

## РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНОГО МИРА: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ

И. К. ЛОПАТИН

Белорусский государственный университет, Минск

### ВВЕДЕНИЕ

Нас окружает огромный мир живых существ — растений, животных, микроорганизмов, — образующих разнообразные сочетания в различных частях нашей планеты. И сами виды, и их комплексы — биоценозы возникли задолго до появления человека как биологического вида. С каждой эпохой в истории Земли этот мир все более изменялся. На место первых примитивных групп организмов приходили новые, продвинутые в морфофизиологическом отношении группы, обладавшие более широкими эволюционными потенциями, и так продолжается все время, пока на Земле существует жизнь. Все это результат органической эволюции, который можно назвать одним словом — биоразнообразием.

Биоразнообразие — это и сотни тысяч видов, и разнообразие внутри популяций каждого вида, и разнообразие биоценозов, то есть на каждом уровне — от генов до экосистем наблюдается разнообразие. Этот феномен издавна интересует человека. Сначала из простого любопытства, а затем вполне сознательно и нередко с практическими целями человек изучает свое живое окружение. Процесс этот не имеет завершения, поскольку с каждым столетием возникают новые задачи и меняются способы познания состава и структуры биосферы. Они решаются всем комплексом биологических наук.

Особо актуальным стало изучение разнообразия органического мира нашей планеты после того, как начала выясняться роль самого разнообразия в поддержании стабильности биосферы. Казавшиеся неизменными ее состояние и неисчерпаемыми ее ресурсы оказались в течение недолгого времени настолько нарушенными, что это стало вызывать обоснованную тревогу человечества. Нарастающее давление хозяйственной деятельности людей на биосферу, прямое, хотя подчас и неосознаваемое уничтожение многих видов растений и животных, изменение среды обитания остальных видов могут в конечном итоге привести к катастрофическим последствиям. Поэтому понятен повышенный интерес к изучению роли биоразнообразия в стабильности биосферы, из которой человек получает ресурсы для своего существования. Неистощительное природопользование — разумное использование генофонда растений и животных в сочетании с долговременным его сохранением, эта цель может быть достигнута только при ясном понимании процессов, протекающих в биосфере, связей и взаимозависимостей между компонентами экосистем, и прежде всего от познания того разнообразия, которое нас окружает (см. статью: Алтухов Ю. П. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия // Соросовский Образовательный Журнал. 1995. № 1. С. 32—43).

### ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНОГО МИРА ЗЕМЛИ

Изучение видового богатства животного мира нашей планеты имеет давнюю историю, но только в 1758 году знаменитый ученый Карл Линней перечислил всех известных в то время животных, дав им собственные латинские названия. За более чем два столетия, прошедшие со времени выхода в свет десятого издания линнеевской «Системы природы», наши знания о животном мире Земли неизмеримо возросли и продолжают возрастать быстрыми темпами. Хотя процесс изучения фаун различных частей земного шара далеко не завершен, уже сейчас можно представить результаты этого изучения [1,2].

В литературе можно встретить и прогнозные данные о числе видов животных в мире. Так, многие считают, что после завершения работ по изучению видового состава насекомых их окажется более 1,5 млн видов. То же относится и к круглым червям и некоторым другим классам животных. Но и так их видовое богатство буквально ошеломляет (табл. 1).

Таблица 1. Число видов животных в мире и в фауне бывшего СССР

Типы/классы	Число видов	
	в мире	в бывшем СССР
Простейшие	36	9381
Губки	50	354
Кишечнополостные	90	650
Плоские черви	12	3699
Круглые черви	20	5000
Кольчатые черви	12	1235
Моллюски	13	?
Иглокожие	60	9
Членистоногие	87	97583
в том числе	75	88314
Хордовые	40	4721
в том числе рыбы	20	3030
земноводные	40	34
пресмыкающиеся	80	140
Птицы	90	796
млекопитающие	40	357

Как и следовало ожидать, число видов животных в различных частях земного шара неодинаково. По направлению от равнинных территорий тропической зоны до высоких широт и больших высот горных хребтов четко проявляется уменьшение разнообразия. Это явление получило название главного градиента разнообразия [3]. Как правило, это касается не только общего разнообразия животного мира, но и числа видов конкретных таксонов — отрядов, семейств, родов [4] — в фаунах тропических и умеренных зон Земли.

