

ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЯ

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЛАНДШАФТЫ ПРОШЛОГО

Профессор К. К. Флеров

Скелет позвоночных животных, и в особенности млекопитающих, дает весьма полное представление об организме, позволяя восстановить общее строение животного и функциональное значение отдельных органов. Обильно и разнообразно представленные в современной фауне млекопитающие дают богатейший материал для понимания и восстановления вымерших групп. Вследствие своей часто строгой приуроченности к определенным географическим условиям, они играют огромную роль в выявлении ландшафта прошлого. Большое разнообразие биологических типов и экологических ниш, которые занимают эти животные, делают их прекрасными индикаторами ландшафтов. Тесная связь, существующая между растительными млекопитающими и флорой, позволяет более обоснованно судить о тех условиях, в которых обитал тот или иной вид. Не надо забывать, что малейшие отклонения в составе растительности, служащей пищей млекопитающим, и способе ее добывания резко отражаются на их строении. Все это делает млекопитающих, пожалуй, одним из наилучших объектов для палеогеографических реконструкций континентов.

Большие работы, проведенные советскими палеозоологами по континентальным фаунам Советского Союза и Центральной Азии, дали обширный материал для познания жизни прошлого. Однако предстоит разрешить еще много серьезных проблем. Большой пробел состоит в полном отсутствии находок архаических млекопитающих мезозоя, известных в Западной Европе и Америке. Не говоря уже о том, что далеко не полностью выяснен состав и история развития разных групп позвоночных, населявших нашу страну, мы также мало знаем об их экологии, и особенно географическом распределении. Очень скудны наши сведения о формировании и смене ценогенезов, их распространении, связях и взаимоотношениях с комплексами других стран.

Кстати сказать, введенный акад. В. Н. Сукачевым термин ценогенез хорошо отражает понятие развития сообществ в течение геологического времени. Он вводит биоценологическое понимание процессов исторического развития органических группировок и хорошо определяет явления единства и взаимодействия геологических ассоциаций между собой и окружающей физической средой. Однако, поскольку этот термин применялся Э. Геккелем для обозначения зародышевых и личиночных приспособлений животных, свя-

занных условиями их существования, то его следует заменить. Можно обозначить развитие сообществ во времени термином ценозогенез. Аргентинский ученый О. Рейг предлагает разделить этот термин на два понятия — зооценогенез и фитоценогенез для тех случаев, когда отдельно рассматриваются явления животного и растительного мира. Он вполне обоснованно считает необходимым заменить понятие «фаунистический слой», введенное американским исследователем Д. Симпсоном для обозначения группы или сообщества животных, поселяющихся на определенной площади в определенный момент геологического времени, — термином ценохрон. Причем Рейг уточняет и расширяет это понятие следующим образом: ценохрон — это группа или сообщество животных или растений различного происхождения, которая вторгается в определенный ареал в течение определенного промежутка геологического времени.

Следует признать, что в геоботанике вопросы развития сообществ разработаны лучше, чем в зоогеографии. Пожалуй, то же относится и к палеобиогеографии. До сих пор еще полностью не установлены все задачи палеозоогеографии и ее взаимоотношения с зоогеографией.

Попробуем их определить. Во-первых, надо решить, следует ли рассматривать эти две науки как одно целое или нужно разделить их на самостоятельные, перед которыми стоят свои особые проблемы.

Зоогеография — часть биогеографии, исследующая современное распределение животных, историю возникновения и формирования современных комплексов животного мира, факторы и закономерности, от которых зависит такое распределение. Эти весьма широкие задачи могут быть разрешены только путем комплексного использования данных многих наук. Для выяснения географического распределения животных, наблюдаемых сейчас на Земле, необходимы не только зоологические и ботанические исследования, но в не меньшей степени и данные геоморфологии, климатологии и геологии.

Сравнивая задачи, стоящие перед зоогеографией, с теми, которые призвана разрешить палеозоогеография, следует отметить, что для последней они еще более обширны и сложны, как по причинам неполноты геологической летописи, так и по методам самого исследования.

