

. Зоогеография

Лекция 1 – Введение

Зоогеография - наука, изучающая распространение животных на земном шаре и устанавливающая общие закономерности этого распространения. Основным объектом зоогеографии служит фауна, иначе говоря, исторически сложившаяся совокупность видов животных, населяющих какую-нибудь область (будь то целый материк, остров или любой географический район) и входящих во все ее биоценозы. Кроме того, зоогеография изучает и ареалы, т. е. области распространения отдельных видов, родов или других систематических групп животных.

Общеизвестно, что животный мир тундры резко отличается от животного мира широколиственного леса, пустыню населяют одни виды, а тайгу - другие, наконец, в океане мы встречаем совершенно особые формы, не живущие на суше. Это объясняется разными условиями среды обитания, в первую очередь климатом и характером растительности.

Однако есть ряд отличий в характере фаун, объяснить которые только особенностями среды обитания нельзя. К примеру, области влажных тропических лесов Южной Америки, Африки и Азии с одинаковым климатом и очень сходным типом растительного покрова населяют разные фауны. Причины их кроются в истории формирования фаун названных материков: длительное развитие фаун в условиях изоляции приводит к появлению коренных различий между ними. Если же между двумя участками земного шара существует связь и возможен обмен животными, то на громадном протяжении возникает сходная фауна.

Отсюда следует вывод, что распространение животных на земном шаре можно объяснить, учитывая не только ныне действующие условия среды, но и условия прошлых эпох, т. е. историю земной коры.

Вполне правомерно говорить и о практическом значении зоогеографии, особенно сегодня, когда антропогенные факторы воздействия на биосферу выходят на один уровень с природными, т.е. антропогенный фактор становится мощной силой в расселении животных. Зоогеография призвана прогнозировать всевозможные в животном мире перемены, чтобы предупредить исчезновение редких видов. Одной из проблем современной зоогеографии и ее изучения следует

считать изучение всевозможных причин и путей изменения фауны.

1 Предмет и задачи зоогеографии

1.1 Цели и задачи зоогеографии

Основными направлениями исследований в зоогеографии являются, во-первых, выяснение современного распространения животных на планете, во-вторых, выявление причин различий между фаунами разных частей земного шара и, в-третьих, обнаружение закономерностей, которые регулируют или регулировали в прошлом расселение животных из центров их происхождения. Одновременно зоогеография освещает географическую точку зрения на процесс эволюции животных.

Вполне правомерно говорить и о практическом значении зоогеографических работ, особенно сегодня, когда человек с его технологическими средствами воздействия на биосферу выходит на один уровень с природными силами, изменяющими облик нашей планеты. Развитие средств и путей сообщения приводит к тому, что антропоический фактор становится мощной силой в расселении животных. Напомним в этой связи историю расселения колорадского жука в Европе, европейских видов животных в Новой Зеландии и Австралии, малярийного комара в Бразилии, не знавшей малярии до завоза этого комара из Африки.

Откликаясь на запросы народного хозяйства, зоогеография призвана прогнозировать все возможные перемены в животном мире, чтобы предупредить исчезновение редких видов, прежде всего ценных. Велико ресурсоведческое значение зоогеографии, особенно для пушного и морского промыслов, оценки охотничьих территорий, для медицины.

Важна роль животных и как индикаторов изменений окружающей среды, обусловленных, в частности, ее загрязнением.

Одной из центральных проблем современной зоогеографии следует считать изучение всевозможных причин и путей изменения фауны - от природных до антропоических. В связи с этим зоогеография ставит перед собой следующие задачи.

1. Изучение ареалов - областей земного шара, населенных популяциями определенных видов.
2. Выявление причин, определяющих характер географического

распространения животных организмов.

3. Изучение закономерностей формирования фаун под влиянием природных и антропогенных факторов.

4. Прогнозирование изменений животного мира в обозримом будущем для предотвращения обеднения его видового состава или сдвига последнего в нежелательную для человека сторону.

В настоящее время зоогеография, объединяясь со многими естественными науками, успешно решает эти задачи.

1.2 Из истории зоогеографии

Зоогеография как наука в строгом смысле слова является детищем XIX в. Становление и развитие ее обусловлено накоплением фактов прежде всего в области биологии и географии и их акмеозом.

Крупный биолог и зоогеограф М.А. Мензбир первым в отечественной литературе (1882) предложил выделить четыре этапа развития зоогеографии, отражавшие отношение ученых к вопросам о происхождении и развитии органического мира Земли. Его периодизация, по существу, относилась к истории биологии в целом. Мензбир различал периоды, связанные: 1) со слепой верой в истину библейской догмы о сотворении мира, 2) с господством теории катастроф, 3) с отказом от теории катастроф и распространением принципа актуализма, 4) с победой дарвиновского учения об эволюции.

