



Издательство  
Дальневосточного  
университета

MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION  
FAR EASTERN NATIONAL UNIVERSITY  
Scientific and educational centre of marine biota research

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
FAR EASTERN BRANCH  
Institute of Marine Biology

**A.I. Kafanov**

**HISTORICAL AND METHODOLOGICAL ASPECTS  
OF THE GENERAL AND MARINE BIOGEOGRAPHY**

Vladivostok  
Far Eastern National University Press  
2005

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
Научно-образовательный центр фундаментальных  
исследований морской биоты (НОЦ ДВГУ)

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Институт биологии моря

**А.И. Кафанов**

# **ИСТОРИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОБЩЕЙ И МОРСКОЙ БИОГЕОГРАФИИ**

Владивосток  
Издательство Дальневосточного  
университета  
2005

ББК 28.08  
К 12

Утверждено к печати Ученым советом  
Института биологии моря ДВО РАН

**Ответственные редакторы:**

*Б.В. Преображенский*, доктор г.-м. наук  
*И.А. Черешнев*, чл.-корр. РАН.

**Рецензенты:**

*П.Ф. Бровко*, доктор геогр. наук (ДВГУ);  
*В.А. Кудряшов*, канд. биол. наук (ДВГУ);  
*А.Н. Мионов*, доктор биол. наук (Институт океанологии РАН).

**Кафанов А.И.**

К 12 **Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии.** Моногр. /  
Отв. ред-ры Б.В. Преображенский и И.А. Черешнев. — Владивосток : Изд-во  
Дальневост. ун-та, 2005. — 208 с.

ISBN 5-7444-1682-X

В монографии предпринята попытка определить логику членения биогеографии на частные дисциплины, ее положение в системе наук и очертить некоторые из основных биогеографических категорий в рамках принимаемой современной их интерпретации и исторического развития.

Адресована биогеографам, экологам, географам и биологам широкого профиля, специалистам в области охраны природы, истории и методологии естественных наук.

Ил. 46, табл. 6, библи. 1553.

This monograph is an attempt to determine the principles of dividing biogeography into distinct disciplines and the place of biogeography among other sciences. Some of the basic biogeographic categories are defined according to both their contemporary interpretation and historical development.

The book is addressed to biogeographers, ecologists, geographers, general biologists, and specialists in wildlife management and methodology of natural sciences.

К  $\frac{2001010000}{180(03)-2005}$

ББК 28.08

ISBN 5-7444-1682-X

© Кафанов А.И., 2005  
© Издательство Дальневосточного  
университета, 2005

## Памяти Кира Назимовича Несиса (1934-2003)

*«Да принесет каждый, что у него есть,  
что успел собрать: я принесу свое.  
Кому труд мой покажется слишком малым,  
тот покинь его; надобно было кому-нибудь  
приступить к началу, каждое же начало  
несовершенно, и мое, вероятно, также;  
но оно может быть полезно для появления  
другого, более полного и совершенного  
сочинения».*

Э.А. Эверсман, 1840, с. 1.

*«Возможно, что другие лучше  
выполнили бы дело;  
но этих других приходится ждать».*

А.А. Богданов, 1925, с. 3.

## ВВЕДЕНИЕ

Важная роль биогеографии в концепции международной стратегии устойчивого развития и, в частности, в сохранении глобального биоразнообразия (см., например: Воронов и др., 2003), теоретическая значимость биогеографии в связи с решением вопросов видообразования и эволюции определяют ее выдающееся положение в современном естествознании. Однако, несмотря на быстро расширяющуюся прикладную сферу (Langdon, 1979), биогеография обладает слабо разработанным и плохо дифференцированным исследовательским аппаратом.

