

## О "ТИПАХ ФАУНЫ" А.И. КУРЕНЦОВА

В.Н. Макаркин

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Благовосток

Закономерности и причины неравномерного распределения животных по поверхности Земли составляют предмет зоогеографии. Среди различных ее направлений существует (или скорее существовала) и так называемая экологическая зоогеография, которая изучает распространение целых сообществ животных, в частности фаунистических комплексов или "фауны". Алексей Иванович Куренцов был ярким представителем этого направления в зоогеографии.

В данном сообщении будет проанализировано положение, лежащее в основании концепций экологической зоогеографии, — существование относительно обособленных комплексов животных — типов фауны. В настоящее время это направление в зоогеографии практически перестало развиваться, но осталось невыясненным до конца, в какой мере эти представления были верны или нет. Совершенно очевидно, что не существует полностью правильных или совершенно неверных теоретических концепций. Все они лишь в большей или меньшей степени отражают реальные связи между явлениями. В этом плане интересно высказывание Чарльза Дарвина: "При научных исследованиях позволительно придумывать какую угодно гипотезу и, если она объясняет обширные и независимые друг от друга ряды фактов, то это обстоятельство тотчас же возводит ее на степень осветительной теории" (Дарвин, 1900).

Представления А.И. Куренцова об объеме и количестве существующих на Дальнем Востоке фаун в течение его долгой научной деятельности несколько изменялись, но это не касалось самой проблемы их существования: фауны, как фаунистические комплексы, а не как списки видов, всегда подразумевались реально существующими. Приведу одно из наиболее ясных и конкретных определений фауны, данное А.И. Куренцовым (1959): "Под типом фауны мы понимаем такой комплекс животного мира, который на определенном и достаточно обширном пространстве суши объединяется более или менее близкими экологическими условиями обитания и исторически сложился под влиянием общих геологических процессов". В качестве синонимов типа фауны А.И. Куренцов употреблял и такие словосочетания, как экологический тип фауны, экологически обусловленный тип фауны, ландшафтный комплекс, зона фауны для характеристики единиц и тех же комплексов животных. Подчеркнем особенность этих определений — экологическая обусловлен-

ность выделяемых фаунистических группировок. Это характерно для взглядов А.И. Куренцова. Уже в начале своей научной деятельности он ставил перед собой задачу найти "решение вопроса о прошлом фауны, основываясь на экологическом изучении последней" (Архив ДВО, полевой дневник за 1928 г.). И в последующие годы стремление "разрешить многие зоогеографические вопросы на экологической основе" отчетливо доминировало в его творчестве (Куренцов, 1959).

Использование термина фауна в том же смысле, в каком его употреблял А.И. Куренцов, было широко распространено в первой половине нынешнего века. Например, в известном учебнике зоогеографии Н.А. Бобринского и соавторов (1946) читаем: "В узком и строго научном смысле под фауной понимают исторически сложившийся комплекс животных, объединенных общностью области распространения". В этом же смысле понимал фауну и Б.К. Штегман (1936), а позднее Де-Латтин — автор наиболее известного немецко-язычного учебника по зоогеографии (Lattin, 1967).

Возникновение и, можно сказать, исчезновение концепции типов фауны, по моему мнению, в значительной степени связано со сменой господствующих парадигм. Б.М. Миркин (1984) установил существование в истории фитоценологии в XIX веке двух парадигм: господство сначала организмистской, а затем (в настоящее время) континуальной. Первая парадигма доминировала, по его мнению, с 1910 по 1960 гг. (эти границы, естественно, достаточно условны). Я думаю, организмистская парадигма господствовала не только в фитоценологии, но влияла и на все другие концепции в различных областях экологии, зоогеографии, фаунистике и т.д. и сама, в свою очередь, отражала господство в биологии тех десятилетий принцип дискретности. Яркий пример смены этих парадигм — развитие теории экологической ниши. Она возникла в 1917–1924 гг. в рамках организмизма, т.е. на признании дискретности сообществ и эквивалентности их структуры. И функциональная ниша Элтона (Elton, 1927) и топографическая ниша Гринелла (Grinnell, 1917; Grinnell, Storer, 1924) представляли собой некие выделы или в структуре сообществ или в среде, существующие независимо от заполняющих их видов. Видов может где-то не быть, но ниши как потенциальные, свободные, будут существовать. Смена организмистской парадигмы континуалистской была ознаменована появлением работ Д.И. Хатчинсона, в которых экологическая ниша стала рассматриваться как некая интегральная экологическая характеристика данного вида, что, естественно, не оставляло места для свободных ниш (Hutchinson, 1957). Как следствие, изменились и