Американские биогеографы, в частности Л. Стюарт (1957), выделяют в истории зоогеографии три периода.

Первый из них связан с работами К. Линнея, заложившего основы систематики животных. Протяженность периода - почти столетие. Для него характерны описания распределения на Земле различных групп животного царства. К этому же периоду относились и первые попытки районирования, т. е. выделения зоогеографических областей.

Второй период начался с появлением эволюционного учения Ч. Дарвина. В это время зоогеографы, продолжая изучение и описание географического распространения животных, уже пытаются объяснить возникновение характерных сочетаний видов (фаун), основываясь на эволюционной теории.

Наконец, третий период, начавшийся в XX в. и продолжающийся в настоящее время, характеризуется прежде всего «экологизацией» зоогеографии, т. е. изучением среды обитания животных и учетом взаимодействий между организмом и средой. К этому же периоду относится и влияние на биогеографию генетических принципов, предложенных Г. Менделем.

Уточнение истории зоогеографии и ее периодизации принадлежит советским биогеографам А. Г. Воронову (1963) и Г. В. Наумову (1969), которые придерживались точки зрения Мензбира. Именно эта усовершенствованная периодизация служит основой представленного здесь исторического очерка. Но сначала обратимся к предыстории зоогеографии.

В трудах Аристотеля (384-322 гг. до н.э.), описавшего около 500 видов животных, большой интерес вызывают высказывания о медленных изменениях географической среды, поднятии отдельных участков суши при опускании других, аналогию с которыми можно найти в современных взглядах на вековые колебания земной поверхности и связанные с ними климатические изменения.

Развитие географии, связанное с именами Эратосфена (275- 194 гг. до н. э.) и особенно Страбона (63-20 гг. до н. э.), потребовало описания животных и растений, характеризующих определенный участок земной поверхности.

Эпоха Римской империи оставила нам многотомный труд Плиния Старшего (23-79 гг. н.э.) «Естественную историю», два тома которой посвящены живым организмам. Нового, впрочем, у Плиния оказалось мало. В основном это были сведения, почерпнутые из работ Аристотеля, с добавлением фантастических известий о несуществующих организмах.

Установление господства христианской церкви и падение Римской империи в V в. н. э. привело к упадку наук и забвению наследства античных ученых.

Лишь на Востоке арабы, позаимствовав многие знания у разоренной ими античной цивилизации и став ее преемниками, вносили в науку и свои собственные наблюдения. Большой интерес представляют труды таджикского ученого Абу-Али Ибн-Сины (980-1037), который собирал в своем «Каноне» практически все естественно-научные знания того времени и в том числе привел массу ценных сведений о животных Средней Азии.

В эпоху Возрождения (XIII-XVI вв.) произошел культурный переворот во всех

областях жизни и деятельности людей, чему в немалой степени способствовало стремление ряда стран к расширению рынков. В этот период пробуждается интерес к географическому знанию. Итальянец Марко Поло, совершивший путешествие в Монгольское ханство через территорию современной Средней Азии, оставил описание трех народов и стран, которые ему довелось посетить за 24 года странствий (1271-1295), где также содержится немало достоверных сведений о природе и животных Азии.

Необходимо отметить и русских землепроходцев. Им мы обязаны первыми знаниями о животном мире Сибири, главным образом о пушных зверях. Сейчас мы судим о былом распространении соболя по «отпискам» так называемых служилых людей. Первые сведения о фауне Байкала, в частности о нерпе, доставил Василий Власьев, а Савва Есипов привел целый список сибирских животных, куда входили олень, лось, козел, лисица, соболь, россомаха, бобр и др. На северо-востоке Сибири первооткрывателями были обнаружены моржовые лежбища. В 1665 г. Юрий Селиверстов описал миграцию кеты в реке Анадырь, причем подметил, что идущая из моря на нерест кета погибает в верховьях реки. А Владимир Атласов связал питание соболя, лисицы и выдры с обилием в реках кеты. Это были настоящие фаунистические заметки. Пробывший 15 лет в Сибири (1661-1676) Юрий Крижанич написал «Историю Сибири», где дал характеристику ее трем зонам («трем климатам») - тундре, тайге, степи, описав климат, растительность и животный мир каждой из них. Это была первая биогеографическая работа по Сибири.

XVII в. для естественных наук был эпохой главным образом описательной. Естествоиспытатели собирали фактический материал, коллекционировали, совершенствовали методы исследований. Однако попыток систематизировать данные о географическом распространении животных почти не было.

В 1605 г. Виртсен произвел анализ фауны Британских островов и европейского континента, сделав правильный вывод о тождестве животных Англии, Северной и Западной Европы. Сходство Виртсен объяснял недавней связью этих континентов, датируя ее временем «после потопа», в который верил тогда не только он.

