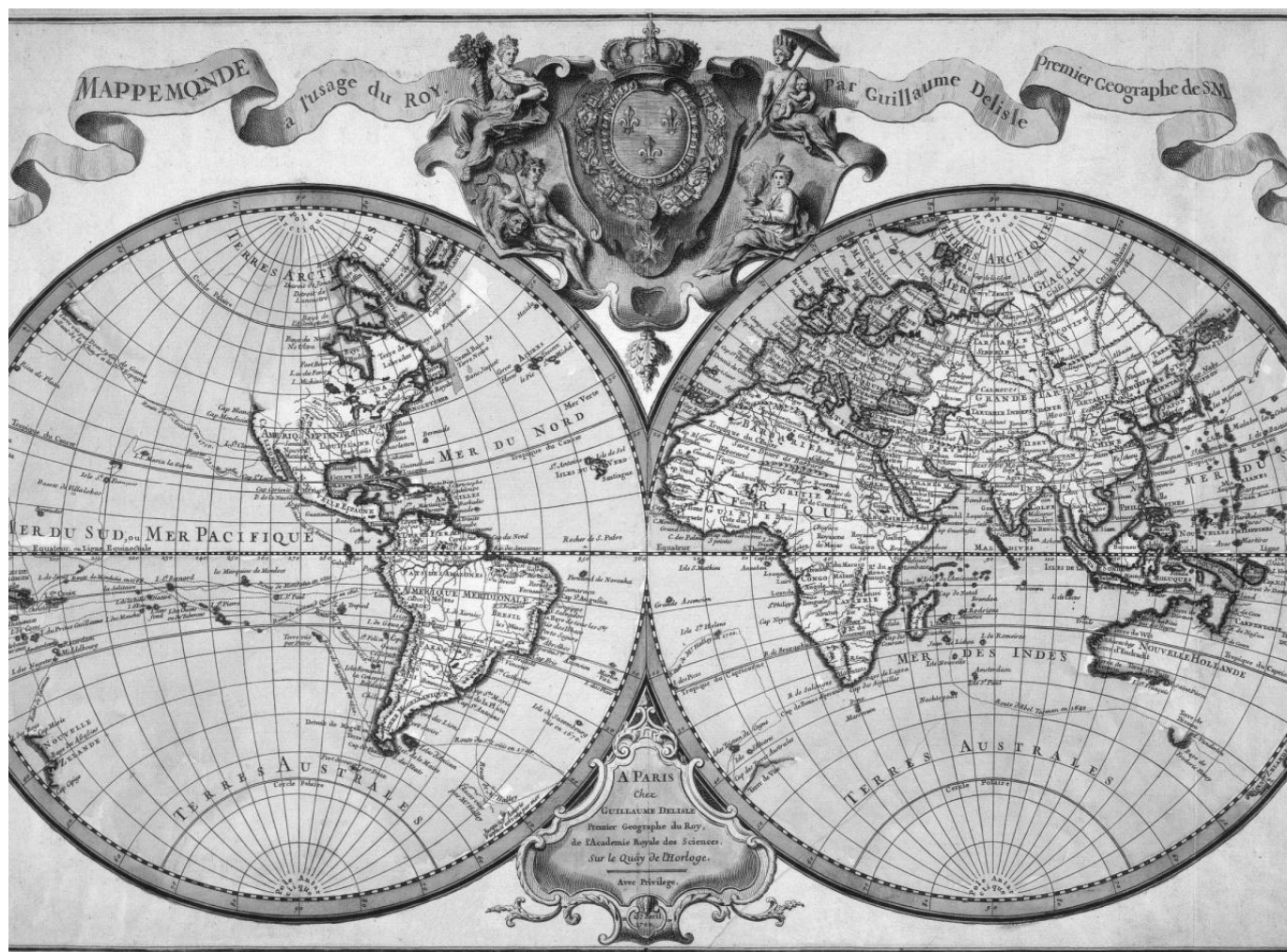




БИОГЕОГРАФИЯ

ВВЕДЕНИЕ





**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
ДОНЕЦКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ
Государственное образовательное учреждение
Высшего профессионального образования
«ДОНЕЦКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Биологический факультет
Кафедра ботаники и экологии**

БИОГЕОГРАФИЯ

ВВЕДЕНИЕ

Конспект ознакомительных лекций

Донецк 2021

Биогеография. Введение. Конспект ознакомительных лекций

/ А. И. Сафонов. – Донецк: ДонНУ, 2021. – 72 с.

Представлены вопросы необходимого информационно-доказательного минимума при изучении дисциплин Биогеография, Общая биогеография.

Составитель – А. И. Сафонов, к.б.н., доц.

Рецензенты: А. З. Глухов, д.б.н., проф.; С. П. Жуков, к.б.н., ст.н.с.

Использованы публикации и образовательные пособия таких ученых, как Г.М. Абдурахманов, А.Г. Воронов, П.П. Второв, Н.Н. Дроздов, Д.А. Криволицкий, С.И. Кукуруза, Ж. Лемме, Е.Г. Мяло, Г.Н. Огуреева, К.М. Петров, С.М. Разумовский

Рассмотрено на заседании кафедры ботаники и экологии Донецкого национального университета. Протокол № 6 от 21.01.2021 г.

Дисциплина реализуется на биологическом факультете ДонНУ кафедрой ботаники и экологии. Рассмотрены основные разделы современной биогеографии, наибольшее внимание уделено особенностям сообществ, закономерностям распространения видов, их взаимодействиям с комплексом природных условий. Уделено внимание экологической биогеографии, показано соотношение экологических и исторических факторов в дифференциации биоты.

Жизнь не терпит суеты и пустоты – она повсеместна.

© А.И. Сафонов, 2021

© ГОУ ВПО «ДонНУ», 2021

ВВЕДЕНИЕ

Первое и основное: изучение этой дисциплины – это уникальные возможности путешествовать, открывать новое, устранять границы и расширять возможности.

Биогеография – фундаментальная дисциплина. В задачи курса входит формирование знаний о географическом распространении живых организмов и их сообществ, закономерностях структуры растительного покрова и животного населения планеты в целом и отдельных ее регионов. Знание основных положений биогеографии необходимо для решения вопросов природопользования, охраны природы, биоиндикации и мониторинга состояния окружающей среды.

В специальной части, которая посвящена характеристикам важнейших типов экосистем и их сообществ, а также флористико-фаунистическим царствам и областям, на конкретном материале показан целый ряд важных биогеографических принципов. В частности, выявляются конкретные формы действия гигротермических режимов на свойства сообществ; закрепляются такие абстрактные понятия, как трофическая структура; разделение сообществ на биологические группы; отмечается проявление конвергенции и параллелизма на уровне сообществ и их отдельных блоков и т. п. В этом плане особенно большую нагрузку несет первый раздел специальной части, который по этой причине имеет солидный объем.

Каждый вид занимает сейчас на земной поверхности область, границы которой определены противодействием, оказываемым каким-либо неблагоприятным фактором среды способности этого вида к распространению. Способность к распространению и лимитирующие условия не одинаковы для разных видов, вследствие чего их ареалы различаются по облику и протяженности. По тем же причинам генетически различные формы, из которых складывается вид, такие как подвиды или разновидности, занимают несходные участки. Установление географических ареалов этих систематических единиц (таксонов) играет важнейшую роль в познании их происхождения, истории, экологии, равно как и эволюции палеогеографических условий. То же относится к таксономическим единицам более высокого ранга – таким, как роды или семейства, состоящие из более или менее близкородственных видов; ценные сведения об их эволюции можно получить, изучив их современные ареалы.

Материал этой учебной разработки обобщает как фундаментальные, так и прикладные знания студентов о закономерностях существования и развития жизни на нашей планете.

Предмет и задачи биогеографии. *Биогеография* – наука о закономерностях географического распространения и размещения живых организмов и их сообществ на Земле. Сообщества и организмы – объекты не только биогеографии, но и биологии и экологии. Как географическая наука биогеография исследует в первую очередь размещение этих объектов в пространстве, их взаимодействие друг с другом и с условиями среды, важнейшие закономерности структуры и динамики растительного покрова и животного населения планеты в целом и ее отдельных регионов.

При решении теоретических проблем и практических задач в биогеографии используется широкий арсенал географических методов, среди которых важнейшую роль играют сравнительно-географический и картографический методы; при этом требуется также глубокое знание биологических свойств и экологии растительных и животных организмов, умение широко использовать данные о специфике взаимодействий организмов и сообществ друг с другом и со средой.

Очень многое в распространении сообществ и организмов определяется не только их биологическими особенностями и комплексом современных природных условий, но и историей развития планеты в целом, а также ее отдельных регионов. Былое распространение животных и растений, природные условия, существовавшие в различные геологические эпохи, – предмет таких наук, как палеонтология, историческая геология и палеогеография. Данные этих наук используются в биогеографии при выявлении особенностей распространения животных и растений.

Значение биогеографии особенно возросло в последнее время, когда большинство стран провозгласили на конференциях ООН по окружающей среде и развитию переход к реализации концепции устойчивого развития мирового сообщества. Эта концепция основывается на стратегии экономического развития, обеспечивающей сбалансированное решение социально-экономических задач и проблем сохранения благоприятной окружающей среды и природно-ресурсного потенциала в целях удовлетворения потребностей нынешнего и будущих поколений людей.

Биогеографические методы и подходы являются определяющими, например, в осуществлении Всеевропейской стратегии биологического и ландшафтного разнообразия, подписанной в 1995 г. министрами охраны природы 55 европейских стран. Главной задачей здесь является выработка оптимальных методов и приемов производственной деятельности, учитывая природные особенности регионов, в целях уменьшения антропогенной нагрузки на экосистемы, поддержания их баланса, сохранения экологического (биологического) разнообразия.

Таким образом, биогеография оказывается одной из тех наук о Земле, данные которых необходимы для разработки стратегии развития мирового сообщества на ближайшую перспективу.

Основные понятия биогеографии. Различные регионы суши и акватории отличаются по составу населяющих их организмов, и подойти к выявлению этих различий можно по-разному, в зависимости от принятых понятий, подходов и методов. Начальным этапом биогеографического изучения любого региона являются флористические и фаунистические исследования. Здесь используется ряд понятий и терминов, в том числе: **флора** (по отношению к таксонам растительных организмов) и **фауна** (по отношению к животным) – исторически сложившиеся совокупности видов растений или животных, относящихся к разным родам, отрядам и семействам, обитающих на данной территории. Флора и фауна того или иного района составляют в совокупности его *биоту*. Эти термины могут быть применены не только ко всей совокупности растений, грибов, микроорганизмов и животных, но и к крупным подразделениям растительного или животного мира. Соответственно можно говорить о флоре водорослей (альгофлоре), споровых растений, папоротников, грибов (микрофлоре), о фауне млекопитающих (териофауне), птиц (орнитофауне), насекомых (энтомофауне) и т.д. Данные о видовом составе флоры и фауны позволяют анализировать состав и разнообразие более высоких таксонов (на уровне родов,

семейств, отрядов, порядков), их происхождение, пространственно-временные соотношения.

Например, флора острова Мадагаскар составляет около 6000 видов сосудистых растений, среди которых 9 эндемичных семейств, не менее 450 эндемичных родов, видовой эндемизм достигает 89 %; для флоры характерно разнообразие пальм, бамбуков, орхидных, отмечается несколько видов баобабов. В фауне Мадагаскара представлены полуобезьяны, насчитывающие 21 вид, из хищных присутствуют только виверры с 7 эндемичными родами, из грызунов – эндемичное подсемейство мадагаскарских хомяков; среди птиц выделяются три эндемичных семейства с 11 видами.

Историческое развитие местных флор и фаун непосредственно обусловлено процессами видообразования, вытеснения одних видов другими, их миграциями и вымиранием. Различия между флорами и фаунами в определяющей степени объясняются геологической историей каждого региона. Анализ флор и фаун во времени и пространстве составляет предмет *исторической биогеографии*, показывающей, из каких таксономических групп, каким путем и в какое время образовались те или иные современные или ископаемые флоры и фауны. Биота меняется под влиянием не только изменений окружающей среды, но и внутренних, присущих всему живому причин – *филетической эволюции* – изменению генотипа и фенотипа во времени, благодаря чему каждый вид, род, семейство и любой иной таксон существуют на поверхности Земли лишь ограниченное время, превращаясь постепенно в новые виды, роды или семейства. Одной из важнейших географических (хорологических) характеристик, используемых при анализе флор и фаун, является *ареал* - часть земной поверхности или акватории, в пределах которой достаточно длительное время постоянно встречаются популяции определенного вида или другого систематического таксона живых организмов.

Другой путь анализа фаун и флор представляет *экологическая биогеография*, исследующая закономерности распространения сообществ, образуемых совместно обитающими растениями, животными, микробами.

Сообщества (ценозы) отличаются друг от друга как видовым составом и численностью видов, так и особенностями их структуры. Практически в любом ценозе можно выделить растительное сообщество (*фитоценоз*), животное население (*зооценоз*), сообщество микроорганизмов.

Термин "*сообщество*" многогранен. Это значит, что и лес вообще, и хвойный лес, и еловый зеленомошный лес могут быть определены как сообщества. При изучении закономерностей распространения сообществ большое значение имеет выявление различий в их структуре и функционировании в разных регионах и эколого-географических условиях.

Элементарной единицей дифференциации суши в экологической биогеографии является *биогеоценоз* – однородный участок земной поверхности с определенным составом живых и косных (атмосфера, почва, подстилающие породы, вода) компонентов, объединенных обменом веществ и потоком энергии в единую систему. Границы биогеоценоза устанавливаются по растительности, являющейся одним из важнейших и наиболее легко выделяемых (физиономических) компонентов биогеоценоза. На зональном уровне часто употребляют термин "*биом*", выделяемый по физиономическим признакам зональной растительности, представляющий собой совокупность биогеоценозов какой-либо зоны: тундры, тайги, смешанных лесов и т.д.

Сходные биомы различных континентов имеют различную биоту. Например, условия существования широколиственных лесов европейской части России и востока Северной Америки сходны. Однако при значительной близости облика и структуры сообществ в их состав входят разные виды растений и животных. Пространственная структура сообществ и их внешний облик слагаются под влиянием сходства экологических условий, в то время как флора и фауна (и входящие в их состав таксоны) характеризуются своими закономерностями развития и распространения. В составе биоты широколиственных лесов Северной Америки сосредоточено значительно большее видовое богатство, что в значительной степени определяется условиями, существовавшими на континенте в прежние геологические эпохи, и современной ландшафтной структурой территории.

В современной биогеографии сформировались основные подходы к изучению живого покрова планеты:

- флористико-фаунистический,
- экологический,
- исторический,
- региональный.

Один из важнейших методов, используемых для решения биогеографических проблем, – картографический. Биогеографические карты (растительности, зоогеографические, флористического и фаунистического районирования и т.д.) – основной инструмент географического анализа распространения биот и сообществ.

Свой вклад в развитие биогеографии внесли исследователи различных научных школ и направлений: франко-швейцарской, скандинавской, англо-американской и др., среди которых российская школа обладает яркими достижениями и самобытными подходами как в биогеографии в целом, так и в ботанической географии, зоогеографии суши, в биогеографии океана в частности.

К настоящему времени в биогеографии сложилось несколько самостоятельных разделов, в том числе такие, как

- биогеография Мирового океана, пресных вод,
- ботаническая география и
- зоогеография суши,
- биогеографическое картографирование,
- биоиндикация,
- геногеография,
- география биологических ресурсов и др.

Биогеография и экология. Экологические концепции начали привлекать внимание географов с начала 20-х годов XIX в. Э. Геккель (1866) в определении экологии обратил внимание на отношения, связи живых организмов между собой и с окружающим их миром. Иначе говоря, объектом изучения в экологии становятся не сами животные, растения, микробы, почвы, вода, воздух, Солнце, а именно связи между ними. Так понимают экологию и большинство современных экологов, например автор известного курса общей экологии Ю. Одум, согласно которому *"экология – это междисциплинарная область знания, наука о структуре и функционировании сложных природных систем, в которых существуют живые организмы"*. В буквальном смысле слова - это наука о жизни организмов "у себя дома", о совокупности и характере связей между организмами и окружающей их средой. Очевидно, что нет никаких препятствий, чтобы рассматривать и самого

человека как объект экологического изучения: ведь и человек, и его "братья меньшие" являются продуктом эволюции жизни на Земле, порождением биосферы, связи со средой которого во многом не утратили своего исходного биологического характера.

В экологии сообществ широко используется термин "биоценоз", введенный гидробиологом **К. Мёбиусом** в 1877 г., который определил его как *"объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особей некоторым средним условиям среды, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определенных местах"*. Поэтому экологию сообществ часто называют *биоценологией*. В настоящее время биоценозы трактуются как сложно организованные биологические системы.

Огромную роль в сближении экологических и географических исследований сыграло сформулированное в 1940 г. **В. Н. Сукачевым** представление о биогеоценозе. *"Хотя природные биогеоценозы, – писал В.Н. Сукачев (1967), – представляют собой открытые системы, находящиеся в непрерывном изменении, они, однако, в то же время обладают известной устойчивостью, способностью в той или иной мере к противодействию нарушениям сложившихся в них взаимосвязей и их восстановлению, т. е. способностью к саморегулировке. Эта относительная стабильность сложившихся биогеоценозов и способность их к саморегулированию есть следствие того, что в число компонентов биогеоценоза входят организмы..."*.

Синтез биологических и географических подходов к исследованию закономерностей живого покрова суши нашел отражение и в учении об экосистемах. Понятие *"экосистема"*, введенное в науку **А. Тэнсли** (1935), емко и многогранно. Сущность экосистемы – интенсивность обменных процессов, определяемая соотношением биотических и абиотических блоков; в силу этого экосистема как единство биоты и среды характеризуется многофакторной обусловленностью.

Учению об экосистемах предшествовала синэкологическая концепция, для которой характерно взаимопроникновение географических и экологических идей в новом понимании. В частности, это относится к развитию работ по картографированию растительности в глобальном и региональном масштабах, что во многом содействовало сближению интересов экологов и географов.

Созданная **Г. Брокман-Ерошем** в 1912 г. **схема распространения растительности на "идеальном" континенте** представляла по существу первый опыт моделирования в географии и позволила продемонстрировать тесные связи растительности с климатом. Учение об экосистемах ознаменовало новый этап развития экологии. Сейчас это наука об экосистемах всех уровней.

В изучении экосистем актуальны исследования структурно-функциональных связей, закономерностей их организации и саморегуляции. В структуре экосистем любого ранга именно растительность как совокупность автотрофных организмов образует центральный функциональный блок; будучи физиономичным и одним из наиболее легко выделяемых компонентов, растительность довольно тонко индицирует состояние окружающей среды, что и позволяет использовать ее для выявления экосистем разного уровня.

Биогеоценоз и экосистема – понятия биоцентричные, в центре внимания находится анализ взаимодействия живого с абиотическими условиями, раскрытие механизмов функциональной связи биотического компонента с другими.

Несколько позже возникло учение о геосистемах (географических системах), сформулированное крупнейшим отечественным географом **В. Б. Сочавой**. Учение о геосистемах ориентировано на исследование экологических условий среды обитания, выявление связей природной среды с человеческим обществом и изучение ее экологических свойств. Для геосистем, как и любых открытых систем, наиболее существенна *теснота связей* между ее компонентами, среди которых наиболее значимы энергетическое начало (эффективная радиация), вода в свободном или связанном состоянии и биота. Иными словами, геосистема включает экосистему, имеет более сложную организацию и обладает по сравнению с экосистемами большей вертикальной мощностью. Геосистемы полицентричны, исследуются все действующие в системе связи, а не только связи биоты со средой.

Биогеографию и экологию не раз объявляли "синонимами" друг друга, включали составляющими разделами одну в другую, обе эти науки относили к биологии и т.д. В действительности же они обе самостоятельны, каждая обладает собственной методологией и своим арсеналом средств, объектов и методов исследований, своей историей развития. Но это - науки, тесно взаимодействующие, решающие нередко каждая своим путем одни и те же задачи, которые встают перед человечеством на пути его постоянного взаимодействия с природой. У данных наук, как и у физической географии и биологии, есть общие корни в едином неразделенном естествознании XVIII в. Говоря о принадлежности биогеографии или экологии к биологии, необходимо иметь в виду, что биология "осознала" себя самостоятельной наукой в современном ее понимании только в XIX в. и даже само понятие "биология" было введено Ж. Б. Ламарком только в 1802 г. Экология была первоначально "признана" научным сообществом как область ботаники в 1910 г. В ней тогда видели только два раздела: **аутэкологию** – экологию особей и **синэкологию** – экологию сообществ.

К началу 80-х годов прошлого столетия исследования естественного природного потенциала планеты привели к однозначному выводу о его ограниченности. В 1971 г. Дж. Форрестер в книге "Мировая динамика" привел результаты расчетов возможных вариантов развития цивилизации. По одному из сценариев выходило, что при сохранении тенденций развития, характерных для 60-х годов, численность населения планеты к 2030 - 2050 гг. достигнет 6,5 млрд человек, что вызовет резкое истощение природных ресурсов, загрязнение и другие непоправимые изменения окружающей среды. Вследствие этого за 20-30 лет произойдет снижение численности населения Земли до 1,5 - 2 млрд человек.

Вышеназванные проблемы были всесторонне обсуждены на Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде в 1972 г., где впервые сформулирована концепция *экоразвития* – экологически ориентированного социально-экономического развития, при котором рост благосостояния людей не сопровождается ухудшением среды обитания и деградацией природных систем. Она предполагает коренное изменение хода мирового развития, стратегии использования и распределения ресурсов, глубокие преобразования в экономике и в межгосударственных отношениях.

Серьезная обеспокоенность мирового сообщества состоянием окружающей среды и перспективами развития цивилизации в условиях продолжающегося роста населения и техногенной нагрузки на природу планеты привела к созданию на Стокгольмской конференции ООН специальной структуры – Программы ООН по окружающей среде (ЮНЕП). В задачи ЮНЕП входит разработка рекомендаций по наиболее острым проблемам экологического кризиса (глобальные изменения климата, опустынивание Земли, деградация почв, вырубка лесов, сокращение запасов пресной воды, загрязнение Мирового океана, утрата видов животных и растений). В таком же направлении ведутся работы по программе ЮНЕСКО "Человек и биосфера".

В 1987 г. ООН опубликовала аналитический доклад "Наше общее будущее", в котором показала невозможность ставить и решать крупные экологические проблемы вне их связи с проблемами социальными, политическими и экономическими. Со времени опубликования этого доклада в обиход вошло понятие "*устойчивое развитие*". Под ним понимают такую модель социально-экономического развития, при которой достигается удовлетворение жизненных потребностей людей без лишения такой возможности будущих поколений. В идеале устойчивое развитие - это развитие общества на базе неистощительного, экологически целесообразного природопользования, обеспечивающего высокое качество жизни людей в ряду поколений (здоровье, высокую продолжительность деятельной жизни, здоровую среду обитания, экологическую безопасность).

Ученые признают, что на современном этапе перехода мирового сообщества к устойчивому развитию необходимо создание условий, обеспечивающих возможность сопряженного, внутренне сбалансированного функционирования триады: природа – население – хозяйство.

В состав целевых параметров устойчивого развития входят характеристики состояния окружающей среды, экосистем и охраняемых территорий. В этой группе контролируемых параметров имеются показатели качества атмосферы, вод, территорий, находящихся в естественном и измененном состоянии, лесов с учетом их продуктивности и степени сохранности, количества биологических видов, находящихся под угрозой исчезновения.

К числу важнейших научных проблем, решение которых возможно лишь в рамках международного сотрудничества ученых, относится определение характеристик экологической устойчивости планеты в целом и основных подсистем биосферы. Методы и подходы биогеографии, а также накопленный этой наукой опыт регионального и глобального анализа экосистем сыграют решающую роль в реализации концепции устойчивого развития всего мирового сообщества.

1 РАЗВИТИЕ БИОГЕОГРАФИИ

Многие видные биогеографы неоднократно обращались к истории биогеографии. В отечественной литературе первым был **М.А. Мензбир** (1855-1935), который в 1882 г. предложил выделить четыре этапа развития биогеографии в соответствии со взглядами ученых тех лет на происхождение и развитие органического мира Земли. Мензбир различал периоды, связанные:

- со слепой верой в истину библейской догмы о сотворении мира;
- с господством теории катастроф;
- с отказом от теории катастроф и распространением принципа актуализма;
- с победой дарвиновского учения об эволюции.

Уточнение истории биогеографии и ее периодизации было проведено отечественными биогеографами А. Г. Вороновым (1911-1995) и Г. В. Наумовым, которые в 1963 г. отметили новые этапы, а в отношении периодов раннего развития биогеографии во многом придерживались точки зрения М.А. Мензбира.

А. Г. Воронов в 1987 г. выделил в истории биогеографии следующие периоды:

1. Появление отрывочных сведений - до начала XVI в.
2. Накопление флористических и фаунистических сведений при господстве библейского мифа о сотворении мира - начало XVI - конец XVIII в.
3. Создание обобщающих ботанико- и зоогеографических работ при господстве теории катастроф - конец XVIII - середина XIX в.
4. Развитие ботанико-географических, зоогеографических, экологических исследований и возникновение биоценологии на основе теории эволюции Дарвина - вторая половина XIX в.
5. Разработка учения о растительных сообществах, дальнейшего развития экологического и исторического направлений ботанической географии и зоогеографии, попытки создания биогеографии как совокупности ботанической географии и зоогеографии - с начала до середины XX в.
6. Развитие единой биогеографии - с середины XX в.

Указанные работы по периодизации развития ботанико- и зоогеографических идей и становления биогеографии как самостоятельного направления в науке сохраняют свое значение до настоящего времени.

ПРЕДЫСТОРИЯ БИОГЕОГРАФИИ

Биогеографическими сведениями и наблюдениями обладали уже люди древнекаменного мира (около 30 тысячелетий назад). Они охотились на животных и собирали растения задолго до неолита, от которого начинается развитие производящего сельского хозяйства (в разных регионах от 18 до 8 тыс. лет назад). Наши первобытные предки, еще только ощутив первые проблески сознания, вынуждены были решать насущные вопросы: какие растения пригодны в пищу и где их можно найти, как ловить животных, где и как спастись от хищных зверей, куда переселиться при бескормице и что можно использовать в пищу на новом месте? Древний человек уже понимал задачу, которую современная наука формулирует

так: *пользоваться дарами природы, живя с ней в согласии из поколения в поколение, не подрывая ее ресурсов.*

Сравнительно недавно считалось, что земледелие возникло около 9-10 тыс. лет назад. Последние открытия археологов "отодвинули" это время на 15-18 тысячелетий назад. Именно в те далекие эпохи возникли некоторые представления о взаимоотношениях человека и природы, растений и животных с окружающей средой. К началу античности человечество уже располагало определенным объемом знаний о природе. Достаточно сказать, что в Китае более чем за тысячелетие до н.э. велись регулярные метеорологические наблюдения, закладывались основы картографии.

Но и задолго до этого человек прекрасно ориентировался в окружающей его живой природе, о чем можно судить по наскальной живописи древнекаменного века, которая свидетельствует о знании повадок, образа жизни и расселения крупных животных, служивших объектом промысла, о первых попытках составления карт охотничьих угодий. Судить об этом можно не только по сведениям палеогеографов, археологов и антропологов, но и по жизни тех племен в разных регионах Земли, которых европейцы в эпоху Великих географических открытий XVI-XVIII вв. застали на стадии каменного века. Такова, например, была жизнь австралийских аборигенов и жителей многих островов Полинезии, которых увидел Джеймс Кук всего лишь два века назад.

Сведения по экологии и географии полезных растений и животных содержат все древние книги: Рамаяна, Библия, рукописи Древнего Египта, Китая. Но постепенно появились и систематизированные сведения, первоначально в трудах античных ученых. С этого времени можно говорить о предыстории биогеографии – периоде первоначального накопления знаний, который потребовал более двух тысячелетий.

Географический кругозор ученых и философов древности был ограничен пространством, поэтому известные им биогеографические факты были немногочисленны. Так, в песнях Гомера (между XII -XIII вв. до н.э.) упоминается всего 63 названия растений, а в сочинениях "отца медицины" Гиппократ (460-377 до н.э.) – 236. Число видов животных, известных древнегреческим ученым и мыслителям, было еще меньше по сравнению с числом видов растений.

Аристотель (384-322 до н.э.) первым из ученых сделал попытку критически обобщить все до него накопленные знания по естественной истории. Его труды, в которых описано до 500 видов животных, оказали огромное влияние на дальнейшее развитие науки.

"Отцом ботаники" был Теофраст (Феофраст, 371-286 до н.э.), написавший десятитомную "Естественную историю растений" и восемь книг "О причинах растений". В них упоминается примерно 500 видов растений, произрастающих в Греции и ее ближайших колониях, а также в тропиках, например индийская смоковница, кардамон и др. Из своих наблюдений за растениями разных мест Теофраст сделал вывод, что своеобразие растительности *"создается разницей в месте"*. То, что в жарких странах у лиственных деревьев не бывает ежегодного листопада, Теофраст объяснял влиянием климата. Он справедливо сомневался в возможности самозарождения растений и считал, что семена разносятся водой, ветром, птицами и другими путями.

В книгах Теофраста сообщается, как выжигать древесный уголь, добывать смолу, деготь, пряности, как и где применять различные сорта деревьев; имеются также замечания о географическом распространении растений, их болезнях, влиянии климата на рост и продолжительность жизни растений; он правильно подметил

важную роль листьев в питании растений. Теофраст различал деревья, кустарники и травы, сухопутные и водные растения. Как все энциклопедисты Древней Греции, он уделял внимание разнообразным вопросам и оставил интересные рассуждения о географическом распространении не только растений, но и животных.