Если зоогеография имеет возможность наблюдать непосредственно современные ареалы животных, то для прошлых геологических эпох получаемые палеонтологические данные часто весьма скудны. Зоогеография имеет дело, в основном, с очень кратким, с геологической точки зрения, отрезком времени и использует палеонтологические данные преимущественно самых последних этапов геологической истории для выяснения современного распределения животных.

Задачи палеозоогеографии совершенно иные. **Палеозоогеография** — это область биогеографии, изучающая историю распределения животного мира прошлого, последовательное возникновение, смену и распределение фаунистических комплексов; она изучает пути их формирования в разные геологические эпохи, их эволюцию и расселение, межконтинентальные миграции, образование и вымирание; это наука, исследующая причины и закономерности, обуславливающие эти процессы.

Ни в коем случае не следует путать палеозоогеографию с «исторической зоогеографией», синонимом так называемого исторического направления причинной зоогеографии, т. е. того раздела зоогеографии, который занимается выяснением зависимости современ-

ного распределения животных от тех событий, которые происходили в прошлом.

Таким образом, оба раздела биогеографии, теснейшим образом связанные между собой, тем не менее имеют совершенно самостоятельные задачи и методы исследования, их взаимоотношения с другими отраслями знания тоже различны. Зоогеография связана в основном с зоологическими дисциплинами — экологией и систематикой. Меньшее значение имеют зоогеографические данные для палеогеографии и, как уже упоминалось, главным образом, для позднейших времен.

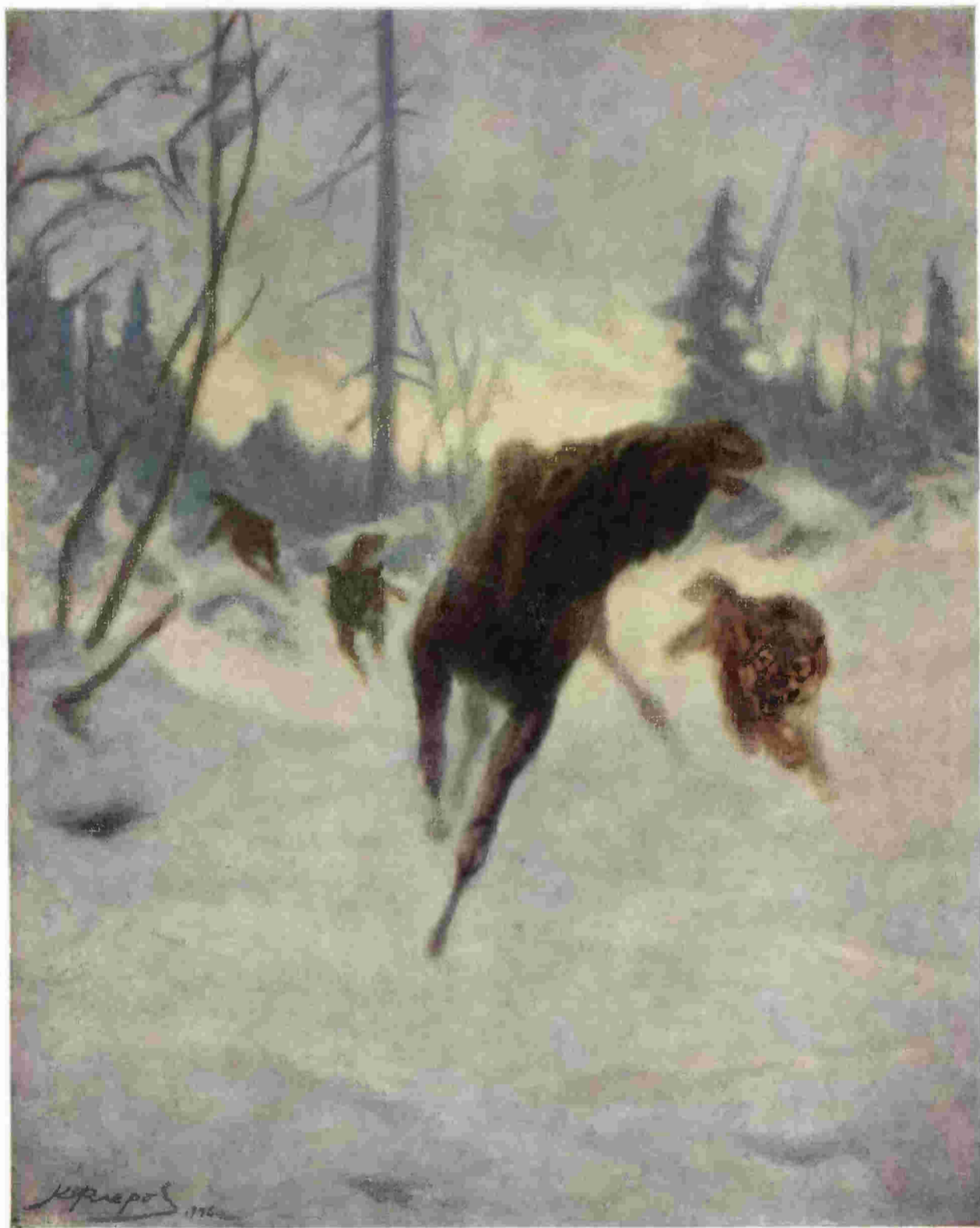
Что же касается палеозоогеографии, то, давая огромный материал для изучения видообразования, морфологии, эволюции, она служит одним из важнейших путей выяснения палеогеографии и ландшафтов прошлого, давая тем самым богатейшие материалы для практической геологии. Вполне понятно, что пути, по которым ведутся палеозоогеографические исследования, значительно отличаются от методов зоогеографии.