Предметная область биогеографии велика настолько, насколько многообразны пространственно дискретные (или дискретизируемые тем или иным способом) проявления жизни и живого. Обладая собственными объектом, предметом, методами, целями и задачами, каждый из разделов биогеографии выступает равноправной, равноценной и не сводимой к другим областям знания. Понятно, что усиливающийся структурный плюрализм биогеографии отражает естественный процесс дифференциации науки. Последующие интеграция ее разных отраслей, унификация и комплексирование методов и подходов не должны сопровождаться расширением или изменением смысла, потерей конкретности понятий и смешением содержания категорий, отражающих реальные природные явления (см. Ball, 1983, рус.: Балл, 1988; Чернов, 1984а). «Если дифференциация науки происходит на основе приращения и переосмысления самого научного знания, то интеграция, чтобы стать плодотворной, предполагает осознанную методологическую позицию и ее последовательное проведение» (Блауберг, Юдин, 1973, с. 166). Между тем методологическая беззаботность биогеографов и методологическая зашоренность современной биогеографии (зоо- и фитогеографии) не позволяют даже однозначно отразить ее положение в системе наук, тем более что не все основания биогеографии сформулированы в ней явно, а многие применяемые термины относятся к числу концептуально неточных понятий (см. например: Trudgill, 2001). Некритический пиетет перед новомодными терминами и формальными моделями еще более запутывает понятийный аппарат биогеографии. Она, к сожалению, остается расплывчатой конструкцией, разрабатываемой на не ясно очерченном фундаменте. В то же время одной из основных методологических проблем биогеографии является определение ее места в системе наук и раскрытие логики ее внутреннего членения.

Во всех отечественных классификаторах научных и образовательных дисциплин биогеография до самого последнего времени традиционно относилась к циклу географических наук<sup>1</sup>. С этим вряд ли могут согласиться биологи, тем более что именно им принадлежит

<sup>1</sup> Лишь в недавнем постановлении Президиума РАН (№ 233 от 1 июня 2003 г.), определяющем перечень основных приоритетных направлений фундаментальных исследований, биогеография вместе с флористикой и фаунистикой отнесена к биологическим наукам. Замечу здесь, что положение самой географии в системе наук оценивается неоднозначно (см. например: Ретейом, Серебрянный (1985) и статьи сборника «География в системе наук» (1987)).

решающий вклад в развитие биогеографии (Meadows, 1985; Jones, 1987). Так или иначе, но биогеографией ныне «профессионально» занимаются представители самых разных географических, биологических и геологических специальностей, использующие несогласованную, а часто и противоречивую терминологию, несовместимые приемы и методы исследований. Не случайно подобная ситуация дает некоторым специалистам говорить о «шизофренической природе» биогеографии (Meadows, 1985, p. 44).

В любом случае полярные подходы в биогеографии можно примирить лишь на основе разработанной методологии. Последняя же требует известного конвенционализма между биогеографами разных направлений. Без такого конвенционализма прогресс науки попросту невозможен. Напомню, например, что все единицы измерений (метр, калория и др.) являются конвенциональными по своей сущности.

Следуя широко распространенному ныне понятию парадигмы (Kuhn, 1962; цит. по: Кун, 1975, с. 11) как признанному всеми научными достижениями, которые в течение определенного времени дают научному сообществу модель постановки проблем и их решений, можно с полной определенностью заявить, что общая биогеография находится еще на допарадигмальном этапе развития и требует серьезного методологического осмысления. Прологомены последнего и представляет предлагаемая работа. Разумеется, я не осмелился решать здесь весь комплекс накопленных методологических и методических проблем биогеографии. Поставленная задача гораздо скромнее: я попытаюсь определить положение биогеографии в системе наук и очертить в рамках принимаемой современной интерпретации и исторического развития некоторые из основных ее категорий. Вполне осознаю, что даже это может выглядеть весьма серьезной претензией, по крайней мере, на взгляд критиков.