С античной эпохой связано развитие естественных наук. В это время жили великие ученые: Архимед и Диофант, Евклид и Аполлоний, Гиппарх и др., группировавшиеся вокруг знаменитой Александрийской библиотеки, насчитывающей 700 тыс. рукописей: свитков, пергаментов, папирусов. Широкое распространение в это время получила география, черпавшая новый материал из походов Александра Македонского (VI в. до н.э.) и многих путешественников (III в. до н.э. - IV в. н.э.), которые значительно расширили круг стран, известных в то время ученым, и способствовали обогащению сведений о растительном и животном мире Земли. Известный географ Страбон (63 г. до н.э. - 24 г. н.э.) ввел в географию описание растений и животных. С именем Птолемея (около 150 г. н.э.) связаны первые картографические работы.

Географические сведения были обработаны Эратосфеном (275-194 гг. до н.э.) - библиотекарем Александрийской библиотеки.

Из Древнего Рима, ставшего наследником греческой культуры на рубеже новой эры, до нас дошел научный труд римского полководца и ученого Кая Плиния Старшего (23 - 79 гг. н.э.). Плиний создал "Естественную историю" из 37 томов. В книгах 12 и 13 он описывает *"достойные внимания чужестранные деревья, согласно их географическому распространению"*.

Арабские ученые и комментаторы переводили на арабский язык книги Аристотеля и других греческих ученых, попутно внося в них новое из своих наблюдений. В этом отношении особое место занимает таджикский философ и ученый Авиценна (Али Ибн-Сина, ок. 980-1037 гг. н.э.). Занимаясь главным образом медициной, он обобщил все научные знания и сведения своего времени в большом труде "Каноне". Другой, менее известный арабский ученый Аверроэс (Ибн-Рошд, 1126- 1192) перевел Аристотеля и сделал его работы достоянием арабов и христиан.

В средневековую Европу географические и биогеографические сведения проникли в основном из арабских переводов. В книгах по природоведению того периода факты причудливо перемешивались с легендами и мифами, а виды действительно существующие – с фантастическими и вымышленными.

В XIII в. венецианский путешественник Марко Поло (1254-1324) привез в Европу интереснейшие сведения о флоре и фауне ранее неизвестных отдаленных стран Азии, существенно пополнив этим представления о живой природе Земли. В том же веке Альберт фон Больштед, прозванный "Великим" (ок. 1193-1280), вслед за Аристотелем развивавший представление о формах тел и их изменениях, свел в ряде трактатов накопившиеся к этому времени материалы о животных, растениях, минералах, привлекая данные древних авторов, которые в значительной степени были забыты. В целом же в этот период биогеографии как науки еще не существует, а имеются только в той или иной степени отрывочные или разрозненные сведения о видах растений и животных, местах и условиях их обитания.

Зарождение и формирование капитализма в феодальных странах Европы сопровождалось расширением связей между странами. Поиски морского пути в Индию, открытие новых материков и островов показали существование резких географических различий между вновь открытыми территориями и ранее

известными. Поток диковинных растений и животных хлынул в Европу. Пробудился интерес к изучению природы в своем отечестве.

Еще в эпоху расцвета античной культуры стали создаваться сады полезных и чудодейственных растений как в практическом плане, так и в целях просвещения. Наиболее давнюю историю имеют ботанические сады Италии – в Салерно (1309) и Венеции (1333).

С появлением растений, привезенных из Индии, Америки, началось изучение способов разведения таких растений в новых климатических условиях. Большую работу в этом плане вели ботанические сады Италии, Франции: в Монпелье (1598) и Париже (1597). Знаменитый ныне Королевский сад в Кью (около Лондона) был основан в 1759 г. В средние века ботанические сады возникали при медицинских факультетах многих европейских университетов, предоставляя материал для обучения студентов естественным наукам. В Европе старейшие ботанические сады существуют при университетах в городах: Кельн (с 1490 г.), Лейпциг (1542), Падуя (1545), Пиза (1549), Лейден (1577). Знаменитый сад при Упсальском университете, первым ректором которого был К.Линней, был основан в 1447 г. Ботанический сад Московского университета возник позже – в 1805 г. на основе "*аптекарского огорода*", заложенного Петром I в 1714 г.

Постепенно ботанические сады превращаются в мощные научные центры, а коллекции живых растений быстро увеличиваются за счет поступлений из разных стран мира. Итальянский ученый Лука Гини в XVI в. изобрел способ сохранять сухие растения. Создаются хранилища засушенных растений – гербарии, издаются наставления по собиранию и хранению растений, первые атласы, определители с изображениями и описаниями животных и растений (так называемые травники). Во многих работах факты перемешиваются с легендами, действительно существующие виды – с порождением человеческой фантазии. При этом если иногда изображаются фантастические растения, такие, как древо жизни, древо познания добра и зла, мужская и женская мандрагора, или животные – морской епископ, сирены, то упоминаются они уже часто с определенным недоверием к факту их существования.

Зверинцы, существовавшие как зрелищные предприятия, пополняются экзотическими животными. В XVIII в. возникают и первые зоологические сады.

Среди наиболее известных сочинений этого времени можно упомянуть "Новую книгу о травах" немецкого ботаника И. Бока (1498- 1544), "Десять книг о населении экзотических стран" французского натуралиста К. Ключиза (1525-1609), "Естественную историю птиц с их описаниями и простыми рисунками, сделанными с натуры" М. Белона (1518-1564), "Книги по истории животных" швейцарского естествоиспытателя К. Геснера (1516-1565) и многие другие. Отдельно следует упомянуть книгу французского ботаника Ж. Турнефора (1656-1708) "Элементы ботаники", в которой была приведена система растений с подходами к бинарной номенклатуре (понятие рода и вида), впервые приведены сведения о высотной поясности растительного покрова в горах. В 1696-1704 гг. выходит трехтомная "История растений" выдающегося английского ботаника Д. Рея (1628-1705), в которой он впервые в ботанике сформулировал понятие вида и предложил деление цветковых растений на однодольные и двудольные.

Постепенно закладываются основы тематической картографии. С доисторических времен сведения о распространении промысловых животных доходят до наших дней в виде наскальных рисунков. Начиная с первых шагов картографии как метода познания земной поверхности данные о животных и растениях

естественно вписывались в характеристики территорий или акваторий. На планах-путеводителях первой половины XIII в. помещали рисунки разнообразных рыб, змей, зверей, птиц, древесных растений. На первых географических картах эпохи раннего средневековья приведены вполне реалистичные изображения многих животных.

В начале XVI в. на картах появляются картинные изображения рельефа, растительного покрова, живописные рисунки животных, а также нередко и сцены охоты на них. Таковы карты мира Сантино (1502), О. Магнуса (1539), В. Баренца (1597) и др. Прообразом карт фаунистического районирования можно считать мировую карту, созданную П. Планцио (1594), на которой рисунки, передающие реальный облик животных суши, размещены за рамками карты и снабжены указанием территорий, где они обитают.

На протяжении XVIII в. в связи с развитием и совершенствованием ботанических и зоологических сюжетов закладываются основы способов отображения ареалов растений и животных, отрабатываются элементы биогеографического районирования и картографирования.

К концу этого периода сведения о растительном и животном мире значительно расширились.

ЭПОХА ВЕЛИКИХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ОТКРЫТИЙ

Эпоха Великих географических открытий ознаменовалась многочисленными путешествиями, в которых добывались все новые и новые сведения об открытых землях, народах, населяющих эти земли, и, что особенно важно для биогеографии, появились указания на то, что каждый вновь открытый материк или остров обладает своей, чаще всего самобытной, флорой и фауной. Так было с открытием Америки, Австралии, проникновением в удаленные районы Африки, Азии, в громадные, почти ненаселенные пространства Сибири. Изменился и характер путешествий в дальние страны. Знакомство с природой посещенных островов и континентов становится обязательным. Английский путешественник Джеймс Кук берет с собой в кругосветное путешествие естествоиспытателей - отца и сына Д. Форстера и Г. Форстера, а В. Беринг – Г. Стеллера. Ученые отмечали, что разница в облике растительности и животного населения зависит от географического положения материков или островов. С этим временем связано становление сравнительного метода в биогеографии.

Следует сказать о важном событии для науки в России - основании в 1724 г. Петром I Российской академии наук, в которой Географический департамент с 1758 г. возглавил М. В. Ломоносов (1711-1765). Будучи широко образованным ученым-энциклопедистом, он высказал идею исторического развития Земли, распространив ее как на земную кору, так и на органический мир планеты. К примеру, Ломоносов считал, что обнаружение ископаемых морских моллюсков на вершинах гор служит доказательством того, что в этих районах когда-то располагались морские бассейны, и кто в этом сомневается, *"имеет весьма скудное понятие о величестве и древности света"*.

Именно М.В. Ломоносову потомки должны быть благодарны за плодотворную идею организации грандиозных академических экспедиций в 1768-1774 гг., которые изучали природу отдаленных окраин России под руководством В.И. Беринга,

П.С. Палласа, И.И. Лепехина, С.Г. Гмелина, В.Ф. Зуева и многих других известных географов.

Русские землепроходцы внесли заметный вклад в сокровищницу знаний о растениях и животных Сибири, ранее практически неизвестных европейцам. Так, в их заметках имеются точные и подробные сообщения о рыбных богатствах, разнообразии видов рыб. В челобитной служилых людей Емельянова и Ветошки из Анадырского зимовья указано: *"Кормимся мы красною заporною рыбою кетою, а та рыба кета внизу Анадыри реки от моря идет добра, а вверх приходит худа, потому что та рыба замирает вверх Анадыри, а назад к морю не выплывает"*.

К наблюдениям о ходе кеты в верховья реки и гибели ее после метания икры русский землепроходец В. Атласов добавляет: *"Иных рыб много - 7 родов разных, а на русские рыбы не походят. И идет той рыбы из моря по тем рекам гораздо много и назад та рыба в море не возвращается, а помирает в тех реках и в заводях. И для той рыбы держится по тем рекам зверь - соболи, лисицы, выдры"* (Д. С. Оглоблин, 1891).

Одно из замечательных географических описаний Сибири XVII в. находим у Ю. Крижанича - священника хорвата, который приехал в Москву в 1659 г., а в 1661 г. был сослан в Тобольск, где пробыл до 1676 г. За это время он собрал о Сибири много интересных данных и написал большую работу "История Сибири", лучшей частью которой является описание "трех климатов": *"Сибирь состоит из трех климатов, простирающихся от запада к востоку. Первый климат, омываемый ледовитым морем, - северный; здесь не произрастают ни плоды, ни овощи, зато отсюда получают шкурки соболей и чернобурых лисиц... Второй климат, средний, смежный с упомянутым выше, населен русскими и татарами... Третий климат составляют обширнейшие степи, в которых блуждают кочевые калмыки со своими стадами"*. Таким образом, автор довольно четко выделил тундру и редкостойную северную тайгу; среднетаежную полосу; степи. Для каждой зоны он привел описание климата, растительности, животного мира и способа ведения хозяйства.

В первой половине XVIII в. в Сибири работали крупные научные экспедиции, из которых особое место занимает Вторая Камчатская экспедиция под руководством мореплавателя датчанина В. Беринга (1681-1741). Натуралисты экспедиции - академик Петербургской академии наук И. Г. Гмелин (1709-1755) и адъютант той же академии Г. В. Стеллер (1709-1746) проделали большую работу по сбору и описанию флоры и фауны Камчатки и многих районов Сибири. Г. Стеллер не успел обработать и издать свои труды. Материалы своих экспедиций И. Г. Гмелин опубликовал в четырехтомном труде "Флора Сибири" (1747-1769), в котором описано 1178 видов растений с 249 рисунками. Автор подробно описал растительный мир Алтая, Салаира, Западного Саяна, Кузнецкой и Минусинской котловин, Прибайкалья и Забайкалья.

И. Г. Гмелин первым из ученых-натуралистов обосновал деление Сибири на две естественноисторические провинции: Западную Сибирь и Восточную Сибирь, причем биогеографический элемент является важным в доводах ученого. *"Мне не казалось, - писал Гмелин в 1749 г., - что в Азии нахожусь, пока до Енисея реки не доехал... Но от Енисея реки как на восток, так и юг и на север земля другой вид и не знаю, какую другую силу получила; хребты и холмы сперва попадались местами, а там уже вся страна была гориста и красотою долин и степей между гор лежащих никакой стране не уступала. Оказывались звери, нигде еще не известные, как, например, кабарги, или степные бараны. Не попадались уже травы, в Европе растущие, но вместо них новые, в Европе незнакомые, помалу появились. Сверх того*

чистые, светлые и здоровые воды, вкусные рыбы и птица и самый различный род тамошних народов довольно доказывали, что там особливая часть света".

Большой вклад в изучение растительности и животного мира обширной области России внес талантливый ученик и последователь М. В. Ломоносова С. П. Крашенинников (1711-1755). Принимая участие во Второй Камчатской экспедиции (1733-1743), Крашенинников провел несколько лет на Камчатке и собрал там исключительно богатый материал о растительном и животном мире. Его фундаментальный труд "Описание земли Камчатки" (1755), в котором были даны ботаническая, зоологическая, физико-географическая и этнографическая характеристики края, получил большое признание и был переведен на многие европейские языки. Для каждого вида растения здесь были приведены систематические признаки, данные о географическом распространении, требованиях к почве и климату. Столь же тщательно характеризовались животные Камчатки.

Труды ботаников и зоологов к концу XVIII в. были завершены выдающимся шведским ученым Карлом Линнеем (1707-1778), заложившим основы научной систематики живых организмов и создавшим известную "Систему природы" (1735), сыгравшую огромную роль в дальнейшем развитии биологических наук. Он обосновал систему соподчиненных номенклатурных категорий: класс, порядок, семейство, род, вид, к которым позже Ж. Кювье добавил категорию "тип", узаконил бинарную номенклатуру, согласно которой каждый вид имеет два латинских обозначения – родовое название и видовой эпитет, ввел до 1000 терминов, описывающих морфологические признаки растений и животных. Линней уточнил само понятие "вид", выделил в классификации животных высший класс – млекопитающих – и отнес к нему человека. Его система получила широкое распространение, примененная им номенклатура и язык облегчили работу ботаникам и зоологам, позволив разобраться в массе накопленного материала и систематизировать его.

Сам К. Линней описал около 1500 новых видов растений и множество животных. Труды ученого сыграли выдающуюся роль в развитии естествознания вообще и биогеографии в частности. Только на основе научной систематики стало возможно реально описывать разнообразие и видовое богатство биот разных стран и регионов, вовлекая огромное количество накопленных фактов в научные обобщения с позиций единой классификации.

Это был период быстрого развития систематики животных и растений, накопления материалов по флорам и фаунам, что подготовило дальнейшее развитие ботанической географии и зоогеографии. Лишь после того как были выявлены флоры и фауны разных регионов земного шара (влажных тропических лесов, пустынь, степей, лесов умеренного пояса, тундр и т.д.) и установлены различия между ними, встал вопрос о причинах этого разнообразия и появились попытки его объяснения природными особенностями этих регионов или их геологической историей. В силу большей легкости сбора и изучения растений ботаническая география на первых этапах развития заметно обогнала зоогеографию, хотя и последняя в этот период достаточно успешно развивалась. Ботаника и зоогеографические наблюдения обычно производились одними и теми же путешественниками, а иногда и обрабатывались одними и теми же учеными. Лишь позже, в начале XIX в., устанавливается довольно четкое разграничение интересов ботанико- и зоогеографов.

Описание многочисленных новых видов вызвало к жизни крупные обобщения. В области ботанической географии появилась книга немецкого ученого К. Вильденова

(1765-1812) "Основы травоведения" (1792). Отметив, что виды растений, обитающие в долинах и на равнинах, часто встречаются одновременно и у подножия гор и в горах, примыкающих к этим равнинам, Вильденов приходит к заключению, что море, вероятно, занимало ранее более обширные площади, чем теперь, и из воды выступали лишь горные вершины, на которых только и встречались растения. После отступления моря и расширения площади суши растения начали постепенно расселяться с этих вершин на равнины, освободившиеся от морских вод. Однако ураганы, землетрясения и извержения вулканов могли впоследствии уничтожить растения на значительных пространствах, доказательством чего, по мнению автора, является существование растений с ограниченными областями распространения. Страны, ныне разобщенные, могли быть ранее соединены, как, например, Северная Америка с Европой. Плоды растений приспособлены к распространению с помощью животных, ветра, рек и морских течений, важным фактором их распространения является также человек. Таким образом, К. Вильденов попытался дать целостное представление о причинах современного распространения растений, естественно, на уровне довольно наивных в то время представлений о геологической истории Земли.

СТАНОВЛЕНИЕ БИОГЕОГРАФИИ КАК НАУКИ

Обширный фактический материал по флорам, фаунам и распространению живых организмов, накопленный в естествознании, требовал обобщений и анализа, чему способствовал и прогресс в представлениях об окружающем мире, становление как самостоятельных наук физической географии, геологии, климатологии и др.

Кратко и ясно этот период охарактеризован Ф. Энгельсом в "Диалектике природы": *"В 1755 г. появилась "Всеобщая естественная история и теория неба" Э.Канта. Вопрос о первом толчке был устранен; Земля и вся солнечная система предстали как нечто ставшее во времени. Возникла геология и обнаружила не только наличность образовавшихся друг после друга и расположенных друг над другом геологических слоев, но и сохранившиеся в этих слоях раковины и скелеты вымерших животных, стволы, листья и плоды несуществующих уже больше растений. Надо было решиться признать, что историю во времени имеет не только Земля, взятая в общем и целом, но и ее теперешняя поверхность и живущие на ней растения и животные. Признавали это сначала довольно неохотно"*.

В последней четверти XVIII в. появляются труды Е. Циммермана, Ж. Бюффона и П. Палласа, которые уже в полной мере можно назвать биогеографическими. Немецкий ученый Е.Циммерман (1743-1815) в ряде работ изложил сведения о миграциях животных, впервые ввел понятия *"географическая зоология"* и *"зоологическая география"*. Первая наука, по его мнению, изучает различные части земного шара с точки зрения их животного населения, а вторая занимается установлением причин распространения видов и других таксонов животных. Основными задачами биогеографии он считал объяснение современного и прошлого распространения животных, определение центров их расселения.

В конце XVIII в. один за другим вышли из печати труды французского ученого Ж.Бюффона (1707-1788) – автора многотомной "Естественной истории", "Истории Земли" и ряда других сочинений, где он обобщил все имевшееся к тому времени сведения о географическом распространении животных и растений. Н.А. Северцов (1855) справедливо отмечал, что Ж. Бюффон *"более всех своих предшественников и современников занялся зоологической географией, строго разграничил животных"*

Старого Света от американских и указал общие, до сих пор верные зоологические признаки обеих материков. Далее он обратил особое внимание на различные условия распространения животных сухопутных и водяных, на влияние внешних условий, климата и местности на животную жизнь".

Ж. Бюффон признавал сильные и 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 организмов. Формулируя ряд важных биогеографических положений о преемственной связи между флорами и фаунами всех периодов в истории Земли, признавая самостоятельные центры распространения для каждого вида, он в то же время руководствовался в своих работах многими положениями теории катастроф. Ж. Бюффон высказал много новых оригинальных суждений о проблемах зоогеографии, весьма сходных с суждениями Е. Циммермана.

В это же время работал известный академик Петербургской академии наук П. С. Паллас (1741-1811). Выходец из Германии, он жил в России и всю свою молодость и зрелые годы отдал русской науке. С 1768 по 1774 г. Паллас с рядом ученых совершил большое путешествие через восточную часть европейской и азиатской России. Его пятитомный труд "Путешествия по разным провинциям Российской империи" (1773-1778) был переведен на европейские языки. Здесь были собраны сведения о промыслах, этнографии, ресурсах обширной территории. Большое внимание ученый уделял особенностям обитания, распределения растений и животных и тем самым вводил экологические исследования в биогеографию.

Ссылаясь на указания И. Г. Гмелина, "*что натура с Енисея к востоку будто переменялась и с этих мест начинает производить настоящие свои азиатские травы*", П. С. Паллас приводит восемь отдельных групп растений, приуроченных к различным районам Сибири с особыми экологическими условиями, и показывает, что резкой смены растительности нет, она меняется постепенно от района к району. Среди этих групп он выделил виды по их распространению: европейско-сибирские, европейские, доходящие до Урала, степные сибирско-алтайские, восточносибирские, байкальские и с широким распространением. Для характеристики каждой группы растений автор привел список из нескольких десятков наиболее характерных видов как доминирующих, так и редких.

Огромный вклад в развитие биогеографии внесли труды П. С. Палласа по зоологии. Они содержат не только описания новых видов, но и удивительные по тонкости и точности наблюдения за образом жизни животных, их распределением, позволяющие считать Палласа одним из тех ученых, которые заложили основы экологии животных.

Следует отметить, что трудами Ж. Бюффона, Е. Циммермана и П. С. Палласа было заложено направление в биогеографии, которое потом назовут *региональным*. По сути, мы вправе считать этих выдающихся ученых конца XVIII в. основателями биогеографии как науки.

Несколько позже появляется опыт установления естественных фаунистических областей, предпринятые И. Миндингом, Н. П. Вагнером (1829-1907) и др. И. Миндинг (1829) установил относительный характер линейных границ фаунистических областей, ввел термины *автохтоны* (виды, обитающие в данной местности со времени своего становления) и *мигранты* (виды, пришедшие из других местностей) и дал их определение. Н.П.Вагнер (1844) на основании распределения млекопитающих

разбил сушу земного шара на три пояса (северный, средний, южный), а каждый пояс – на восемь зоогеографических областей.

Г. Бергхауз продолжил исследования в области зоогеографии. Он делает вывод, что жизнь животных зависит от физических условий, особенно от теплоты и влаги, обуславливающих жизнь растений и, следовательно, влияющих на распределение животных по известной схеме: растения – травоядные – хищники. В основу установления зоологических областей он взял только хищных животных, объясняя это тем, что хищники распространены в зависимости от распределения других животных, служащих им пищей, и являются завершающим и самым надежным звеном при выделении областей распространения животных. В выделении областей Г. Бергхаузом большую положительную роль сыграло и то, что он принял во внимание климатические и орографические условия. Это, в частности, нашло отражение на составленных им картах, помещенных во "Всеобщем зоологическом атласе" (1851).

Заметным биогеографическим исследованием данного периода являются работы чешского ученого Л. Шмарды. В его книге "Географическое распространение животных" (1853) выделено три раздела: 1) условия географического распределения животных; 2) обзор зоологических областей суши; 3) зоологические области моря. Он различал две среды обитания животных и разделил животный мир на две группы: наземные (в том числе пресноводные) и морские животные. Л. Шмарда считал физические условия определяющими при распространении животных. К таким условиям он относил температуру, свет, пищу, электричество, давление атмосферы и т.д. Заслуга ученого заключается в том, что он свел воедино громадный фактический материал, собранный его предшественниками, сформулировал некоторые зоогеографические положения, расширив зоогеографическое деление мира до 31 области, и способствовал дальнейшему развитию экологического направления в зоогеографии.

Историческое направление в биогеографии ярко проявилось в исследованиях английского биогеографа Э.Форбса (1815-1854). В замечательной книге "О происхождении фауны и флоры Британских островов в связи с геологическими изменениями" (1846) автор убедительно показал необходимость признания единого центра распространения для каждого вида. При условии постепенных изменений поверхности земного шара он допускал возможность иного, существовавшего ранее распределения материков и океанов. Форбс указывал путь, которым должен идти исследователь-биогеограф, чтобы проследить развитие современных фауны и флоры из предшествующих. Этот путь – изучение геологических данных от современного периода к предшествующим эпохам, а не наоборот, как пытались это делать многие исследователи до него.

Изучая животных и растения Британских островов, Э. Форбс считал, что появление их там можно объяснить только бывшим соединением островов с материком. Он выделил пять характерных флор и столько же фаун Британских островов различной древности, которые последовательно сменяли друг друга, начиная от миоцена, и привел доказательства их связи с материковыми флорами и фаунами соответствующих эпох. Форбс был также одним из первых биогеографов, исследовавших фауну и флору окружающих Британию морей. Он на много десятилетий определил развитие биогеографии, применив почти современные методы исследования флор и фаун.

Существенной особенностью российской биогеографии того времени является ее исходный синтез с экологией, горячим пропагандистом которой стал профессор Московского университета К.Ф. Рулье (1814-1858). В составленной им программе по зоологии читаем: *"Изучать животное – значит следить за ходом развития внутренних естественных сил животного в противодействии с организмами внешнего мира"* (1854). В этой же программе имеются разделы, которые в настоящее время могли бы быть названы классификацией факторов среды и характеристикой образа жизни животных. Один из разделов зоологии К.Ф. Рулье назвал "Географическое размещение" и выделил в нем нынешнее размещение животных и их первоначальное распространение. Он отводил большую роль деятельности человека в изменениях внешних условий жизни животных. После работ Рулье в России окончательно сложилось *экологическое направление* в биогеографии.

Ученые того времени высказывали предположения, что изменения органического мира Земли шли параллельно геологическим изменениям. Это был период накопления данных, позволивших высказать гипотезу не только о смене фаун и флор, но и об эволюции видов. Совсем отрицать изменения растительного и животного мира Земли при обилии имевшихся палеонтологических фактов было уже невозможно. В это время в науке широко обсуждалась теория катастроф. Смысл ее заключался в том, что в каждую геологическую эпоху специальным актом творения создается заново органический мир, который существует сравнительно недолго, а затем гибнет в результате грандиозной мировой катастрофы.

Приверженцем вышеназванной теории был известный французский зоолог Ж. Кювье (1769-1832), а в наиболее крайней форме она представлена в работах его ученика д'Орбиньи. Ж.Кювье был выдающимся систематиком, сравнительным анатомом и палеонтологом. Он впервые разработал принцип корреляции частей организма – основу закона соподчинения органов и функций. Теория катастроф, претерпеваемых Землей, интересна сейчас в историческом плане развития идей об эволюции органического мира.

Чести создания биогеографии как науки в наибольшей степени может быть удостоен великий немецкий географ, ботаник, путешественник и мыслитель Александр фон Гумбольдт (1769-1859). В истории науки имя А. Гумбольдта связано с его огромным вкладом в формирование целостного взгляда географа на окружающий мир. В книге "Космос. Опыт физического миропознания", переведенной в 1851 г. на русский язык, он писал: *"История физического мирозерцания есть история познания целостности природы"*. Этот подход нашел многочисленных приверженцев, а в XX в. привел к созданию в географии учения о геосистемах.

А. Гумбольдт на основе наблюдений, сделанных им во время продолжительных путешествий, особенно по Америке, дал общую картину распределения растительного покрова по земному шару, придавая большое значение климатическим условиям как главному фактору. Он убедительно показал зависимость распространения растений от климата в горах, отметив сходство растительности верхних поясов гор с растительностью северных равнин (тундр), и существование равнинных областей и горных поясов, границы которых определяются особенностями климата.

А. Гумбольдт отметил также, что системы поясов растительности имеют различное строение в горах жаркого, умеренного и холодного климатов. По праву классическими считаются описания растительных областей Южной и Центральной Америки, выполненные (1799-1802) Гумбольдтом совместно с французским

ботаником и путешественником Э. Бонпланом (1773-1858). Результатом его наблюдений и исследований стал тридцатитомный труд "Путешествие по тропическим областям Нового Света в 1799-1804 гг.", принесший ученому мировую славу. Выделение А. Гумбольдтом 19 "*физиономических форм растений*" – групп, включающих похожие друг на друга виды, часто далекие в систематическом отношении, но сходные по морфологическому облику, явилось основой учения о жизненных формах – одного из основных разделов экологии и экологической географии растений. Кроме того, он исследовал причины и способы распространения растений (с помощью ветра, воды, животных и человека). Представления Гумбольдта об общественных и одиночных растениях и о том, что облик растений есть выражение ландшафтных особенностей тех местностей, где они обитают, легли в основу науки о растительных сообществах – фитоценологии или геоботаники, которая в качестве самостоятельного направления выделилась много позже – в конце XIX – начале XX в. Эта идея Гумбольдта была разработана дальше его последователем – немецким ботанико-географом А. Гризебахом (1814-1879) в книге "Растительность земного шара".

Рассматривая вопрос о значении геологической истории Земли для современного распространения растений, А. Гумбольдт высказал мысль о центрах происхождения видов растений, из которых эти виды затем расселялись. Проведенный им анализ статистических данных по флоре различных стран положил начало географии растений. Ученый занимался преимущественно дикорастущими видами и природными растительными сообществами, однако и в области изучения географии культурных растений им были сделаны существенные обобщения и намечены основные задачи дальнейших исследований.

Основные труды А. Гумбольдта были посвящены непосредственно ботанической географии, но, как справедливо полагают К. А. Тимирязев и другие ученые, он многое сделал и для зоогеографии. Это тем более верно, что Гумбольдт сам предлагал идеи, развитые им на ботанико-географическом материале, использовать в зоогеографии. В целом он систематизировал накопленные к тому времени ботанико-географические знания и заложил основы многих научных направлений в биогеографии, которые развиваются многочисленными исследователями все последующие годы.