Мы привыкли говорить о роскошной природе тропиков и бедности ее на севере. Но все не так просто. Предложено много теорий или гипотез, призванных объяснить феномен биологического разнообразия. Если биологическое разнообразие вообще является результатом эволюции, то почему эволюция проходила столь различными темпами в тропиках и за Полярным кругом, на равнинах и в высокогорьях, на мелководьях и в глубоких впадинах Мирового океана? Делалось много попыток для выяснения причинных связей биоразнообразия с факторами среды.

#### ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА БИОРАЗНООБРАЗИЕ

В зависимости от того, как действуют факторы среды на организмы — через одну только физическую среду, через физическую и биотическую среды или только через одну биотическую среду, эти факторы или механизмы делятся на первичные, вторичные и третичные. Конечно, сами механизмы не являются независимыми и действуют согласованно и последовательно. Для одних организмов большее значение имеют одни факторы, для других — другие. Рассмотрим вкратце гипотезы, объясняющие биологическое разнообразие [5].

Издавна считают, что разнообразие животного мира возрастает с увеличением возраста сообществ, в которых живут виды. То есть первой в ряду причин, действующих на разнообразие, называют эволюционное время. В умеренных зонах, особенно в северном полушарии, местообитания бедны видами, так как вследствие четвертичного оледенения и других геологических помех виды животных имели слишком мало времени

для адаптации и полного освоения среды обитания. В тропиках же сообщества отличаются высоким разнообразием, поскольку они долгое время не испытывали внешних воздействий и эволюция шла беспрепятственно, что и привело к видовому богатству. На эту гипотезу похожа и другая, учитывающая время, необходимое для расселения видов, но не для видообразования, то есть более короткое — экологическое время. Какое-то представление об этом дает нам следующий пример. Если мы имеем дело с недавно возникшим участком типа лесной гари, то его видовой состав беден потому, что для его заселения видами из соседних местообитаний просто не хватило времени. Классический пример подобного рода показывает история заселения животными острова Кракатаупосле катастрофического извержения вулкана, уничтожившего все живое на острове в 1883 году. Для формирования новой фауны потребовалось всего 50 лет, но эта фауна оказалась значительно беднее предшествующей, несмотря на то, что остров расположен в тропической зоне и расстояния до ближайших островов очень малы [4].

Самой распространенной из всех гипотез считается та, которая связывает видовое богатство с устойчивостью климата, то есть с его незначительными колебаниями по сезонам. Именно таким является климат тропиков, особенно экваториальная зона. Среда с устойчивым климатом благоприятствует специализированным видам, занимающим узкие экологические ниши. Напомним, что экологическая ниша — это отражение места, занимаемого организмом или видом в сообществе, причем в это понятие входят помимо устойчивости к физическим факторам среды также взаимодействия с другими организмами [6]. Значит, на одной площади может уместиться больше видов, не конкурирующих из-за доступных ресурсов. Добавим, что в областях с устойчивым климатом первичная (растительная) продукция экосистем также устойчива и велика, что обеспечивает сосуществование большего числа видов, чем в областях с неустойчивой продуктивностью.

Важное значение имеет и сложность структуры местообитаний. Для многих групп животных, в частности для птиц, первостепенную роль играет пространственная гетерогенность. Это видно хотя бы из того, что в лесу (многоярусная структура) живет больше видов птиц, чем на лугу. Для морских животных, обитающих в приливной зоне, где дно состоит из частиц различных размеров, больше видов беспозвоночных животных, чем на том же мелководье с однообразным илистым дном. Таким образом, прослеживается корреляция между структурной сложностью местообитания и видовым разнообразием фауны.