Методология биогеографии в настоящее время более или менее разработана лишь в так называемой викариантной биогеографии (Wiley, 1988; Nelson, Ladiges, 1996; Nelson, Platnick, 1980, 1981; Humphries, Parenti, 1999; Arbogast, Kenagy, 2001; Brooks, McLennan, 2001; Crisci, 2001; Van Veller, Brooks, 2001; Brooks et al., 2001; Ebach, Humphries, 2002; Brooks, Van Veller, 2003; Van Veller et al., 2003; Welzen et al., 2003; Wilkinson, 2003; Williams, Ebach, 2004; и мн.др., см. также **раздел 6.3**). Эта методология опирается на целостность филогенетических построений В.Хеннига (Hennig, 1950, 1966a), а также на примат математических методов и соответствующих компьютерных программ, диктующих выбор обсуждаемых проблем и набор принимаемых логических конструкций, целью которых является построение максимально экономного филогенетического древа. Это, несмотря на значительную теоретическую проблематичность многих положений викариантной биогеографии (см. **раздел 6.3**), позволяет выстроить в ней последовательную аксиоматику и оперировать более или менее согласованными положениями и принципами. Викариантная биогеография занимает сейчас вполне обособленное положение, и для нее предложено даже специальное обозначение — «викариография» {vicariography} (Springer, 1982).

Ничего похожего нет ни в одном из разделов ландшафтно-биономической или биотической биогеографии, и разбирать методологические аспекты общей биогеографии приходится, как говорится, с нуля. Это положение определило многие специфические особенности предлагаемой книги. Вполне соглашаясь с замечанием Э.Макфедьена (Macfadyen, 1963, рус. 1965, с. 12) о том, что «...нет книг более неприятных, чем те, в которых рассматриваются лишь общие принципы in vacuo...», позволю здесь вкратце охарактеризовать эти специфические особенности.

Допарадигмальное состояние общей биогеографии означает отсутствие у нее сколь-нибудь аксиоматизированного знания, позволяющего начать изложение с некоторых более или менее общепринятых высказываний как с посылок, с тем чтобы выводить из них другие содержательные высказывания. К сожалению, в биогеографии пока трудно применимы основные метатеоретические критерии (см. Меркулов, 1984): непротиворечивость и независимость исходных аксиом, их полнота и разрешимость. Поэтому в тексте нередко ряд терминов и положений вводится до их формального объяснения, а разумное требование выражать свои мысли в одномерном потоке слов автору приходится поддерживать множеством подстрочных примечаний. Эти недостатки некоторым образом смягчаются наличием развернутых предметного и именного указателей, которые, надеюсь, облегчат читателю ориентирование в тексте, принятие или непринятие многих высказанных далее положений.

Общие закономерности распределения в пространстве и во времени в общем едины для разных организмов и в разных средах обитания. В этом смысле «флора», «фауна», «биота»,

«континентальная биота», «морская биота» и т. п. принимаются далее как понятия одного класса. Однако, поскольку общебиогеографические закономерности рассматриваются до сих пор преимущественно на примере наземных биомов, я счел оправданным акцентировать внимание читателей на особенностях распределения морских биоты и сообществ, что и определило заглавие книги.

Необходимость выявления фундаментальных биогеографических понятий и, главное, определения их места в контексте современного состояния науки обусловило множественность библиографических ссылок и прямых цитат, иными словами некоторую хрестоматийность книги<sup>2</sup>. Более того, для исключения неоднозначности толкований (сравни, например, оригинальный текст «Принципов геологии» Ч. Лайеля с его русским переводом в главе 6) я счел необходимым в наиболее ответственных случаях приводить оригинальные цитаты первоисточников на том языке, на котором они были впервые опубликованы (если не указано особо, перевод на русский язык английских и немецких цитат принадлежит мне; перевод с французского языка на русский выполнен Д. Новиковым, фирма «Ritex», г. Владивосток). В немалой степени этому способствовал следующий крайне примечательный факт, сообщенный мне в письме от 01 сентября 2002 г. покойным д.б.н. К.Н. Несисом.