Пока еще нет возможности выяснить, на какой территории обитали в прошлом отдельные виды или целые комплексы видов, составляющие естественные сообщества, определенные группировки, свойственные как различным географическим местностям, так и различным ландшафтам и климатическим зонам. Иными словами, для прошлого нет полного представления об ареале. При изучении пройденных этапов развития животных исследования сталкиваются с многочисленными разрозненными местонахождениями отдельных животных, и целых «фаун», т. е. групп животных, захороненных вместе, но никогда нельзя установить всю территорию, на которой обитал тот или иной вид.

Палеонтологу прежде всего приходится выяснять характер захоронения. Потом исследовать морфологическое и систематическое положение отдельных его компонентов, уяснить их биологические типы и экологию. Путем сравнения одновозрастных (что всегда трудно установить) местонахождений в разных географических пунктах, необходимо выяснить территорию, занятую отдельными видами и комплексами. Морфо-экологический анализ позволяет получить достаточно отчетливое представление о характере приспособлений, образе жизни и местообитании данного вида. Сравнивая ботанические, палеоклиматические и физико-географические данные, рассматривая отдельные группировки и комплексы — экологические и географиче-



Зубры — потомки плейстоценовых бизонов



Лось — олень, перешедший в действительности из Азии в Америку

Рисунок К. Флорова

ские — для каждого отрезка времени, палеонтолог должен проследить, как их территориальное распространение, так и смену во времени. Горизонтальное и временное распределение и их изменения прослеживаются на фоне физико-географических условий.

Отрывочные данные (по разрозненным местонахождениям) о распространении отдельных видов и целых комплексов объединяются по полученным сведениям об экологической принадлежности отдельных видов и группировок. Ландшафтная их приуроченность позволяет в некоторых случаях, хотя и весьма приблизительно, выявить их ареалы. Поэтому в основу этих исследований приходится брать как физико-географические данные, так и палеоботанические. Такой путь комплексного, последовательного изучения дает возможность соединить отдельные, часто очень отдаленные друг от друга пункты находок и выявить более или менее стройную картину распространения видов. Однако ни в коем случае нельзя механически «подгонять» распространение видов животных к ботаническим ландшафтным зонам на основе их экологических особенностей. Такая подгонка может привести к весьма «широким», но совершенно неправильным обобщениям.