Видовое разнообразие может определяться продуктивностью местообитаний. В более продуктивных местообитаниях пищи больше и она разнообразнее, поэтому возможностей для специализации потребителей также больше, чем в менее продуктивных местообитаниях. Многие экологи отводят важную роль в образовании богатых видами сообществ такому биотическому механизму, как конкуренция. На роль конкуренции как движущей силы процесса видообразования указывал еще Ч. Дарвин. Конкуренция ведет к расхождению по экологическим нишам, а специализированные виды имеют узкие ниши, что способствует возникновению высокого разнообразия. Особенно острая межвидовая конкуренция наблюдается в таких сообществах, как тропические дождевые леса. Именно они отличаются высочайшим биологическим разнообразием и небольшими размерами видовых популяций. Известно, что на 1 га такого леса может произрастать от 50 до 100 видов деревьев. Высокое разнообразие растений, в свою очередь, благоприятствует развитию разнообразия животных, особенно птиц и насекомых, в то время как многие виды редки и число особей одного вида мало.

Наконец, исследователи проблем биоразнообразия отводят важное место среди его механизмов хищничеству. Этот механизм заключается в том, что хищники питаются жертвами, имеющими наибольшую численность в данной местности, то есть наиболее обычными, так называемыми фоновыми видами. В этом случае хищники действуют как

фактор разрежения. Поэтому они делают возможным локальное сосуществование видов, ослабляя конкуренцию между ними и приводя к умножению разнообразных жертв.

По всей вероятности, ни один из факторов среды, взятый в отдельности, не в состоянии объяснить причину разнообразия видов в конкретной ландшафтной зоне земного шара. Недавно специальному обсуждению корреляции между климатом и разнообразием была посвящена работа, основанная на сравнении числа видов некоторых групп насекомых на территории Русской равнины [7]. Авторы пришли к убеждению, что проблема сопряженности климата и биоразнообразия находится пока на описательном этапе изучения. Кроме того, они считают, что фактологическая база, позволившая бы связать реакцию биоты на глобальное потепление климата, все еще недостаточна. Последнее утверждение важно в том смысле, что оно ставит под сомнение высказывания многих экологов, рассуждающих о глобальных последствиях потепления климата планеты, вызванных деятельностью человека.

Исследования, на основе которых были предложены те или иные гипотезы, проводились на различных группах животных, обладающих различными требованиями к среде обитания. Вследствие этого выводы авторов часто не совпадают. Различные группы организмов имеют разные корреляции разнообразия со структурой растительности, стабильностью окружающей среды, условиями увлажнения и т. д. [3]. Поэтому разнообразие — это итог противоречий, компромисс между генетически заложенным потенциалом формообразования и ресурсами среды. В общем смысле можно сказать, что эволюция направлена в сторону увеличения разнообразия [7]. Эволюция разнообразия является самодвижущимся процессом, она создает предпосылки для дальнейшей эволюции разнообразия, поэтому можно утверждать, что разнообразие порождает разнообразие по принципу обратной связи [3].

### ЭВОЛЮЦИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

В истории органического мира были периоды нарастания и спада биоразнообразия, когда на арену жизни выходили одни группы организмов, сменяя других. Мы судим об этом по их остаткам: окаменелостям, отпечаткам, следам жизнедеятельности и т. п. Все это изучает палеонтология. По данным палеонтологической летописи, богатство фауны и флоры в минувшие геологические эпохи сильно изменялось. Хотя его трудно сопоставить с современным разнообразием, главным образом из-за неполноты этой летописи, все же можно говорить о периодах расцвета, доминирования и угасания крупных таксонов: классов, отрядов и семейств. Так, Грант [2а] приводит следующие сведения. В докембрии (670 млн лет до н. э.) доминировали беспозвоночные животные с мягким телом, в основном кишечнорастворимые и кольчатые черви. На протяжении кембрия и силура (590—438 млн лет до н. э.) процветали морские беспозвоночные с твердой раковиной. Панцирные рыбы получили максимальный расцвет в девоне (408 млн лет до н. э.), хрящевые рыбы — в карбоне (360 млн лет до н. э.), насекомые господствовали с позднего карбона до кайнозоя (290—65 млн лет до н. э.), костные рыбы — с триаса до кайнозоя (248—2 млн лет до н. э.), амфибии — от середины карбона до триаса (300—248 млн лет до н. э.), рептилии были наиболее разнообразны и многочисленны с пермского по меловой периоды (286—144 млн лет до н. э.), а млекопитающие и птицы достигли расцвета только в кайнозое (65 млн лет до н. э. — современность).