представления о структуре сообществ. Если раньше подчеркивались общность их структуры и принципиальная эквивалентность независимо от входящих видов, т.е. структура сообществ определяется "сверху", то теперь все чаще стали говорить, что структура сообществ определяется "снизу", через взаимодействие конкретных видов. Интересно почти точное совпадение времени существования органицистской парадигмы и в фитоценологии и в нишевой теории. Интересно и то, что Дж. Гринелл, основатель теории ниши, рассматривал нишу в одном ряду с фауной, при этом фауна понималась в том же смысле, что и у А.И. Куренцова. Этот ряд включает область, зону, фауну, ассоциацию и нишу и восходит еще к работам Мэриам по разделению "ареал жизни" на дискретные области (зоны) (см. Кашкаров, 1933).

Таким образом, появление концепции дискретных фаун было вполне нормальным и логичным в период господства органицистской парадигмы, как и ее постепенное угасание, начиная с 60-х годов. Эта фаунистическая концепция отражала доминирующие органицистские представления более общего характера, а не результат обобщения фактических данных. Как тогда, так и теперь практически не анализируется степень ассоциируемости видов в пределах фауны, есть ли основания для признания дискретных фаунистических группировок. Работы А.И. Куренцова, нужно признать, в этом плане носили схематический характер. Особенности данной фауны иллюстрировались некоторыми видами-индикаторами, лучше других соответствующими принятой концепции.

А.И. Куренцов выделял на Дальнем Востоке 5 или 6 типов фауны. В первом случае это фауны (1) смешанных и широколиственных лесов, тайги, (3) тундры, (4) степей и (5) высокогорного пояса. Во втором случае - (1) маньчжурская (приамурская) фауна, (2) охотско-камчатская, (3) ангарская, или восточносибирская, (4) берингийская, (5) даурско-монгольская и (6) высокогорная. Иногда выделялась и так называемая фауна переходного пояса Сихоте-Алиня. Нетрудно заметить, что в целом перечисленные "фауны" характеризуют животное население крупных растительно-ландшафтных выделов или даже целых природных зон. Однако, как будет показано ниже, эта связь не столь прямолинейная и однозначная. Но, прежде чем пытаться определить степень "кривизны" этой связи, необходимо отметить, что у самого А.И. Куренцова по-видимому, не было четкого представления о критериях выделяемых фаун: скорее всего, они выделялись интуитивно, в соответствии с уже существовавшим в его мыслях "образом" такой фауны. Между тем определение критериев, по которым можно было

бы однозначно идентифицировать состав и границы той или иной фаунистической группировки, совершенно необходимо.