Одним из важнейших факторов распределения млекопитающих следует считать ландшафт. Различным ландшафтным зонам теперь и в прошлом свойственны особые, достаточно хорошо приспособленные комплексы. Прежде всего, нельзя забывать, что существующие сейчас на земном шаре основные типы ландшафтов никоим образом не исчерпывают того, что имело место в прошлом, когда многие из нынешних биотопов имели совершенно иное распространение. Так, область галлерейных субтропических лесов, занимающая сейчас сравнительно небольшую площадь по речным долинам в юго-восточной Азии, разделенная поднятиями с разреженной лесостепной растительностью, в олигоцене охватывала широкую полосу, которая тянулась по всей умеренной и субтропической части Азии и Восточной Европы.

Известно также, что области, прилегавшие к огромным эстуариям с периодическими разливами, затапливавшими обширные пространства окружающих лесов, были в те времена широко распространены и на многих континентах. Кроме того, существовали и совершенно особые типы биотопов, отсутствующие в современных ландшафтных зонах. Поэтому палеозоогеографу приходится раз-

бирать типы наземных биотопов отдельно для каждого отрезка времени, выяснять их характер и прослеживать последовательные изменения, чтобы выявить причины и пути смены животного населения.

Вследствие этого, исследуя палеозоогеографию млекопитающих, можно лишь в самых общих чертах наметить ландшафтные группировки. Но тем не менее зависимость распределения млекопитающих от характера ландшафта всегда можно проследить.

Основными ландшафтами современности и прошлых времен являются: лес, открытые пространства степей и пустынь, околородные области, высокогорья и, наконец, околородные и болотные районы. Но как характер, так и территориальное распространение их подвергались на протяжении геологической истории большим изменениям.

В связи с этим резко менялся и характер всей фауны, и облик отдельных ее представителей. Так, для палеоцена и эоцена, с теплым и влажным климатом, влажными лесами и заболоченными пространствами, прилежавшими к обильным водоемам, и очень ограниченным распространением открытых ландшафтов, типичны многочисленные остатки млекопитающих — обитателей околородных и лесных местностей; животные же, приспособ-



Овцебыки сравнительно легко переходили из Азии в Северную Америку

Рисунок К. Флерова

ленные к обитанию в сухих, открытых местах,— практически почти отсутствуют.

Начавшаяся с эоцена и более резко развившаяся в олигоцене аридизация (т. е. постепенное осушение климата) повлекла за собой возникновение открытых саванных территорий, и поэтому для раннего и среднего олигоцена характерно обилие млекопитающих с ясно выраженными приспособлениями для обитания в сухих областях с твердыми грунтами. Примером этого может служить индрикотериевая фауна Казахстана¹.

Часто наблюдаются передвижения фаунистического комплекса из какого-то района или места его возникновения в другое. Однако в этом случае необходимо прежде всего учитывать, что движется не вся фауна в целом, а только отдельные ее компоненты, причем переселение разных видов протекает по-разному. Такие переселения могут быть быстрыми и медленными; постепенно весь комплекс смещается и захватывает большую площадь. Но такие случаи очень редки. Обычно разные виды мигрируют с разной скоростью, и для разных видов существуют разные преграды и барьеры. Так при расселении фауны гиппариона из Азии (где сложился этот комплекс) в Африку оказалось, что часть видов не сумела проникнуть через открытые пространства. Характерные для азиатских гиппарионовых фаун олени совершенно отсутствуют в Африке.

Нужно сказать, что существует значительная разница между перемещением определенных популяций организмов в пространстве и процессами изменения ареалов. Например, сезонные кочевки северных оленей и других копытных, переселение леммингов, белок мы называем миграциями. В то же время термин «миграция» обычно применяют и для выражения перемещения ареала, его движения, расширения и т. д., поэтому для последнего удобнее пользоваться понятием «прохореза», установленным А. и Ж. Термье (1956).