Расцвет и угасание отдельных крупных ветвей — филумов — естественный эволюционный процесс, который сопровождает изменения условий среды на земном шаре или в его крупных регионах (рис. 1). В конечном итоге большинству видов рано или поздно суждено вымирание. Некоторые из них преобразуются в более продвинутые в эволюционном отношении типы, но большинство в конце концов не сможет приспособиться к постоянно возникающим новым условиям среды или конкурировать с более адаптированными организмами и вымирает. В качестве примера можно привести эволюционную историю семейства Equidae (лошади), в котором с момента появления

первого вида и до наших дней из 18 родов вымерло 17 и 9/10 всех их видов. В наше время семейство представлено одним родом *Equus* с восемью видами (зебры, кулан и дикий осел, а также лошадь Пржевальского).

Если учесть, что число ныне живущих видов животных составляет около 1 % числа всех ранее живших на земном шаре, то становится очевидным, что вымирание представляет собой одно из наиболее ярко выраженных эволюционных явлений. Конечно, для каждой эпохи характерно вымирание каких-то определенных видов. Однако одни геологические периоды отличаются гораздо более интенсивным вымиранием, чем другие. Настоящая причина вымирания какого-либо ископаемого вида скорее всего, так и не будет достоверно установлена. Но массовые вымирания, приходящиеся на конкретные отрезки геологической истории, без сомнения, были связаны с большими изменениями в окружающей среде.

Высказано много соображений относительно причин массовых вымираний. В первую очередь это экзогенные причины, к которым относятся горообразовательные процессы, трансгрессии и регрессии Мирового океана, ледниковые эпохи и даже астероидные бомбардировки нашей планеты. В противоположность этим гипотезам некоторые авторы усматривают причины вымирания в тех процессах, которые протекают в экосистемах. По их мнению, экзогенные факторы и события лишь провоцируют преобразования биот (флор и фаун), но смену их состава следует объяснять организацией членов биоты и сообществ [8]: если говорить о вымирании в ограниченных (не глобальных) масштабах, то главную роль в вымирании играет конкуренция, а изменение климата имеет лишь второстепенное значение.

В истории наземных четвероногих животных были три крупнейшие эпохи массовых вымираний: в конце пермского периода, середине юрского и конце мелового. Среди морских животных массовые вымирания наблюдались в конце перми, на рубеже триасового и юрского периодов и на границе мелового и третичного периодов. Изучение палеонтологических материалов показывает, что в конце перми вымерло большинство амфибий и рептилий. В меловом периоде произошло бурное развитие покрытосеменных растений на суше и одновременно появление многочисленных групп насекомых, опылявших цветки этих растений. Но в то же время окончательно вымерли динозавры. Конец третичного периода (плиоцен) и начало четвертичного (плейстоцен) известны ухудшением климата и обновлением биоты. Произошло массовое вымирание млекопитающих, которые доминировали на суше в течение всего третичного периода. При этом фауна северных материков пострадала сильнее, чем фауна тропиков и южных областей суши.

Обращает на себя внимание корреляция расцвета органического мира и высоких скоростей образования новых семейств с эпохами горообразования, которые, в свою очередь, вызывают последующие глобальные изменения климата [9]. Некоторые авторы сделали из этого вывод о том, что взаимодействия между организмами и средой представляют собой наиболее важный фактор, определяющий расцвет и гибель эволюционных типов. И, тем не менее, нет полного согласования между внешними событиями и экологическими кризисами, так что проблема массовых вымираний и вспышек видообразования окончательно не решена и, вероятно, нескоро будет решена.