Что же объединяет виды в некоторую фауну? Если исходить из определения (см. выше), то это должны быть два основных критерия: 1 - близость условий существования на общей, достаточно обширной области, 2 - историческое единство, т.е. длительная совместная эволюция в этих условиях. Казалось бы, основным критерием объединения видов в один тип фауны должен быть исторический. Но совершенно ясно, что на практике невозможно определить исторические судьбы даже небольшой части сообщества, а исторические ковенные экстраполяции не всегда оправданы. Поэтому этот критерий является чисто теоретическим. Можно попытаться определить границы фауны по второму критерию. Для этого должна существовать дискретность в условиях существования и достаточно обширные пространства, на которых эти условия более или менее однообразны. Выделение комплекса животных только на основании этого (биоценологического) критерия будет, следовательно, определяться только границами соответствующих "экологических условий обитания", на практике - границами растительных формаций. Для такого комплекса животных был предложен термин "зооформация" (Реймерс, 1963; 1966). Под ней понимается "сообщество животного населения определенного состава ..., занимающее одну растительную формацию". "Действительно, - пишет Реймерс, - фауна и животное население соснового леса во все времена года весьма четко отличаются от зоокомплекса темнохвойной тайги". Очень близкий смысл имеет и термин "экофауна", под которой понимается вся совокупность животных, связанных с определенным типом местобитаний (Превдин, Мищенко, 1980). Следует сказать, что еще в начале века, во многих работах, особенно американских авторов и среди них В. Шелфорда, допускалось, что каждый тип растительности имеет особый группировку животных, более или менее исключительно с ним связанную (Witon, 1927). Действительно, существуют животные, связанные исключительно с определенным типом растительности, однако, как отмечал тот же Н.Ф. Реймерс, и для эвризонтных видов при всей их эвризонтности относительный количественный анализ распределения вида всегда устанавливает его предпочитаемые местообитания. Таким образом, при существовании относительно дискретных растительных группировок типа формации можно достаточно объективно определить состав и границы характерного для нее комплекса животных, и поскольку формация занимает достаточно обширное пространство суши, формально ее можно считать фауной, в понимании А.И. Куренцова. Однако в настоящее время само существование дискрет-

ных растительных объединений (фитоценозов, формаций и т.д.) - это предмет очень острых дискуссий между так называемыми континуалистами, считающими, что фитоценоз это условно установленная часть растительного континуума, и организмистами, считающими, что фитоценоз - реальная, исторически обусловленная совокупность популяций в пределах однородного местообитания и что границы фитоценозов (и, следовательно, формаций), как правило, четкие. Но даже, если бы эти границы всегда были бы четкими, зооформации и аналогичные ей группировки не являются тем же, чем являются фауны, в смысле А.И. Куренцова.

Очень важны для понимания взглядов А.И. Куренцова его ранние работы, опубликованные в середине 30-х годов (Куренцов, 1935; 1936). Так, в статье, посвященной анализу лепидоптерофауны бассейна р. Иман (Большая Уссурия), говорится о взаимоотношениях в этом регионе 3 различных фаун: "Географический анализ ... видов дает нам основание провести границу двух сталкивающихся в районе фаун ... К востоку от нее лежит так называемая охотская фауна, к западу - маньчжурская ... Наряду с этими двумя элементами фауны на Имани, как и в других частях края, мы встречаемся еще с особым комплексом видов, экологически и по распространению в районе прочно связанных с елово-пихтовыми лесами ... По своему же общему распространению они не могут рассматриваться ни охотскими, ни маньчжурскими видами. Систематически они должны быть сближены с фаунами северной Японии, Западного Китая и восточных Гималаев" (Куренцов, 1935). В другой работе этот комплекс видов был назван "южными элементом" в горной фауне, тогда как "охотские" виды составляют "северный элемент". "В лице этих "южных" видов мы должны признать особый тип фауны, элемент географически развившийся давно и в другой жизненной обстановке" (Куренцов, 1936). Эта фауна, согласно А.И. Куренцову, на Дальнем Востоке самая древняя, сформировавшаяся в условиях миоценового похолодания в Сихоте-Алине и в горах Южной Сибири и "сохранившаяся до настоящего времени как реликтовая" (там же). "Маньчжурскую фауну я понимаю как фауну более теплолюбивую и сложившуюся в своих видовых типах несколько позднее, по всей вероятности в конце плейцена" (Там же). Что касается "охотских" видов, то они иммигрировали в Сихоте-Алинь с севера в четвертичный период. Таким образом, по А.И. Куренцову, на юге Дальнего Востока (в "Уссурийском крае") сосуществуют две автохтонные фауны (более холодолюбивая фауна миоценовых и домиоценовых реликтов, позднее названная "переходной", и более молодая теплолюбивая маньчжурская фауна) и одна аллито-

ная "охотская" фауна северных иммигрантов. Позднее "переходный" комплекс был включен в состав маньчжурской фауны, и границы последней стали более размытыми: "Она содержит различные варианты фаун, отличающихся как по систематическому составу и условиям обитания, так и по геологическому возрасту и происхождению" (Куренцов, 1952).