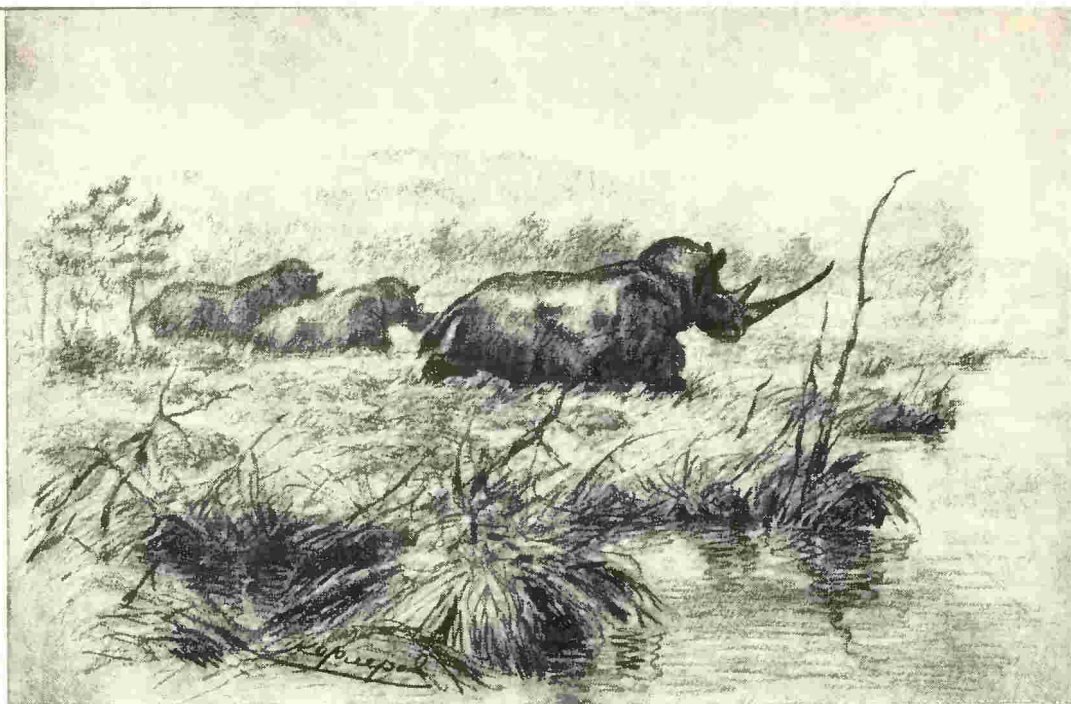
Когда мы говорим о прохорезах целых фаун, то должны прежде всего установить основное значение познания направлений и темпов переселений. Выясняя пути и направления, мы вместе с тем выясняем препятствия к расселению как всей фауны, так и ее отдельных компонентов. В

значительной степени это зависит от геологических преобразований. Далее следует выяснить темпы, т. е. скорость перемещения всего комплекса и входящих в него отдельных видов. Само собой разумеется, что при возникновении, скажем, межконтинентальных связей между Азией и Америкой скорость преодоления Берингийской суши для разных видов была разной.

Слоны, бизоны, овцебыки, бараны, многие олени сравнительно легко переходили из Азии в Северную Америку. Однако сайга и як двигались медленно и не смогли расселиться дальше Аляски (преграды оказались для них непроходимыми). Волосатые носороги, кабарги и большерогие олени, а также белки, не смогли преодолеть ставшие на их пути барьеры. Поэтому, говоря о расселении и миграции целых фаун, следует прежде всего помнить, что движется не вся фауна в целом, а лишь отдельные биоценотически взаимосвязанные комплексы организмов.