Практически во всех многочисленных русских изданиях (в том числе и в самом последнем) введение к «Происхождению видов» Ч. Дарвина начинается словами: «Путешествуя на корабле *ее величества*<sup>3</sup> «Бигль» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами в области распространения органических существ в Южной Америке и геологических отношений между прежними и современными обитателями этого континента». [«When on board *H.M.S. Beagle* as naturalist, I was much struck with certain facts in the distribution of the organic beings inhabiting South America, and in the geological relations of the present to the past inhabitants of that continent»] (Darwin, 1859; цит. по: Дарвин, 1991, с. 21). Английская аббревиатура «H.M.» [His (Her) Majesty] по иронии судьбы, а скорее, благодаря авторитету величественной королевы Виктории, повсеместно переводится при этом «ее Величества». На самом же деле, кругосветная экспедиция на «Бигле», в которой участвовал Ч. Дарвин, состоялась в 1831-1836 гг., тогда как королева Виктория вступила на престол лишь в 1837 г. Таким образом, правильнее было бы обозначать «корабль *его величества* [Уильяма IV, правившего с 1830 г.]». Подобные примеры при желании можно было бы продолжить, но ограничимся хотя бы этим.

Библиография, несмотря на самый тщательный отбор, оказалась все же чрезмерно обширной. Памятуя, однако, что книга адресована в основном будущим разработчикам биогеографической метатеории, я решил облегчить их работу приведением более или менее полной библиографии, касающейся историко-методологических аспектов общей биогеографии. Не буду очень сожалеть, если кому-нибудь это покажется единственным достоинством предлагаемой книги.

Рискну повторить Д.Лэка (Lack, 1954, рус. 1957, с.11): «Насколько мне известно, это первая книга, стремящаяся целиком охватить данную область исследований, и поэтому она неизбежно вызовет критику. Собственно, с этой целью она и написана». Добавлю к этому, что при чрезвычайной перегруженности биогеографии несогласованным понятийным аппаратом, мне, разумеется, пришлось следовать номиналистической позиции Уильяма Оккамского<sup>4</sup>: «Не следует без надобности размножать всякие сущности» [«*Entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem*»] (Ueberweg, Heinze, 1898, S. 307). Вместе с этим Ф.Дарлингтон (Darlington, 1965, p. 216), например, скептически относится к использованию Бритвы Оккама в биогеографии в целом: «Я не доверяю Бритве Оккама. Самые простые объяснения — не обязательно правильные в биогеографии» [«I do not trust Occam's razor. The simplest explanations are not necessarily the right ones in biogeography»]<sup>5</sup>.

Эта работа написана одним автором и, разумеется, не может выражать пока еще не согласованные взгляды многих специалистов. Поэтому я счел необходимым рассмотреть максимально возможное количество используемых понятий и точек зрения, с тем чтобы читатели смогли сделать свои собственные выводы, договориться о возможности их согласования и добиться хоть какого-то консенсуса в понимании сути биогеографического исследования.

<sup>2</sup> Вряд ли это можно считать существенным ее недостатком. Современные темпы развития науки практически не оставляют исследователю времени для детального изучения и осмысления первоисточников.

<sup>3</sup> Во избежание повторений сразу же оговорюсь, что повсеместно в книге *курсивом* обозначены оригинальные выделения текста авторами, *полужирным курсивом* выделено мной.

<sup>4</sup> Этот бином, представляющий *venerabilis inceptor*, чаще всего передается просто как Оккам [Occam].

<sup>5</sup> Данное замечание относится скорее к методологии викариантной биогеографии.

Должен предупредить читателя, что методология везде далее рассматривается преимущественно в естественнонаучном, но не в общеполитическом смысле. Вместе с тем, вполне принимая плюрализм мировоззренческих позиций, я пока не вижу серьезных оснований для отказа от методологии диалектического материализма.