Подобную работу в 1660 г. провел английский капитан Симпсон. Он исследовал Фолклендские острова и сравнил распространенных там лисиц с южноамериканскими. Они оказались сходными. Симпсон делает аналогичный

предыдущему выводу - Фолклендские (Мальвинские) острова соединялись некогда с Южной Америкой. Но оба вывода остались в то время практически незамеченными. Даже в XVIII в. факты географического распространения организмов все еще объяснялись исходя из религиозной догмы о сотворении мира.

Начало XVIII в. ознаменовалось трудами нескольких научных экспедиций. Особое место среди них занимает вторая камчатская экспедиция (1733-1743) Витуса Беринга. Ее участник Г. Стеллер исследовал фауну и флору Сибири. Он, в частности, открыл и описал морскую корову - млекопитающее семейства дюгоневых, обитавшее на мелководьях у Командорских островов. С. П. Крашенинников, также участвовавший в этой экспедиции, дал характеристику природы Камчатки, прежде всего ее животного населения.

Натуралист И. Гмелин, член Петербургской академии наук, в 1733-1743 гг. исследовал области к востоку от Байкала и бассейн Лены. Он первым обратил внимание на то, что Западная и Восточная части Сибири отличаются одна от другой, и границу между ними провел по Енисею.

В первый период развития зоогеографии, охватывающий вторую половину XVIII в., появились труды многочисленных исследователей-натуралистов. Они были обобщены работами знаменитого шведского ученого Карла Линнея (1707-1778) - основателя научной систематики растений и животных. Однако будучи приверженцем библейской догмы о сотворении животных в раю, расположенном в междуречье Тигра и Евфрата, Линней предложил гипотезу о том, что местом творения была высокая гора на острове, расположенном в тропиках. У ее подножия, согласно Линнею, были сотворены тропические виды животных, выше, соответственно изменению климата в верхних поясах гор, - виды умеренной зоны, еще выше - полярные и т. д. Когда остров соединился с материком, все виды расселились по «своим», уже широтным, климатическим зонам Земли.

М. В. Ломоносов одним из первых высказал идею исторического развития Земли, распространив ее как на земную кору, так и на органический мир. К примеру, он считал, что обнаружение ископаемых морских моллюсков на вершинах гор служит доказательством того, что в этих районах когда-то располагались морские бассейны.

В этот период развития зоогеографии появились фаунистические описания

крупных районов земного шара, что породило вопрос о причинах различия фаун. Высказывались предположения, что изменения животного мира Земли шли параллельно геологическим изменениям. Это был период накопления материалов, позволивших высказать гипотезу не только о смене фаун, но и об эволюции видов.

Второй период в развитии зоогеографии датируется концом XVIII - первой половиной XIX в. Его обычно называют периодом господства теории катастроф.

Совсем отрицать изменения растительного и животного мира Земли при обилии имевшихся палеонтологических фактов было уже невозможно. Для согласования с библейской догмой об актах творения возникла компромиссная теория катастроф, согласно которой творец создает органический мир каждой геологической эпохи заново, специальным актом творения, затем все живое гибнет в результате грандиозной мировой катастрофы, после чего наступает новый акт творения.

Блестящий представитель науки конца XVIII в. Жорж Бюффон (1707-1788), автор многотомной «Естественной истории», признавал быстрые изменения поверхности земли, зависимость распределения животных и растений от размещения морей и суши, значение горных хребтов и больших водных пространств как преград к расселению животных и высказал ряд важных биогеографических положений. В то же время он придерживался теории катастроф, говорил о существовании семи геологических эпох, которые разделялись гигантскими катастрофами, уничтожавшими органический мир предыдущей эпохи. Правда, Бюффон отрицал полное уничтожение видов, допускал выживание части их и последующее пополнение за счет вновь созданных.

В законченном виде теория катастроф была сформулирована в начале XIX в. Жоржем Кювье (1769-1832), а в наиболее крайней форме представлена в работах его ученика д'Орбиньи.

В первом периоде развития зоогеографии трудами Ж. Бюффона, Е. Циммермана и П. С. Палласа было заложено направление, которое потом назовут фаунистическим или региональным.

В 1777 г. немецкий ученый Е.Циммерман опубликовал книгу «Опыт зоологической географии», где основательно изложил сведения о миграциях животных и ввел термины «зоогеография» и «географическая зоология». Первая, по

Циммерману, изучает различные части земного шара с точки зрения их животного населения, а вторая занимается установлением причин распространения животных. Задачами зоогеографии Циммерман считал объяснение современного и прошлого распространения животных, определение центров расселения. В отличие от Линнея он полагал, что каждый вид имеет свой центр творения. По сути, мы вправе считать Циммермана основателем зоогеографии как науки.

