем течении р. Андранумена близ г. Мурундава. Иногда рассматривается в составе рода *Pyxis* Bell, 1827. Сокращение численности связано с изменением местообитаний. Внесена в Красную книгу МСОП и в Приложение II Конвенции о международной торговле.

8. Род *Pyxis* Bell, 1827 Паучьи черепахи. Капила. Один вид.

Современность, Мадагаскар.

Длина карапакса до 10 см.

Видовой состав: паучья черепаха *P. arachnoides* Bell, 1827 — VU. Сухопутная черепаха. Растительноядна. Обитает в сообществах ксерофитных кустарников на юге и юго-западе острова. Внесена в Красную книгу МСОП и в Приложение II Конвенции о международной торговле.

9. Род *Kinixys* Bell, 1827. Шарнирные черепахи. Четыре вида.

Историческое время — современность, Мадагаскар (интродукция); современность, Африка.

Длина карапакса до 20 см.

На Мадагаскар интродуцирована гладкая киникса, или киникса Белла — *K. belliana* Gray, 1831. Сухопутная черепаха. Растительноядна. Обитает в сообществах саванного типа. В сухой сезон зарывается в почву.

#### 4. Класс **Eureptilia** Olson, 1947. Настоящие рептилии

Отряд **Ophidia** Bronguiart, 1800. Змеи

Семейство **Boidae** Gray, 1825

Подсемейство **Boinae** Gray, 1825

Триба **Sanziniini** Hoffstetter, 1968

1. Род *Sanzinia* Gray, 1849. Мадагаскарские древесные (собакоголовые) удавы. Один вид.

Современность, Мадагаскар.

Длина до 250 см.

Видовой состав: мадагаскарский древесный, или мадагаскарский собакоголовый удав *S. madagascariensis* (Dumeril et Bibron, 1844). Ведет наземный образ жизни, но способен хорошо лазать по деревьям. Питается птицами и мелкими млекопитающими. VU. Относится к числу особо охраняемых животных Мадагаскара. Внесен в Красную книгу МСОП и в Приложение I Конвенции о международной торговле.

2. Род *Acranthophis* Jan, 1860. Мадагаскарские удавы. Ду. Два вида.

Современность, Мадагаскар, Реюньон.

Длина до 300 см.

Видовой состав: мадагаскарский удав Дюмерили *A. dumerili* Jan, 1860 — VU, мадагаскарский удав *A. madagascariensis* (Dumeril et Bibron, 1844) — VU. Обитают в лесных биотопах вблизи водоемов. Оба вида населяют о-ва Мадагаскар и Реюньон. Внесены в Красную книгу МСОП и Приложение I Конвенции о международной торговле.

Семейство **Bolyeridae** Gray, 1842

3. + Род *Bolyeria* Gray, 1842. Болиерии. Один вид.

Историческое время, Маврикий, Раунд.

Длина тела до 150 см.

Единственный вид — маскаренский многокилевой удав *B. multicarinata* (Boie, 1827). Населял лесную постилку сухого тропического леса. Ночной хищник. Вымирание на о-ве Раунд было спровоцировано интродукцией кроликов и коз, выедавших лесную постилку и, таким образом, уничтоживших природные местообитания. На Маврикий обитал на северо-западе острова. В последние десятилетия не наблюдался. Официально признан комиссией SABS (Center for applied biodiversity sciences) вымершим видом.

4. Род *Casarea* Gray, 1842. Древесные маскаренские удавы. Один вид.

Современность, Маврикий, Раунд.

Длина до 150 м.

Единственный вид — маскаренский удав Шлегеля *C. dussumeieri* (Schlegel, 1837). Обитает в сухих тропических лесах о-ва Раунд и северо-запада о-ва Маврикий. Ведет древесный образ жизни. Ночной хищник. Питается мелкими млекопитающими и ящерицами (сцинками и гекконами). EN. Внесен в Красную книгу МСОП и Приложение I Конвенции о международной торговле.

Отряд **Crocodylia** Gmelin, 1788  
 Семейство **Crocodylidae** Cuvier, 1807  
 Подсемейство **Crocodylinae** Cuvier, 1807  
 Триба **Crocodylini** Cuvier, 1807

5. Род **Crocodylus** Laurenti, 1768. Настоящие крокодилы. Мамба, или вуаи. Двенадцать видов.