После работ А. Гумбольдта в ботанической географии наметились четыре основных направления. Во-первых, появилось значительное число сводок по флорам различных районов земного шара, в том числе первая четырехтомная "Флора России" К. Ф. Ледебура (1841-1853). Во-вторых, сравнение статистических данных по флорам различных регионов земного шара привело к развитию флористического районирования. В-третьих, изучение влияния факторов современной среды на растительный покров в целом и на отдельные виды растений, а также исследование способов расселения растений составили предмет экологической ботанической географии. Наконец, в-четвертых, стали разрабатываться вопросы исторической ботанической географии.

Таким образом, к середине XIX в., ко времени появления эволюционного учения Ч. Дарвина, развились основные направления ботанической географии и зоогеографии; при этом сумма знаний, накопленных зоогеографами, была несколько меньше суммы знаний, накопленных ботанико-географами. Наметилась резкая дифференциация этих двух ветвей биогеографии. Лишь в трудах путешественников, да в упомянутом труде Э. Орбса мы находим комплексные ботанико- и зоогеографические описания и некоторые общие теоретические положения.

РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ В БИОГЕОГРАФИИ (ДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД)

К середине XIX в. ученые стали отказываться от теории катастроф. Во многих работах появляются более или менее откровенные мысли о постепенной эволюции облика Земли. В 1832 г. увидела свет книга английского геолога Ч.Лайеля (1797-1875) "Основы геологии". Она показала несостоятельность теории катастроф и подготовила почву для разработки научной теории эволюции. Ч.Лайель доказал, что для изменения поверхности земного шара вовсе не требуется гигантских катастроф или иного вмешательства высшей силы. Аргументом были следующие рассуждения. Повсеместно наблюдая такие явления, как образование оврагов, размыв береговой линии, разрушение каменных пород под действием Солнца, воды, ветра, и принимая во внимание возраст нашей планеты, мы должны допустить, что эти постепенные, незаметные процессы за тысячи и миллионы лет могут привести к появлению иных форм рельефа, к смене суши морем и т.п. По убеждению Ч. Лайеля, *"настоящее есть ключ к пониманию прошедшего"*. Изучение процессов, протекающих на Земле в современное время, достаточно для суждения о тех же процессах и условиях среды прошлых геологических эпох. Лайель уделял значительное внимание распространению растений и животных, причинам формирования островных флор и фаун, вымиранию видов. 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*. Для религиозной догмы о происхождении Земли и живых организмов места в ней не оставалось. Нужно отметить, что он хоть и не сразу, но стал убежденным сторонником Ч. Дарвина.

Справедливости ради следует сказать, что идеи подобного рода возникали и до Ч. Лайеля. Важную роль в развитии биogeографии сыграл русский естествоиспытатель академик К.М. Бэр (1792-1876), являющийся одним из создателей сравнительной эмбриологии, при этом он успешно занимался вопросами географии, в том числе мерзлотоведением, антропологией и этнографией. В докладе, прочитанном в 1822 г. "Как развивалась жизнь на Земле", он выдвинул гипотезу о постепенном развитии природы от низших ее проявлений до человека. Ученый утверждал, что все имеющиеся научные достижения показывают, *"как при образовании живого организма последний, по мере развития своих частей, делается все совершеннее и позволяет предполагать, что при согласном ходе природы во всех операциях сперва образовывались на Земле простейшие организмы и что человек замыкает этот ряд. Если это справедливо, то история животного мира должна быть древнее, чем история человечества, а история Земли древнее, чем история животного мира"*. Позже, в 1834 г., с эволюцией животных он связывает уже и их географическое распространение. Причины изменений видов в процессе развития К. М. Бэр видел в изменении среды обитания, особенно климата.

Наш соотечественник, ученик К.Ф. Рулье, Н.А.Северцов (1827-1885), воплотив в жизнь идеи учителя, создал первую экологическую монографию "Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии" (1855). В этой работе, имевшей важное значение для дальнейшего развития биogeографии, он применил оригинальный метод и установил связь между особенностями фауны и теми физико-

географическими условиями (климат, почва и т. п.), в которых живет и развивается эта фауна. Здесь приводятся многочисленные данные о влиянии экологических факторов на размещение животных и о животном мире разных ландшафтов. Распространение и миграция животных объяснялись ученым исключительно на основе современной экологической обстановки.

В этот период развития биогеографии появились фаунистические описания крупных районов земного шара, что породило вопрос о причинах различия фаун. Н.А. Северцов много сил отдал изучению фауны Средней Азии. Он обобщил материалы своих среднеазиатских экспедиций в больших работах "Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных" (1872) и "О зоогеографических, преимущественно орнитологических областях внетропических частей нашего материка" (1877), в которых пришел к выводу, что нынешнее распространение животных объясняется не современными, а давно прошедшими географическими и физическими условиями, которые открывает геология. Ученый 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 биогеографии. На экологических принципах построено биогеографическое районирование Палеарктики (1877), где за основу приняты ландшафтные зоны тундры, тайги, степей, пустынь и прибрежной зоны. Им была также сделана попытка создать научную систему классификации и дать определение понятию "*вид*".

Заметное влияние на изучение связи жизни животных с климатом мест их проживания оказала монография немецкого зоолога К. Глогера (1833), посвященная жизни птиц - их поведению, выбору местообитания, окраске, степени оседлости. Установленная им закономерность смены окраски получила позднее в экологии наименование "*правило Глогера*".

Английский зоолог и зоогеограф Ф.Л. Склетер (1829-1913) на основе применения статистического метода разработал систему зоогеографических (точнее, фаунистических) областей, которая с теми или иными изменениями применяется и современными зоогеографами. В отличие от выделения многочисленных мелких зоологических областей он обосновал существование шести крупных областей (*Палеарктической, Эфиопской, Индийской, Австралийской, Неарктической, Неотропической*), характеризующихся эколого-фаунистической общностью.

Детализированная А.Уоллесом, впоследствии эта схема легла в основу современного зоогеографического районирования. Первый набросок системы фаунистических областей, основанный на распространении птиц, был опубликован Ф. Л. Склетером за год до выхода в свет книги Ч.Дарвина "Происхождение видов".

Среди крупных ботанико-географов этого периода можно назвать также швейцарских ученых Огюстена Декандоля (отца, 1778-1841) и Альфонса Декандоля (сына, 1806-1893), английского ботаника Д. Гукера (1817-1911) и многих других. Продолжая издание "Системы растений", начатое его отцом, Альфонс Декандоль особое внимание уделял географии растений, в которую внес весьма значительный вклад. Опираясь на методику Э. Форбса, он изучал распределение и распространение растений, учитывая условия окружающей среды, и предложил новый метод исследования.

А. Декандоль считал, что к геологическим данным нужно обращаться только тогда, когда современные физические условия не дают ответа на вопрос об истолковании тех или иных явлений. Он указывал на необходимость тщательного

изучения видов как биологических объектов и их ареалов – основного и надежного материала для установления флористических регионов. Ученый не отрицал необходимости учета исторических данных, но требовал осторожности в их использовании. Декандоль обосновал различия видов: *эндемических*, или обитающих только в одном регионе; *спорадических*, или распространенных в некоторых странах; *колонистов* и *автохтонных*. Первые две группы видов прямо определяют их распространение, вторые две – весьма важны при определении центров распространения. Результаты своих наблюдений А. Декандоль опубликовал в своей основной работе "Географии растений" (1855) – самом выдающемся произведении додарвиновского периода, оказавшем огромное влияние на дальнейшее развитие биогеографии.

В 60-е годы XIX в. появилось много талантливых работ и биогеография подошла к научному объяснению причин распространения организмов. Тем не менее представление о непрерывности эволюционного процесса, о происхождении современных флор и фаун от давно исчезнувших для подавляющего большинства ученых первой половины XIX в. оставалось чуждым, несмотря на то что оно было вполне убедительно аргументировано Ж.Ламарком (1744-1829) в "Философии природы" (1809). Предвидя это, сам Ламарк писал: *"Каких бы трудов ни стоило открытие новых истин при изучении природы, еще большие затруднения стоят на пути их признания"*.

Принципиально важным рубежом в развитии естественных наук, в том числе биогеографических идей, является 1859 г. В ноябре этого года было опубликовано знаменитое сочинение английского натуралиста Чарлза Дарвина (1809-1882) "Происхождение видов", положившее начало новым взглядам на органический мир. Во введении Ч. Дарвин писал: *"Путешествуя на корабле "Бигль" в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касавшимися распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и нынешними обитателями этого континента. Факты эти освещают до некоторой степени происхождение видов - эту тайну из тайн"*. Главы 12 и 13 этого труда были посвящены рассмотрению географического распространения растений и животных как одной из основ теории происхождения видов.

Теория Ч.Дарвина о происхождении видов путем естественного отбора основывалась на всех достижениях биологии того времени, в том числе на фактах ботанической географии и зоогеографии. Она привела к пересмотру всех представлений о факторах дифференциации флор и фаун, положив начало новому периоду в биогеографии. Ход рассуждений Ч.Дарвина хорошо виден на примере описания им Галапагосских островов (1867), расположенных в Тихом океане: *"Я увидел оригинальные виды птиц, пресмыкающихся и растений, не существующих нигде в другом месте Земли. А между тем все они носили на себе американский отпечаток. В песне пересмешника, в хриплом крике стервятников, в больших, похожих на канделябры опунциях, я ясно видел соседство Америки, хотя острова эти и разделялись таким огромным количеством миль океана от материка и значительно отличались от него по своему геологическому строению и климату. Еще удивительно было то обстоятельство, что большинство обитателей каждого отдельного островка этого небольшого архипелага отличалось между собою видовыми признаками, хотя и обнаруживало чрезвычайно близкое родство"*. Много интересного было высказано им о животном мире островов Хуан-Фернандес и Фолклендских.

Ч. Дарвин доказал, что понимание современного географического распределения видов становится возможным только на основе эволюционного учения, и показал, что организмы, так же как природные условия, подвержены медленным, но постоянным изменениям, и изменения видов идут не только параллельно с изменениями внешних условий среды, но и тесно связаны с ними. В основе биогеографических представлений Дарвина лежит мысль о том, что каждый вид возникает в какой-либо одной области и при благоприятных условиях начинает от нее расселяться, пока не встречает на своем пути препятствий к расселению. Поэтому существование каждого вида непрерывно во времени. Вид, однажды исчезнувший, не появляется на Земле вновь. Непрерывным должно быть и существование вида в пространстве. В тех случаях, когда эта непрерывность нарушена, причиной могут быть случайности распространения, вымирание вида на части территории первоначального возникновения, или распространение было при условиях, отличающихся от современных. Таким образом, понятно, например, существование одних и тех же видов растений и животных на материке Европы и на Британских островах, составивших в геологическом прошлом единое целое.

Понятны и резкие различия фаун и флор стран, мало различающихся по природным условиям, но разделенных значительными пространствами (например, экваториальные части Южной Америки, Африки и Индонезии). Решая вопрос о способах расселения животных и растений, Ч. Дарвин прибегал к экспериментам. Так, он подсчитывал количество семян, переносимых на лапках птиц, определял сроки сохранения жизнеспособности у плодов и семян в соленой воде и т.д. Большой интерес представляют его суждения о переселениях животных и растений, связанных с ледниковым периодом. Дарвин разрабатывал и некоторые экологические проблемы. Его труд, посвященный деятельности дождевых червей, и в настоящее время остается образцом монографии о влиянии животных на особенности почвенного покрова, основанной не только на качественных характеристиках, но и на количественных данных.

Теория развития органического мира заставила по-новому подойти к изучавшимся ранее вопросам. Впервые под биогеографические исследования была подведена фундаментальная научная база. После работ Ч. Дарвина ученые уже не могли верить в сотворение видов, в их одновременное чудесное появление в удаленных друг от друга районах земного шара. Представление о непрерывности существования видов и их изменении во времени легло в основу всех последующих биогеографических построений. Огромное значение приобрело исследование взаимоотношений организмов и среды, так как установленное Дарвином преобразование видов путем естественного отбора по-новому поставило вопрос о значении среды для процесса эволюции.

Ч. Дарвин наметил новые пути во всех направлениях биологии. В дальнейшем возник ряд новых наук, основанных на разработке его идей, а многие ранее существовавшие науки, к числу которых относится и биогеография, получили новую теоретическую основу.

Однако мало было признавать историческое развитие организмов, нужно было объяснить, каким образом происходит процесс эволюции. *"Потребовалась не только сила гения Дарвина и спокойное сознание истинности нового учения со стороны Уоллеса, но и почва, подготовленная к принятию идеи об эволюции мира, чтобы эта идея стала общим достоянием"*, - писал много лет спустя русский биогеограф М. А. Мензбир (1882).

Исторический принцип в ботанической географии глубоко разработан немецким ботаником А. Энглером (1844-1930). Он установил, что многие особенности распространения растений, непонятные, если пытаться объяснить их влиянием климата, легко объяснимы историей развития флоры страны. В становлении исторического направления исключительно важное значение имела его работа "Опыт истории развития растительного мира с третичного периода" (1879-1882). Ученый выделил четыре флористических царства: *Палеарктическое*, *Палеотропическое*, *Неотропическое* и *Древнеокеанское*, каждое из которых было разделено на ботанико-географические области; для каждой области была восстановлена картина развития флоры с третичного времени, основанная на распространении видов и других систематических категорий растений (их ареалов) и современных климатических условий. Анализ ареалов различных таксонов для выяснения генезиса флор и фаун вошел в практику работы биогеографов и широко применяется до настоящего времени.

Немецкий систематик О. Друде (1852-1930) считал необходимым при ботанико-географических исследованиях применять статистические методы обработки материалов по составу флоры, сочетая их с климатическими построениями. В работах О. Друде впервые четко разграничены исследования флоры и растительности.

В описываемый период быстро развивалась и зоогеография. В 1868 г. английский биолог Т. Гексли (1825-1895), друг Ч. Дарвина, предложил ввести в зоогеографическое (фаунистическое) районирование суши эволюционный принцип. Система фаунистического расчленения суши должна, по его мнению, отражать расположение основных центров развития классов животных, в частности млекопитающих. На основе этого принципа Р. Лидеккер (1896) выделил три царства или геи: *Нотогею* – центр развития сумчатых и однопроходных; *Неогею* – центр развития неполнозубых; *Арктогею* – центр развития большей части высших, плацентарных млекопитающих.

Историческая биогеография получила дальнейшее развитие в трудах К. Рютимейера, который в 1867 г. опубликовал работу "О происхождении животного мира", где 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 Рютимейер относил австралийскую с ее однопроходными и сумчатыми, являющимися потомками мезозойской фауны. К более молодым он причислял африканскую и индийскую фауны (третичный возраст), а к самой молодой - мало изменившуюся ледниковую фауну Северной Америки и севера Старого Света.

Историческое направление в зоогеографии утвердили также классические работы английского натуралиста и путешественника, сподвижника Ч. Дарвина А.Р. Уоллеса (1823-1913): "Зоологическая география Малайского архипелага" (1860), "Географическое распространение животных" (1876) и "Островная жизнь" (1880). А. Уоллес, самостоятельно пришедший к идее естественного отбора как главного фактора эволюции организмов, одновременно с Ч. Дарвином и независимо от него является автором термина "*дарвинизм*", примененного для наименования теории эволюции. Им был обобщен огромный биогеографический материал, в том числе и данные палеонтологии о прошлом распространении видов. Уоллес использовал метод, предложенный А. Декандалем, тщательно изучал ареалы видов и более

высоких таксонов (родов, семейств), учитывая при этом историю происхождения фаун различных частей Земли.

А. Уоллес, ревностно пропагандировавший эволюционное учение, строил свою систему зоогеографических (фаунистических) областей, сходную с системой Ф.Л. Склетера, как и Т. Гексли, на эволюционном принципе. Он выделил шесть фаунистических областей: *Палеарктическую*, *Эфиопскую*, *Восточную (Индомалайскую)*, *Австралийскую*, *Неотропическую* и *Неарктическую*; ввел в научный обиход категорию зоогеографических (фаунистических) подобластей. Следует отметить, что Уоллес мало внимания уделял экологическим факторам, воздействующим на распространение организмов.

Работы Н.А. Северцова, Т. Гексли, Ф.Л. Склетера, А. Уоллеса оставили глубокий след в развитии биогеографических идей, и можно считать, к этому времени было утверждено эволюционное направление в биогеографии.

Обширные территории земного шара были изучены в ботанико-географическом отношении. В области экологической ботанической географии следует назвать работу А. Гризебаха "Растительность земного шара" (1872), долгое время бывшую основным источником сведений о растительности всего мира, а также "Экологическую географию растений" Е. Варминга (1895) и "Географию растений на физиологической основе" А. Шимпера (1898). Эти работы не утратили своего значения до настоящего времени.

Крупным вкладом в экологическую географию были труды американских зоологов Ч. Мерриам (1894, 1898), выдвинувшего теорию "*зон жизни*", и Д. Аллена (1838- 1921), известного каждому экологу благодаря "*Правилу Аллена*" о соответствии выраженности внешних признаков у животных условиям среды и количественной зависимости распространения организмов в соответствии с соотношением тепла и влаги в наземных местообитаниях. Ч. Мерриам разделил Северную Америку на экологические зоны, каждая из которых характеризовалась определенными биоценозами, или "*биотой*" (новый, введенный им в биогеографию термин). Идея "*зон жизни*", получившая широкое признание у американских географов, была применена к изучению территории одиннадцати западных штатов, гористый рельеф которых с наличием высотных поясов облегчал выделение "*зон жизни и урожайности*".

В отличие от зоогеографии суши зоогеография Мирового океана развивалась в этот период значительно медленнее. Попытка наметить естественные зоогеографические области Мирового океана на основе физико-географических факторов была предпринята А.Э. Ортманом только в 1895 г. Это оказалось возможным только благодаря тому, что многочисленные океанографические экспедиции действовали (начиная с известной экспедиции английского судна "Челленджер" в 1873-1876 гг.) в конце столетия. Наряду с комплексными гидрографическими, гидрологическими и гидробиологическими экспедициями, на специально оборудованных судах были организованы морские, а позже и озерные лаборатории. В. Гензен в 1877 г. разработал методы учета морского планктона - совокупности пассивно плавающих в толще воды организмов, а А. Апштейн в 1896 г. применил этот метод к пресноводному планктону. Методы учета совокупности придонных организмов (бентоса) были разработаны позже, в начале XX в., К. Петерсоном и П. Бойсен-Иенсенем.

К концу XIX в. появились достаточно обоснованные карты ботанико- и зоогеографического деления всего земного шара и его отдельных регионов.

В результате ботанико-географических и зоогеографических работ в последарвиновское время, к началу XX в., были заложены основные направления биогеографии: *историческое, региональное и экологическое*. Ботаническая география и зоогеография продолжали развиваться в качестве самостоятельных научных дисциплин, однако обозначились некоторые успехи в развитии представлений о биогеографии как единой науке со своей методологией, методами и целями. А. Брауер в 1914 г. в небольшой работе, озаглавленной "Биогеография", кратко излагает задачи этой науки и дает ее определение: *"Биогеография изучает отношения животных и растений к земной поверхности"*.

РАЗВИТИЕ БИОГЕОГРАФИИ В РОССИИ

Идеи и методы биогеографических исследований активно развивались в России на основе многолетних исследований ее огромной территории. До сих пор не потеряла своей научной значимости работа российского академика П. С. Палласа "Зоогеография россии-азиатика" (1811), в которой впервые дан анализ фауны и флоры азиатской части России. Из других русских зоогеографов напомним о работах К.М. Бэра, исследовавшего животный мир Новой Земли, Русской Лапландии, побережий Балтийского моря, Волги и Каспия (с 1837 по 1857 г.), Ф.Ф. Брандта, опубликовавшего несколько сводок по фауне позвоночных животных различных районов России, Г.И. Фишера, автора многотомной, оставшейся неоконченной сводки "Насекомые России", Г.С. Карелина, неутомимого исследователя флоры и фауны Южного Урала, Средней Азии, Алтая, основные труды которого, к сожалению, погибли при пожаре его дома в Гурьеве, но который оставил о себе память в виде ценных статей и огромных коллекций.

Немало фактов экологического характера приведено в работах А. Д. Нордмана (1803-1866) об особенностях степной фауны юга России (1833). Усмотрев причины ее особенностей в географических условиях, изменения внешних признаков животных он объяснял влиянием климата. Е.П. Менетрие собрал сведения о высотных пределах распространения животных в горах Кавказа (1832). Подобного рода труды способствовали накоплению фактических данных о жизни животных в разных географических условиях.

Академик А.Ф. Миддендорф (1815-1894) проделал замечательное трехлетнее путешествие по северным и восточным территориям Сибири в 1842-1845 гг., обследовав в том числе и Таймырский полуостров, бывший тогда в полном смысле слова неведомой землей. Результаты экспедиции оказались настолько значительными, что послужили основанием для создания Русского географического общества. В 1848 г. вышла в свет на немецком языке (русское издание появилось в 1861 г.) его работа "Путешествия на север и восток Сибири", являющаяся лучшей эколого-географической монографией того времени, а в 1869 г. издана "Сибирская фауна".

А. Ф. Миддендорф многое сделал для изучения перелетов птиц, первым составил карту миграционных путей и предложил магнитную гипотезу ориентации птиц во время перелетов. Он же ставит вопросы об экологическом принципе деления Европы и Азии на зоогеографические зоны, намечает зоогеографическое деление Сибири, при этом отмечает роль таких крупных преград, как Уральский хребет, рек Енисея и Лены в распространении видов, ставит вопрос о связи фауны Сибири и Северной Америки

через "Берингию", указывает на постоянство ареалов отдельных видов животных. Для огромных просторов Сибири Миддендорф отмечал явления неравномерного распространения животных и бедность их видового состава. Преобразования северных флор он обосновывал естественным отбором и приспособлением к изменяющимся условиям под постоянным воздействием постепенного охлаждения Центральной Азии.

Важное значение для развития ботанической географии в России имел труд И.Г. Борщова (1833-1878) "Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края" (1865), в котором растительность рассматривается в тесной связи с климатом и почвами. Приведенные Борщовым изображения ареалов отдельных видов растений представляют собой дальнейшее развитие географии растений и ботанико-географического картографирования.

Большую известность приобрели труды Э. А. Эверсмманна (1794-1860), который одним из первых натуралистов совершил путешествие в Среднюю Азию в 1820 г., а затем исследовал фауну Оренбургского края, Кавказа, Поволжья. Основная работа Эверсмманна - "Естественная история Оренбургского края", в которой он помимо общего биогеографического описания дал исчерпывающую сводку по птицам юго-востока России.

Идеи Н. А. Северцова оставили глубокий след в науке и получили дальнейшее развитие в трудах его учеников – М. А. Мензбира и П. П. Сушкина. Непреходящее значение имеют работы академика М. А. Мензбира (1855-1935), который опубликовал "Орнитологическую географию Европейской России" (1882), где уточнил предложенное Северцовым разделение Евразии на зоогеографические пояса, выделил в Восточной Европе округа и дал очерк ее фауны со времен ледникового периода. Этой работой Мензбир оказал огромное влияние на развитие в России зоогеографии, во главе этой науки он был в течение пятидесяти лет. Классическая сводка Мензбира "Птицы России" и его исследования по фауне Средней Азии на долгие годы определили направления и методы работы отечественных зоогеографов, особенно орнитологов.

М.А. Мензбир высказался за единство зоо- и фитогеографии. Термином "онтогеография" он назвал науку о распространении организмов во времени и пространстве: *"Мы должны прийти к заключению, что строгого разделения онтогеографии на зоо- и фитогеографию не может быть и действительно не существует: полное знание законов, управляющих географическим распределением и распространением организмов, возможно только при совместном изучении ботанической и зоологической географии"*.

М.А. Мензбир совершенствовал методы биогеографического районирования, считая, что при районировании следует руководствоваться наличием или отсутствием видов, типичных для областей. Биогеографические единицы должны иметь разный ранг по значению в силу того, что фауны разных регионов весьма отличны друг от друга. На основе принципов биогеографического районирования ученый предлагал систему соподчиненных единиц биогеографического деления: область, подобласть, провинция, округ, участок, местоположение. При выделении областей он принимал во внимание богатство фауны и ее историческое прошлое. Разница в составе фаун устанавливалась при сравнении центров регионов, а не переходных полос.

Академик П.П.Сушкин (1868-1928), гармонично объединяя экологическое и историческое направления в биогеографии, разработал картину эволюции фаун Сибири и Центральной Азии. Он предложил гипотезу о былом существовании

мощного центра формирования сухопутной фауны, располагающегося на северо-востоке Азии. Этот центр Сушкин вслед за А. Ф. Миддендорфом назвал *Берингией*. Гипотетическая Берингия, согласно П. П. Сушкину, соединяла северо-восток Азии и северо-запад Северной Америки. Этим он и объяснял большое сходство фаун северных территорий двух материков.

Гипотеза П. П. Сушкина была в дальнейшем разработана Б. К. Штегманом, исследование которого "Основы орнитологического разделения Палеарктической области" (1938) замечательно попыткой разрешить трудности детального биогеографического районирования суши. Он уделял большое внимание изменяющимся во времени и пространстве сосуществующим "*типам фаун*". Области взаимопроникновения двух фаун ученый обозначал на картах отдельными мазками соответствующих цветов при линейных границах региональных выделов, подойдя вплотную к понятию *эктона*. Почти одновременно с аналогичным предложением выступил биогеограф В. Рейниг, который под "*типом фауны*" (или под "*кругом фауны*", по терминологии многих зарубежных биогеографов) подразумевал комплекс видов, принадлежащих к одному общему центру распространения. Точка зрения Б. К. Штегмана в настоящее время находит массу сторонников, хотя первоначально она была встречена скептически.

Северцовское направление успешно развивал известный географ, крупный ботаник и энтомолог П. П. Семенов-Тянь-Шанский (1827-1914). Ему принадлежит основательно разработанная схема биогеографических подразделений Палеарктики вплоть до провинций.

Академик Л. С. Берг (1876-1950) продолжил и развил намеченное его предшественниками разделение Палеарктики. Он подошел к районированию с ландшафтных позиций исходя из того, что ландшафты характеризуются определенными комплексами животных и растений. На основе распространения пресноводных рыб Берг первым произвел районирование пресноводных водоемов Палеарктики. Он объяснил ряд биогеографических парадоксов. Например, было известно, что ареалы ряда морских животных располагаются в умеренных широтах северного и южного полушарий с перерывом в тропиках. Такую разобщенность ученый объяснял событиями, происходившими во время ледникового периода. Интересные биогеографические проблемы решались Бергом при объяснении фаунистических загадок Каспия и Байкала. Его научные работы "Учение о ландшафтах", "Климат и жизнь", "Природа СССР" неоднократно переиздавались в разных странах.

Огромное значение для развития географических наук, в том числе биогеографии, имели труды выдающегося естествоиспытателя В. В. Докучаева (1846-1903), основателя генетического "русского" почвоведения. Придя к выводам о важнейшем значении почв для познания всего разнообразия органической жизни на Земле, он публикует статью "Место и роль современного почвоведения в науке и жизни" (1899). Идеи Докучаева получили развитие в трудах его учеников и последователей, в том числе ботанико-географов Г.И. Танфильева (1857-1928), С. И. Коржинского (1861-1900), А. Н. Краснова (1862-1915).

Академик С.И. Коржинский первым поставил вопрос о динамике границ природных зон, доказывая наступление леса на степь и используя характеристики почвенного покрова для реконструкции экологических условий прошлого. Он предложил ботанико-географическое районирование России и издал соответствующую "Карту ботанических областей Российской империи" (1899).

Г. И. Танфильев в работе "Главнейшие черты растительности России" (1902) дал зональные характеристики тундры, лесов севера России, степей европейской России и Сибири, пустынь; замечательны его региональные характеристики флор Крыма, Кавказа, Туркестанской горной страны и очерк истории растительности России. В конце книги приложена "Ботанико-географическая карта Российской империи". В характеристике флор ученый не ограничивался перечислением видов растений и их приуроченности к тем или иным местностям, но старался объяснить исследуемые явления. Например, на границе леса и тундры была отмечена гибель крайних деревьев. Г. И. Танфильев исследовал это явление в Тиманской тундре и пришел к выводу, что причина гибели деревьев обусловлена заболачиванием, влекущим за собой появление мерзлоты, окутывающей корни деревьев и убивающей их.

С. И. Коржинский и Г.И. Танфильев почти одновременно опубликовали, по сути, первые геоботанические карты России, отражающие закономерности зонального распределения растительности, связанного с широтно-климатическими особенностями территории.

БИОГЕОГРАФИЯ В XX ВЕКЕ

Как видно из приведенного краткого очерка развития биогеографии, во второй половине XIX в. и в первые десятилетия XX в. преобладающим в науке было историческое направление. Наряду с этим первая половина XX в. ознаменовалась усилением связи биогеографии с экологией. Развитие теоретической географии в трудах В.В. Докучаева, посвященных учению о зонах природы, и Л.С. Берга, разработавшего учение о географических ландшафтах, привело к тому, что ботаническая география и зоогеография все в большей степени включаются в круг географических дисциплин, не теряя связи с биологией.

В творческом содружестве В. В. Докучаева и В. И. Вернадского – учителя и ученика, по образному выражению Н. В. Тимофеева-Ресовского был совершен решающий прорыв к биосферно-космическому научному мышлению, наполненному историзмом. В. И. Вернадский (1863-1945) выделил биосферу как целостную интегральную оболочку Земли, функционирование и развитие которой определяется в основном биогеохимическими закономерностями и круговоротами. Он впервые показал, что роль живого вещества в прогрессивной эволюции биосферы принадлежит взаимодействию *"живого с живым"*. Вернадский видел в учении о биосфере естественно-научное обоснование использования человеком природных ресурсов Земли; поэтому одной из составляющих учения о биосфере является проблема взаимоотношения "Биосфера и Человечество", намеченная ученым в разделе о *"ноосфере"*.