Огромный вклад в развитие зоогеографии внес российский академик П.С.Паллас (1741—1811), который вместе со своими учениками совершил ряд путешествий и собрал огромный фактический материал по фауне и флоре востока европейской части России, а также Сибири и других территорий. Большое внимание Паллас уделял особенностям обитания и распределения животных. Он является одним из первых биогеографов, применявших экологические исследования.

На этот же период приходятся и первые попытки установления естественных фаунистических областей, предпринятые И.Миндингом (1829), А.Вагнером (1844) и др.

Итогом зоогеографических исследований данного периода явился труд Л. Шмарды «Географическое распространение животных» (1853). Это была сводка всех известных тогда факторов распределения фауны. Шмарда заложил фундамент экологического направления в зоогеографии, поскольку полагал, что распределение животных обуславливают факторы среды - свет, температура, пища и т. п. По теоретическим взглядам он был катастрофистом и не признавал идеи эволюции даже после выхода трудов Дарвина.

К началу **третьего периода** (середина XIX в.) ученые стали отказываться от теории катастроф. Во многих работах уже появляются мысли о постепенной эволюции облика Земли. В 1832 г. увидела свет книга английского геолога Ч.Лайеля (1797—1875) «Основы геологии». Она нанесла серьезный удар по теории катастроф и вместе с тем подготовила почву Дарвину для разработки научной теории эволюции. Лайель утверждал, что для изменения поверхности земного шара не требуется гигантских катастроф или иного вмешательства высшей силы и, принимая во внимание возраст нашей планеты, мы должны допустить, что постепенные, незаметные процессы, такие, как образование оврагов, размыв береговой линии, разрушение каменных пород под действием солнца, воды, ветра и т. п., за тысячи и

миллионы лет могут привести к появлению иных форм рельефа, смене суши морем и т. п. «Настоящее есть ключ к пониманию прошедшего», - вот убеждение Лайеля. Изучение процессов, протекающих на Земле в настоящее время, достаточно для суждения о тех же процессах и условиях среды прошлых геологических эпох. Поэтому причинами резких изменений в составе ископаемых фаун, которые объяснялись губительными катастрофами, Лайель считал вековые колебания суши и моря и вызванные ими переселения животных. Он утверждал, что фауны прошлых периодов генетически связаны друг с другом. Эта точка зрения получила наименование «принципа актуализма». Лайел, хоть и не сразу, стал убежденным сторонником Дарвина.

Идеи, подобные лайелевским, возникали и раньше. Так, еще в 1822 г. русский академик К.М.Бэр в докладе «Как развивалась жизнь на Земле» выдвинул гипотезу о постепенном развитии природы от низших ее проявлений до человека. Бэр утверждал, что история животного мира древнее истории человечества, а история Земли древнее, чем история животного мира. Позже, в 1834 г., с эволюцией животных Бэр уже связывает их географическое распространение.

Из работ, где нашел воплощение принцип актуализма, нужно назвать книгу английского биогеографа Э. Форбса «О связи между распределением существующей фауны и флоры Британских островов и геологическими изменениями в эпоху делювия» (1846). Форбс на много десятилетий определил развитие биогеографии, применив почти современные методы исследования. Для выяснения генезиса фаун он рекомендовал изучать геологические данные, начиная от современных и переходя к предшествующим эпохам, а не наоборот, как это делали до него. Форбс доказал, что в видовом составе организмов, населяющих Британию, можно распознать следы пяти типичных флор и фаун различной древности, которые последовательно сменяли друг друга, начиная от миоцена. Появление ряда видов растений и животных он объяснил бывшими материковыми связями Британии с Францией, Испанией и Скандинавией. Форбс был одним из первых биогеографов, исследовавших фауну и флору окружающих Британию морей.

Блестящим представителем биогеографии данного периода был швейцарский ботаник Альфонс Декандоль. Хотя он не касается проблем зоогеографии, его

методология представляет огромный интерес, как для ботаников, так и для зоологов. Опираясь на методику Форбса, Декандоль изучал распределение и распространение растений, учитывая условия окружающей среды, и предложил новый метод исследования. Он считал, что к помощи геологических данных нужно обращаться только тогда, когда современные физические условия не дают ответа для истолкования тех или иных явлений. Декандоль указывал на необходимость тщательного изучения видовых ареалов - основного и надежного материала для установления регионов флоры. Результаты своих наблюдений Декандоль опубликовал в «Географии растений» (1855) - самом выдающемся произведении додарвиновского периода развития биогеографии.

К четвертому периоду (60-е гг. XIX в.) биогеография подошла к научному объяснению причин распространения организмов. Тем не менее, представление о непрерывности эволюционного процесса, о происхождении современных фаун от давно исчезнувших для подавляющего большинства ученых первой половины XIX в. оставалось чуждым, несмотря на то, что оно было вполне убедительно аргументировано Ламарком в «Философии природы» (1809).

