

БИОГЕОГРАФИЯ

Допущено

Учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по географическим и экологическим специальностям

3-е издание, стереотипное



Москва
Издательский центр «Академия»
2008

УДК 574.9(075.8)
ББК 28.085 я73
Б63

Авторы:

Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криволицкий, Е. Г. Мяло, Г. Н. Огуреева

Рецензенты:

чл.-кор. РАН, проф. *М.-Р.Д. Магомедов* (Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН);
д-р биол. наук, проф. *С. А. Литвинская* (Кубанский государственный университет)

Биогеография : учебник для студ. вузов / [Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криволицкий, Е. Г. Мяло, Г. Н. Огуреева]. — 3-е изд., стер. — М. : Издательский центр «Академия», 2008. — 480 с.

ISBN 978-5-7695-4981-6

В учебнике рассмотрены основные разделы современной биогеографии. Особое внимание уделено экологической биогеографии, показано соотношение экологических и исторических факторов в дифференциации биоты. Охарактеризованы биомы суши и океанов, рассмотрены проблемы сохранения биологического разнообразия.

Для студентов высших учебных заведений, обучающихся по географическим и экологическим специальностям.

УДК 574.9(075.8)
ББК 28.085 я73

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

© Абдурахманов Г. М., Криволицкий Д. А.,
Мяло Е. Г., Огуреева Г. Н., 2003

© Издательский центр «Академия», 2003

ISBN 978-5-7695-4981-6

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биогеография — фундаментальная географическая дисциплина. Курс «Биогеография» является составной частью общепрофессиональных дисциплин для подготовки специалистов в области географии и экологии. 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 настоящее время расширяется круг университетов и других высших учебных заведений, где осуществляется подготовка специалистов в области географии и экологии, в связи с чем возрастает потребность в учебной литературе. Впервые изданный в 1963 г. учебник А. Г. Воронова «Биогеография», а также его второе издание под названием «Биогеография с основами экологии» (1987) давно стали библиографической редкостью. В 1999 г. опубликован новый учебник «Биогеография с основами экологии», подготовленный сотрудниками кафедры биогеографии географического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова А. Г. Вороновым, Н. Н. Дроздовым, Д. А. Кривошуким, Е. Г. Мяло. Немного позднее появилось учебное пособие К. М. Петрова «Биогеография с основами охраны биосферы» (2001), изданное в Санкт-Петербургском государственном университете. Вопросы зоогеографии рассмотрены в учебнике Г. М. Абдурахманова, И. К. Лопатина, Ш. И. Исмаилова «Основы зоологии и зоогеографии» (2001). Однако тиражи указанных учебников и учебного пособия не удовлетворяют потребностей вузов страны и недостаточны для обеспечения образовательного процесса по этому курсу.

Предлагаемый учебник написан в соответствии с программой дисциплин для географических и экологических специальностей, утвержденными Учебно-методическим советом по классическому университетскому образованию.

Поскольку биогеография неразрывно связана с экологией на всем протяжении своего развития, в учебные планы географических и экологических специальностей включен в настоящее время ряд курсов экологического содержания. В данном учебнике вопро-

сы экологии рассматриваются в объеме, необходимом для изложения основных разделов биогеографии.

Работа между авторами распределялась следующим образом.

Предисловие, введение, главы I, XII («Развитие биогеографии», «Биогеография и проблемы сохранения биологического разнообразия») подготовлены авторами совместно. Главы II, IX, XI («Биосфера — среда жизни», «Островная биогеография», «Биогеография континентальных водоемов») написаны Д. А. Криволицким, глава X «Мир обитателей океана» — Д. А. Криволицким и Г. М. Абдурахмановым, главы III, IV, VII («Биоценоз, биогеоценоз и экосистема», «Структура живого покрова суши», «Зональные биомы») — Е. Г. Мяло, глава V «Ареология» — Г. М. Абдурахмановым и Е. Г. Мяло, глава VI «Флористические и фаунистические регионы суши» — Е. Г. Мяло и Г. М. Абдурахмановым, глава VIII «Биомы гор» — Г. Н. Огуревой и Г. М. Абдурахмановым.

В главе VII характеристика животного населения биома приведена по Н. Н. Дроздову из учебного пособия «Экосистемы мира» (Н. Н. Дроздов, Е. Г. Мяло, 1997). При написании главы VI использованы материалы И. К. Лопатина.

К изданию книга подготовлена Е. Г. Мяло и Г. Н. Огуревой.

Понимая, что учебник не лишен недостатков, авторы с благодарностью примут замечания по его дополнению и улучшению.

ВВЕДЕНИЕ

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 биоло-

гического 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 растительным организмам) 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* (Н.А. Бобринский, 1951). 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 геологи-

ческой 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, по-

рождением 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 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. Сочаевой. 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 деятельности 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.

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 рабо-

ты. 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 диких животных 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), Падуа (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 расти-

тельности 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 запорною 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: *«И 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 заводах. 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 разделение 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 красотой 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 системати-

ческие 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. Ботанико- 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, освобожденные 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 большие 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 имевшиеся 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 обоих 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 переменилась 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. Шарды. 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. Шарда 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 разви-*

тия 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 мироописания», 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 рав-

нин (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.», принеший 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. Форбса 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 фор-

мирования 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 биогеографии 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 энтографией. 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 биогеографии, 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 исследова-

ния. 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, касающимися 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 факто-

рах 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, составлявших 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 экологи-

ческие 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.