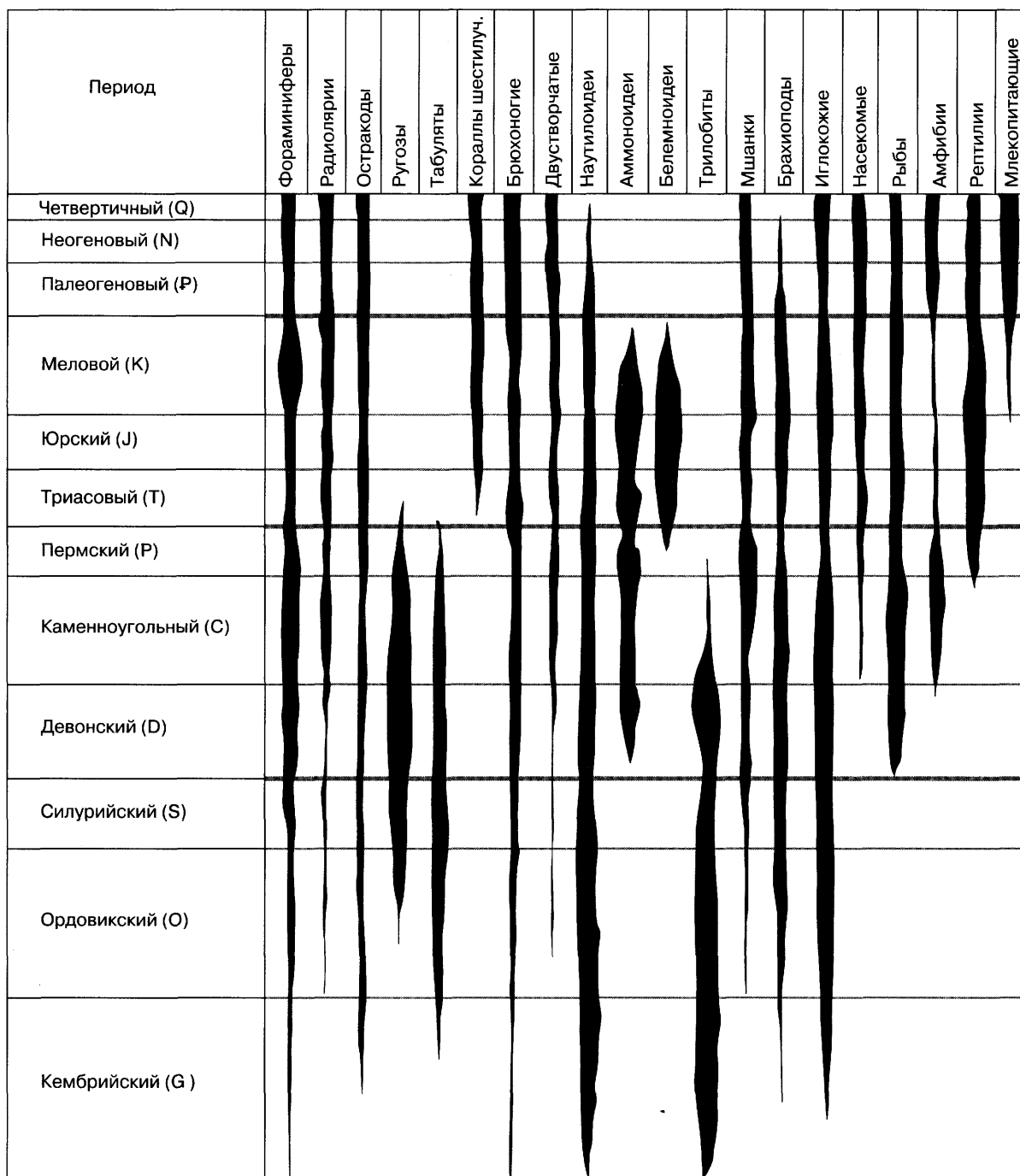


Рис. 1. Распространение типов животных в различные периоды фанерозоя (по [9]). Ширина полос соответствует видовому разнообразию

Замечательно, однако, что после каждой экологической катастрофы органический мир Земли всякий раз обновлялся и число видов нарастало. Ускорялись и темпы эволюции. По представлениям авторов [8], за событием, вызвавшим кризис, следует ступенчатое вымирание биоты, за ним наступает период низкого таксономического разнообразия, а завершается он его увеличением (рис. 2).