Плейстоцен — современность, Мадагаскар; плейстоцен — историческое время, Сейшельские и Коморские о-ва; поздний мел — миоцен, Западная Европа, эоцен — современность, Африка; эоцен, Северная Америка; миоцен — современность, Южная Америка; плиоцен — современность, Азия, плейстоцен — современность, Австралия.

Длина до 3,5 — 6 м; масса континентальных представителей достигает 600 кг; масса измельчавших представителей около 100 кг.

Видовой состав: Единственный вид крокодила Мадагаскара — нильский крокодил — *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768, иногда рассматриваемый в качестве самостоятельного вида *C. madagascariensis* A. Grandidier, 1872. Время его появления на островах неизвестно, так именно этот вид прекрасно плавает в морской воде. Он или близкие формы заселили весь юг Азии и Австралию. Населяет реки и озера (в том числе и подземные пещерные водоемы). На Сейшельских о-вах последний крокодил был убит в 1830 г. Былые места обитания можно восстановить, в том числе, и по топонимике водных бассейнов островов. Так, на острове Маэ известна река Кайман, а на острове Ла-Диг бухта с таким же названием. На Коморских о-вах истреблен в начале XIX века. Из Красной книги МСОП исключен в связи с восстановлением численности, но на Мадагаскаре численность нильского крокодила остается сильно подорванной. Ее снижение обусловлено, в первую очередь, промысловой охотой, а также сбором яиц и уничтожением молодняка местными жителями. Сохранились в заповедных местах северной и в восточной частях острова. Другой, ископаемый, вид крокодила *C. robustus* Vaillant et Grandider, 1910, согласно Броху и Сторрсу (Brochu et Storrs, 1995), целесообразно сближать с *Osteolaemus tetraspis* Cope, 1861.

#### Литература

- Альбиньяк Р. Хищные // Мадагаскар / Джолли Э., Оберле Ф., Альбиньяк Р. (ред.). М.: Прогресс, 1990. С. 206—221.
- Багров Л. История картографии. М.: Центрполиграф, 2004. С. 112, 116, табл. G.
- Бенсон К.У. Птицы Мадагаскара // Мадагаскар / Джолли Э., Оберле Ф., Альбиньяк Р. (ред.). М.: Прогресс, 1990. С. 151—188.
- Блан Ш.П. Пресмыкающиеся // Мадагаскар / Джолли Э., Оберле Ф., Альбиньяк Р. (ред.). М.: Прогресс, 1990. С. 140—150.
- Боголюбовский С.Н. Происхождение крупного рогатого скота // Скотоводство. Крупный рогатый скот. М.: Государственное издательство сельскохозяйственной литературы, 1961. Т. 1. С. 7—31.
- Борисяк А.А. Курс исторической геологии. Л.- М.- Новосибирск, 1934. С. 263.
- Буато П. Мадагаскар. Очерки по истории мальгашской нации. М., 1961. 446 с.
- Вебер М. Приматы. М.: Биомедгиз, 1936. С. 60—73.
- Винокуров А.А. Редкие и исчезающие животные. Птицы. М.: Высшая школа, 1992. 446 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биогеография. М.: Владос-пресс, 2001. С. 218—219, 234—239.
- Гийоме Ж.-Л. Растительность: исключительное разнообразие // Мадагаскар / Джолли Э., Оберле Ф., Альбиньяк Р. (ред.). М.: Прогресс, 1990. С. 51.
- Даревский И.С., Орлов Н.Л. Редкие и исчезающие животные. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: Высшая школа, 1988. 463 с.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс, 1966. С. 378—397.
- Даррелл Д. Золотые крыланы и розовые голуби // Даррелл Д. Ковчег на острове. М.: Армада, 1995. С. 7—124.
- Даррелл Д. Ай-ай и я // Даррелл Д. Юбилей ковчега. М.: Армада, 1996. С. 15—218.
- Джолли Э., Альбиньяк Р., Петтэр Ж.-Ж. Лемуры // Мадагаскар / Джолли Э., Оберле Ф., Альбиньяк Р. (ред.). М.: Прогресс, 1990. С. 222—247.
- Джолли Э., Джолли Р. Экономика Мадагаскара и охрана окружающей среды: трагедия, в которой никто не виноват // Мадагаскар / Джолли Э., Оберле Ф., Альбиньяк Р. (ред.). М.: Прогресс, 1990. С. 253—260.
- Емельянов А.Л. Доколониальный период // Демократическая республика Мадагаскар. М.: Наука, 1985. С. 63—72.
- Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене // Мамонт и его окружение: 200 лет истории изучения. М.: Геос, 2001. С. 287—305.
- Иванова О.Я. Сейшельские острова. М.: Восточная литература, 2000. 48 с.
- Иванова О.Я. Коморские острова. М.: Восточная литература, 2003. 63 с.
- История тропической Африки (с древнейших времен до 1800 г.). М.: Наука, 1984. С. 340—363.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983. С. 38—39.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Система млекопитающих и историческая зоогеография // Филогенетика млекопитающих. М.: МГУ, 1992. С. 135—152.