В этот период возникает представление о сообществах организмов – биоценозах. Термин *"биоценоз"* для наименования сообщества был предложен К. Мёбиусом, описавшим в 1877 г. сообщество животных устричных банок. В последующем биоценозы стали трактоваться как совокупность всех их компонентов – животных, растений и микроорганизмов. Параллельно идет развитие учения о растительных сообществах, становление которого в России связано с именами таких ученых, как И. К. Пачоский (1864-1942), П. Н. Крылов (1850-1931), Г. Ф. Морозов (1867-1920), В. Н. Сукачев (1880-1967).

В 1912 г. на Брюссельском международном ботаническом конгрессе термин *"синэкология"*, введенный в начале века К. Шретером и Э. Рюбелем, был

рекомендован для обозначения учения о растительных сообществах в целом. Уже в то время синэкология, особенно в англосаксонской литературе, понимается более широко как научное направление, изучающее биоценозы, включая все их компоненты в зависимости от влияния на них окружающей среды.

В течение первой половины XX в. продолжают исследования в области экологической и исторической ботанической географии и зоогеографии. Накапливается огромный фактический материал по флористическому и фаунистическому составу отдельных регионов мира и России. Появляется все больше работ, посвященных разработке учения о растительном покрове. Ботанико- и зоогеографическая дифференциация суши, а также биогеографическое подразделение Мирового океана достигают значительной степени детализации.

Успехи биологической науки способствовали в 30-е годы прошлого столетия развитию общей теории эволюции. Главной чертой эволюционной теории этого времени было объединение дарвиновской теории естественного отбора с новейшими достижениями генетики. Основы популяционной генетики были разработаны в классических трудах С.С. Четверикова, Р.Фишера, Дж. Холдейна, С.Райта, Ж. Тесье, В.Н. Тимофеева-Ресовского. С точки зрения популяционной генетики естественный отбор стал считаться фактором, воздействующим на направленные изменения частоты генов в популяции, а эволюция – как замещение отдельных генов или генетических комплексов. Значительный вклад в развитие этого направления сделан в работе Ф. Добржанского "Генетика и происхождение видов" (1937), оказавшей влияние на все последующее развитие эволюционной теории. Учение о популяции как элементарной единице эволюции и форме существования вида занимает центральное место в современной теории эволюции.

Значительный вклад в изучение структуры популяций и в исследование дифференциации вида внесли экспериментальные исследования 50-х годов XX в. К.М.Завадского (1910-1977) и учеников его школы. На основе эколого-географического подхода к изучению популяций ему удалось продвинуть теоретические представления о видообразовании и подойти к более широкой общебиологической концепции вида.

Экспериментальное изучение популяционных процессов, разработка математического аппарата и методов постановки опытов способствовали становлению и дальнейшему развитию генетики популяций - мощного направления в современной геногеографии.

Первые попытки создания общих биогеографических сводок и учебников появляются еще в конце XIX в. В 1896 г. был опубликован первый учебник ботанической географии А.Н. Бекетова. Он содержал характеристику растительности земного шара по областям, анализ исторических причин современного распространения растений и сведения о влиянии среды обитания на растения. В 20-е годы XX в. С.Г. Григорьев начал читать курс биогеографии на географическом факультете Московского университета.

Из крупных работ в области зоогеографии, выполненных в России, упомянем книги В.Г. Гептнера "Общая зоогеография" (1936), Н.А. Бобринского, Л.А. Зенкевича, Я.О. Бирштейна "География животных" (1946), Н.А. Бобринского "География животных" (1951), Л.А. Зенкевича "Фауна и биологическая продуктивность моря" (1947-1951), зоогеографические работы А.Н. Формозова; из зарубежных работ можно отметить книги С. Экмана "Зоогеография моря" (1935), Р. Гессе "Зоогеография на экологической основе" (1924), Ф.Даля "Основы экологической зоогеографии" (1921-

1923), а также "Зоогеографический атлас" И.Г. Бартоломью, В.Е. Кларка и П.Г. Гримшоу (1911).

В этот период появляется целый ряд ботанико-географических работ, посвященных как географии растительного покрова, так и исторической географии растений. Из отечественных ботанико-географических произведений заслуживают упоминания работы А. П. Ильинского "Растительность земного шара" (1937), В.В. Алехина "География растений" (1938), Е. В. Вульфа "Введение в историческую географию растений" (1933), "Историческая география растений" (1936), В.Н. Сукачева "История растительности СССР во время плейстоцена" (1938), М.Г. Попова "Растительный покров Казахстана" (1940), "Основы флорогенетики" (1963); среди зарубежных изданий - "Растительные сообщества Земли" Е. Рюбеля (1930), "Основы ботанической географии" С. А. Кейна (1944), "География цветковых растений" Р. Гуда (1953).

Во многих работах, имеющих в заглавии слово *"биогеография"* (которые имели целью объединение ботанико- и зоогеографических фактов и теорий), излагаются проблемы ботанической географии и зоогеографии, иногда с небольшим по объему общим биогеографическим введением. Таковы книги Э. Мартона (1940), Ф. Витасека (1955), Р. Кэлинеску (1947). Курс биогеографии П. Дансеро, преподававшего этот предмет в университетах Канады, США и Бразилии (1957), представляет в сущности учебник ботанической географии с немногочисленными примерами из области зоогеографии. М.И. Ньюбигин опубликовал в 1936 г. "Географию растений и животных" (последнее, 7-е издание вышло в 1968 г.).

Таким образом, параллельная разработка ботанико- и зоогеографических проблем способствовала более тесному сближению биогеографии с экологией. Это взаимопроникновение двух наук постепенно привело к тому, что отдельные ученые перестают видеть разницу между экологией и биогеографией. Однако американский биогеограф, крупнейший специалист в области ботанической картографии, А. Кюхлер еще в 1957 г. отмечал, что не следует приравнивать экологию к географии растений, а крупнейший биогеограф Ф. Дарлингтон прямо заявил: *"Я не собираюсь умалять значение экологии, а хочу только напомнить, что это не биогеография"*.

В области зоогеографии выходят такие значимые работы, как "Zoogeography" Ф. Дарлингтона (1957) (переведенная на русский язык в 1966 г.), "Динамическая зоогеография" М.Д.Ф. Удварди (1969) и др. Крупным событием явилось издание работ И. Шмитхюзена "Общая география растительности" (1966) и трехтомной сводки Г. Вальтера "Растительность земного шара" (1962-1968). В эти десятилетия отмечен большой прогресс в изучении растительного покрова территории бывшего Советского Союза, создаются крупные региональные сводки, в том числе двухтомная монография "Растительный покров СССР" (1956) под редакцией В.Б. Сочавы.

Особое направление, выделившееся еще в 60-е годы прошлого столетия, – островная биогеография – заложено в работах Ф. Престона (1962), Р. МакАртура и Е. Уилсона (1963, 1967). Они предложили особые подходы к изучению динамики островных фаун и обратили внимание на связи между числом видов и площадью острова, на соотношения процессов колонизации и вымирания видов (оборот видов), а также на фаунистический коллапс. Значение этого направления было оценено

самим Ф. Престоном, однако практическое развитие оно получило только в последнее время, главным образом при реализации программ по охране природы.

В исторической биогеографии выделилось направление, получившее название *викариантной биогеографии*, наиболее приверженным сторонником которой был итальянский ботанико-географ Л. Круаза, опубликовавший трехтомную "Панбиогеографию" (1958). Викариантная биогеография рассматривает распространение географически изолированных родственных таксонов как результат движения литосферных плит, разделивших ранее единый ареал предкового таксона. Ее сторонники пытаются согласовать схему филогенетического ветвления (*кладограмму*) с последовательностью расхождения фрагментов единого мезозойского континента Пангеи.

С 50-х годов XX в. характерно возрождение интереса к общим биогеографическим проблемам после некоторого ослабления этого интереса в конце 30-х – начале 40-х годов. Биогеография развивается как единая наука, устанавливаются общие биогеографические закономерности, продолжается разработка специальных ботанико- и зоогеографических проблем, объединяются усилия ученых различных специальностей, в том числе биогеографов, при выполнении международных биологических программ, включавших разработку экологических и биогеографических вопросов.

В этот период создаются оригинальные книги по биогеографии. На русском языке были изданы

- "Биогеография (с основами биологии)" А.Г. Воронова (1963),
- "Основы биогеографии" Ж. Леме (1976).

Популярная "География жизни" У. Нейла вышла в свет в 1969 г. и переведена на русский язык в 1973 г. В 60-е и 70-е годы опубликованы: "Биогеография мира" А. Кайе на английском языке (2-е издание в 1961 г.), "Биогеография" Л. Кадара (1965) на венгерском языке, "Биогеография" Р. Кэлинеску, А. Бунеску и М.Н. Петроеску (1972) на румынском языке.

В Англии были опубликованы две книги. В книге Б. Седдона "Введение в биогеографию" (1971) рассмотрены методы биогеографического картографирования, влияние местных и климатических факторов на распределение организмов, методы описания, особенности приспособления и классификации растительности, миграции и распространение организмов, понятия реликтов и убежищ, изменения распространения в течение времени, межконтинентальные миграции.

Книга Ц.Б. Кокса, И.Н. Хили, П.Д. Мура "Биогеография в экологическом и эволюционном подходе" (издававшаяся дважды: в 1973 и 1976 гг.) посвящена основным чертам жизни, ее физическим ограничениям, жизни на островах, далекому прошлому и современному положению жизни на Земле; специальный раздел под заглавием "Знак человека - ранние дни, современные проблемы" посвящен антропогенным влияниям на природу Земли.

Можно сказать, что во второй половине XX в. ботанико- и зоогеографические исследования поднимаются на новый, более высокий уровень. Этому способствуют как развитие новых методов, так и разработка важнейших теоретических понятий, широко используемых в настоящее время в географической экологии и биогеографии. Формируются представления о биогеоценозах (В. Н. Сукачев, 1940) и экосистемах

(А. Тенсли, 1936) как понятиях биоцентричных, изучение которых ориентировано на анализ взаимодействия живого с абиотическими условиями, на выявление механизмов функциональной связи биотического компонента с другими. Исследования в области биогеоценологии и географии экосистем послужили основой для дальнейшего развития системной концепции в естествознании. На развитие биогеографии огромное воздействие оказывал прогресс в смежных науках и в первую очередь в науках о Земле.

В течение XX в. интенсивно развивается биогеографическое картографирование (первоначально как ботанико-географическое направление, начиная с 60-х годов и зоогеографическое), выделившееся в самостоятельную область биогеографии.

В отечественной картографии трудами Е.М. Лавренко (1900-1987), В.Б. Сочавы (1905-1978) были заложены основные принципы обзорного картографирования растительности. Среди обобщающих работ следует назвать труды Е.М. Лавренко - "Обзорные карты растительности СССР" (1940), "Геоботаническое районирование СССР" (1947), "Растительность Европейской части СССР" (1980), "Степи Евразии" (1991) и В.Б. Сочавы - "Растительный покров на тематических картах" (1979), "Географические аспекты сибирской тайги" (1980) и др.

В картографировании растительного покрова были сформулированы следующие основные положения:

- карта отражает главные особенности растительности и ее связи с географической средой, что находит отражение при построении легенд карт;
- классификация растительности и легенды карт строятся по признакам самого растительного покрова;
- в легендах карт возможно использование географического (регионально-типологического) принципа для отражения ботанико-географических особенностей территории;
- при классификации растительного покрова широко используется географо-генетический подход;
- отражение динамики растительности осуществляется на основе показа современного и восстановленного растительного покрова, отражения антропогенных и спонтанных его модификаций;
- отражение структуры растительного покрова идет в соответствии с классификацией территориальных единиц;
- оформление карт растительности предусматривает отражение растительных сообществ и важнейших экологических условий.

С 1963 г. выходит ежегодник "Геоботаническое картографирование", который играет большую роль в освещении теоретических вопросов картографирования растительности, знакомит с новыми направлениями и подходами в этой области тематической картографии как в отечественной, так и в зарубежных школах. Значимыми работами несомненно являются: двухтомное издание американского ботанико-географа А. Кюхлера "Международная библиография карт растительности" (1970), "Экологические карты растительности" (1984) и книга французского ботаника Р. Озенды "Экологическое картографирование и его применение" (1986).

Зоогеографическое картографирование сформировалось в России сравнительно недавно. В работах профессора Московского университета Б.М. Житкова (1932, 1940) было показано значение картографического метода в зоогеографических

исследованиях. Он впервые предложил перечень сюжетов зоогеографических карт. За последнее время подготовлено много крупно- и среднемасштабных зоогеографических карт отдельных регионов страны.

Успешно развивается направление, связанное с картографированием размещения отдельных видов животных и их биотической приуроченности (Б.А. Кузнецов, 1950), фаунистических комплексов (Б.К. Штегман, 1938; А.Н. Формозов, 1959; В.В. Кучерук, 1965), животного населения в целом (А.М. Чельцов-Бебутов, 1963, 1964; Н.В. Туликова, 1963). Проблеме классификации и картографирования животного населения посвящены учебник Н.В. Тупиковой (1969) "Зоогеографическое картографирование" и учебное пособие Н.В. Тупиковой и Л.В. Комаровой (1980) "Принципы и методы зоогеографического картографирования".

Успехи покомпонентного биогеографического картографирования связаны с увеличением тематического спектра, масштабного разнообразия карт общенаучного и прикладного назначения и с расширением набора методических подходов, опирающихся на достижения современных технологий. Они наряду с возросшим вниманием к экологической составляющей в картографировании природы в целом и ее отдельных компонентов делают вполне закономерными поиски в направлении создания биогеографических карт.

В настоящее время важнейшие закономерности растительного покрова (отчасти и животного населения) Земли представлены на картах различных масштабов - от крупномасштабных, дающих представление о структуре растительного покрова или животного населения отдельных территорий, до мелкомасштабных обзорных карт, отражающих важнейшие особенности живого покрова материков и океанов в целом. Использование дистанционных методов, геоинформационных технологий выводят биогеографическое картографирование на новый, более высокий уровень интеграции ботанической и зоогеографической информации.

Важную роль в развитии биогеографии как науки и подготовке специалистов высшей квалификации играют кафедры биогеографии университетов Москвы, Санкт-Петербурга и Перми, каждая из которых имеет свои традиции и приоритетные научные направления.

А.Г. Воронов (1987) определял биогеографию как науку о географическом распространении и размещении сообществ организмов и их компонентов. Основной задачей этой науки является установление географической специфики причинных связей между средой обитания в целом и ее факторами, с одной стороны, и сообществами и их компонентами - с другой. Современная биогеография развивается по нескольким направлениям, среди которых многие находятся в русле классической науки (историческая биогеография, экологическая биогеография или географическая экология, биогеографическое районирование, картографирование), другие же направления являются принципиально новыми.

В последние годы активно развиваются исследования географии биоразнообразия как важной части глобальной проблемы. По-прежнему актуально использование биогеографических знаний для решения широкого круга прикладных задач, в том числе рационального природопользования и охраны животного и растительного мира.

2 АРЕАЛОГИЯ

Ареал - часть земной поверхности или акватории, в пределах которой достаточно длительное время постоянно встречаются популяции определенного вида или другого систематического таксона живых организмов. Учение об ареалах (ареалогия) – один из важнейших разделов биогеографии, задачей которого является анализ закономерностей географического распространения организмов. Биогеографическое районирование, выделение фаунистических и флористических регионов, отличающихся по систематическому составу, в сущности, опирается на анализ ареалов.

В биогеографии главным объектом изучения является ареал вида, поскольку вид – основная и исходная таксономическая категория живых организмов. Наряду с этим полноправно изучение как надвидовых (родовых, семейственных), так и подвидовых ареалов (подвид, форма, раса). В отдельных случаях, особенно при исследовании процесса географического видообразования, именно подвидовые ареалы дают ценный научный материал.

Ареал – важнейшая географическая характеристика биологического вида. Формирование ареалов осуществляется в результате взаимодействия процессов эволюции живых организмов и условий среды их обитания, под контролем которых в значительной степени находятся возможности расселения вновь возникающих таксонов.

Картографирование ареалов. Картографирование является одним из основных методов изучения ареалов. Представление об ареале, сравнение ареалов нескольких видов становится возможным только после их картографического изображения. Одним из наиболее распространенных методов картографирования ареала является фиксация на карте всех пунктов местонахождения вида на контурной карте. Разными условными знаками могут быть выделены местонахождения, известные по литературным данным, материалам гербарных сборов и зоологических коллекций, по новым находкам, что позволяет судить, меняются ли площадь и форма ареала со временем. Отдельные местонахождения вида иногда могут быть настолько удалены от основной части ареала, что их присоединение к области широкого распространения (при установленном отсутствии вида в промежутке) может быть неправомерно. Такие изолированные пункты представляют собой периферические форпосты или островные местонахождения (рис. 2.1).

Используя контурный метод, крайние, т. е. расположенные на границах ареала, пункты местонахождений могут быть соединены сплошной линией, придавая изображению ареала замкнутую форму.

В последнее время часто применяется сеточный метод, который называют еще растровым или методом формальных квадратов. При этом пользуются контурной картой, поле которой разбито на квадраты со стороной 1, 10, 100 км² (для специальных целей масштаб может быть другим). Квадратом может служить и поле градусной сетки со стороной 1/4, 1/16 градуса и т.д. Если в пределах квадрата обнаружены особи изучаемого вида, он затушевывается или обозначается условным знаком, прочие квадраты остаются без обозначений (рис. 2.2).



Рис. 2.1 – Ареал русской выхухолы. Точки на карте - пункты местонахождения вида (Л.Г.Емельянова, Р. И.Назырова, 1997)

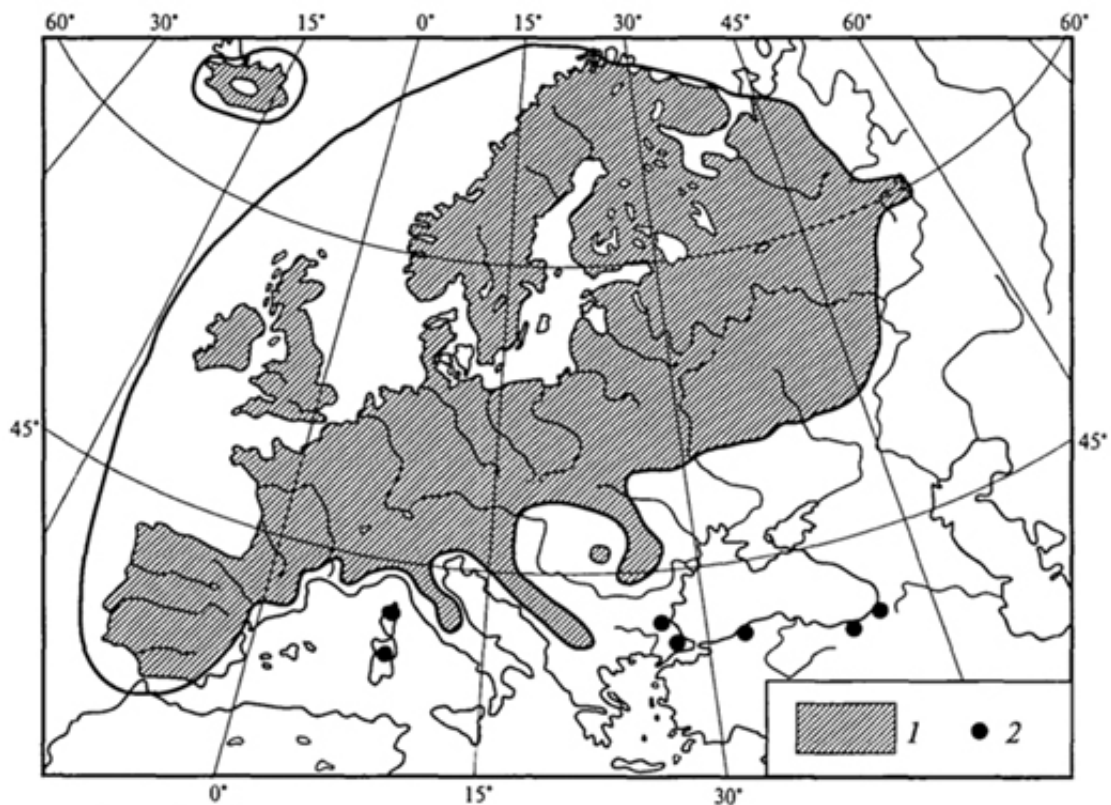


Рис. 2.2 – Распространение вереска в Европе (Г. Вальтер, 1982):
1 - основное распространение; 2 -удаленные местонахождения за пределами
основного распространения

Структура ареала. Ареалов, сплошь заселенных тем или иным видом, в природе не существует. Популяции вида осваивают лишь соответствующие им местообитания. Степень заполнения пространства у разных видов различна, но всегда выделяются "пустоты" и скопления. Характер распределения вида в ареале, его приуроченность к определенным ландшафтно-географическим условиям в силу эколого-биологических особенностей и требований к условиям среды определяют структуру ареала (рис. 2.3). Иными словами, ареал состоит из элементарных, более или менее многочисленных участков, на которых, собственно, и встречается данный вид.

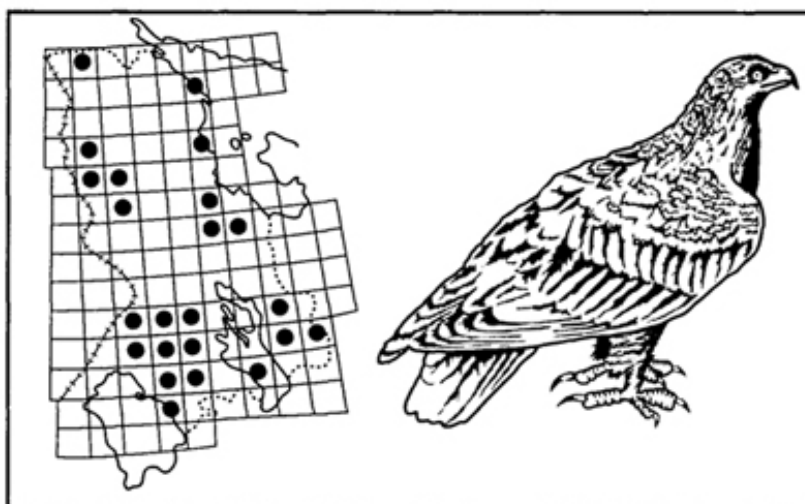


Рис. 2.3 – Ареал беркута. Редкий гнездящийся и зимующий вид. Сетка квадратов со сторонами 50×60 км² (Красная книга Карелии, 1995)

Анализ ареала на разных уровнях дает возможность выявить связь вида с определенными условиями среды, объяснить причины его локального распределения (рис. 2.4, 2.5). Часть ареала, в которой вид занимает широкий набор местообитаний и характеризуется массовым произрастанием (у растений) или высокой численностью (у животных), может быть выделена как *ценоареал*. Его выявление в общей области распространения представляет интерес для более глубокого понимания эколого-биологических свойств данного вида, установления территории с оптимальными для него условиями, а также очень важно в практических целях, когда вид имеет ресурсное значение.

Типология ареалов. Карты ареалов растений и животных позволяют использовать сравнительный метод для выявления более общих географических закономерностей распространения организмов.

Сравнительный анализ значительного числа ареалов показывает, что их разнообразие может быть сведено к какому-то ограниченному числу типов. При анализе и сопоставлении серии карт ареалов тех или иных групп растений или животных обнаруживаются сходство и различия в их конфигурации и размерах, что позволяет выявить некоторые общие закономерности их географического распространения.

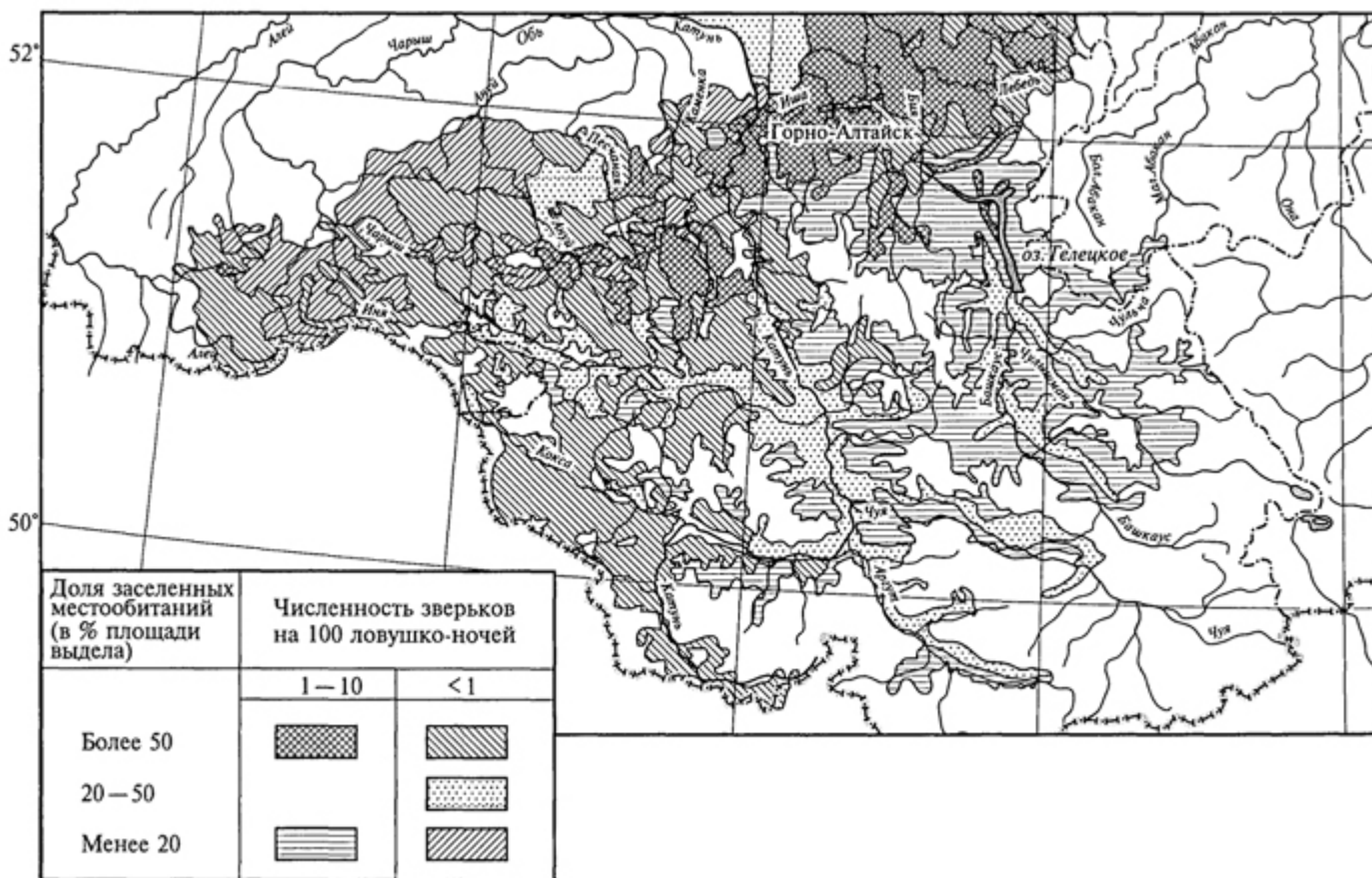


Рис. 2.4 – Структура ареала восточно-азиатской мыши на Алтае (Н. В. Туликова, 1982)

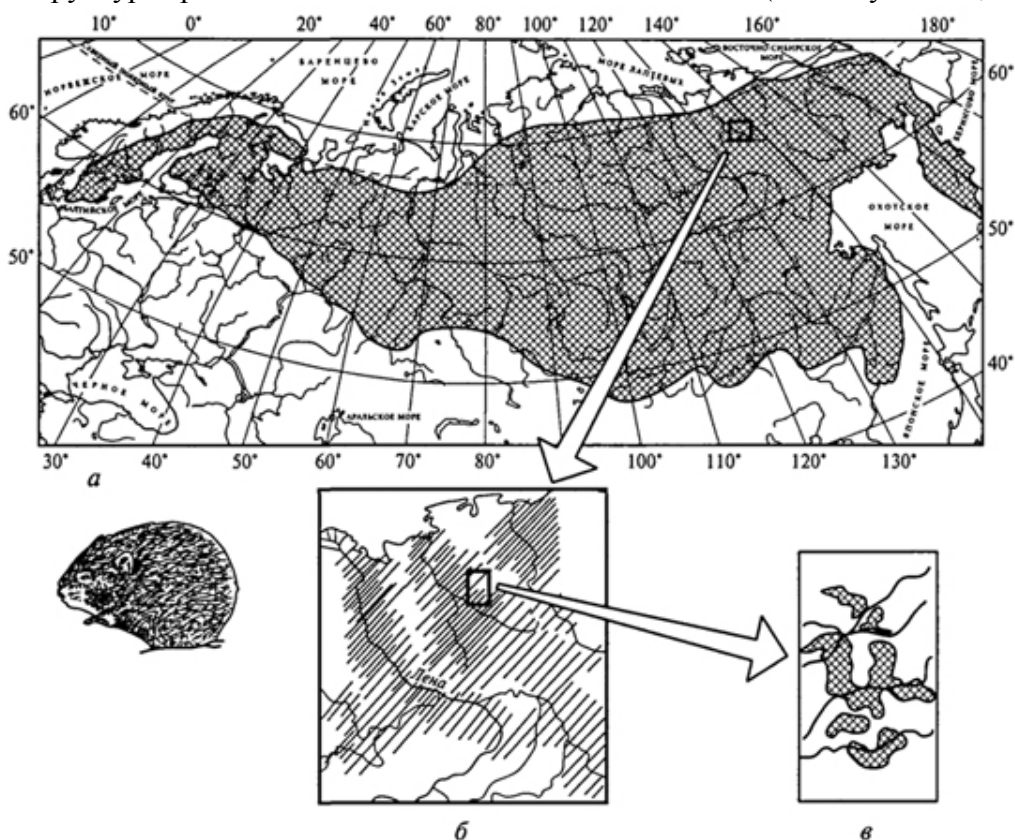


Рис. 2.5 – Различные уровни исследования ареала лесного лемминга (Л.Г.Емельянова, 1999): а - общий ареал лесного лемминга; б - распространение лемминга в среднем течении р. Яны (вид избегает безлесных склонов и вершин хребтов); в - распределение поселений лесного лемминга в зеленомошных лиственничниках

Различия в размерах и широтной (зонально-поясной) приуроченности положены в основу самой общей типизации ареалов и выделения *тропического, дорсального, арктического типов распространения*.