С этой работой или ее отдельными частями предварительно ознакомились д.ф.н. Э.И. Колчинский (Санкт-Петербургское отделение Института истории естествознания и техники РАН, г. Санкт-Петербург), д.б.н. Б.М. Миркин (Башкирский госуниверситет, г. Уфа), д.б.н. К.Н. Несис (Институт океанологии РАН, г. Москва), д.б.н. Б.И. Сёмкин (Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток), д.б.н. В.В. Суханов (Институт биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток) и к.б.н. И.В. Волвенко (Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, г. Владивосток), которые критически обсудили основные положения монографии и высказали содержательные замечания. Всем им я выражаю самую сердечную благодарность. Большую часть замечаний я учел при подготовке окончательного варианта книги, хотя, естественно, это не означает полного согласия неформальных рецензентов с позицией, высказываемой здесь автором. За консультации библиографического характера и помощь в получении некоторой труднодоступной литературы я благодарен также Е.А. Горбовой (Всероссийская геологическая библиотека, г. Санкт-Петербург), к.б.н. А.В. Мартынову и к.б.н. С.Д. Степаньянц (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург), к.б.н. Д.В. Гельтману, к.б.н. И.М. Кравкиной и д.б.н. Л.П. Перестенко (Ботанический институт РАН, г. Санкт-Петербург), проф. Дж. Бриггсу (Prof. John C. Briggs, Museum of Natural History, University of Georgia, Athens, U.S.A.), проф. К. Огасавара (Prof. Kenshiro Ogasawara, Institute of Geoscience, The University of Tsukuba, Tsukuba, Japan), д-ру Ю. Коэну (Dr. Eugene V. Coan, California Academy of Sciences, San Francisco, USA) и М-me Marie-Thérèse Fauchoux (Département de la recherche bibliographique, Bibliothèque nationale de France, Paris). Я бесконечно признателен д.б.н. Ю.А. Песенко (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург), безвозмездно передавшему мне свой собиравшийся в течение многих лет аннотированный каталог по количественным методам в экологии и биогеографии.

Особую признательность выражаю д. г.-м. н., заслуженному экологу Российской Федерации Б.В. Преображенскому и чл.-корр. РАН И.А. Черешневу за нелегкий труд по научному редактированию рукописи, а также рецензентам — д. г. н. П.Ф. Бровко и к.б.н. В.А. Кудряшову (Дальневосточный госуниверситет, г. Владивосток), д. б. н. А.Н. Миронову (Институт океанологии РАН, г. Москва).

Рукопись закончена 13 июня 2004 г. Литература более позднего времени не могла быть принята во внимание.

Работа частично финансировалась грантом ДВО РАН (№ 04-3-А-06-028).



# МЕТОДОЛОГИИ ОБЩЕЙ БИОГЕОГРАФИИ

*«Истинная причина и корень всех зол в науках лежит в одном: в том, что мы обманчиво поражаемся силами человеческого ума, возносим их и не ищем для них истинной помощи»*

Ф. Бэкон, 1935, с. 109.

*На науке основано предвидение, На предвидении — действие.*

О. Конт, 1900, с. 27.

## 1.1. Что такое «общая биогеография»?

При множестве существующих определений биогеографии проще всего, пожалуй, обратиться непосредственно к семантике этого понятия: *bios* (греч.) — жизнь, *gē* (греч.) — Земля, *graphō* (греч.) — пишу. Иными словами, выражаясь предельно широко, биогеография — наука о распространении жизни и живого на поверхности Земли. О.Л. Крыжановский (1976б, с. 767) пишет по этому поводу: «Уже 100 лет во всей мировой научной литературе под биогеографией понимают **всю совокупность знаний** о географическом распространении организмов». Легко видеть, что подобная предельная общность подхода граничит с эмпирической бессодержательностью.

В соответствии с научной традицией, обусловленной дифференциацией географов и биологов по отдельным предметным областям, в биогеографии наметились крупные самостоятельные ветви: биогеография суши, биогеография моря, биогеография континентальных водоемов, фитогеография и зоогеография, а также ряд других более или менее самостоятельных направлений. Как будет показано в **разделе 1.3**, такая дифференциация, а также обособление в биогеографии самостоятельных географического, биологического и геологического аспектов были обусловлены комплексом историко-культурных предпосылок.

В XIX в. выдающийся немецкий географ Ф. Ратцель (рис. 1) выступил с концепцией «общей биогеографии» (см. Semple, 1911; Müller, 1986, 1996)<sup>6</sup>, важной составной частью которой он считал антропогеографию (Ratzel, 1912). В духе идей биологического детерминизма, в котором существенно важным становится рассмотрение целостных живых систем, функционирующих по принципу саморегуляции, Ф.Ратцель (Ratzel, 1903) рассматривает географические явления как основу политической жизни, а государство уподобляет живому организму, для которого характерно стремление к захвату пространства [Die Raumbewältigung; см. сноску<sup>102</sup>]. В последующем подобные представления составили «теоретическую» базу фашистской геополитики, и понятно, что, говоря об «общей биогеографии», я имею в виду нечто совершенно иное.