Полученные в последнее время данные об истории Берингийской суши, времени ее существования и оледенения заставляют предполагать, что в кайнозое этот мост неоднократно появлялся и исчезал, и по нему шел широкий обмен фаун. В плейстоцене он представляется в виде широких равнин, лишь слабо всхолмленных, дававших возможность для передвижения многочисленных млекопитающих из Азии в Северную Америку, (К. К. Флеров, Заболоцкий, 1961). Отсюда понятно, что через этот мост, смогло расселиться большинство видов, за исключением тех, которые обитают в специфических горных условиях, например кабарга, уже сравнительно давно (вероятно, во второй половине плиоцена) ставшая обитателем гор и холодного климата и расселившаяся на север. Предки же кабарги были жителями теплых и влажных лесных районов. По той же причине она, так же как и белка, не прошла на Камчатку, отделенную от основных мест ее обитания равнинной полосой. С другой стороны, можно предполагать, что козел Скалистых гор, животное несомненно азиатского происхождения, имел предков, способных преодолеть равнины, при своем расселении в Америку, и превратился в настоящую альпийскую форму лишь недавно (начало плейстоцена). Ландшафтными причинами объясняется также отсутствие на Камчатке и Аляске волосатого носорога. Для последнего эти преграды к расселению следует искать в отсутствии соответствующих кормов.

¹ См. К. К. Флеров, К вопросу о биологической и палеоэогеографической характеристике индрикотериевой фауны Казахстана. «Палеонтологический журнал», 1961, № 1.



А вот волосатые посороги не смогли преодолеть барьеры, ставшие на их пути при переходе из Азии в Северную Америку

Рисунок К. Флерова

Интересно, что основная масса переселенцев двигалась из Азии в Америку и лишь очень немногие — из Америки в Азию. При этом американские мигранты проникали на очень ограниченное пространство, задерживаясь на северо-востоке Азии. Только северный олень и овцебык захватили более обширную территорию — северную половину Азии и Европы. Это, видимо, следует объяснить тем, что в Азии уже в то время было много своих разнообразных типов млекопитающих, занимавших основные экологические ниши.

Эти примеры показывают, что некоторые виды комплекса легко захватывают новые территории и легко приспосабливаются к новым условиям. Другие движутся медленнее и должны сильно перестраивать свою экологию и морфологию.

Формы, долго живущие в области своего происхождения, при слабой смене физико-географических условий мало и медленно изменяются. Та часть популяции, которая, расселяясь, переходит в другие условия, отличные от тех, в которых возникла форма, часто начинает быстро изменяться, приспосабливаясь к этим новым условиям. В этом случае морфологическая пластичность, способность организмов быстро приобретать новые адаптации — решающий фактор для расселения и захвата обширных территорий. Иными словами, чем легче организм приспо-

сабливается к новым условиям, тем больше у него возможности расширить свой ареал.

В этом отношении значительными преимуществами обладают эврибионтные формы¹. Виды же стенобионтные довольно отчетливо делятся на две группы. К первой следует отнести те виды, которые имеют резко выраженные специфические морфологические приспособления, позволяющие животному находиться лишь в узко ограниченных экологических условиях. При попадании в иные условия они неизбежно погибают, лишённые возможности приобрести те приспособления, которые ими были утрачены, или неспособные быстро пойти по пути выработки совершенно новых структур. Таковы жирафы, морские коровы и многие другие. Ко второй группе следует отнести формы, приспособленные к жизни в строго определенных, ограниченных условиях, но не имеющие резко выраженных специфических морфологических приспособлений.

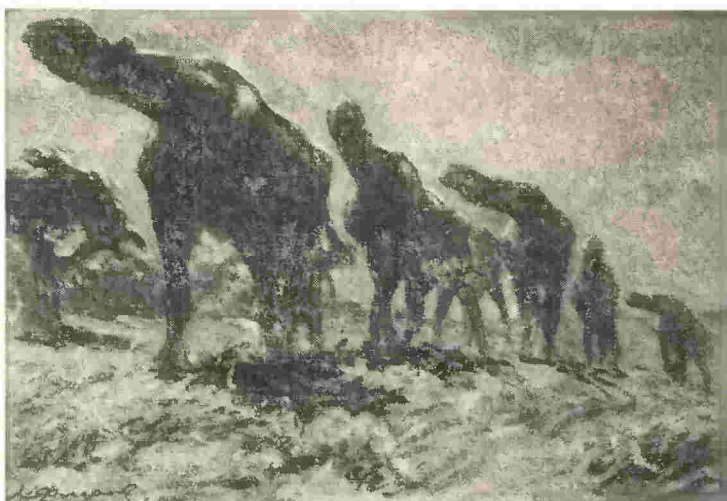
Таким образом, в расселении наземных животных, как сейчас, так и в прошлом, основную роль играли различные преграды, которые могут быть условно разделены на орграфические, экологические и морфологиче-