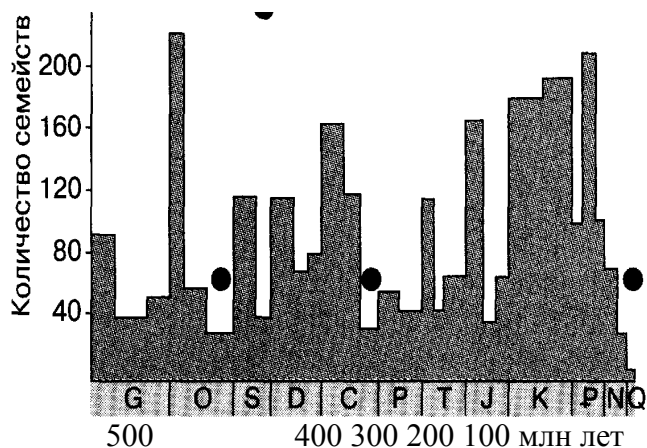


Рис. 2. Эпохи вымирания и возникновения семейств органического мира (по [9])

### УМЕНЬШЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ЧЕЛОВЕКА

Как видно из изложенного выше, вымирание видов животных происходило на протяжении всей истории животного мира и, конечно же, задолго до появления человека. Однако этот процесс протекал крайне медленно, в течение геологических отрезков времени, и ни в какое сравнение не идет с темпами вымирания под воздействием антропогенного давления на биосферу. О темпах вымирания можно судить по следующим цифрам. С 1600 по 1969 год исчезли 38 видов млекопитающих и 94 вида птиц. В Красной книге [10] на 1966 год насчитывается 236 исчезающих видов млекопитающих, 287 видов птиц, 36 видов амфибий и 119 видов рептилий. Это виды, существование которых находится под угрозой. Данных о беспозвоночных животных, исчезнувших с лица земли, а также находящихся под угрозой исчезновения, просто не существует.

Число многих видов европейских животных и их генетическое разнообразие постоянно уменьшаются или находятся под угрозой: 53 % рыб, 45 % рептилий, 40 % птиц и 40 % млекопитающих [11]. В особенно тяжелом положении находится животный мир островов. Так, на Гавайских островах вымерло 60 % фауны птиц, а на Маскаренских островах под воздействием человека — 86 % местных видов. Вымирают в первую очередь примитивные древние формы, представляющие огромную научную ценность.

Мы достаточно хорошо знаем об опустошении фауны, если речь идет о крупных и заметных животных. Но угроза всем системам, которые поддерживают нашу жизнь, связана с исчезновением бесчисленных популяций малозаметных организмов, гибнущих при вспашке, открытой добыче ископаемых, засыпке почвы отходами, обработке пестицидами, даже при асфальтировании дорог. Между тем о действительной или потенциальной ценности этих видов для человека можно только догадываться. Ясно, что при отсутствии надлежащих мер охраны биоразнообразие будет уменьшаться с катастрофической быстротой и человечество лишится значительной части генетического материала. А ведь в будущем только в узкоприкладных целях этот материал мог бы понадобиться для селекционной работы, биологической борьбы с вредителями и сорняками, для получения сырья при создании лекарств и сывороток, для введения в лабораторную практику новых объектов и т. д.

Одна из серьезнейших причин уменьшения биоразнообразия — фрагментация местообитаний и сокращение тем самым общей площади обитания видов. Это приводит к разрушительной реакции цепного типа, которая начинается с вероятностной потери редких видов [12]. Редкость же вида является лучшим индикатором его уязвимости.

Зачастую редкие виды (например, крупные хищники) играют ключевую роль в регуляции популяций жертв, и их потеря ведет за собой разрушение экосистем. В наше время разрешение проблем сохранения биологического разнообразия и охраны природы требует фундаментальных экологических и таксономических исследований. Примером может служить подход к организации сети заповедных территорий. В густонаселенных странах Европы, где отчуждение земель для организации заповедников и национальных парков сопряжено с экономическими интересами населения, крайне важно решить, какова должна быть оптимальная площадь резервата. Базируясь на выводах, полученных при изучении островных биот, а заповедники — это своеобразные «острова в море культурного ландшафта», можно решить такие вопросы, как необходимая площадь резервата, могущая обеспечить сохранение видов, или что лучше — одна территория большой площади или группа небольших, расположенных вблизи друг друга участков (архипелаг) и т. д. В свое время в СССР без серьезных обоснований были сокращены территории многих заповедников. А сейчас ученые выяснили, что при каждом десятикратном уменьшении площади заповедника он в среднем лишается около 30 % видов, характерных для данной местности. Происходит это из-за исключения подходящих местообитаний или пятнистости пригодных для жизни участков или, наконец, из-за того, что в заповеднике не окажутся редкие виды. Вероятно, причин уменьшения разнообразия на малой территории заповедника еще больше. Поэтому при невозможности создания заповедника большой площади, в некоторых случаях из-за протеста пользователей земель, следует поддерживать сразу группу участков нетронутых местообитаний меньшей площади как своего рода искусственные архипелаги [13].