Из приведенного анализа можно сделать несколько выводов:

1) "фауна", в понимании А.И. Куренцова, - это теоретическая концепция, а не список видов, обитающих на определенной территории;

2) сущность этой концепции заключается в признании сосуществования в современных условиях разновозрастных по происхождению видовых группировок, что отражает разные этапы развития палеарктической фауны. Характерно при этом отмеченное выше разграничение 2 фаун, связанных в горах Сихотэ-Алиня с елово-пихтовой тайгой: обе фауны являются холодолюбивыми и влаголюбивыми, но сформировавшимися в разные этапы истории Земли;

3) строго говоря, фауны в том числе, который вкладывает в них А.И. Куренцов, не могут служить основой зоогеографического районирования. В самом деле, разве можно провести границу на карте между двумя только что указанными холодолюбивыми фаунами?

Неожиданную поддержку концепция дискретных фаун может получить в экосистемной теории эволюции, развиваемой у нас, насколько мне известно, главным образом В.А. Красиловым и В.В. Жерихиным. Согласно этой концепции, экосистемы в своем развитии проходят ряд стадий и достигают наиболее устойчивой в данных условиях климаксовой стадии, на которой поддерживается динамическое равновесие, которое возможно длительное время, ему соответствует существование стабильных полихронных типов, сообществ. Но в силу ряда внешних причин, согласно В.А. Красилову (1986), или в силу имманентных свойств органической эволюции, согласно В.В. Жерихину (1987), время от времени происходит нарушения экологического равновесия - экологический кризис, когда происходит разрушение структуры сообщества. В разные периоды (стабильный или кризисный) эволюционные процессы идут по-разному. Но для нас важно отметить то, что эта теория признает устойчивость сообществ во времени. В.В. Жерихин, аргументируя это положение, связывает временную и пространственную устойчивость сообществ. "Если сообщества устойчивы и дискретны в пространстве, есть основания ожидать, что они окажутся устойчивыми и дискретными и во времени" (Жерихин, 1987). Он приводит следующие примеры целостности и

устойчивости сообществ: 1) интродуцированным животным редко удается проникнуть и закрепиться в климаксных ненарушенных сообществах, чаще всего они заселяют лишь нарушенные участки; 2) коллизия разнородных биот приводит к вытеснению одной биоты другой, но не к механическому смещению их компонентов, хотя ограниченное взаимопроникновение их все же происходит (приводится пример с судьбой биоты Южной Америки после установления в миоцене сухопутного моста с Северной Америкой). Согласно В.В. Жерихину, имеется множество аргументов в пользу весьма значительной целостности сообществ, их устойчивости в пространстве и времени, что заставляет предположить и возможность эволюции сообществ как достаточно целостной системы.

Можно привести примеры существования на обширных пространствах суши очень однородных комплексов животных, таких, как олигоценовая гиппарионовая фауна или плейстоценовая тундро-степная фауна.