Приуроченность ареала к определенному широтному отрезку территории является одним из основных географических признаков ареала и в первую очередь определяется климатическими факторами, особенно термическими, прямо или косвенно влияющими на распространение большинства видов. Границы ареалов на определенном протяжении могут почти совпадать с границами ландшафтных зон или поясов, хотя зональная приуроченность каждого из них может значительно меняться на всем протяжении ареала.

Существенные различия между ареалами одной широтной зоны выявляются по градиенту *океан – суша*, особенно во внетропических широтах северного полушария, в связи с отчетливо выраженным нарастанием континентальности климата на обширных пространствах Евразии и Северной Америки. Так, в гумидных областях Евразии выявляются группы ареалов европейских видов, восточные границы которых доходят до рек Волги или Урала, западные границы некоторых дальневосточных видов проходят по водоразделу бассейна Охотского моря.

В основу классификации ареалов может быть положен один из основных признаков - их размеры. Наряду с очень узкими ареалами, занимающими территории в несколько квадратных километров и меньше, встречаются широкие ареалы, которые охватывают крупные регионы, материки и даже весь земной шар. Иногда вид ограничен в своем распространении локальным районом, естественной географической (или биотической) областью. Такие виды называются *эндемичными*, или просто *эндемиками*, а их ареал – *эндемичным*.

Особенно узкие ареалы типичны для островных, пещерных форм, обитателей горных долин или верхних поясов горных хребтов. Нередки весьма узкие ареалы у нелетающих видов насекомых. Например, жужелицы из рода *Carabus* обитают на Кавказе в пределах одного-двух хребтов: *C. polychrous* населяет Бзыбский хребет в Абхазии, *C. komarovi* - Сванетию, *C. cordicollis* встречаются только на Эльбрусе; еще более локальные ареалы имеют виды другого рода - *Trechus*, порою отдельные виды распространены только на склонах одной горы. Аналогичные ареалы у бескрылых жуков-листоедов рода *Oreomela* в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Все без исключения виды этого рода, а их больше 50, имеют очень узкие эндемичные ареалы. Исключительно узкие ареалы *утроглобионтов*, постоянно живущих в пещерах, причем это касается как наземных, так и пресноводных видов.

С эволюционной точки зрения формирование эндемичных ареалов - результат различных процессов. В связи с этим выделяют *палео-* и *неоэндемики*. Обилие эндемичных видов отражает долговременность развития флоры и фауны в том или ином регионе, относительную стабильность природных условий на протяжении геологически длительного времени. Не менее важна географическая изоляция, т.е. обособленность той или иной территории (острова, отдельные горные вершины). Контрастность условий существования, быстрая их смена в пространстве определяют обилие эндемиков в горных регионах. На равнинах с постепенно меняющимися условиями расселение видов происходит более свободно и эндемизм развит слабее. Особенно много эндемиков на затерянных в океанах островах, длительное время изолированных: на о. Св. Елены примерно 85 % видов растений эндемичны, на Гавайских островах - почти 97 %. В то же время, например, на Британских островах, недавно отделившихся от материка, эндемичных видов практически нет. Это

объясняется различием во времени, необходимом для становления и обособления в условиях изоляции новых видов. Таким образом, высокая доля эндемиков на о. Св. Елены и Гавайских островах в отличие от Британских обусловлена прогрессивным развитием таксонов в условиях длительной изоляции, закрепляющей изменения, ведущие к формированию новых таксонов. Это **неоэндемики**, прогрессивные эндемики.

Эндемичный ареал характерен для одного из замечательных голосеменных растений гинкго двулопастного (*Ginkgo biloba*) – единственного представителя семейства гинкговых, господствовавших в позднем мезозое и палеогене в лесах северного полушария. В настоящее время ареал гинкго охватывает только очень небольшую по площади территорию в горах юго-восточного Китая.

Эндемичен ареал еще одного замечательного представителя древних голосеменных растений – вельвичии удивительной (*Welwitschia mirabilis*), которая обитает в приморской полосе пустыни Намиб. Эндемичны ареалы гаттерии, кистеперых рыб. Для таких эндемиков характерна систематическая изолированность, они не имеют в составе окружающей флоры и фауны близких сородичей. Формирование подобных ареалов – результат вымирания представителей этих родов и семейств на значительной части области их распространения в другие периоды, при иных географических и экологических условиях. Это **палеоэндемики**, или **реликтовые эндемики**.

подавляющее число видов характеризуется в той или иной степени ограниченным распространением, однако при этом их ареалы охватывают достаточно большие территории. Различают так называемые *поли-* или *мультирегиональные ареалы*, включающие несколько регионов, часто располагающихся на разных материках (рис. 2.6 и 2.7). И наконец, существуют виды, характеризующиеся *космополитным*, т.е. очень широким, "всесветным", типом ареала (рис. 2.7). Этот термин применяют по отношению к таксонам, распространение которых охватывает несколько частей света, или протягивается от умеренных до тропических широт. Космополитный ареал имеют многие виды водных растений и морских животных, обширен ареал кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*), тростника обыкновенного (*Phragmites australis*), кашалота (*Physeter*), дельфина (*Grampus griseus*), касатки (*Orcinus orca*). Из наземных животных космополитами стали определенные насекомые – синантропы. С некоторой натяжкой к космополитам можно отнести сокола-сапсана.

В строгом смысле слова к космополитным относятся ареалы таксонов более высокого ранга, чем вид. Между систематическим рангом группы и размером ареала существует корреляция: чем выше ранг группы, тем большую площадь она занимает, хотя эта закономерность не универсальна.

Следует сказать, что величина ареала зависит от того, как понимается современной систематикой объем того или иного таксона. Если, например, вид ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*) принимается в широком объеме, то его ареал простирается от Северной Америки через Европу до Восточной Азии. Если же американская, сибирская и восточноазиатская формы выделяются как особые виды, то собственно вид ветреницы дубравной (в узком объеме) не будет выходить за пределы Европы (рис. 2.8).

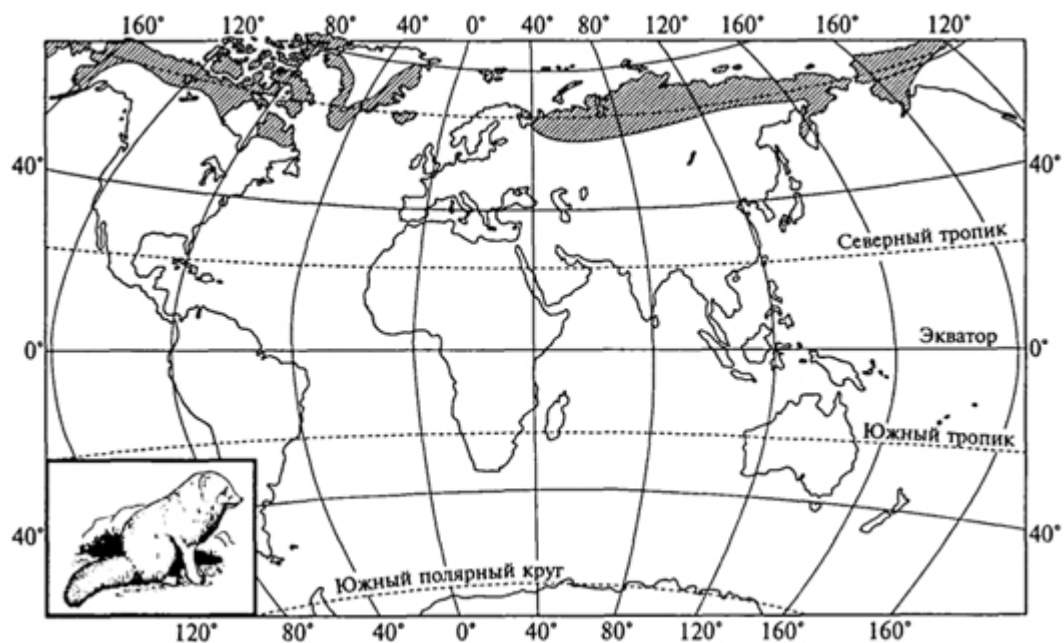


Рис. 2.6 – Циркумполярный ареал песца (В. Г. Гептнер, 1936)

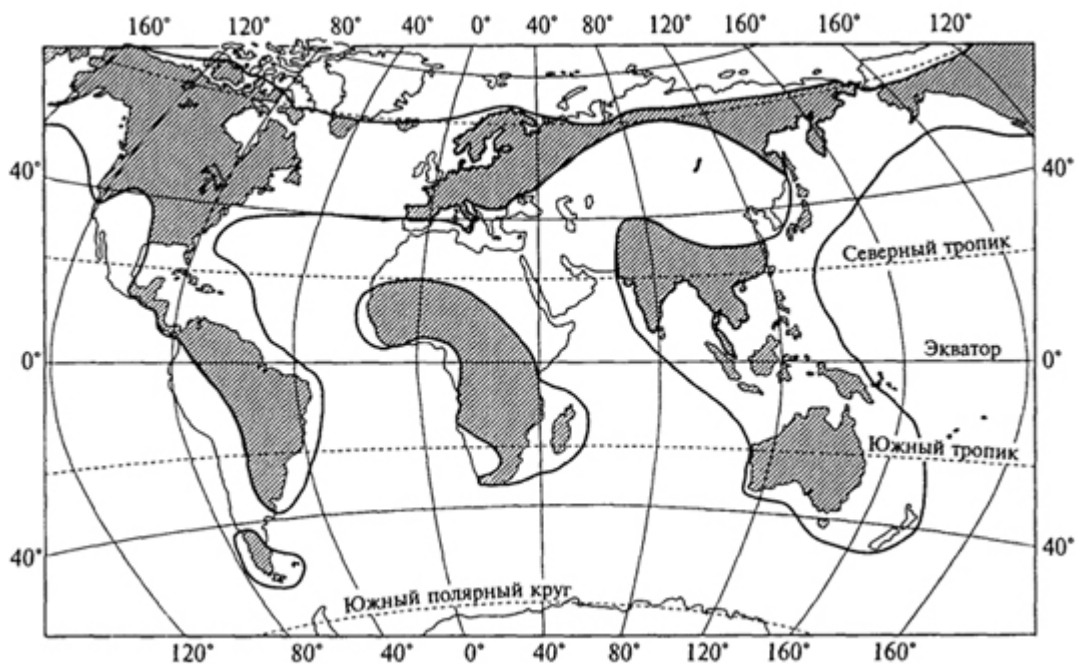


Рис. 2.7 – Космополитный ареал рода росянка (И. Шмитхюзен, 1966)

Формы ареалов, т. е. их очертания, столь же разнообразны, как и величина. В умеренных областях, а также в высоких широтах северного полушария ареалы ряда видов вытянуты с запада на восток и значительно меньше – с севера на юг, что объясняется особенностями распределения климатических условий. В горных странах ареалы многих видов вытянуты вдоль хребтов и часто укладываются в один из высотных поясов – лесной, субальпийский и т. д. В некоторых случаях ареалы приобретают линейную форму. Они свойственны многим околотовным или водным животным, особенно обитателям литорали. Аналогичную форму имеют ареалы

пресноводных рыб. Хорошим примером такого ареала служит распространение среднеазиатских осетровых рыб из рода *Pseudoscaphirhynchus*, обитающих в Амударье и Сырдарье.

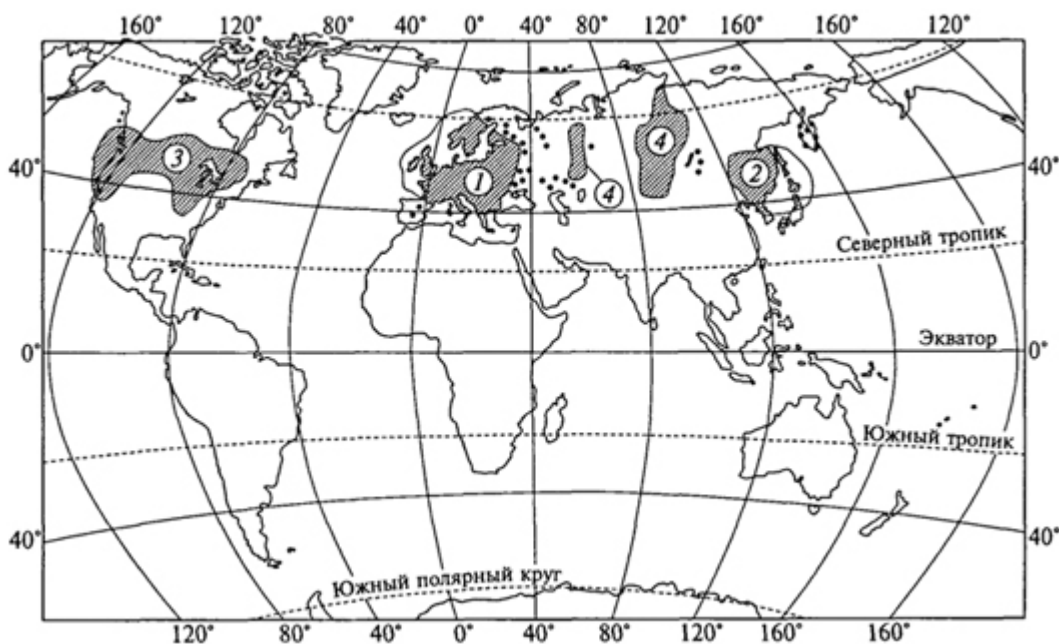


Рис. 2.8 – Распространение подвидов ветреницы дубравной (Г. Вальтер, 1982):
 1 - *Anemone nemorosa* subsp. *nemorosa*; 2 - *A. nemorosa* subsp. *amurensis*; 3 - *A. nemorosa* subsp. *quinquefolia*; 4 - *A. nemorosa* subsp. *altaica*

Границы ареалов. Размеры ареалов, их границы тесно связаны с экологической пластичностью живых организмов, их способностью существовать в широкой амплитуде (и при существенных колебаниях) основных экологических факторов. Особое значение имеют температура, влажность, освещение, питание, характер субстрата, для водных животных существенную роль играют химизм воды, содержание в ней кислорода, температура и прочие характеристики.

Границы ареалов часто обусловлены изменением климатических условий, особенно гидротермического режима, долготы дня, мощности снегового покрова. Сущность климатически обусловленных границ весьма различна; следует иметь в виду, что в одних случаях граница расселения вида обусловлена недостатком тепла или сокращением продолжительности теплого периода, в других – решающее значение может иметь суровость зим или уменьшение количества осадков в течение определенной части года. Для ряда европейских древесных пород установлено, что их распространение на север и восток в наибольшей степени регулируется зимними температурами. Эта зависимость проявляется в очертаниях восточной и северной границы бука лесного, северной границы распространения дуба черешчатого (рис. 2.9). Не следует полагать, что та или иная граница обусловлена конкретными значениями данных климатических показателей. По существу, рубеж проходит там, где в изменившихся условиях среды снижается конкурентная способность вида по отношению к другим и он более не в состоянии поддерживать свое существование. Иными словами, на фоне климатических изменений снижается жизнеспособность, генеративная способность вида, уменьшается его численность, что ограничивает дальнейшее его расселение.

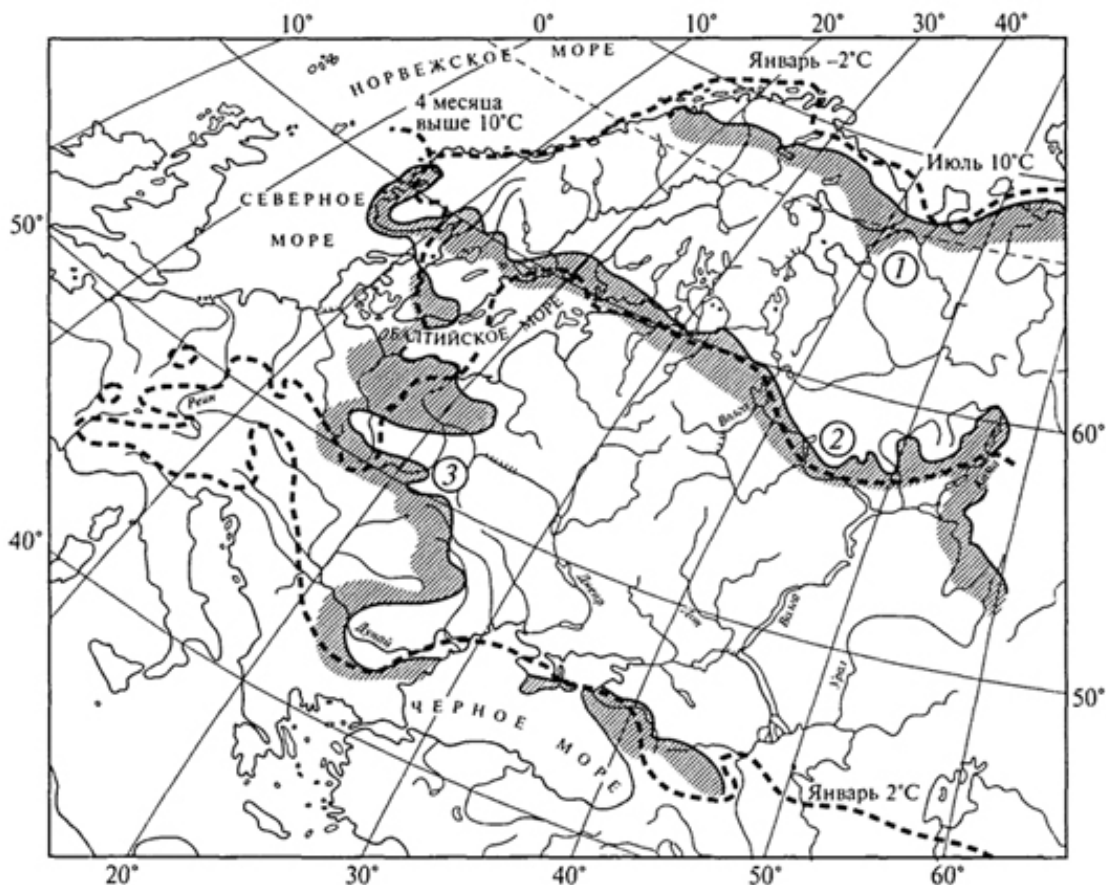


Рис. 2.9 – Границы ареалов ели (1), дуба (2) и бука (3) в сопоставлении со среднемесячными изотермами января и июля (Г. Вальтер, 1982)

Не менее значимы в формировании границ ареалов почвенно-грунтовые (эдафические) условия, определяющие характер конкретных местообитаний. Так, например, засоление почвы токсичными для растений солями, обогащенность ее карбонатами являются экологической преградой, определяют границы немалого числа видов растений. Многие животные, ведущие норный образ жизни, не распространяются на территории, где к поверхности приближены скальные породы, и т.д.

Биоценотические границы определяются взаимоотношениями разных видов в сообществе. Эти взаимоотношения носят разный характер (симбиоз, комменсализм, конкуренция и т. п.). Конкуренция – одна из причин стабильности границ ареалов двух близких видов, например лесной куницы и соболя на Урале и в Западной Сибири. Границы ареалов определяются также тесными связями между видом-хозяином и видом, паразитирующим на нем. Так, распространение паразитного растения зависит от условий, создаваемых присутствием или отсутствием на данной территории того растения-хозяина, с которым он связан. Например, обычный для многих районов Сибири и Дальнего Востока один из видов семейства заразиховых не может "вырваться" за пределы ареала некоторых видов ольхи и его границы совпадают с границами последнего. Распространение так называемой кедровой сосны - сибирского кедра - тесно связано с ареалом птицы кедровки. Расселение этого вида во многом зависит от количества и распространения семян (за счет оброненных ею или созданных и "забытых" запасов семян). Ареалы кедровых сосен и кедровки практически совпадают (А.И. Толмачев, 1974). Следствием тесных связей многих видов растений из семейства бобовых со шмелями являются и некоторые

особенности их распространения. Так, на Крайнем Севере многие виды бобовых - астрагалов, копеечников и др., характерные для арктических пространств Сибири, отсутствуют на тех островах, где в составе фауны нет шмелей.

В тех случаях, когда граница остается стабильной и расселения не происходит, несмотря на то что условия среды внутри ареала и за его пределами однородны и вполне благоприятны для вида, объяснение кроется в исторических причинах. Границы ареалов, происхождение которых обусловлено минувшими событиями и не оправдывается экологической обстановкой настоящего времени, называются *историческими* или *реликтовыми*. Особую роль в формировании границ ареалов играет деятельность человека. Он способствует расселению растений и животных, используемых им в пищу или для каких-либо других целей, просто сопутствующих ему в качестве обитателей заселяемых им мест. С развитием земледельческой культуры человек начал распространять семена возделываемых растений, а вместе с ними и семена многих других, ставших в новых условиях сорняками. Так, по-видимому, уже давно уроженец Средиземноморской области - синий василек распространился как спутник человека по значительным пространствам Южной и Средней Европы. Переселения полинезийцев по островам Тихого океана сопровождалось переносом и натурализацией на заселявшихся ими островах ряда тропических растений и некоторых животных. Кочевые народы, перегоняя стада домашних животных, также способствовали расселению растений в новые места. Аналогично вслед за человеком происходило расселение серой и черной крысы, домовый мыши и др. В далеком прошлом расселение *синантропных* и *рудеральных* видов протекало относительно медленно. Но с развитием средств сообщения, особенно судоходства и авиаперевозок, увеличиваются массовость переселений и расстояния, на которые они происходят. Кроме того, пространства морей и океанов давно перестали играть роль непреодолимых препятствий.

Влияние человека на формирование ареалов не ограничивается заносом видов на отдаленные территории. Громадное значение имеет производимое человеком разрушение (или коренное видоизменение) первичного растительного покрова, создающее новые местообитания, доступные для заселения "пришлыми" видами. Прежде всего это пашни, служащие местами поселения основной массы сорных растений и синантропных животных, большинство которых не могли бы распространяться по территориям с ненарушенным растительным покровом. Наличие крупных массивов полей позволяет пришельцам не только внедряться, но и массово размножаться, поддерживая свое существование независимо от дальнейшего заноса семян извне или возможностей расселения животных. Большое значение как этапы на путях расселения сорняков и синантропов имеют железнодорожные насыпи, придорожные полосы и канавы, отвалы горных выработок, мусорные места в поселках и другие, не покрытые первичной растительностью участки. Разумеется, расселение с помощью человека остается под жестким контролем климатических условий. Одновременно оно убедительно показывает, сколь велика роль преград для расселения организмов, существующих в естественных условиях. С нарушением сложившегося биоценотического покрова связан и другой аспект воздействия человека – уничтожение (прямое или косвенное) вида на какой-то части его ареала.

Формирование и развитие ареалов во времени. У каждого вида своя история возникновения, расселения, возраст и географическое распространение. Популяции видов крайне неоднородны, им свойственна генотипическая изменчивость, связанная

с потоком генов и их рекомбинацией. При взаимодействии генотипов со средой возникают фенотипы, т.е. группы особей, различающиеся по морфологическим, физиологическим и экологическим особенностям. Географическая изменчивость генотипов и фенотипов – результат изменчивости условий существования популяций вида. Каждая местная (локальная) популяция подвергается отбору на максимальную приспособленность к условиям того участка, на котором она существует. Отдельные признаки изменяются в действительности независимо от других, поэтому соседние популяции могут быть сходными по одним признакам и различаться по другим. Признаки популяции имеют хотя бы отчасти наследственную основу. Изменчивость популяций может носить *клинальный* (постепенный) характер, или она состоит из совокупности четко изолированных *групп-изолятов*. Генетическая изменчивость и свойства популяций обычно различны в центре и на периферии ареала вида.

У разных систематических категорий организмов, прежде всего у животных и растений, типы видообразования различны. Для животных наиболее характерно *аллопатрическое (географическое) видообразование* – возникновение новых видов в географических изолятах. У растений помимо аллопатрического видообразования важное место занимает и видообразование *симпатрическое*, т. е. на большей или меньшей части площади ареала материнского вида. В некоторых случаях этот тип видообразования встречается и у животных. Заметную роль в видообразовании играет гибридизация.

Среди факторов, способствующих видообразованию, назовем образование экологических рас, занимающих в пределах общего ареала вида различные экологические ниши, возникновение сезонных рас, размножение которых не совпадает во времени, и др.

Первичный ареал вида – всегда целостный (сплошной). Для вновь возникшего вида характерно расселение, что приводит к расширению первичного ареала. Характер распространения (его скорость, постепенное или прерывистое) зависит от энергии размножения и способов расселения. Способность видов к расселению зависит от их эколого-физиологических, поведенческих, популяционных и других свойств и носит название *вагильности*. Вагильность вида осуществляется в определенных условиях среды, влияющих на плодовитость, дальность разноса зачатков (икра, личинки) и на другие свойства организмов, обуславливающие эту способность (А. Г. Воронов, 1974). **Расселение** – многофазный процесс, предусматривающий преодоление различных преград и препятствий. Различают **вагильность активную** (организмы расселяются благодаря самостоятельному передвижению - полет, плавание, бег), **пассивную** (расстояние преодолевается за счет переноса ветром, течениями, человеком и т.д.) и **смешанную** (сочетание активной и пассивной вагильности).

Преграды к расселению можно условно свести к физическим и экологическим. К первым для сухопутных животных и растений относятся прежде всего водные пространства, для водных организмов – большие участки суши, разделяющие водные бассейны. Следует заметить, что Мировой океан – среда сравнительно однородная, поэтому ареалы его обитателей, как правило, очень велики. Это касается не только таких отличных пловцов, как китообразные, но и сидячих форм из мира беспозвоночных. Наиболее серьезной преградой для расселения морских организмов оказывается суша в том случае, когда обойти ее мешают не соответствующие требованиям вида соленость, давление, температура воды и т. п.

В отличие от Мирового океана пресноводные бассейны не представляют единого целого, что сильно затрудняет расселение свойственных им организмов. Основными преградами здесь следует считать море (соленую воду) и водоразделы (участки суши между водоемами). К числу местных препятствий относятся также водопады и пороги на реках. Изоляция отдельных бассейнов, не соединенных речными системами, чрезвычайно велика. Это приводит к появлению узких ареалов очень многих видов. Преградами, препятствующими распространению сухопутных организмов, в первую очередь являются моря и пресные воды.

В ряде случаев роль серьезной преграды к расселению являются реки. Река Амазонка, например, служит границей распространения 50 видов птиц, сотен видов насекомых и других животных. По р. Волге в низовьях, с одной стороны, проходит западная граница распространения многих степных и пустынных видов млекопитающих (желтого суслика, хомячка эверсмана, пегой землеройки), а с другой – восточная граница ареала слепыша и крапчатого суслика.

О роли горных хребтов как преград к расселению говорит наличие огромного количества узких ареалов видов одного рода в странах с сильно расчлененным рельефом. Пассивное (преимущественно у растений) и активное у значительной части животных распространение обеспечивает тем не менее постепенный характер расселения, а значит, и формирование целостного ареала. Даже при переносе диаспор на значительные расстояния совсем не обязательно их успешное внедрение на новые территории. Сама по себе дальность расселения не гарантирует вхождения в новые для вида экосистемы.

Расселение, как и всякий естественный процесс, требует для своего осуществления времени, поэтому широта распространения вида находится в известной зависимости от времени, в течение которого вид расселяется на данной территории. Иногда отмечаются случаи быстрого и успешного расселения видов, как, например, кольчатой горлицы в Европе (рис. 2.10).