После выхода в свет труда Дарвина «Происхождение видов» (1859) стало ясно, что только эволюционное учение дает возможность понять причины, обусловившие современное распространение животных и растений, поскольку организмы в такой же степени подвержены медленным и постоянным изменениям, как и физико-географические условия, в которых они находятся. Из этого следует, что изменение видов тесно связано с изменением среды их обитания.

Новые идеи привели к бурному развитию биологических наук, в том числе и биогеографии, факты которой были использованы Дарвином в качестве доказательств эволюции.

Изучая характер распространения животных на островах вблизи Южной Америки, Дарвин пришел к выводу, что его можно объяснить лишь изменением видов во времени, так как разница между видами, населяющими острова, тем больше, чем значительнее и длительнее их географическое разъединение. Дарвин внес большой вклад в развитие биогеографии, показав роль географических преград для формирования эндемичных видов и своеобразных фаун, примером которых является фауна Галапагосских островов. Он доказал возможность заселения

территорий организмами за счет случайных заносов - ветром, морскими течениями, перелетными птицами и другими способами. Дарвин также подтвердил и четко сформулировал закон о едином центре происхождения каждого вида. Разрывы между частями ареала одного вида он объяснил вымиранием его представителей в промежуточных районах. Только после Дарвина стало возможным развитие направления, которое изучает эволюцию фаун и называется исторической (генетической) зоогеографией. Историческая зоогеография получила мощное развитие в трудах К. Рютимейера и А. Уоллеса.

В работе «О происхождении животного мира» Рютимейер (1867) на основании палеонтологических данных и фактов современного распространения животных сделал попытку выделить на Земле фаунистические слои различной древности. Наиболее древней он считал фауну Мирового океана - колыбели жизни, утверждая, что от нее произошли обитатели пресных вод и суши. Из сухопутных фаун к самой древней он относил австралийскую с ее однопроходными и сумчатыми, являющимися потомками мезозойской фауны. К более молодым Рютимейер причислял африканскую и индийскую фауны (третичный возраст), а к самой молодой - мало изменившуюся ледниковую фауну Северной Америки и севера Старого Света.

Знаменитый сподвижник Дарвина Уоллес, самостоятельно пришедший к идее естественного отбора как главного фактора эволюции организмов, опубликовал двухтомный труд «Географическое распространение животных» (1876), в котором обобщил огромный зоогеографический материал, в том числе и данные палеонтологии о прошлом распространении видов. Уоллес использовал метод, предложенный Декандалем, тщательно изучив ареалы видов и более высоких таксономических единиц (родов, семейств), и, кроме того, учел историю происхождения фаун различных частей Земли.

В 1875 г. П.Склэтер статистическим методом установил естественные зоогеографические области Земли. Вместо бессистемного выделения мелких зоологических областей он обосновал существование небольшого числа крупных областей, характеризующихся эколого-фаунистической общностью.

Видоизменяя зоогеографические области Склэтера, Уоллес выделил 6 основных фаунистических: Палеарктическую, Эфиопскую, Восточную (Индо-

Малайскую), Австралийскую, Неотропическую и Неарктическую. Каждая из них членилась на несколько подобластей. Уоллеса считают основоположником исторической зоогеографии, хотя по справедливости эту честь он должен делить с Рютимейером. Однако Уоллес мало внимания уделял экологическим факторам, воздействующим на распространение организмов.

Основоположником экологической зоогеографии по праву надлежит считать нашего соотечественника Н.А. Северцова (1827- 1885). Еще в додарвиновские времена в монографии «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855) Северцов, применив оригинальный метод, установил связь между особенностями фауны и теми физико-географическими условиями (климат, почва и т.п.), в которых она живет и развивается. Распространение и миграция животных объяснялись им исключительно на основе экологических факторов современности. В следующей крупной работе «Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных» (1873) Северцов обобщил материалы своих среднеазиатских экспедиций и пришел к выводу, что нынешнее распространение животных объясняется не современными, а давно прошедшими географическими и физическими условиями, которые открывает геология. Он выделил группировки животных по районам их первоначального возникновения и распространения: среднеазиатские, евросибирские, южноазиатские и т.д. Так в труде Н.А.Северцова объединились экологическое и историческое направления в зоогеографии. На экологических принципах им было построено зоогеографическое районирование Палеарктики (1877), где за основу приняты ландшафтные зоны тундры, тайги, переходной, пустынной и прибрежной зон.

И Уоллеса, и Северцова можно считать основателями эволюционной зоогеографии. Северцовское направление развивали его ученики М.А.Мензбир и П.П.Сушкин.