В заключение этого краткого анализа можно сделать следующие выводы. В трактовке А.И. Куренцова "типов фауны" несомненно есть рациональное зерно, которое заключается прежде всего в акценте на историческую целостность фаунистических группировок. Этот комплекс (тип фауны) есть, образно говоря, некая "вертикальная структура", для которой можно указать время формирования, расцвета и угасания. Зооформация или другой фаунистический комплекс, определяемый только границами современных растительных формаций, является, в таком случае, "горизонтальной структурой". Отсюда ясно, что, как уже отмечалось, тип фауны в первоначальном понимании его А.И. Куренцовым не может быть основой для зоогеографического районирования. Последнее должно основываться или на анализе только ареалов или распространении зооформаций, но при этом должны получиться две принципиально различные схемы районирования. Одна и та же зоогеографическая провинция, выделенная на ареалогическом основании, может включать видовые группировки, относящиеся к разным "типам фауны"; справедливо и обратное - представители одной и той же "фауны" могут входить в состав разных зоогеографических провинций. Например, с одной стороны, сохранившиеся представители плейстоценового тундро-степного типа фауны распространены в различных частях Северного Полушария и, естественно, входят в состав разных зоогеографических провинций, с другой - любая зоогеографическая провинция, или подобласть, например приагурская, может содержать несколько "типов фауны", поскольку ее формирование происходило в течение многих миллионов лет и состав не может быть однородным.

## ЛИТЕРАТУРА

Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Вирштейн Н.А. География животных. М., 1946. 256 с.

Дарвин Ч. Изменение животных и растений вследствие приручения // Собр. соч. Т. 3. СПб. 1900. 572 с.

Ерехин В.В. Биоценологическая регуляция эволюции // Палеонт. журн. 1987. № 1. С. 3-12.

Кожкаров Р.Н. Среда и сообщество. М., 1933. 244 с.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток, 1986. 138 с.

Куренцов А.И. Чешуекрылые бассейна Имана и Колумбе // Вестн. Дальневост. фил. АН СССР. 1935. № 13. С. 49-70.

Куренцов А.И. Чешуекрылые Сихотэ-Алиня и вопрос о происхождении его фауны // Вестн. Дальневост. фил. АН СССР. 1936. № 20. С. 137-172.

Куренцов А.И. Материалы к фауне чешуекрылых Тернейского района и прилегающих частей побережья // Тр. Сихотэ-Алинского заповедника. 1938. Т. 2. С. 69-85.

Куренцов А.И. Западная граница маньчжурской фауны на Амуре // Изв. Всес. Геогр. о-ва. 1950. Т. 82, вып. 4. С. 380-391.

Куренцов А.И. Что такое маньчжурская фауна? // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1952. Т. 71, вып. 4 (отд. зоологии). С. 214-237.

Куренцов А.И. О зоогеографических взаимоотношениях в нижнем Приамурье // Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР. 1956. Вып. 8 (Зоология). С. 50-54.

Куренцов А.И. Вопросы зоогеографии южных частей Дальнего Востока // Зоол. журн. 1969. Т. 38. С. 153-166.

Куренцов А.И. Зоогеография Приамурья. М.; Л., 1965. 128 с.

Куренцов А.И. Зоогеография Дальнего Востока СССР на примере распространения чешуекрылых - Rhopalosera. Новосибирск, 1974. 160 с.

Миркин В.М. О парадигмах в фигоценологии // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 6. С. 749-758.

Правдин Ф.И., Мищенко Л.Л. Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии. М., 1980. 156 с.

Реймерс Н.Ф. Зоогеографическая карта лесной Сибири масштаба 1 : 10000000 // Совещ. по вопросам зоологической картографии 11-15 марта 1963 г.: Тез. докл. М., 1963. С. 120-122.



Реймерс Н.Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.; Л., 1966. 420 с.

Штерман В.К. О принципах зоогеографического деления Палеарктики на основе изучения типов орнитофауны // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. С. 524-563.

Elton Ch. Animal ecology. L., 1927. 205 p.

Grinnell J. Field tests of theories concerning distributional control // Amer. Nat. 1917. Vol. 51. P. 115-128.

Grinnell J., Storer T.I. Animal life in the Yosemite. Berkeley, 1924.

Lattin G. de. Grundriss der Zoogeographie. Jena, 1967. 602 s.

Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol. 1957. Vol. 22. P. 415-427.