- Каландадзе Н.Н., Шаповалов А.В. Обоснование ранга и новейшая летопись Мадагаскарского зоогеографического региона // Палеонтологическая летопись региональных и глобальных событий. Тезисы докладов LI сессии Палеонтологического общества. СПб., 2005. С. 61—63.
- Мартынов А.В., Миланова Е.В. Физико-географический очерк // Демократическая республика Мадагаскар. М.: Наука, 1985. С. 4—21.
- Обычаи и фольклор Мадагаскара. М.: Наука, 1977. 287 с.
- Океанские пути мира. Издательство ВМФ. 1962. Приложение 3.
- Основы палеонтологии. Млекопитающие. 1962. 421 с.
- Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. 1964. 722 с.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. М.: МГУ, 2003. 297 с.
- Полиан Р. Млекопитающие: общий обзор // Мадагаскар / Джолли Э., Оберле Ф., Альбиньяк Р. (ред.). М.: Прогресс, 1990. С. 189—193.
- Поло М. Книга о разнообразии мира. СПб.: Амфора, 1999. С. 312.
- Примак Р.Б. Основы сохранения биоразнообразия. М.: НУМЦ, 2002. С. 101—106.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: однопроходных, сумчатых, насекомоядных, шерстокрылов, рукокрылых, приматов, неполнозубых, ящеров. М.: Высшая школа, 1973. 432 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высшая школа, 1977. 494 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: китообразных, хищных, ластоногих, трубкозубых, хоботных, даманов, сирен, парнокопытных, мозолоногих, непарнокопытных. М.: Высшая школа, 1979. 528 с.
- Соколов В.Е. Редкие и исчезающие животные. Млекопитающие. М.: Высшая школа, 1986. 519 с.
- Соколов В.Е. Фауна мира. Млекопитающие. М.: Агропромиздат, 1990. 254 с.
- Стодарт Д.Р., Феррари Д.Д.М. Атолл Альдабра: выдающиеся достижения в области охраны природы // Природа и ресурсы. 1983. Т. 19. № 1. С. 20—28.
- Терентьев П.В. Герпетология. Учение о земноводных и пресмыкающихся. М.: Высшая школа, 1961. 336 с.
- Токарева З.И. Маврикий. М.: Наука, 1992, 166 с.
- Токарева З.И. Реюньон. М.: Восточная литература, 1998. 103 с.
- Уоллес А.Р. Тропическая природа. М.: Мысль, 1975. С. 182—183.
- Фридман Э.П. Приматы. М.: Наука, 1979. С. 72—88.
- Чегодаев А.Е. Экзотические черепахи. М.: Аквариум, 2002. С. 69—84.
- Чегодаев А.Е. Сухопутные черепахи. М.: Аквариум, 2003. С. 56—125.
- Шурц Г. Индонезия // История человечества. Значение Тихого и Индийского океанов. Индонезия. СПб.: Полигон, 2004. С. 178—190.
- Эренфелд Д. Природа и люди. М.: Мир, 1973. С.100.
- Эттенборо Д. Мадагаскарские диковины // Эттенборо Д. Под тропиком Козерога. М.: Наука, 1986. С. 121—240.
- Agarwal, D.K., Silander, J.A., Gelfand, A.E., Dewar, R. E., Mickelson, J.G. Tropical deforestation in Madagascar: Analysis using hierarchical, spatially explicit, Bayesian regression models. 2004. P. 42.
- Anderson E. Who is Who in the Pleistocene: Mammalian Bestiary // Quaternary Extinctions. A prehistoric revolution / Martin P.S., Klein R.G. (eds.). Tucson: University of Arizona Press, 1984. P. 40—89.
- Attenborough, D. Zoo quest to Madagascar. London: Lutterworth Press, 1961. 160 p.
- Brochu, C.A., Storrs, G.W. The giant dwarf crocodile: A reappraisal of "*Crocodylus*" *robustus* from the Quaternary of Madagascar // Environmental Change in Madagascar / B.D. Patterson, S.M. Goodman, and J.L. Sedlock (eds.). Chicago, 1995. P. 6.
- Burness, G.P., Diamond, J., Flannery T. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size // PNAS. 2001. Vol. 98. N. 25. P. 14519.
- Burney, D. A., Ramilisonia. The Kilopilipitsofy, Kidoky, and Bokyboky: Accounts of Strange Animals from Belo-sur-mer, Madagascar, and the Megafaunal «Extinction Window» // American Anthropologist. 1999. N 10. P. 957.
- Decary, R. La faune malgache. Paris: Payot, 1950. 236 p.
- Durrell, G. The Aye-Aye and I. A rescue mission in Madagascar. Simon & Schuster, 1992. 175 p.
- Flacourt, E. de. Histoire de la grande isle de Madagascar, composée par le sieur de Flacourt, avec un relation de ce qui s'est passé les années 1655, 1656, et 1657 non encore veue par la première impression. Paris: Clouzier. 1661. P. 151—159; 163—167.
- Godfrey, L.R., Jungers, W.L., Reed, K.E., Simons, E.L., Chatrath, P.S. 1997. Subfossil lemurs // Natural Change and Human Impact in Madagascar / Goodman, S.M., Patterson, B.D. (eds.). Washington: Smithsonian Institution Press, 1997. P. 218—256.
- Hinton, H., Dunn, A. Mongooses: their Natural History and Behavior. Edinburgh & London: Oliver & Boyd Ltd., 1967.
- Jungers, W.L., Godfrey, L.R., Simons, E.L., Chatrath, P.S., Rakotosamimanana B. Phylogenetic and functional affinities of Babakotia (Primates), a fossil lemur from northern Madagascar // PNAS. 1991. N 88. P. 9082—9086.
- MacPhee, R.D.E. Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorycteropus*, and a diagnosis of a new order of eutherian mammals // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1994. N. 220.