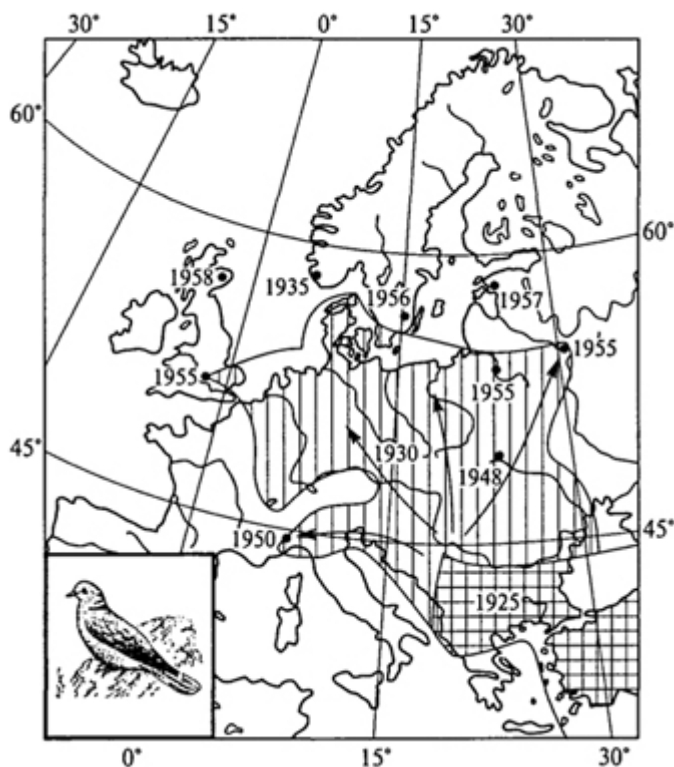


Рис. 2.10 – Расселение кольчатой горлицы в Европе (У. Зедлаг, 1972)

Однако вид не только расширяет ареал, осваивая новые территории, но в связи с изменением природных условий может вымирать на каких-то его участках. Иными словами, помимо расширения ареала, существуют и его *регрессивные изменения*. Повидимому, процесс ослабления популяций не всегда охватывает сразу весь ареал и протекает неравномерно по площади. Если этот процесс происходит в периферических частях, то ареал просто сокращается. Если неблагоприятные для вида условия проявляются во внутренних частях, то под влиянием нарастающего снижения численности возникают пустоты, "лакуны", по мере увеличения числа которых ареал фрагментируется на части, создается прерывистый ареал.

Рассмотрение серий карт ареалов видов и других таксономических категорий показывает, что достаточно широко распространены ареалы, разъединенные на несколько частей, часто удаленных друг от друга на тысячи километров. Такие ареалы получили название *разорванные, или дизъюнктивные*. О дизъюнктивных ареалах говорят в тех случаях, когда перемещение популяций вида из одной обособленной части в другую в современных природных условиях за счет естественных ныне действующих факторов невозможно.

Изучение распространения растений и животных на территории Евразии дает множество примеров регрессивного развития ареалов, шедшего именно по подобному типу. Многие виды растений, существовавшие в условиях умеренного, не слишком контрастного климата, в свое время очень широко распространились во внетропических широтах северного полушария, часть – только в Евразии, другая часть – также и в Северной Америке. В дальнейшем они испытали на значительной площади своих ареалов неблагоприятные изменения климатических условий. Изменения эти, связанные с общим охлаждением, а главное – с усилением континентальности климата (усилением суровости зим, уменьшением их снежности, а часто и уменьшением влажности вообще), были наиболее резки в глубинных частях материка Евразии, особенно в Восточной Сибири. Поэтому изреживание популяций, а затем и вымирание рассматриваемых видов происходили чаще всего сначала в Восточной Сибири, иногда распространяясь затем на всю Сибирь, и даже на Русскую равнину. Западные же окраины ареалов (у одних видов, начиная уже с Западной Сибири, у других – только в пределах Европы), равно как и восточные (Дальний Восток, Азия), вследствие меньших изменений климата оставались относительно благоприятными для тех же видов, которые и сохраняли здесь свои позиции.

В результате распространение многих видов растений, произрастающих в наших лесных зонах, стало прерывистым. Разрывы (дизъюнкции) ареалов у некоторых из них в сравнении с общими размерами ареалов невелики. В качестве примера можно привести ареал типичного лесного растения кислицы (рис. 2.11).

У других видов разрывы настолько широки, что сохранившиеся части ареала выглядят относительно малыми осколками. Ареал ясенника душистого (рис. 2.12) охватывает большую часть Европы – на восток до Урала, он отмечен на более ограниченном пространстве на Дальнем Востоке и обособленно в промежуточной области – в горах Южной Сибири.

Во многих случаях, когда расчленение ареала на европейскую и дальневосточную (или европейскую, сибирскую и дальневосточную) части произошло достаточно давно (а соответствующие виды были значительно пластичны), в настоящее время имеет место уже не дизъюнктивное распространение одного вида, а ареалы нескольких замещающих видов, близкородственных друг другу.

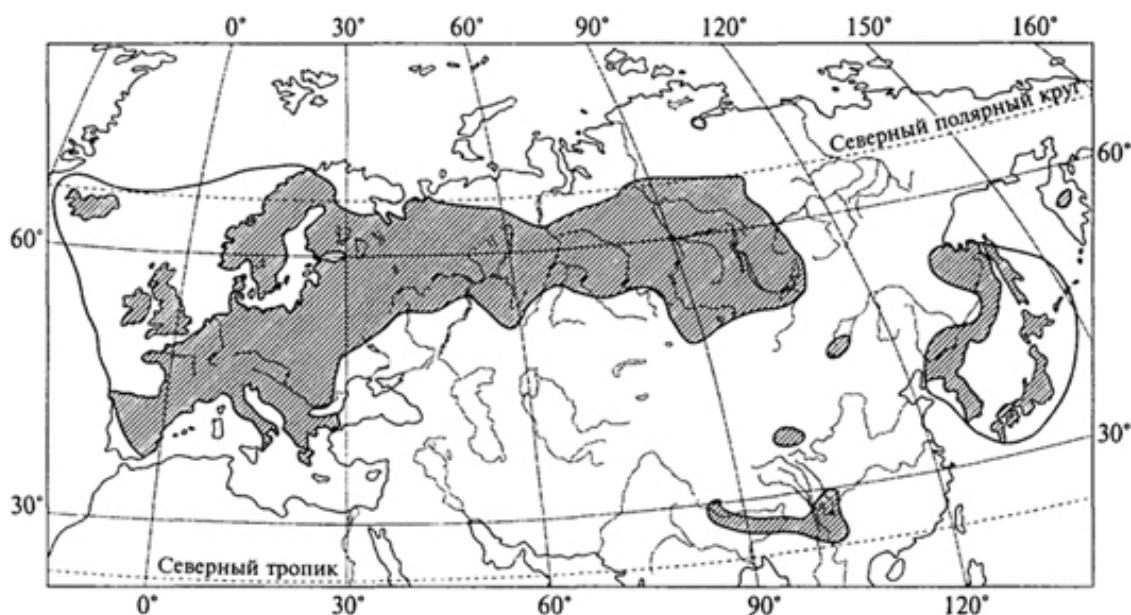


Рис. 2.11 – Распространение кислицы в пределах Евразии (А.И.Толмачев, 1974)

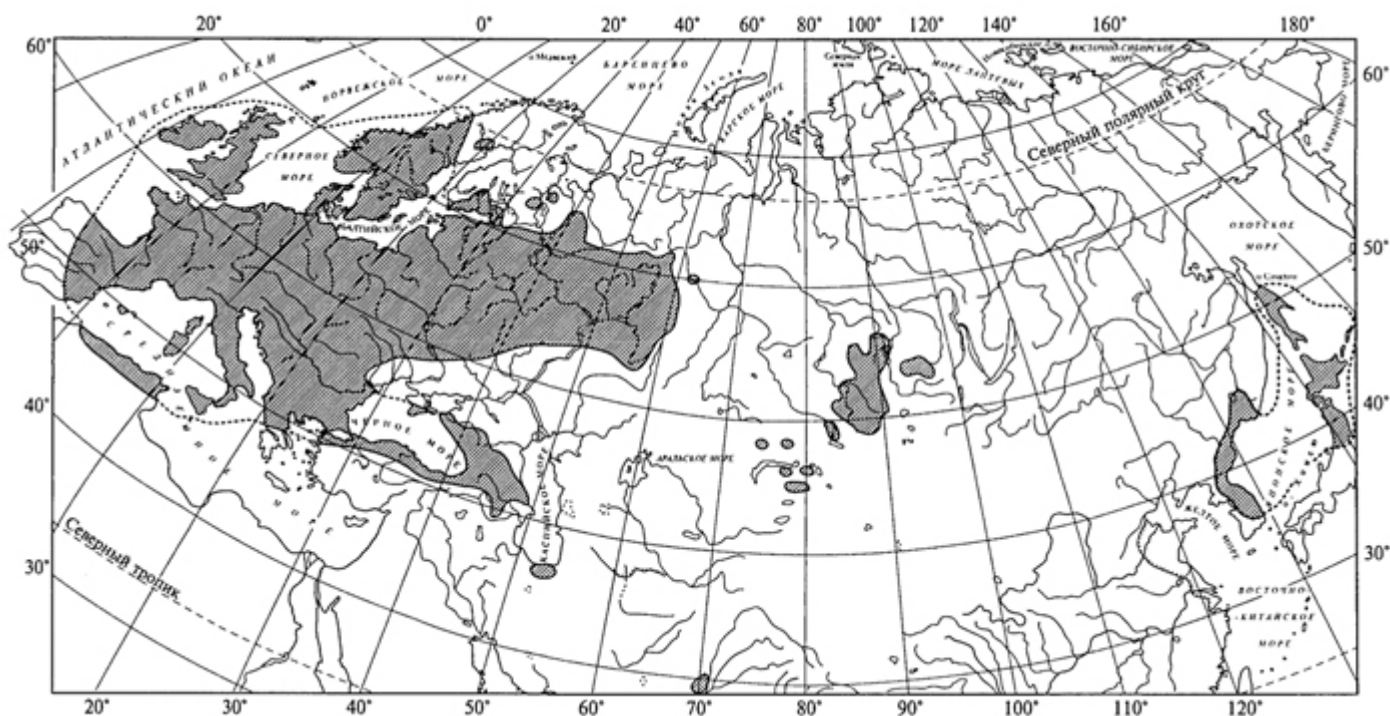


Рис. 2.12 – Ареал ясменника душистого (А. И.Толмачев, 1974)

Интересен и европейско-восточноазиатский разрыв ареалов всех групп наземных позвоночных, за исключением рептилий, позволяющий наметить контуры раскола фаунистических комплексов Евразии с их смещением от центра континента к его западной и восточной окраинам. На основе анализа границ западных и восточных фрагментов ареала Е. Н. Матюшкиным (1976) построен гипотетический дизъюнктивный ареал, изображающий типичное положение областей разъединения (рис. 2.13). Наиболее типичная область разрыва локализована между Алтаем и Байкалом, а в южной части - между Эльбурсом и западной периферией Гималаев.

Истоки формирования этого типа разъединения – в сложной истории развития Евразии в течение позднего кайнозоя.

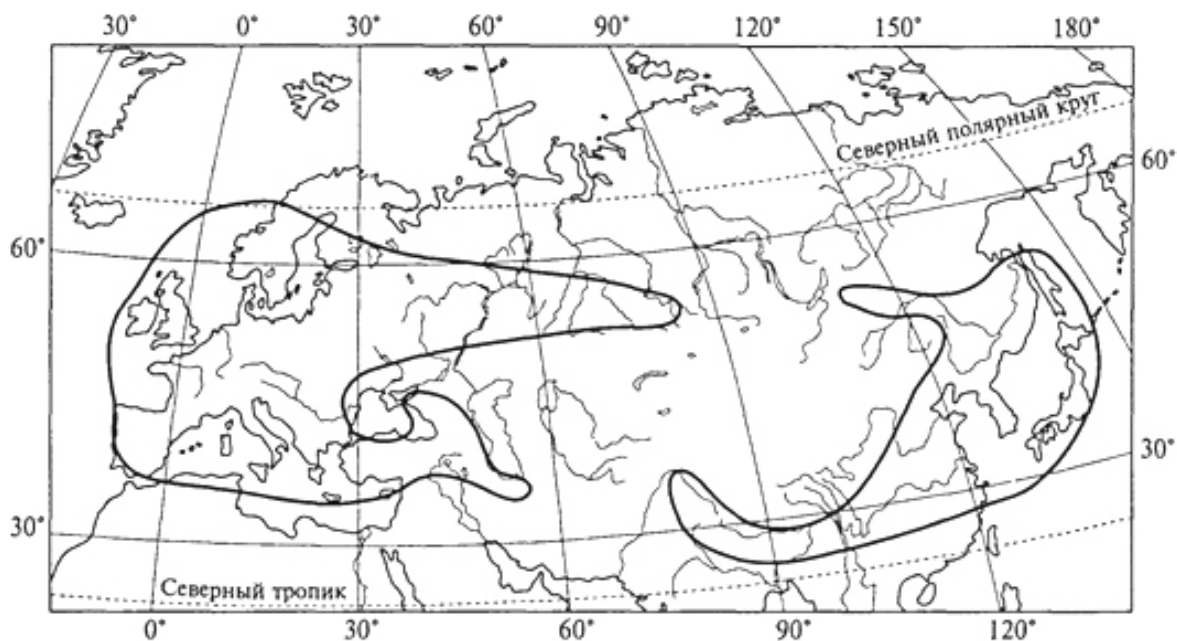


Рис. 2.13 – Типичное положение областей разрыва ареалов позвоночных животных Евразии (Е.Н.Матюшкин, 1976)

Различают также арктоальпийские дизъюнкции, когда часть ареала располагается в высоких широтах Евразии, а другая его часть – в горных системах Альп, Кавказа и т.д. (рис. 2.14).

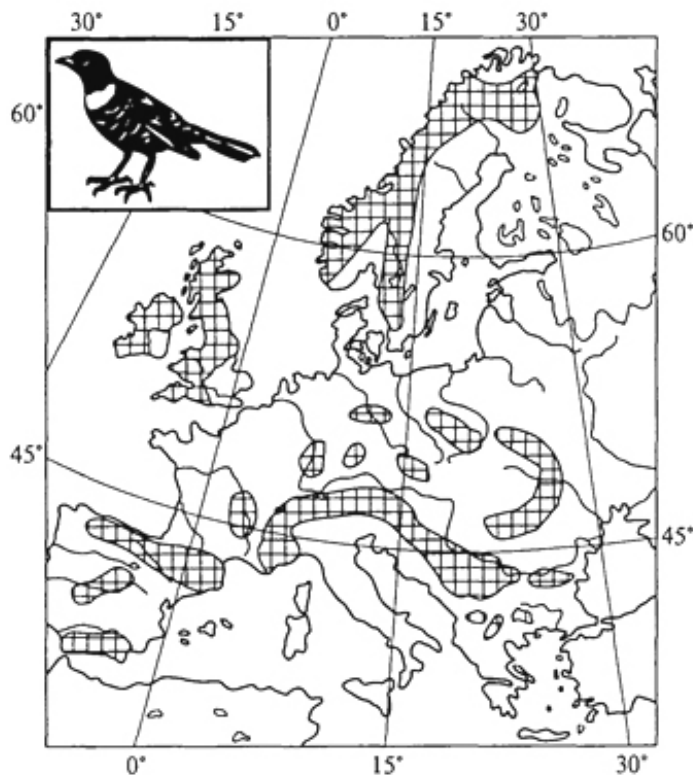


Рис. 2.14 – Арктоальпийский ареал белозобого дрозда (Г. Делаттин, 1967)

Формирование арктоальпийской дизъюнкции связывают с изменениями климатических условий в плейстоцене (рис. 2.15).

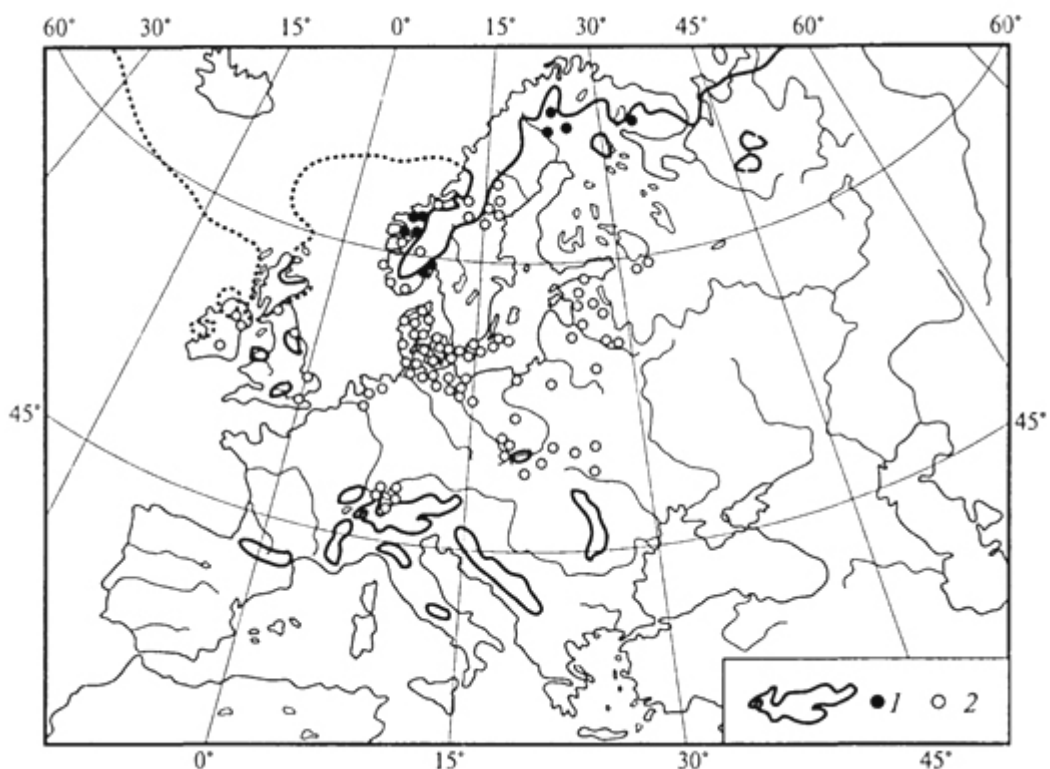


Рис. 2.15 – Распространение куропаточьей травы в Европе (А.И.Толмачев, 1974):
1 - современное распространение; 2- находки в ископаемом состоянии в поздне-ледниковых (и отчасти межледниковых) отложениях

Нередко встречающийся тип дизъюнкции представляют горные разрывы ареалов, когда отдельные их части располагаются в высокогорьях горных хребтов и отделены друг от друга межгорными долинами и низкогорьями (рис. 2.16).

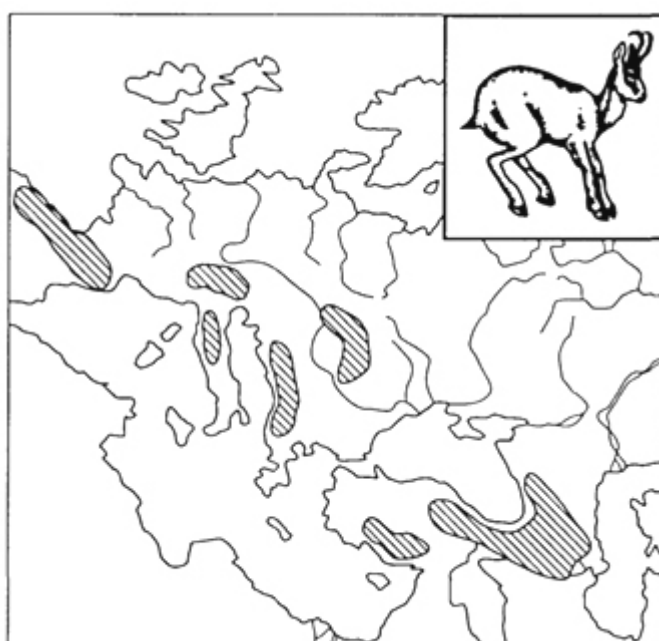


Рис. 2.16 – Разрыв горного ареала серны (И. К.Лопатин, 1980)

Таким образом, одним из путей развития ареалов является их разделение и возникновение на этой основе прерывистого (дизъюнктивного) распространения.

Серии ареалов различных таксонов, отражающих один и тот же (в географическом смысле) разрыв, положены в основу выделения типов дизъюнктивных ареалов, охватывающих разные широты и протягивающихся через континенты. Одно из таких разъединений – **биполярные** разрывы ареалов; ареалы, относимые к этой категории, охватывают умеренно холодные области суши и океана в северном и южном полушариях, отсутствуя при этом в тропических широтах (рис. 2.17).

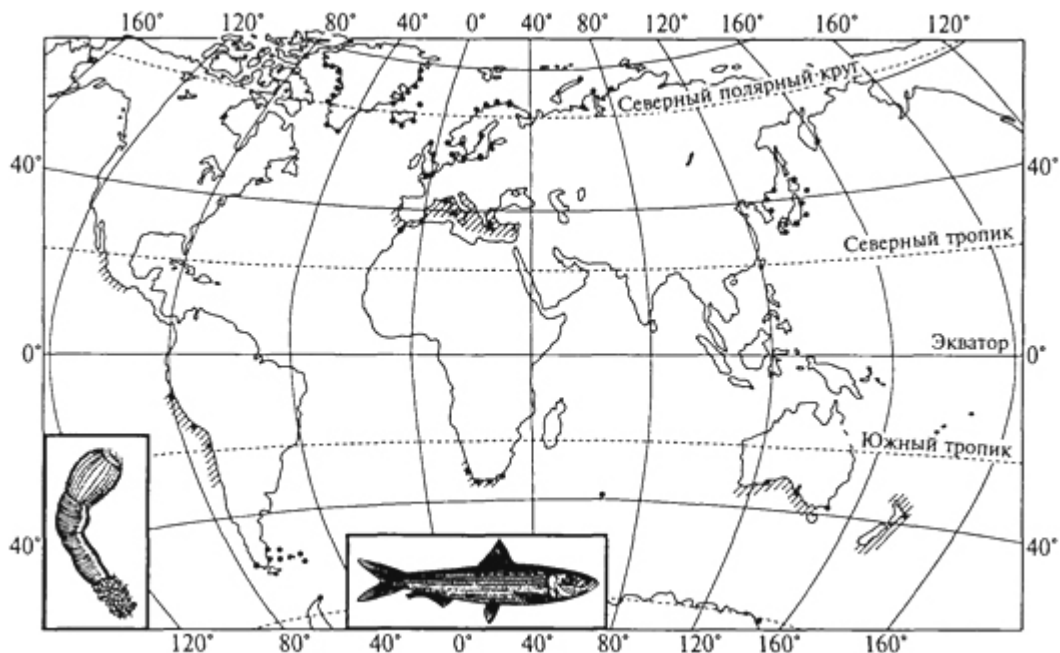


Рис. 2.17 – Биполярное распространение червей-приапулид (обозначено точками) и амфибореальное распространение сардин (обозначено штрихом) (Г.М.Абдурахманов и др., 2001)

Не менее интересны разорванные ареалы целого ряда тропических животных, обитающих, с одной стороны, в Африке, с другой – в Южной Азии (рис. 2.18).

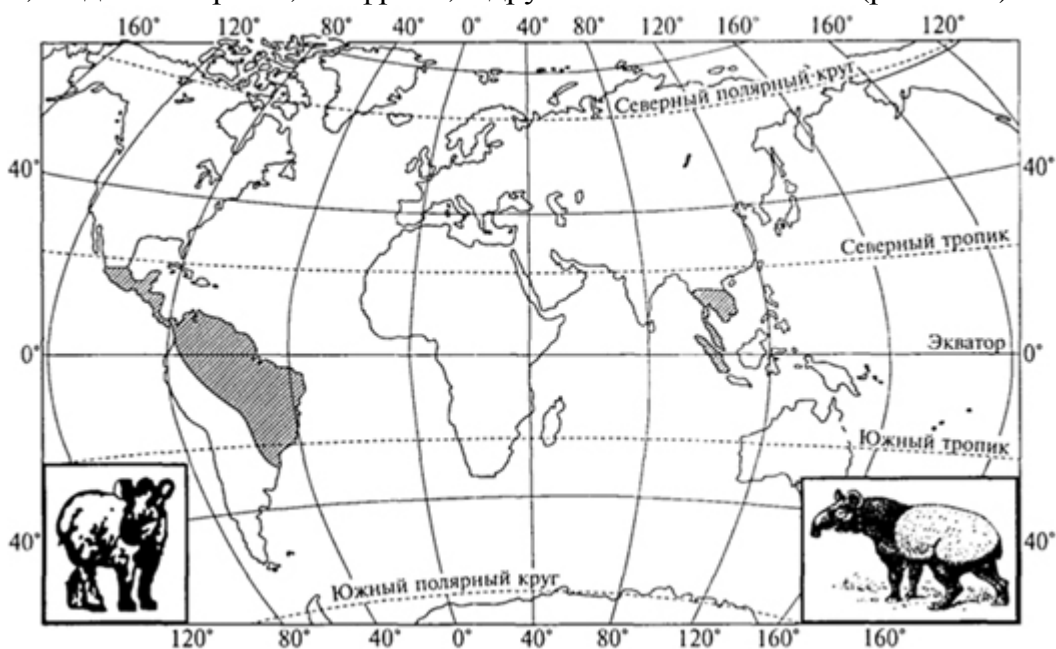


Рис. 2.18 – Дизъюнктивный ареал тапиров (И. К.Лопатин, 1980)

Интересны разъединения ареалов у многих растений между умеренными широтами Северной Америки (ее восточной части) и Восточной Азии, например, распространение видов рода тюльпанное дерево, видов рода тсуга (хемлок) и др. Аналогичные разъединения отмечены и для животных – распространение двух близких родов семейства мышовок отряда грызунов – в Америке и Китае. Для обозначения дизъюнктивных ареалов, располагающихся на противоположных окраинах материков, используется приставка "амфи". Таковы различные тропические типы дизъюнкций через Тихий (амфипацифический), Атлантический (амфиатлантический) океаны, дизъюнкции во внетропических широтах северного и южного полушарий (рис. 2.19).



Рис. 2.19 – Амфиевро-азиатский неморальный ареал голубой сороки
(Г. М. Абдурахманов и др., 2001)

Дальнейшая деградация ареалов может сводиться к постепенному сокращению отдельных их фрагментов, к полному исчезновению части их или к раздроблению на еще меньшие участки. Наконец, на прямом пути к полному вымиранию некогда широко распространенный вид может окончательно локализоваться на каком-то очень небольшом, но целостном участке земной поверхности. Такие ареалы видим у многих древних, исчезающих видов, которые называются *реликтами* (реликт – остаток), а их ареалы – *реликтовыми*.

Реликты - это виды (роды), пережившие расцвет в прошлом, сократившие (или продолжающие сокращать и поныне) область своего распространения и сохранившиеся на тех территориях, где условия оказались в чем-то особенно благоприятны для их существования. Реликтами являются многие палеоэндемики; упоминавшийся ранее гинкго произрастает в Китае в полукультурном состоянии, а современный ареал вельвичии ограничен пустынными регионами вдоль побережья юго-западной Африки.

К реликтам также относятся виды, проникшие на ту или иную территорию при других условиях и сохраняющиеся здесь в специфических местообитаниях, представляя собой своеобразные пережитки иных эпох. При этом на значительной части своего ареала вид не является реликтом. При изучении реликтов и реликтовых ареалов важно установить время (относительно, в геологическом масштабе) формирования реликтового ареала, например, выделить реликтовые ареалы теплолюбивой третичной флоры.

Таким образом, современное распространение, формы и конфигурация ареала – результат длительного процесса эволюции живых существ при одновременно изменяющихся географических и экологических условиях. Интерпретация эволюционного (исторического) развития ареалов – сложная проблема, требующая синтеза знаний из различных областей науки. Особенно сложна она по отношению к анализу ареалов систематических единиц высокого ранга (род, отряд, семейство и др.), становление и развитие которых происходило в отдаленные геологические эпохи (рис. 2.20).

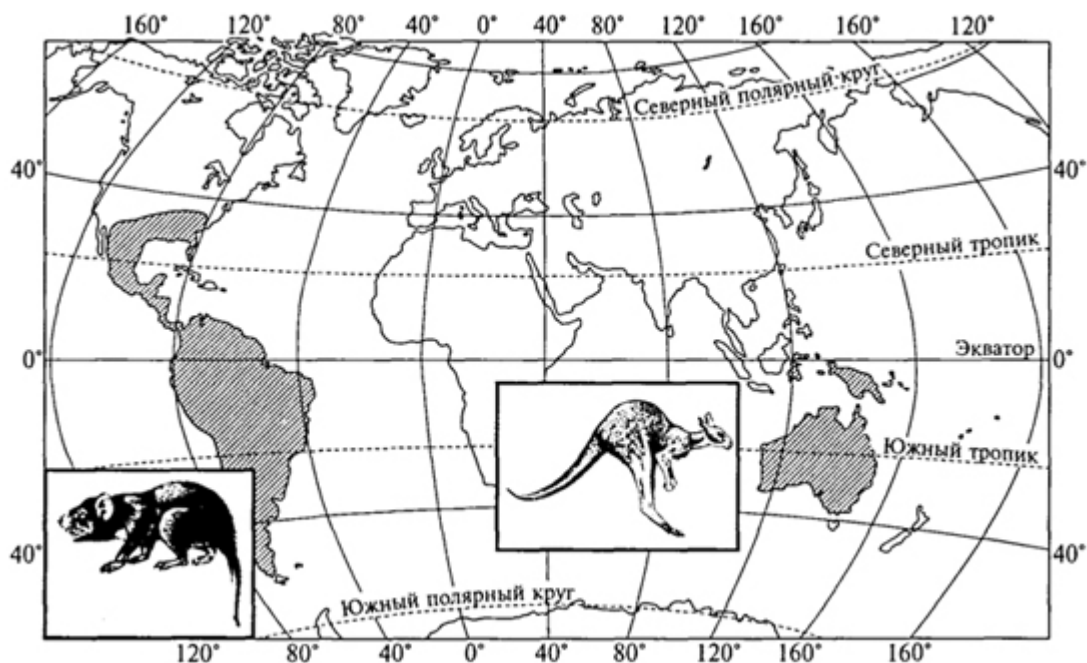


Рис. 2.20 – Дизъюнктивный ареал сумчатых млекопитающих
(Г. М.Абдурахманов и др., 2001)

Использование данных палеонтологии и палеоботаники, результатов палинологического (спорово-пыльцевого) анализа позволяет представить распространение организмов в предшествующие геологические эпохи. Опираясь на результаты палеогеографических и палеоклиматических исследований, с известным приближением можно воссоздать характер поверхности земного шара в далеком прошлом, распределение суши и моря и т.д. Это позволяет определить, каковы были возможности миграции, расселения морских и наземных видов в различные геологические эпохи, опираясь при этом на современные научные представления. В настоящее время активно разрабатывается гипотеза тектоники плит, или новой глобальной тектоники, удовлетворительно объясняющая значительную часть дизъюнкций.