Мензбир (1855-1935) разработал зоогеографический метод, согласно которому зоогеограф должен начинать с изучения видового состава, переходя от настоящего к прошлому. При районировании следует руководствоваться наличием или отсутствием видов, типичных для областей. Выделенные по фаунам зоогеографические единицы должны иметь разное значение, так как фауны разных стран весьма отличаются друг от друга. На основе принципов зоогеографического

районирования Мензбир выделил следующие зоогеографические единицы: область, подобласть, провинция, округ, участок, местоположение. При выделении областей он принимал во внимание богатство фауны и ее историческое прошлое. Прочие более мелкие единицы ученый выделял на основании современного состояния фауны, поскольку они в большинстве одинакового возраста и в их развитии огромную роль играет различие стаций. Разница в составе фаун устанавливалась при сравнении центров единицы, а не переходных полос.

П.П.Сушкин (1868-1928), гармонично объединяя экологическое и историческое направления в зоогеографии, разработал картину эволюции фаун Сибири и Центральной Азии. Он предложил гипотезу о былом существовании мощного центра формирования сухопутной фауны, располагающегося на северо-востоке Азии, - Берингии, которая соединяла северо-восток Азии и северо-запад Северной Америки. Этим он и объяснял большое сходство фаун севера данных материков.

Гипотеза Сушкина была в дальнейшем разработана Б. К. Штегманом. Его работа «Основы орнитологического разделения Палеарктической области» (1938) замечательна попыткой разрешить трудности детального зоогеографического районирования суши путем проведения линейных границ. В качестве основных структур зоогеографии он рассматривал не региональные единицы, границы между которыми проводились относительно произвольно и статично, а изменяющиеся во времени и пространстве сосуществующие или антагонистические «типы фаун». При этом области взаимопроникновения двух фаун он обозначал на картах отдельными мазками соответствующих цветов. Почти одновременно с подобным предложением выступил зоогеограф В. Рейниг, который под «типом фауны» (или «кругом фауны», по терминологии многих зарубежных зоогеографов) подразумевал комплекс видов, принадлежащих к одному общему центру распространения.

Северцовское направление успешно развивал и крупный энтомолог А. П. Семенов-Тянь-Шанский. Ему принадлежит основательно разработанная схема зоогеографических подразделений Палеарктики вплоть до провинций.

Л. С. Берг продолжил и развил намеченное Северцовым ландшафтное расчленение Палеарктики, связав ландшафты с определенными комплексами животных и растений. На основе распространения пресноводных рыб он первым

произвел районирование Палеарктики. Им объяснен ряд зоогеографических парадоксов. К примеру, в статье «Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха» (1920) он выдвинул учение о биполярности, развивая его в биогеографическом и палеогеографическом направлениях. Известно, что ареалы ряда морских животных располагаются в умеренных широтах Северного и Южного полушарий с перерывом в тропиках. Такую разобщенность Берг объяснял событиями, происходившими во время ледникового периода. Аналогичным было и его учение об амфибореальности, т. е. о нахождении тех или иных видов и родов «на западе или на востоке умеренных широт и отсутствии посередине». Причина подобного распространения кроется также в палеогеографических условиях прошлых геологических эпох. Интересные зоогеографические проблемы решались Бергом при объяснении фаунистических загадок Каспия и Байкала. Вполне современно звучат высказывания Л. С. Берга о необходимости различать два принципа районирования моря: зонально-географическое и собственно зоогеографическое. В первом случае основой является зона, во втором - иерархические единицы: области, подобласти, провинции, которые выделяются по степени сходства (видового, родового и т. д.) их фауны.

Итак, во второй половине XIX в. и в первые десятилетия XX в. в науке преобладающее значение получило историческое направление. Наряду с этим первая половина XX в. ознаменовалась усилением связи биогеографии с экологией.

Учет экологических факторов с целью объяснения закономерностей распространения видов в какой-то степени был характерен для многих работ и в прошлом. Это было особенно типично для России с ее громадными пространствами и сочетанием разнообразнейших условий среды. Впоследствии необходимость связи биогеографии с экологией диктовалась практическими соображениями. Исследование географического распространения видов показывало, что внутри ареала существуют формы со своеобразными местными особенностями, зависящими от сочетаний факторов географической обстановки. В результате тесных взаимоотношений биогеографии с экологией появились экологическая зоо- и фитогеография. Примером слияния зоогеографических идей с экологическими может служить книга А. Н. Формозова «Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР» (1946). Тесное переплетение двух

наук приводит к тому, что отдельные зоогеографы, как, впрочем, и геоботаники, не видят разницы между экологией и биогеографией. Такое положение весьма характерно для американской биогеографии, хотя необоснованность его давно подмечена самими американскими учеными.