¹ Эврибионтными называются формы, способные существовать в различных условиях внешней среды, а стенобионтными — те, которые могут жить лишь в определенных, ограниченных условиях.

ские. Большую роль играет также существование экологических аналогов — замещающих форм, т. е. популяций организмов, занимающих определенный район. Так, например, в Северной Америке в течение миоцена и большей части плиоцена были широко распространены многочисленные формы парнокопытных — Antilocapridae (полных аналогов оленей Европы и Азии), занимавшие там и соответствующие оленям биотопы. С вымиранием во второй половине плиоцена большинства родов и видов Antilocapridae в Америке начинается бурное развитие и расселение оленей.

Для выяснения орографических ландшафтных преград необходимы исследования морфологии компонентов фауны и факторов распределения в прошлом, т. е. температур, влажности, света, субстрата и т. д. Поэтому для получения ответов на эти вопросы нужны совместные усилия палеозоолога, палеоботаника, литолога и палеогеографа. Только комплексное исследование поможет выявить распределение организмов прошлого, биогеографическое их районирование, движение и смену во времени.

Палеонтологические исследования, которые ведутся уже более столетия, накопили значительный материал по составу и распределению животного и растительного мира прошлых геологических эпох. Но лишь с двадцатых годов нынешнего века началось настоящее планомерное изучение временного и пространственного распределения млекопитающих прошлого. Был получен огромный материал, собранный крупными экспедициями в Европе, Азии, Южной Африке, Америке и Австралии. До этого были известны лишь в сколько-нибудь полном виде прошлые фауны Европы, Северной и частично Южной Америки, Северной Африки и Северной Индии. Сейчас мы имеем представление уже об основных фаунистических комплексах почти всех континентов, их составе, смене во времени, распределении и расселении. Поэтому появилась возможность проследить в общих чертах прошлое распределение млекопитающих, частично разобрать те основные причины, которые влияли на изменение этого распределения и наметить некоторые закономерности истории распространения млекопитающих. Но тем не менее настоятельно необходимо продолжать накопление фаунистического материала, проводить раскопки все в новых и новых местах, потому что в этом направлении наши сведения еще весьма скудны



Так выглядели индрикотерии — представители раннего и среднего олигоцена

Рисунок К. Флерова

и здесь остается широчайшее поле деятельности. А между тем лишь этим путем можно в какой-то мере приблизиться к выяснению систематики, морфологии и эволюции вымерших млекопитающих и тем самым исследовать приспособления, экологию и распространение животных, некогда населявших нашу планету.

Вместе с тем экологические и биогеографические исследования служат одним из первых и основных этапов в изучении истории Земли. Таким образом, палеобиогеография одной из своих сторон входит в круг тех отраслей знаний, которые ставят своей задачей общие проблемы исторического землеведения.

Следует сказать, что до сих пор не применены еще многие новые методы исследования, по абсолютному возрасту, по палеоклимату, не поставлены радиационные, био- и геохимические исследования, могущие дать при современном развитии этих областей науки важнейшие результаты, как теоретические, так и практические. Слабы связи палеозоологов со специальными эмбриологическими исследованиями, которые, будучи поставлены на настоящем уровне, уже дали блестящие результаты по филогении. Также неудовлетворительны контакты с палеоботаникой. Постановка таких работ — основа дальнейших успехов. Именно в них будущее палеонтологии, ее выход на передовой рубеж в ряду биологических наук.

УДК 56 : 591