Но исчезновение видов и их охрана — это лишь одна сторона проблемы. Более важными оказываются биоценологические последствия антропогенных воздействий. Последние изменяют сложившиеся в течение веков соотношения между массовыми и малочисленными видами. Под воздействием хозяйственной деятельности увеличивается доля массовых, так называемых сорных видов и уменьшается доля редких. Редкие виды в конце концов исчезают. Между тем роль большинства видов животных в функционировании экосистем и поддержания их стабильного существования не изучена.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение биоразнообразия из области чисто научных интересов перешло в область необходимых практических действий. Трудями многих биологов удалось показать, что функционирование и само стабильное существование биосферы, в которой протекает жизнь людей, зависят от совершенства регуляции проходящих в биосфере процессов. А оно может осуществляться только через разнообразие. Так что в итоге сохранение биоразнообразия относится к числу наиболее актуальных мировых задач. Осознание этого вывода привело к подписанию Конвенции о биологическом разнообразии [14] и разработке европейской стратегии по биологическому и ландшафтному разнообразию [II]. Международная программа «Biodiversity» («Биоразнообразие») в качестве первоочередной задачи признает необходимость синтеза уже имеющихся знаний о функциональной роли биоразнообразия и процессов исчезновения видов. Затем следуют инвентаризация и мониторинг изменений биоразнообразия. Необходимо знать видовой состав биот земного шара и следить за его изменениями. Но видовой состав фаун и флор в различных частях земного шара изучен недостаточно, а в ряде регионов — и совсем плохо. Поэтому ежегодное исчезновение сотен видов проходит незамеченным. Главной трудностью в осуществлении программы «Биоразнообразие» оказался недостаток таксономической базы и ресурсов для ее обеспечения. Конкретно для создания базы данных о видовом составе животного мира нужны специалисты в области систематики различных групп, прежде всего беспозвоночных, составляющих большинство в любых биоценозах. Но систематиков даже в европейских странах мало, и их специально не готовили ни в одном из наших вузов. Поэтому систематика, или таксономия, включена в



число приоритетных программ в деятельности Международного союза биологических наук (IUBS). В резолюции XXV Генеральной ассамблеи этого союза сказано, что таксономическая экспертиза требуется при осуществлении задач инвентаризации и мониторинга биоразнообразия для понимания его динамики. А так как знания о биоразнообразии планеты основаны исключительно на материалах биосистематических справочников и биологических коллекций, наша задача — пополнять, сохранять и использовать их как составную часть изучения биоразнообразия.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алимов А. Ф., Старобогатов Я. И., Кержнер И. М. и др. // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57, № 2. С. 5—13.
2. Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980.
- 2а. Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991.
3. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980.
4. Лопатин И. К. Зоогеография. Минск: Выш. шк., 1989.
5. Пианка Е. Р. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 310с.
6. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988.
7. Чернов Ю. И., Пенев Л. Д. // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113, вып. 5. С. 515.
8. Барское И. С., Жерихин В. В., Раутиан А. С. // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57, № 2. С. 14-39.
9. Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984.
10. Фишер Д., Саймон Н., Винсент Д. Красная книга: Дикая природа в опасности. М.: Прогресс, 1976.
11. Pan-European Biological and Landscape Diversity Strategy 1995.
12. Сулей М., Уилкоккс Б. Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. 143 с.
13. Уилкоккс Б. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы / Ред. М. Сулей. М.: Мир, 1983. 117с.
14. Конвенция о биологическом разнообразии: Программа ООН по окружающей среде. ЮНЕП, 1992.

Игорь Константинович Лопатин, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой зоологии Белорусского государственного университета. Область научных интересов: систематика насекомых, экология и зоогеография. Автор учебников «Общая зоология» и «Зоогеография» для университетов и свыше 180 научных публикаций в отечественных и зарубежных журналах.