Центры таксономического разнообразия. Анализ распределения видов в пределах ареала рода или подвидов в ареале вида показывает, что оно чаще всего бывает неравномерным. Нередко на обширной площади род представлен всего одним или очень ограниченным числом видов, в то время как в какой-то определенной части родового ареала отмечается большое разнообразие видов. Область, в которой встречается наибольшее число видов данного рода, – это *очаг* или *центр таксономического разнообразия* (рис. 2.21, 2.22).

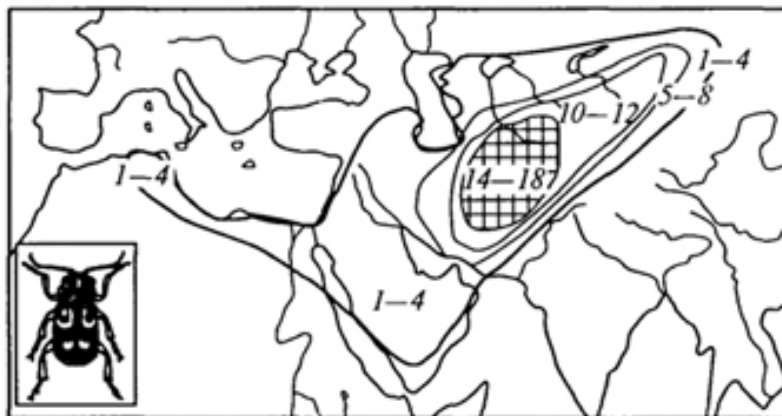


Рис. 2.21 – Ареал рода жуки-листоеды; цифрами обозначено число видов в отдельных частях ареала; очаг видového разнообразия заштрихован (Г.М. Абдурахманов и др., 2001)

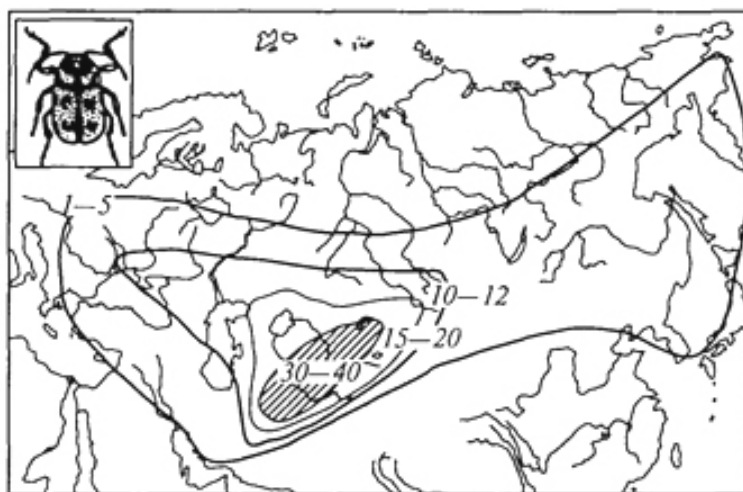


Рис. 2.22 – Ареал подрода скрытоглавы азиатские рода жуки-листоеды; цифрами обозначено число видов в отдельных частях ареала; очаг видového разнообразия заштрихован (Г.М. Абдурахманов и др., 2001)

Повышенная концентрация видов может быть обусловлена общей благоприятностью условий для существования видов данного рода. Учитывая, что становление видов – длительный процесс, центр разнообразия рассматривается как показатель значительной давности развития рода на этой территории. Центр разнообразия, как правило, занимает значительную часть ареала, в пределах которой и происходят процессы видообразования. В связи с этим встает вопрос, не является ли центр разнообразия и *центром происхождения* данного таксона.

Область таксономического разнообразия иногда, но далеко не всегда может совпадать с областью происхождения таксона. Возраст таксонов родового ранга относится к третичному периоду; за это время их ареалы в связи с глобальными изменениями климата претерпели многочисленные изменения (сокращение,

расширение и т.д.). При этом часто возникали вторичные центры разнообразия, весьма удаленные от области происхождения. В ареале рода клен выделяются два центра таксономического разнообразия – один на востоке Северной Америки, другой – в Юго-Восточной Азии (рис. 2.23). Для суждения о том, какой из центров разнообразия является первичным, требуется обязательно привлечение данных о распространении таксона в геологическом прошлом.

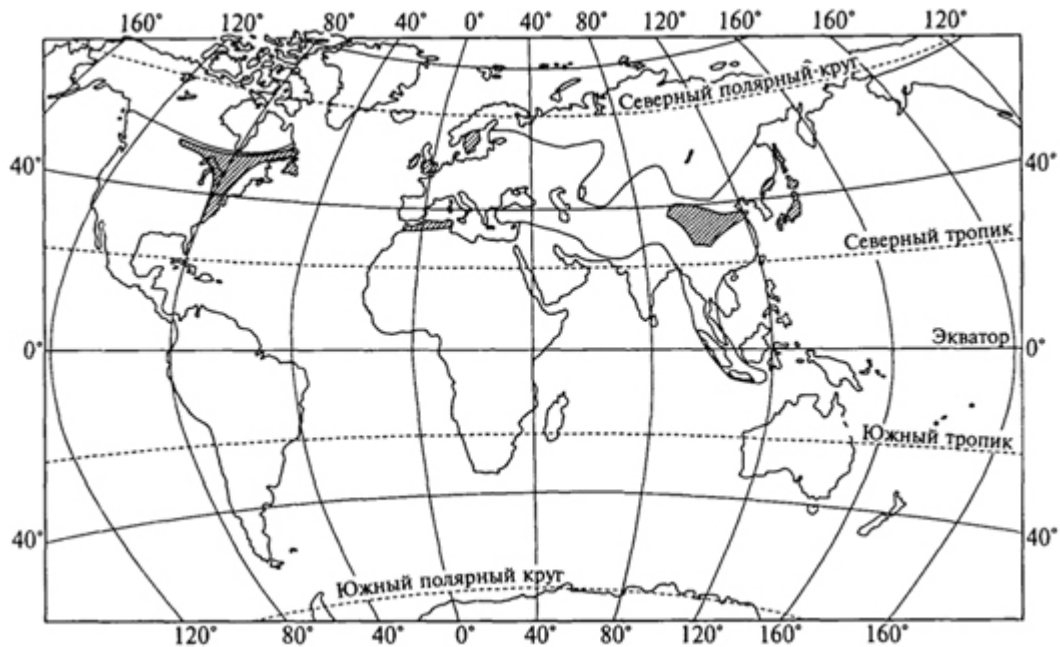


Рис. 2.23 – Ареал рода клен с центрами таксономического разнообразия (заштрихован) (Г.Вальтер, 1982)

При решении этих вопросов широко используют филогенетические методы, основанные на сравнительном изучении морфологии, кариологии и ареалов родственных форм. Особенно большое внимание уделяют хромосомной характеристике таксонов. Формы с большим числом хромосом обычно происходят от предков с низким числом хромосом (диплоидных) либо с помощью простого удвоения этого числа (автополиплоидия), либо чаще всего путем скрещивания. Поэтому во многих родах и видах можно различать серии форм, где наряду с диплоидными встречаются формы с высокой степенью полиплоидии. Это позволяет восстановить область возникновения и пути расселения данных форм. Полиплоидные формы имеют обычно большую экологическую пластичность, что позволяет им распространяться в областях, не подходящих по климату их диплоидным предкам. Случается даже, что эти формы выживают после гибели диплоидных родителей в климатически неблагоприятные периоды. Так, однолетний мятлик представлен двумя подвидами: диплоидным с числом хромосом $2n = 14$, обитающим в Средиземноморье, и тетраплоидным с числом хромосом $2n = 28$, который стал космополитным. Пырей ситниковый с прибрежных дюн представлен на Европейском побережье, от Балтики до Бискайского залива, формой с $2n = 28$ хромосомами, на Средиземноморском побережье - формой с $2n = 42$ хромосомами и на Черноморском – формой с $2n = 68$ хромосомами. Таким образом, полиплоидия в этом случае растет с запада на восток (Ж. Леме, 1973).

Центры происхождения культурных растений. Выдающийся русский ученый Н.И. Вавилов установил, что существуют центры возникновения культурных растений, которые, как и любые центры возникновения видов, характеризуются усиленной изменчивостью, а, следовательно, и сосредоточением значительного числа сортов. Поскольку в таких центрах процесс развития видов идет интенсивно, они, как правило, характеризуются обилием гетерозиготных форм (получивших свои гены от разнородных по генетическим особенностям родителей, дающих расщепление признаков при дальнейшем размножении); у подобных форм отмечается разнородное по признакам потомство. Каждый из таких центров является местом возникновения и разнообразия большого числа видов культурных растений самого различного систематического положения. Центры, которые Н. И. Вавилов исследовал во время своих многочисленных экспедиций, расположены в горных странах, так как именно здесь значительная неоднородность территории вызывает и большое сортовое разнообразие. Ученый указывал, что для возникновения крупного центра исторического развития культурной флоры необходимы богатство местной флоры видами, пригодными для введения в культуру; наличие древней земледельческой цивилизации.

Так, хотя в Египте и Месопотамии земледелие стало развиваться еще в древности, однообразие условий в этих странах помешало им стать центрами возникновения культурных растений. Оказалось, что подавляющее большинство культурных растений было завезено в Египет из соседних центров возникновения культурных растений (Передней Азии и Средиземноморья, в меньшей степени – из более южных районов Африки), а в Месопотамию – преимущественно из Передней Азии.

Н.И. Вавилов выделил семь основных центров (очагов) происхождения культурных растений с некоторыми подразделениями второго порядка (рис. 2.24).

В настоящее время насчитывают десять очагов возникновения культурных растений (А. И. Купцов, 1975):

Переднеазиатский,
Средиземноморский,
Эфиопский (Абиссинский),
Среднеазиатский,
Китайский (Восточноазиатский),
Индийский,
Индонезийский (Индо-Малайский),
Мексиканский (Центральноамериканско-южномексиканский),
Перуанский (Южноамериканский),
Суданский.

Последний занимает западные районы Судана.

В Переднеазиатском очаге, по-видимому, возникли культуры пшеницы однозернянки *Triticum monosocum* и двузернянки *T. dicocum*, ячменя, ржи, дыни, тыквы, винограда, ряда плодовых деревьев (груши, алычи, черешни, граната, инжира) и кормовых трав (синей люцерны, эспарцета, посевной вики).

Средиземноморский очаг дал крупносемянный средиземноморский овес *Avena byzantina*, лен, мак, белую горчицу, маслину, из огородных растений капусту, морковь, свеклу, лук, чеснок, спаржу, редьку.

Культурами, возникшими в Эфиопском очаге, являются сорго, клещевина, кофейное дерево, твердые и английские (28-хромосомные) пшеницы.

Со Среднеазиатским очагом связаны мягкая пшеница и другие 42-хромосомные пшеницы, из бобовых горох, чечевица, нут, маш; здесь появились культуры конопли, сарептской горчицы, местные формы винограда, груши, абрикоса, яблони.

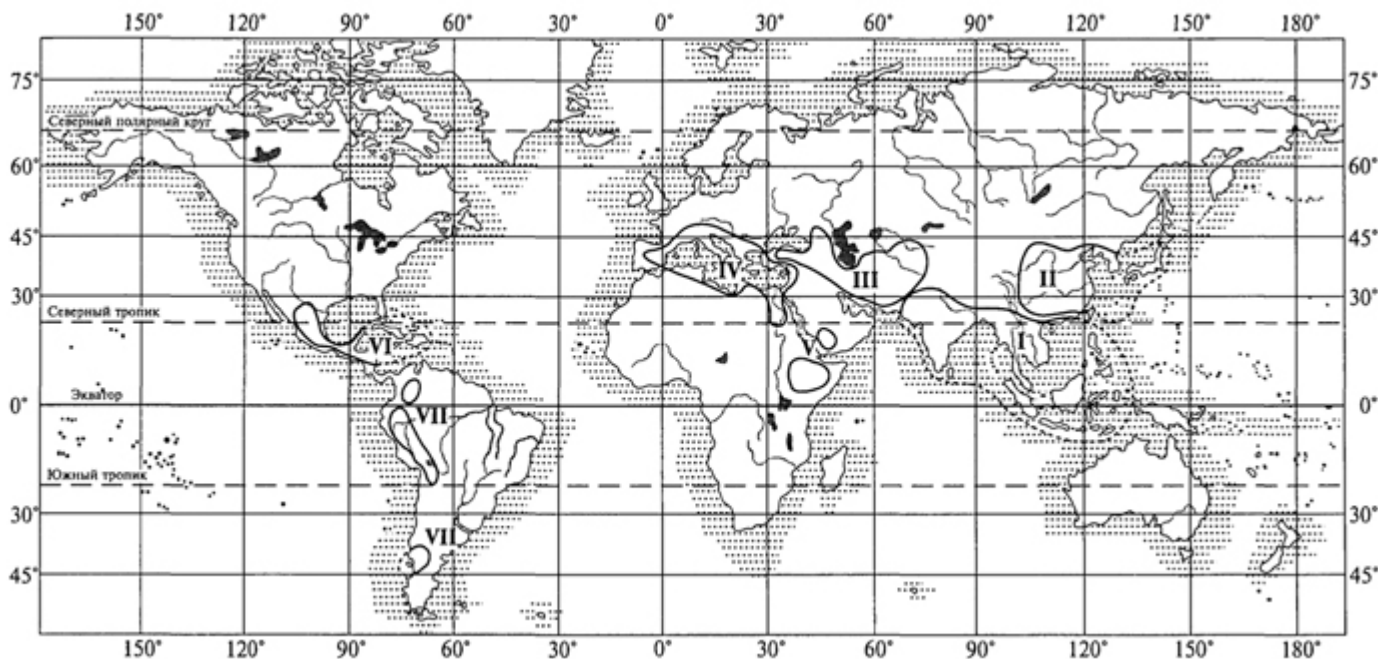


Рис. 2.24 – Центры происхождения культурных растений (Н. И. Вавилов, 1926):

- I - Южноазиатский тропический; II - Восточноазиатский; III - Юго-Западноазиатский;
- IV - Средиземноморский; V - Абиссинский; VI - Центральноамериканский;
- VII - Андийский (Южноамериканский)

В Китайском очаге возникли культуры проса, гречихи, сои, канатника, а также хурмы, монгольского абрикоса, китайской сливы и вишни.

Богатый фонд тропических культур был создан в Индийском очаге: рис, цитрусовые, сахарный тростник, азиатские хлопчатники, манго. Индия – родина культурного огурца и баклажана.

Многие виды влажных тропиков взяты в культуру в Индонезийском центре: хлебное дерево, кокосовая пальма, мангустан, бананы, дуриан, а также черный перец, кардамон, гвоздичное дерево, мускатный орех.

В Мексиканском очаге были введены в культуру маис (кукуруза), обыкновенная фасоль, красный перец, американский хлопчатник-упленд *Gossypium hirsutum*, папайя, плодовая опунция, табак, махорка.

Возделывание картофеля началось в Перуанском центре; здесь введены в культуру томат, длинноволокнистый "египетский" хлопчатник *Gossypium barbadense*, турецкий табак *Nicotiana tabacum*.

Западносуданский очаг, хотя и более молодой, чем остальные, обогатил культурную флору голым рисом *Oryza glaberrima*, масличной пальмой, орехом кола и другими видами.

Каждый из этих центров занимает весьма обширные территории. Происхождение далеко не всех культурных растений связано с перечисленными десятью древнейшими центрами. Обогащение культурной флоры совершалось как в древние времена, так идет и в настоящее время. Вне территории центров происхождения оно бывает значительно реже. Поправки к некоторым конкретным данным, изложенным Н.И. Вавиловым, отнюдь не принижают заслуги этого ученого. Именно он поставил на научную почву поиски новых сортов культурных растений, что резко обогатило наши сведения по их географии и позволило создать в России уникальную коллекцию семенного материала для селекции.

3 ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ФАУНИСТИЧЕСКИЕ РЕГИОНЫ СУШИ

Сравнительный анализ изучения флор и фаун разных континентов привел к необходимости *фаунистического (зоогеографического) и флористического районирования суши*. Сущность районирования – подразделение территории на взаимно соподчиненные регионы, для которых характерна та или иная степень сходства, близость населяющих их флор и фаун. Иными словами, флористическое или фаунистическое районирование представляет иерархическую систему соподчиненных регионов разного уровня, выделенных по степени различия - сходства.

Виды растений или животных, образующих в совокупности соответственно флору или фауну какого-либо региона, различны по особенностям их географического распространения. Анализ сходства и различий ареалов разных видов позволяет установить типы их распространения, выделить так называемые *географические элементы (геоэлементы)* флоры или фауны (например, таксоны тропического, бореального распространения). Каждая флора или фауна характеризуется сочетанием видов, относящихся к разным геоэлементам.

Не менее глубоки различия между видами с точки зрения их происхождения: всегда есть таксоны, становление и развитие которых протекало в данном регионе и для которых эта территория – центр возникновения вида. Это *автохтонные (туземные, аборигенные) элементы*. С другой стороны, всегда есть виды, область происхождения которых находится далеко за пределами данной территории, которые пришли, расселились на данной территории в ходе миграций. Это *аллохтонные виды – мигранты*.

Своеобразие флоры и фауны отдельных регионов определяется наличием *эндемичны* видов, родов и семейств. Наличие преград, барьеров (топографических, климатических и др.), препятствующих расселению растений и животных, играет огромную роль в обособлении биоты той или иной территории. Одна из наиболее значимых характеристик – оценка *эндемизма*, т. е. количества эндемичных видов и других таксонов, их роли в сложении флоры или фауны того или иного района. Важно не только число эндемичных таксонов, но и их систематический ранг. Наличие на той или иной территории эндемичных родов и семейств свидетельствует о высокой степени самобытности ее биоты.

Таким образом, при проведении флористического и фаунистического районирования упор делается на изучении систематики и географии отдельных таксонов, что позволяет выявить закономерности пространственной дифференциации систематического состава животного и растительного мира. Выделение каждого региона основано на неповторимом, отличном от других территорий того же ранга, сочетании видов различного происхождения, типов распространения, наборе эндемиков разного ранга.

Сложен вопрос о границах между территориями, занятыми различными флорами или фаунами. Основной метод установления границ – сопоставление многочисленных карт ареалов, что позволяет выявить более или менее ясно выраженные полосы сгущения границ таксонов разного ранга, – так называемые *синператы*. Это рубежи, разделяющие территории, состав флоры и фауны которых обладает некой однородностью и отличается от смежных. Наиболее размыты границы между

регионами на равнинах, где в связи с плавным ходом изменения природных условий постепенно происходит и смена видового состава. Несомненно, общность истории Земли наложила отпечаток на распространение представителей всех крупных таксонов. Однако способность к расселению, возраст систематических групп различны, как и степень их консерватизма, нередко препятствующая их свободным миграциям. Уже на уровне двух крупнейших групп организмов – растений и животных – в современных системах региональных делений земного шара наблюдаются существенные различия. Так, при фаунистическом делении Новую Гвинею рассматривают как подобласть Австралийской области, флористы же относят Новую Гвинею к Индо-Малезийскому полцарству Палеотропического царства.

Фаунистическое районирование суши основывается главным образом на фауне позвоночных, в первую очередь млекопитающих, птиц, амфибий и рептилий. В основу флористического районирования положено распространение покрытосеменных, голосеменных и папоротникообразных. Использование при районировании других групп (как и при фаунистическом районировании) наталкивается на их недостаточную изученность.

Несоответствия во флористическом и фаунистическом районировании, безусловно, связаны со значительными различиями в возрасте тех групп, на которых они базируются. Птицы и млекопитающие на уровне современных семейств и родов моложе цветковых и тем более папоротникообразных растений. Привлечение к районированию других групп (жуков, дневных бабочек и др.) меняет картину фаунистического районирования, приближает выделенные регионы к флористическим. В системах флористического и фаунистического районирования выделяются единицы различного ранга: *царства, области, провинции, округа, районы*.

В разработке общей стратегии охраны генетических ресурсов мира особое внимание уделяется регионам, где сосредоточено наибольшее число эндемичных таксонов разного ранга. Флористическое и фаунистическое районирования суши являются научной основой охраны мировой флоры и фауны.

3.1 ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ

Один из первых опытов создания флористической системы суши принадлежит датскому ботанику **Д. Скоу**, который в 1823 г. выделил 25 царств, часть из которых он подразделил на провинции. В качестве критерия при построении флористической системы Д. Скоу учитывал, в частности, степень эндемизма таксонов разного ранга, присущую тем или иным территориям. Этот критерий сохраняет свое значение и поныне.

Большой вклад в развитие флористического районирования внесли **А. Энглер** (1924), **Л. Дильс** (1918), **Р. Гуд** (1946), **А.И. Толмачев** (1974) и др. В дальнейшем изложении будем придерживаться системы районирования, разработанной **А.Л. Тахтаджяном** (1978) (рис. 6.1).

Высшая единица флористического районирования – *царство*. Ранг царства присваивается регионам, характеризующимся максимальным своеобразием флоры в целом и наличием эндемичных таксонов высокого ранга (семейств, подсемейств) в сочетании с очень высоким числом эндемиков родового и видового ранга. Всего выделяют шесть царств (табл. 3.1). Царства подразделяются на полцарства и области,

которые характеризуются высоким родовым и видовым эндемизмом; кроме того, каждой области присущ определенный набор семейств, занимающих в ней лидирующее положение. Всего выделяют 35 областей, которые подразделяются на провинции. Низшей хорологической единицей является округ.

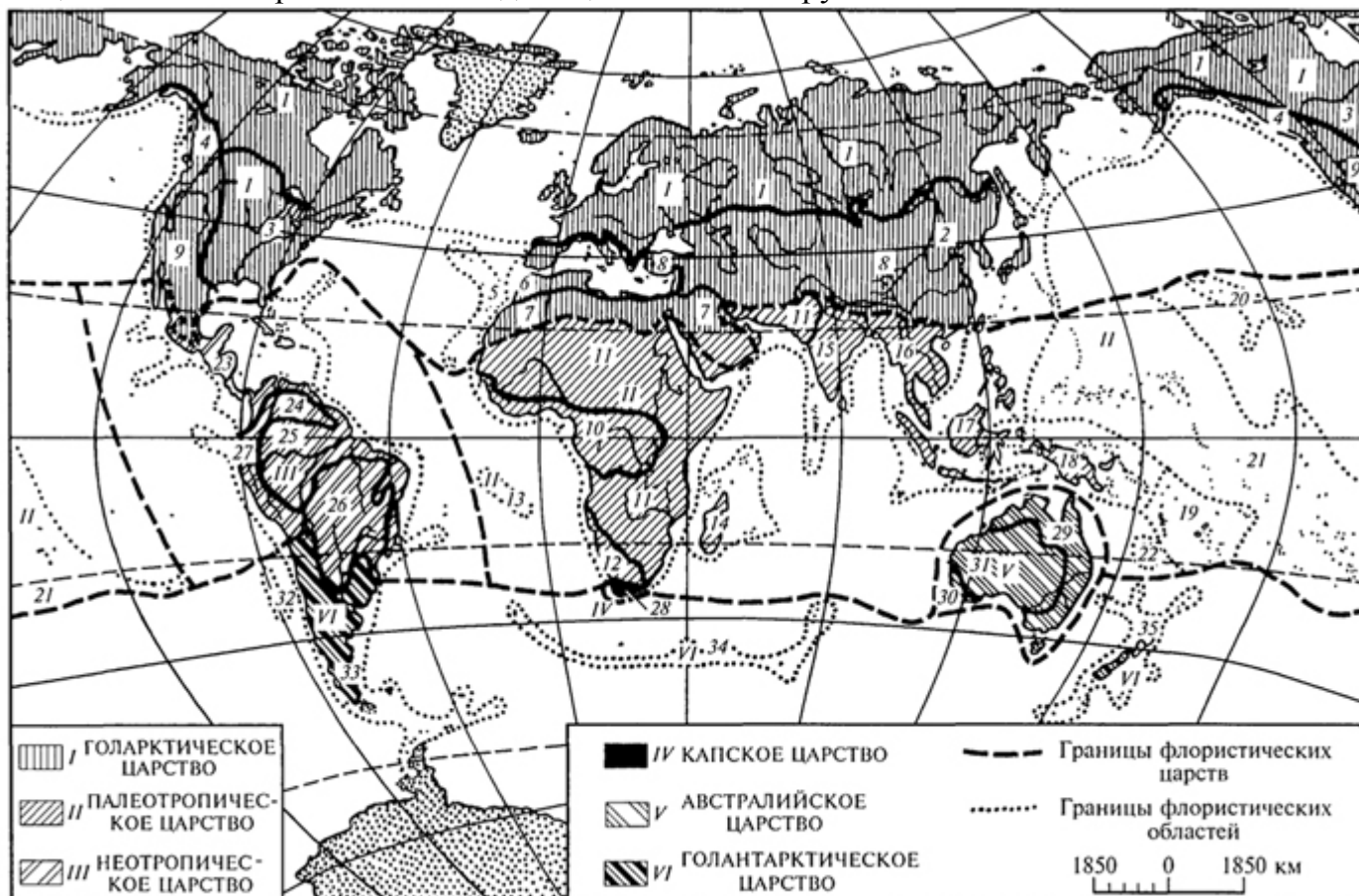


Рис. 3.1 – Флористическое деление суши земного шара (по А.Л.Тахтаджяну, 1978):

I - области Голарктического царства: 1 - Циркумбореальная; 2 - Восточно-азиатская; 3 - Атлантическо-Североамериканская; 4 - Скалистых гор; 5 - Макаронезийская; 6 - Средиземноморская; 7 - Сахаро-Аравийская; 8 - Ирано-Туранская; 9 - Мадреанская.

II - области Палеотропического царства: 10 - Гвинео-Конголезская; 11 - Судано-Замбезийская; 12 - Карру-Намиб; 13 - острова Св. Елены и Вознесения; 14 - Мадагаскарская; 15 - Индийская; 16 - Индокитайская; 17 - Малазийская; 18 - Папуасская; 19 - Фиджийская; 20-Полинезийская; 21 - Гавайская; 22 - Новокаледонская.

III - области Неотропического царства: 23 - Карибская; 24 - Гвианского нагорья; 25 - Амазонская; 26 -Бразильская; 27 - Андийская.

IV - области Капского царства: 28 - Капская.

V - области Австралийского царства: 29 - Северо-восточноавстралийская; 30- Южно-западноавстралийская; 31 -Центральноавстралийская.

VI - Области Голантарктического царства: 32 - Хуан-Фернандеская; 33 - Чилийско-Патагонская; 34 - субантарктических островов; 35 - Новозеландская

Далее приводится характеристика флористических царств, подцарств и наиболее значимых областей.

Табл. 3.1 – Флористические регионы суши (по А.А.Тахтаджяну, 1978)

ГОЛАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО	ПАЛЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО
Бореальное подцарство Области: Циркумбореальная (Евросибирско-Канадская) Восточноазиатская (Японо-Китайская) Атлантическо-Североамериканская Область Скалистых гор	Африканское подцарство Области: Гвинее- Конголезская Судано-Замбезийская Область Карру-Намба Область о. Св. Елены и Вознесения
Древнесредиземноморское подцарство Области: Макаронезийская Средиземноморская Сахаро-Аравийская Ирано-Туранская	Индо-Малезийское подцарство Области: Индийская Индокитайская Малезийская Папуасская Фиджийская
Мадреанское подцарство Мадреанская (Сонорская) область	Мадагаскарское подцарство Мадагаскарская область
НЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО Области: Карибская Область Гвианского нагорья Амазонская Бразильская Андийская	Полинезийское подцарство Области: Полинезийская Гавайская
КАПСКОЕ ЦАРСТВО Капская область	Новокаледонское подцарство Новокаледонская область
АВСТРАЛИЙСКОЕ ЦАРСТВО Области: Северо-восточноавстралийская Юго-западноавстралийская Центральноавстралийская (Эремейская)	ГОЛАНТАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО Области: Хуан-Фернандесская Чилийско-Патагонская Новозеландская Область субантарктических островов

3.2 ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ

Районирование суши имеет долгую историю. В 1858 г. **П. Склэтер** предложил шесть фаунистических областей:

- *Палеарктическую,*
- *Эфиопскую,*
- *Индийскую,*
- *Австралийскую,*
- *Неарктическую и*
- *Неотропическую.*

В 1876 г. А. Уоллес, приняв фаунистическое районирование П. Склэтера, стал называть Индийскую область Восточной. Эта классификация областей многими признается и сейчас, однако она неоднократно подвергалась корректировке.