Другая крайность заключается в стремлении географов превратить биогеографию в часть ландшафтоведения, т. е. сделать ее обслуживающим разделом физической географии. Пограничное положение зоогеографии и фитогеографии на стыке биологических и географических наук бесспорно. Однако объект исследования - виды животных и растений - заставляет отнести биогеографию к биологическим наукам. Для характеристики ландшафта нужно знать не столько видовой состав, т. е. фауну, сколько типичное для него животное население. Обычно это многочисленные, широко распространенные, так называемые фоновые, или ландшафтные, виды. Они и служат объектом изучения геозоологии.

В XX в. в результате обобщения огромного фаунистического материала появляются сводные монографические работы и ряд учебных руководств. Упомянем наиболее важные из них. Экологическое направление отражено в таких трудах, как «Основы экологической зоогеографии» Ф.Даля (1921-1923), «Зоогеография на экологической основе» Р.Гессе (1924), «Экологическая география животных» Р.Гессе, В.Элли и К.Шмидта (1951). Зоогеографии Мирового океана была посвящена работа С. Экмана «Зоогеография моря» (1935). Особое значение для развития зоогеографии в России и подготовки специалистов-зоогеографов имело руководство «Общая зоогеография» В.Г.Гептнера (1936). Большую ценность в нем представляет раздел, посвященный расселению животных и учению об ареале. Все последующие работы советских зоогеографов испытали на себе влияние этого труда. В вышедших впоследствии руководствах - «Зоогеография» И.И.Пузанова (1938), «География животных» Н.А.Бобринского, Л. А. Зенкевича, Я.А.Бирштейна (1946), «География животных» Н.А.Бобринского (1951) и др. - центр тяжести изложения переносился то на экологическую, то на историческую часть.

Ф.Дарлингтон (1957) на основе предложенных им методов и принципов описал характер распространения и вероятный ход расселения всех классов позвоночных животных, как водных, так и наземных. Большое внимание в ней уделяется закономерностям островного и материкового распространения животных.

Дарлингтон является противником гипотез и теорий, часто упоминаемых в исторической зоогеографии (например, теорий перемещения материков и т. п.). Он считает, что незначительные изменения в очертаниях материков вместе с более широкими, чем это обычно признается, возможностями расселения сухопутных животных через морские преграды вполне объясняют современную картину распространения основных групп животных на земном шаре.

В 1967 г. была издана большая работа Г.Деллатина «Очерк зоогеографии». Касаясь лишь попутно общих вопросов, таких как теория ареала или экологические основы зоогеографии, главное внимание он уделил морской, пресноводной и сухопутной фаунам. Весьма ценен в книге раздел, посвященный фаунистическим элементам и их значению для выяснения истории фаун.

До недавнего времени в мировой зоогеографической литературе не было руководств по зоологическому картографированию. Большинство зоогеографических работ довольствовались давно известными методами картирования ареалов животных. Методические трудности зоологического картографирования вытекают из специфики самих животных (подвижность, скрытый образ жизни, способность выбирать и создавать среду обитания, сезонные и годовые колебания численности и др.). Однако картирование животного населения особенно важно как для геоэкологических целей, так и для проведения региональных зоогеографических работ. Практическая сторона изучения распространения животных, особенно таких, как охотничье-промысловые звери и птицы, вредители сельского и лесного хозяйства, переносчики и хранители инфекционных заболеваний человека, также настоятельно требует создания специальных карт зоологического содержания. Очевидна необходимость создания зоологических карт территорий, где проводятся крупные хозяйственные мероприятия — освоение целинных земель, мелиорация ландшафтов, прокладка магистралей, размещение новых населенных пунктов.

В связи с этим следует отметить книгу Н. В. Тупиковой «Зоологическое картографирование» (1969), в которой обосновывается целое направление в науке — зоогеографическое картографирование и рассматривается методика составления зоологических карт. В книге также содержится обзор основных типов зоологических карт: ареалов и изменений их границ, населения отдельных видов,

биотопической приуроченности животных, фаунистических комплексов и животного населения.

Современный этап развития зоогеографии характеризуется возникновением нескольких ее направлений. Часть из них лежит в русле классических традиций, другие же являются принципиально новыми. Прежде всего, заслуживают внимания попытки обоснования и развития комплексной науки — биогеографии.