Rakptoarisoa, J.-A., Radimilahy, C. Impacts on the environment in southern Madagascar: an archaeological perspective // Urban landscape dynamics and resource use. A symposium to discuss a framework for south-south-south co-operation. Abstracts. Uppsala, 2003.

Simons, E.L., Burney, D.A., Chatrath, P.S., Godfrey, L.R., Jungers, W.L., Rakotosamimanana, B. AMS 14C Dates for extinct lemurs from caves in the Ankarana Massif, northern Madagascar // Quaternary Research. 1995. N. 43. P. 249—254.

Sussman, R. W. and Tattersall, I. 1986. Distribution, abundance, and putative ecological strategy of *Macaca fascicularis* on the Island of Mauritius, Southwestern Indian Ocean. *Folia Primatologica*. 1986. N. 46. P. 28—43.

Tattersall, I. Notes on the Cranial Anatomy of the Subfossil Malagasy lemurs // *Lemur biology* / Tattersall, I., Sussman, RW (eds.). New York, 1975. P. 111—124.

Trouessart, E.-L. *Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium*. Berolini, 1904. 930 pp.

Wallace, A.R. *Die geographische Verbreitung der Thiere*. Dresden, 1876. S. 295.

Wallace, A.R. *Natural selection and tropical nature*. London: MacMillan, 1891. 492 p.