Были попытки создать единицы более высокого ранга, отражающие исторические связи фаун. Так, в 1890 г. **А. Бленфорд** объединил области в три группы: *Арктогейскую (с областями Эфиопской, Восточной, Палеарктической и Неарктической), Южно-Американскую и Австралийскую.*

Этим группам Р. Лидеккер присвоил ранг царств. Два последних царства были впоследствии названы соответственно Неогейским и Нотогейским. Арктогея в 1957 г. переименована Ф. Дарлингтоном в Магагею. Такой классификацией зоогеографических областей пользуются чаще всего.

Издавна схемы зоогеографического районирования базируются на изучении ареалов видов и целых фаунистических комплексов, а различия между фаунами объясняются историческими условиями их формирования. Фауногенетический подход был широко использован М.А. Мензбиром (1934), А.П. Семеновым-Тян-Шанским (1936), И.И. Пузановым (1938) и другими учеными. Главную роль при выделении зоохорионов играют виды с узкими ареалами, т. е. эндемики и реликты. Именно они подчеркивают самобытность и древность определенной фауны.

При зоогеографическом районировании стоит задача отразить сходство и различия сравниваемых фаун, оценить их в количественных показателях и определить, где проходят границы между территориями, занятыми различными фаунами. Определенному центру эволюции фауны соответствует зоогеографическая область и тем более царство. И.И. Пузанов (1949) считал, что и при установлении подобластей решающим критерием должен быть не тип современного распределения биоценозов, который зависит от современных климатических особенностей, а история фауны, ее принадлежность к тому или иному центру эволюции. Подобласти как центры эволюции фаун более низкого порядка могут включать в себя несколько экологических зон с характерными для них биотопами. При выделении же провинций и районов главным критерием может быть статистика видов, т.е. распределение их по климатическим зонам и ландшафтам. Границы этих зон большей частью и будут служить границами зоогеографических выделов ранга провинций и районов. Таким образом, разномасштабное зоогеографическое районирование производится на компромиссной основе: регионы (зоохорионы) высокого ранга (царство, область, иногда и подобласть) определяются с учетом истории фауны, а категории более низкого ранга (провинция, район, участок) - главным образом экологически.

Принятая в учебнике система фаунистических регионов суши представляет собой модернизированную схему П. Склэтера - А.Уоллеса (табл. 3.2, рис. 3.2).

Табл. 3.2 – Фаунистические регионы суши

ЦАРСТВО ПАЛЕОГЕЯ	ЦАРСТВО НЕОГЕЯ
Области: Эфиопская Мадагаскарская Индо-Малайская Полинезийская	Области: Неотропическая Карибская
ЦАРСТВО АРКТОГЕЯ	ЦАРСТВО НОТОГЕЯ
Палеарктическое подцарство Области: Европейско-Сибирская Область Древнего Средиземья Восточно-Азиатская	Области: Австралийская Новозеландская Патагонская
Неарктическое подцарство Области: Канадская Сонорская	

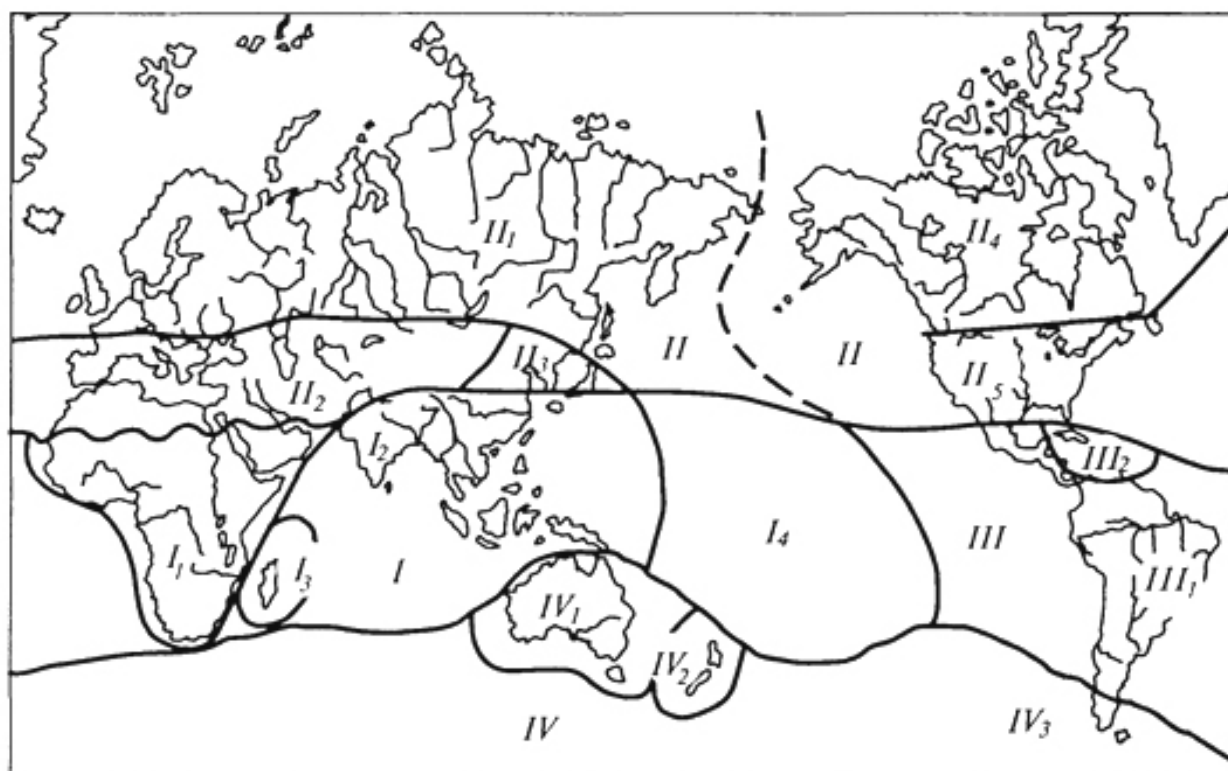


Рис. 3.2 – Фаунистическое районирование суши земного шара
(Г. М.Абдурахманов и др., 2001):

- I - области царства Палеогея:** I₁ - Эфиопская, I₂ - Индо-Малайская, I₃ - Мадагаскарская, I₄-Полинезийская.
- II - области царства Арктогея:** II₁ - Европейско-Сибирская, II₂ - Древнего Средиземья, II₃ - Восточно-Азиатская, II₄ - Канадская, II₅ - Сонорская.
- III - области царства Неогея:** III₁ - Неотропическая, III₂ - Карибская.
- IV-области царства Нотогея:** IV₁ - Австралийская, IV₂- Новозеландская, IV₃ - Патагонская

4 ЗОНАЛЬНЫЕ БИОМЫ

В качестве биогеографической единицы подразделения живого покрова суши на глобальном уровне выделяются типы биомов, в известной степени близкие к зональным типам растительности и животного населения. Формирующиеся в различных гидротермических условиях типы биомов различаются по спектру жизненных форм и важнейшим особенностям структуры входящих в них сообществ. В каждом из типов биомов существуют свои, свойственные только данному типу, варианты структуры сообществ, формируются территориально и динамически сопряженные ряды биогеоценозов. Основные типы биомов суши представлены на рис. 4.1.

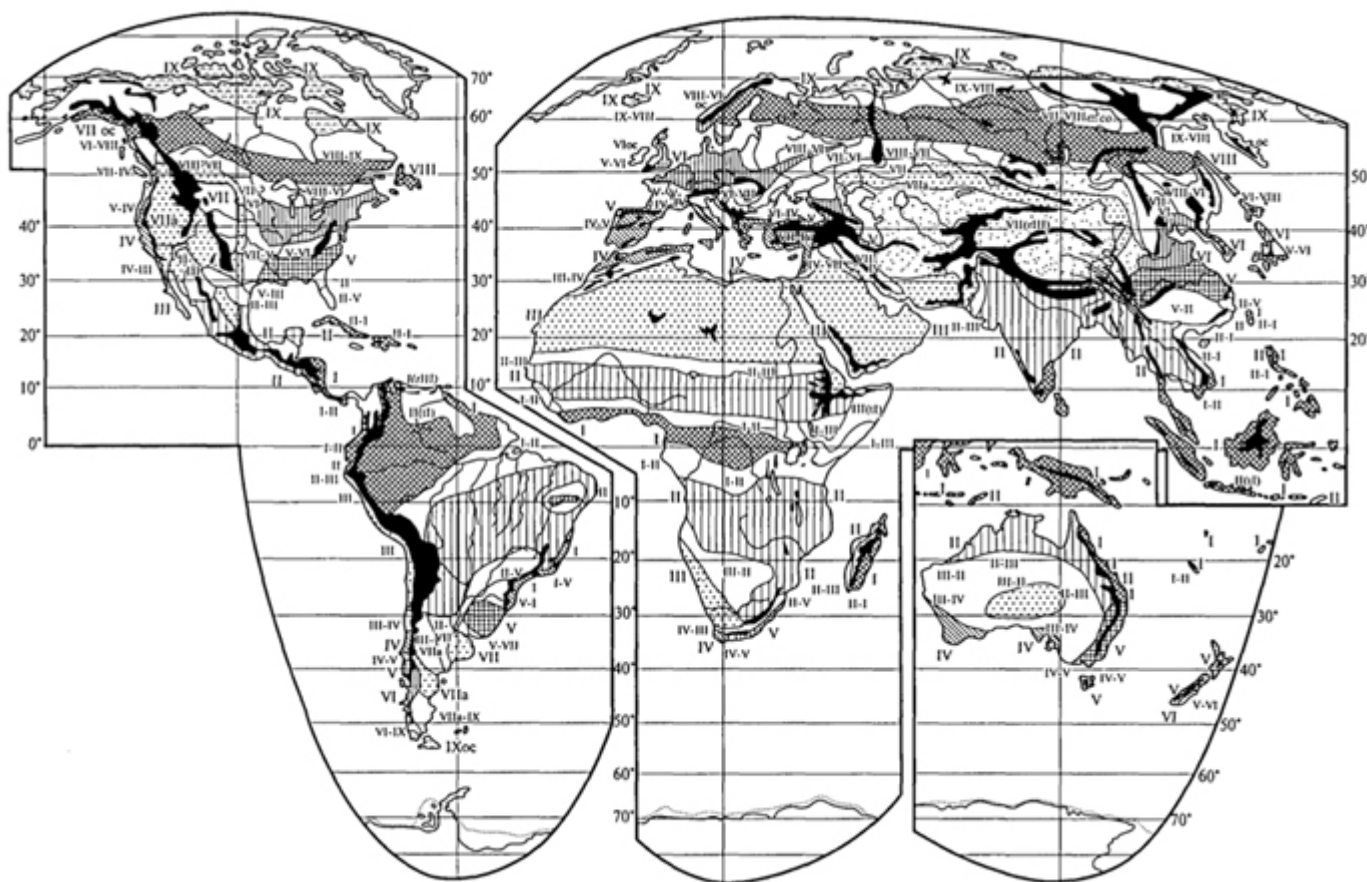


Рис. 4.1 – Зональные типы биомов суши (Г. Вальтер, 1985): I - вечнозеленые тропические дождевые леса, почти без сезонных аспектов; II - тропические листопадные леса или саванны; III - субтропическая пустынная растительность; IV - субтропические склерофильные леса и кустарники, чувствительные к морозам; V - умеренные вечнозеленые леса, чувствительные к морозам; VI - широколиственные листопадные леса, устойчивые к морозам; VII - степи и пустыни областей с холодной зимой, устойчивые к морозам; VIII - бореальные хвойные леса (тайга); IX - тундры, обычно на многолетне- мерзлых почвах; заштрихованные контуры - высокогорная растительность

5 СТЕПИ И ПРЕРИИ

Во внутриконтинентальных регионах Северной Америки и Евразии огромные площади занимают более или менее ксерофильные травяные формации, известные под названием прерии и степи. Для этих регионов характерны континентальные типы климата, часто с суровой зимой и устойчивым снежным покровом. Осадки распределены относительно равномерно в течение года, лето, особенно во второй половине, засушливое. Степная растительность связана с плодородными черноземными и каштановыми почвами.

Растительность. В составе растительных сообществ типичны многолетние ксерофильные дерновинные злаки, относящиеся к родам ковыль (*Stipa*), типчак (*Festuca*), тонконог (*Koeleria*), мятлик (*Pod*) и некоторые другие. В североамериканских прериях значительная роль принадлежит также видам рода бородач (*Andropogori*) и некоторым другим, не имеющим широкого распространения в Евразии. Характерны и корневищные злаки с единичными побегами на ползучих подземных корневищах, в целом менее засухоустойчивые и поэтому шире распространенные в более влажных частях степных областей (виды костра, пырей и др.).

Кроме злаков большую роль в сложении покрова степей играют многочисленные ксерофильные представители двудольных растений – так называемое степное разнотравье. В составе степных сообществ, особенно в более засушливых районах, представлены и коротковегетирующие растения – однолетние (эфемеры) и многолетние (эфемероиды), формирующие весенний и раннелетний аспекты и особенно обильно развивающиеся во влажные годы.

В составе степной растительности местами значительное участие принимают кустарники, иногда произрастающие группами. Это виды спиреи, степной вишни, можжевельника; в степях Монголии велика роль видов караганы, образующих своеобразные кустарниковые степи.

У многих степных растений корневые системы глубоко проникающие и сильно разветвленные, эффективно поглощающие влагу из почвы; в степных биоценозах запасы подземной фитомассы достигают больших величин.

Смена аспектов хорошо выражена от ранней весны до глубокой осени. Так, для Стрелецкой степи под Курском насчитывается до **11 аспектов**, связанных с поочередным массовым цветением таких растений, как гиацинт, ирис, ветреница, ковыль, шалфей и др.

Для степной растительности очень характерны флуктуации: в более сухие годы лучше развиваются ксерофильные виды растений, уменьшается доля эфемеров и эфемероидов; в более влажные годы преобладают виды менее засухоустойчивые.

Для нормального развития дерновинных злаков и многих дов разнотравья необходимо их очищение от отмерших побегов, сохраняющих механическую связь с живыми растениями, и отсутствие на поверхности почвы так называемого степного войлока, покрова из отмерших частей растений. Благодаря выпасу травоядных млекопитающих происходит разрыхление скоплений ветоши на поверхности почвы, что обеспечивает развитие степных злаков. В отсутствие выпаса в течение 4-5 лет степные растения постепенно отмирают.

Не меньшую роль играет деятельность грызунов, потребляющих значительную часть травостоя и разрыхляющих почву. Устраивая глубокие норы, сурки и суслики проникают на глубину до 2-3 м; выбросы земли на поверхность образуют насыпные

курганчики, часто довольно многочисленные. Возникает чередование микроповышений и микропонижений, что приводит к определенному перераспределению осадков, в связи с чем часто развивается комплексность – к разным формам микрорельефа бывают приурочены разные растительные сообщества.

Условия увлажнения в пределах обширных ареалов степных биомов неоднородны, в связи с чем происходит изменение характера травостоя, его высоты, фитомассы, соотношения различных жизненных форм. По градиенту увлажнения с севера на юг степи Евразии подразделяются на подзоны или широтные полосы: *луговых степей* и *остепненных лугов, настоящих степей* и *опустыненных степей*.

В растительном покрове луговых степей закономерно сочетаются степные сообщества с небольшими лесными массивами, откуда, собственно, и другое название этой подзоны – *лесостепь*. На распределение растительности большое влияние оказывают перераспределение осадков по рельефу, степень промытости верхних почвенных горизонтов. В связи с этим в лесостепи европейской части России степные сообщества доминируют на междуречных равнинах, дубравы тяготеют к балкам, лощинам, изредка выходя на водоразделы. В Западной Сибири лесные биоценозы (так называемые березовые колки) приурочены к понижениям (западинам) рельефа и окружены степными сообществами.

По направлению к югу возрастает засушливость, климат степей становится теплее. На северной границе лесостепи соотношение осадков и испарения с открытой водной поверхности уравнивается, в полосе же пустынных степей испарение значительно превышает количество осадков. С севера на юг снижается видовое богатство, уменьшается число видов разнотравья, в южной части настоящих, и особенно в опустыненных степях, возрастает доля ксерофитов – полукустарничков, в том числе видов полыни, уменьшается число аспектов, снижаются высота травостоев и запасы биомассы.

В североамериканских прериях уменьшение количества осадков происходит с востока на запад, что и определяет субмеридиональное простираание следующих подзон или полос: *лесостепь*, где чередуются фрагменты лесов (преимущественно из гикори и некоторых видов дуба); *высокотравная прерия* с обилием разнотравья и высоких злаков (преимущественно видов ковыля, бородача, овсяницы); *смешанная прерия*; *низкотравная прерия* с господством двух низкорослых видов злаков: травы грама (*Boutelona gracilis*) и бизоновой травы (*Buchloe dactyloides*). Разнотравья здесь немного, характерно участие полыни. В связи с тем что изменения температуры и влажности происходят в разных направлениях, в растительности каждой из субмеридиональных полос прослеживаются с севера на юг существенные различия.

В настоящее время степи и прерии по большей части распаханы и заняты сельскохозяйственными культурами (особенно это относится к луговым, разнотравно-типчачково-ковыльным степям Евразии, лесостепи, высокозлаковой и смешанной прерии Северной Америки). В более засушливых полосах, где земледелие является рискованным, развито пастбищное животноводство.

В южном полушарии пампа, а также сухие злаково-полукустарничковые формации Патагонии, находящиеся в ветровой тени Анд, чаще всего рассматриваются только как в известной степени подобные степям, своеобразные их аналоги. Важнейшее отличие гидротермического режима областей их развития – отсутствие выраженного периода с отрицательной температурой и снегового покрова. Это оказывает существенное воздействие на состав и структуру сообществ, особенно

их ритмику. Здесь характерны круглогодичная вегетация, своеобразная кустовая форма роста злаков.

Животное население. Животные степей, прерий и пампы приспособились к довольно жесткому гидротермическому режиму. Большинство животных вынуждены ограничивать активность главным образом весенним и в меньшей степени – осенним периодами. На время холодной зимы они впадают в анабиоз, а в период летних засух снижают активность, пребывают в состоянии так называемого полупокоя. Мелкие позвоночные животные – ящерицы, змеи, некоторые грызуны - впадают на зиму в спячку, крупные млекопитающие мигрируют в более южные районы с мягкой зимой, а большинство птиц совершают сезонные перелеты.

Отсутствие древесно-кустарникового яруса обуславливает простоту вертикальной структуры животного населения. Выделяется один надземный ярус, однако усиливается проникновение животных в почвенные горизонты; открытый ландшафт требует поиска убежищ, и для многих грызунов характерна способность к рытью сложных и глубоких нор.

Травяная растительность обеспечивает обильные запасы корма животным-зеленоядам, а подземные части многих растений-геофитов (корневища, луковицы, клубни) потребляются наряду с корнями животными-ризофагами. Мощный слой подстилки и гумуса населен разнообразными сапрофагами. Таким образом, в сообществах степи, прерии и пампы значительно сильнее, чем в других, выражен подземный ярус населения животных.

Надземную зеленую массу растительности поедают разнообразные саранчовые и кузнечики. Этими же кормами питаются различные грызуны. В степях Евразии селятся большими колониями и роют сложные норы суслики. Колониальный образ жизни позволяет степным грызунам своевременно оповещать членов колонии об опасности, а норы дают им надежное убежище от большинства хищников. В степной зоне сохранились еще большие поселения обыкновенного сурка, или байбака. В прериях Северной Америки обычны луговые собачки, внешне напоминающие небольших сурков. Они также роют сложные разветвленные норы на глубину до 5 м. Колонии луговых собачек достигают иногда нескольких тысяч особей. В южноамериканской пампе аналогичный образ жизни ведет крупный грызун – равнинная вискаша из семейства шиншилловых.

Вышеупомянутые грызуны-зеленояды хотя и ведут норный образ жизни, но корм они собирают в наземном ярусе. Другая экологическая группа грызунов роет постоянные кормовые ходы, питаясь подземными частями растений: корневищами, клубнями, луковицами. Этих грызунов-ризофагов можно объединить в экологическую группу подземных землероев.

В степях Евразии обитает обыкновенная слепушонка, мелкий грызун длиной до 15 см, с маленькими глазками, вооруженный мощными резцами, которые выступают впереди губ. Этими резцами слепушонка может рыть кормовые ходы, не раскрывая рта, что предотвращает попадание земли в ротовую полость. Алтайские и монгольские степи населяет цокор, более крупный грызун, длиной до 25 см, также со слабо развитыми глазами, но с мощными передними конечностями и громадными когтями. Цокор роет норы передними лапами.

Выраженные адаптации к подземному образу жизни имеют слепыши, полностью лишенные зрения (глаза скрыты под кожей), наружных ушных раковин и хвоста, с громадными резцами, постоянно торчащими изо рта, так как губы сходятся позади зубов (как и у слепушонки). Длинные и разветвленные кормовые ходы слепышей

располагаются под поверхностью почвы, а гнездовая камера расположена на глубине почти трех метров.

В прериях подземный образ жизни ведут грызуны семейства гоферовых. У них маленькие глаза, короткий хвост и мощные резцы, выступающие впереди губ. Они роют главную нору-галерею длиной до 140 м, от которой отходят многочисленные боковые отнорки. В южноамериканской пампе аналогичную экологическую нишу занимают грызуны туко-туко из особого неотропического семейства ктеномиид, которые роют сложные разветвленные норы с гнездовыми камерами и камерами-кладовыми. Члены колонии перекликаются между собой громкими криками "туко-туко", хорошо слышными из-под земли.

В степях Евразии несколько веков тому назад можно было увидеть пасущиеся стада диких быков туров, антилопы сайги, диких лошадей тарпанов, степных зубров. Эти копытные не только вместе с другими фитофагами потребляли зеленую массу, но и активно воздействовали на структуру верхнего почвенно-подстилочного яруса.

В североамериканских прериях копытные не столь разнообразны. Фоновым ландшафтным видом здесь был лишь бизон, многотысячные стада которого паслись в прериях вплоть до появления европейцев с огнестрельным оружием. Популяция бизонов восстановлена, насчитывает тысячи особей и занимает нераспаханные участки прерии на северо-западных окраинах первичного ареала этого вида. Кроме бизона в прериях был обычным и поныне еще сохранился своеобразный вилорог, экологически замещающий отсутствующих в Новом Свете антилоп.

В пампе обитают совсем иные крупные потребители травяной растительности. Характерный вид – безгорбый верблюд гуанако из отряда мозолоногих, совершающий сезонные миграции летом к местам водоемов и зеленым пастбищам, зимой – в районы с мягкой бесснежной погодой.

Хищные животные травяных сообществ имеют богатый выбор кормов: от мелких насекомых и их личинок до грызунов, птиц и копытных. В наземном ярусе обычны хищные муравьи (хотя в степной зоне немало и муравьев-семеноядов), жуки-скакуны из семейства жужелиц, одиночные роющие осы, охотящиеся на разных беспозвоночных.

Мелкие хищные птицы степей (пустельга, кобчик) потребляют главным образом насекомых – саранчовых, жуков. Крупные пернатые хищники добывают грызунов соответственно своим размерам: от полевки и сусликов до сурков и луговых собачек. В степях Евразии обычны луны, канкж-курганник, характерен степной орел.

В прериях самая обычная птица – мелкий сокол – американская пустельга. Он питается в основном саранчовыми и другими насекомыми. И в прериях, и в пампе изредка можно увидеть ныне сильно истребленного вилохвостого коршуна.

Хищные млекопитающие охотятся главным образом на грызунов. Волк, лисица, горностай, ласка, хотя и обычны в степи, но не характерны для этой зоны. Светлый, или степной, хорь наиболее свойствен этой зоне. С юга заходит хорек-перевязка. Представители семейства куньих легко проникают в норы грызунов и добывают их прямо в убежищах. Это лишний раз подчеркивает относительность любых защитных адаптаций: и глубокая нора не спасает ее обитателей от специализированных хищников.

В прериях группу хищных млекопитающих образуют койот, черноногий хорек, длиннохвостая ласка. В пампе в эту группу входят пампасная лисица, гривистый волк, патагонская ласка.

Таким образом, в каждом из крупных изолированных регионов в травяных сообществах складывается набор хищников – от крупных наземных до мелких норных, в соответствии с разнообразием фауны грызунов.

Общие запасы биомассы в ксерофильных травяных сообществах умеренных широт изменяются в зависимости от высоты и густоты травостоя от 150 т/га сухого вещества в высокотравных прериях до 10 т/га в сухих степях и низкотравных прериях. Средние запасы в этих сообществах обычно составляют примерно 50 т/га. Продукция также соответственно меняется от 30 до 5 т/га в год и составляет 20-50 % запасов годичной биомассы. Зоомасса в естественных сообществах с обилием грызунов и копытных может достигать значительных величин (10-50 кг/га), что сравнимо с зоомассой тропических саванн.

Вопросы к зачету

1. Предмет и задачи биогеографии.
2. Основные принципы строения и функционирования экосистем и обитаемой биосферы в целом.
3. Разделение экосистемы на блоки. Характер связей в экосистеме
4. Закономерности географического распространения организмов и их комплексов.
5. Факторы распространения организмов.
6. Конфигурация и структура ареала. 7. Типизация ареалов.
8. Принципы биогеографического анализа на филогенетической основе. Таксономическая структура.
9. Ареалогический, географо-генетический и возрастной (стадиальный) анализы.
10. Биоценотическая классификация, картографирование и районирование по аналогичным признакам.
11. Районирование и классификация по гомологичным признакам.
12. Основные климатически обусловленные группы наземных экосистем и их биоценозы.
13. Вечнозеленые тропические и экваториальные леса.
14. Дождезеленые тропические леса и саванновые редколесья.
15. Субтропические и умеренно теплые жестколистные, хвойные, лавролистные леса и кустарники
16. Тропические, субтропические и умеренно широтные пустыни, полупустыни и колючие ксерофитные заросли.
17. Травянистые сообщества степей, прерий и пампы. Широколиственные и смешанные леса умеренных широт.
18. Хвойные и мелколиственные бореальные леса.
19. Тундры и приполярные пустоши.
20. Высокогорья.
21. Биофилотические царства и области суши.
22. Ориентальное царство.
23. Эфиопское царство.
24. Мадагаскарское царство.
25. Капское царство. Австралийское царство.
26. Антарктическое царство.
27. Биогеография островов.
28. Некоторые особенности морских и пресноводных сообществ.
29. Охрана сообществ и видов.
30. Экологическое и генетическое разнообразие биосферы. Ценность разнообразия.
31. Охраняемые заповедные территории и акватории.
32. Программы биогеографических исследований.

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА (классика)

- Абдурахманов Г. М., Лопатин И. К., Исмаилов Ш. И. Основы зоологии и зоогеографии. - М.: Академия, 2013. - 496 с.
- Биогеография Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криволицкий, Е. Г. Мяло, Г. Н. Огу-реева. Серия: Высшее образование. М.: Академия, – 2013. – 480 с.
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А., Мяло Е. Г. Биогеография с основами экологии. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 392 с.
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Мяло Е. Г. Биогеография мира. - М.: Высшая школа, 1985. - 271 с.
- Второв П. П., Дроздов Н. Н. Биогеография. - М.: Изд-во ВЛАДОС-ПРЕСС, 2010. - 304 с.
- География и мониторинг биоразнообразия // Сохранение биоразнообразия. - М.: Изд-во НУМЦ, 2002. - 438 с.
- Дроздов Н. Н., Мяло Е. Г. Экосистемы мира. - М.: АБФ, 1997. - 340 с.
- Леме Ж. Основы биогеографии. - М.: Прогресс, 1976. - 308 с.
- Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В. Н. Сукачева, Н.В. Дылиса. - М.: Наука, 1964. - 251 с.
- Мессерли Б., Айвз Дж. Д. Горы мира. - М.: Издательский дом "Ноосфера", 1999. - 454 с.
- Петров К. М. Биогеография с основами охраны биосферы: - Спб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2011. - 376 с.
- Туликова Н. В., Комарова Л. В. Принципы и методы зоогеографического картографирования. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - 189 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. - М.: Прогресс, 1980. - 327 с.
- Шмитхюзен И. Общая география растений. - М.: Прогресс, 1966. - 307с.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений / Пять континентов. - М.: Мысль, 1987. - 348 с.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. - М.: Мир, 1982. - 255 с.
- Вернадский В. И. Биосфера. - Л., 1926. - 146 с.
- Геттнер В. Г. Общая зоогеография. - М., 1936. - 382 с.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. - М.: Прогресс, 1966. - 519 с.
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий / Карта и пояснительный текст под ред. Г. Н. Огуревой. - М.: Экор, 1999.
- Лопатин И. К. Зоогеография. - Минск, 1989. - 318 с.
- Петров К. М. Биогеография океана. - Спб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1999. - 232 с.
- Растительный мир Земли / Под ред. Ф. Фукарека. - М.: Мир, 1982.- Т. 1-2. - 184 с.
- Симпсон Дж. Великолепная изоляция. - М.: Мир, 1983. - 256 с.
- Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. - Новосибирск: Наука, 1979. - 259 с.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества (Введение в фитоценологию) // Избранные труды. - Л.: Наука, 1975. - Т. 3. - С. 145 - 278.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. - Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1994. - 243 с.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1 РАЗВИТИЕ БИОГЕОГРАФИИ.....	10
2 АРЕАЛОГИЯ.....	37
3 ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ФАУНИСТИЧЕСКИЕ РЕГИОНЫ СУШИ.....	60
3.1 Флористическое деление суши.....	61
3.2 Зоогеографическое деление суши.....	64
4 ЗОНАЛЬНЫЕ БИОМЫ.....	66
5 Степи и прерии.....	67
Вопросы к зачету.....	71
Литература	72