Наиболее последовательную позицию в этом вопросе занимает школа московских биогеографов, возглавляемая профессором А. Г. Вороновым. В подготовленных ими учебниках излагаются общие проблемы биогеографии и развернутые характеристики биомов земного шара. А. Г. Воронов определяет биогеографию как науку о географическом распространении и размещении сообществ организмов и их компонентов. Основную задачу этой науки он видит в установлении географической специфики причинных связей между средой обитания в целом и ее факторами, с одной стороны, и сообществами и их компонентами - с другой, из чего вытекает теснейшая взаимозависимость биогеографии, экологии и биоценологии, а также известное перекрывание всех трех наук. Особенностью биогеографии как самостоятельной комплексной науки он считает нацеленность ее на изучение таких проблем, как география продукции и массы живого вещества планеты, причины современного распространения сообществ организмов, географические особенности биотических отношений и антрополическое влияние человека на биомы¹ и биоты² в разных географических условиях. Наряду с этим направлением продолжает развиваться классическое фауногенетическое направление. В последние десятилетия большой вклад в развитие этого направления внесли О.Л.Крыжановский и Я.И.Старобогатов. О.Л.Крыжановский (1965) детально проанализировал наземную фауну и ее генезис такого интересного и сложного региона, как Средняя Азия, и предложил схему ее зоогеографического районирования. Я. И. Старобогатов (1970) разработал принципы и методы зоогеографического районирования применительно к пресноводным животным и уточнил ряд общих закономерностей распространения фауны внутренних водоемов.

Особое направление, выделившееся еще в 60-е гг., - островная биогеография -

¹ *Биом* — совокупность организмов и среды в определенной ландшафтно-географической зоне.

² *Биота* — совокупность организмов, объединенных общей областью распространения.

заложено в работах Престона (1962) и Мак-Артура и Уилсона (1967). Они предложили новые подходы к изучению динамики островных фаун и обратили внимание на связи между числом видов и площадью острова, на соотношения процессов колонизации и вымирания (оборот видов), а также на фаунистический коллапс. Практическое развитие это направление получило только в последнее время, главным образом в охране природы. В эпоху антропоического преобразования естественных ландшафтов остатки их, часто в виде заповедных территорий, становятся изолятами - островами в море сельскохозяйственных или урбанизированных территорий. Поэтому Престон считает, что к ним приложимы положения, применимые к настоящим островным популяциям организмов. Таким образом, в частности, можно решить вопрос о «минимальной динамичной площади» заповедника, которая обеспечит охрану видов, а также создать резерваты, состоящие из множества отдельных участков, своеобразных «архипелагов», совокупная фауна которых, как показали наблюдения, богаче, чем на единой большой площади.

В исторической зоогеографии выделилось направление, получившее название викариантной зоогеографии. Она рассматривает распространение географических изолированных таксонов как результат действия преграды, разделившей ранее единый ареал предкового таксона. Частным случаем викариантной зоогеографии является «мобилистская зоогеография», базирующаяся на представлениях о континентальном дрейфе. Ее сторонники пытаются согласовать схему филогенетического ветвления (кладограмму) с последовательностью расхождения фрагментов единого мезозойского континента Пангеи. Материал для суждения о хронологии геологических событий дает современная геофизика.

Многие вопросы и проблемы зоогеографии до настоящего времени остаются дискуссионными и оживленно обсуждаются на зоогеографических конференциях, которые регулярно проводятся в нашей стране. В настоящее время зоогеография из классической описательной науки переросла в науку остро проблемную, решающую практические задачи рационального использования животного мира.

1.3 Основные разделы зоогеографии

Зоогеографию принято делить на *регистрационную (описательную)*, *сравнительную и каузальную (причинную)*. Приступая к изучению любого фаунистического комплекса, первоначально регистрируют, по возможности, все виды, входящие в него. Затем видовую структуру фауны одного района сравнивают с таковой соседних и более отдаленных фаун. Это дает возможность выяснить место, занимаемое той или иной фауной в ряду других, ее характерные особенности, «собственные черты», т. е. степень оригинальности. В дальнейшем это позволяет судить о возрасте фауны, а также о ее былых и современных связях с другими фаунами. Однако регистрация и даже сравнение - не самоцель, а путь к выяснению причин, определяющих состав и характер фауны. Поэтому подразделения зоогеографии правильнее было бы рассматривать как этапы исследования.

Причины заселения участка территории или акватории земного шара тем или иным фаунистическим комплексом можно свести к факторам среды, действующим в настоящее время. Это могут быть условия климата, характер поверхности или тип растительности, с которым взаимодействуют животные организмы. Так как подобные взаимодействия изучает экология, соответствующий раздел каузальной зоогеографии, рассматривающий влияние среды на распространение современных животных, называется экологической зоогеографией.

Выше указывалось, что не все особенности географического распространения животных объясняются влиянием современных условий. Фаунистические комплексы развиваются во времени, и тот раздел каузальной зоогеографии, который пытается объяснить современное распространение животных причинами, действовавшими в прошлом, называется *исторической*, или *генетической, зоогеографией*. К числу таких причин относятся бывшие материковые соединения, изменения климата и растительного покрова в минувшие геологические эпохи и т. д.

Все разделы зоогеографии представляют собой единое целое и отличаются только подходом к толкованию фактического материала, предоставляемого описательной и сравнительной зоогеографией.