Рис. 1. Фридрих Ратцель (1844-1904).

которой он считал антропогеографию (Ratzel, 1912). В духе идей биологического детерминизма, в котором существенно важным становится рассмотрение целостных живых систем, функционирующих по принципу саморегуляции, Ф.Ратцель (Ratzel, 1903) рассматривает географические явления как основу политической жизни, а государство уподобляет живому организму, для которого характерно стремление к захвату пространства [Die Raumbewältigung; см. сноску<sup>102</sup>]. В последующем подобные представления составили «теоретическую» базу фашистской геополитики, и

понятно, что, говоря об «общей биогеографии», я имею в виду нечто совершенно иное.

Обратимся к классикам... «...Все науки, говорит Цицерон, столь тесное имеют между собою взаимодействие и соединение, что по справедливости за одну и неразделимую фамилию их почитать надлежит. Примечание сего великого человека поверяется опытом очевидным» (Ломоносов, 1755; цит. по: 1950, с. 520). Эти слова, которые Л.С. Берг взял эпиграфом ко 2-му изданию своей знаменитой книги «Климат и жизнь» (1947а),

<sup>6</sup> Г. Мюллер (Müller, 1986, S. 3) считает, что Ф. Ратцелю (Ratzel, 1888) принадлежит и сам термин «биогеография». Я, к сожалению, пока не смог ознакомиться с последней работой и подтвердить верность этого заключения. В.П. Коровицын (1963) актуальным направлением зоологической картографии считает картографирование человеческого населения.

1.1. Что такое «общая биогеография»?

1.2. Для чего биогеографии нужна методология?

1.3. «Биогеография биогеографов»

1.4. Выводы

можно было бы опрометчиво расценивать как указание на несущественность различия географического и биологического аспектов биогеографии. Однако далее М.В. Ломоносов (л.с., с. 520) пишет: «Представим себе человека острого разума, памяти и проницательства; дадим ему склонность натуральную, чтоб он паче всех других наук любил физику, в ней свою забаву и упражнение находил. Но когда он не изучен потребных к тому оснований, а именно: не искусен в математике, в химии, в истории натуральной, не знает правил механических, гидравлических и проч., то каким образом поступать он может в исследовании природы, то есть свойства и соединения тел, в исчислении меры и веса, тягости и упругости воздуха и всех твердых и жидких тел, а из этого заключать силы и действия элементов одного на другой, перемены их и прочие бываемые от них же явления?». Эта сентенция с очевидностью свидетельствует о том, что в познании общих законов географического распространения жизни и живого исследователь в равной степени должен быть и географом и биологом. Именно в этом смысле я и подразумеваю «общую биогеографию». Замечу, кстати, что крупнейшие биогеографы были одновременно и признанными авторитетами в области фаунистики (флористики) и систематики: например, Л.С. Берг и Дж. Бриггс – ихтиологи, В.Г. Гептнер – маммолог, Ф. Дарлингтон – колеоптеролог и т.д.

Поэтому «общую биогеографию» в принимаемом здесь смысле можно предварительно определить как междисциплинарный комплекс наук, изучающих географические, биологические и геологические особенности распределения жизни и живого в пространстве и во времени. Это определение практически повторяет приведенное выше определение О.Л. Крыжановского (1976б, с. 767). Для того, чтобы понятие «общая биогеография» приобрело рациональное содержание, необходимо *раздельно рассмотреть* географические, биологические и геологические особенности распределения жизни и живого, после чего вернуться к концепции общей биогеографии.

## 1.2. Для чего биогеографии нужна методология?

Методология биогеографии, как и географии в целом (см. Сочава, 1978, с. 27), ставит своей задачей определить, что такое биогеография, каковы ее место в ряду других наук и объем отдельных наук в междисциплинарном научном комплексе, каковы ее основные понятия и аксиоматика<sup>7</sup>. Хотя отдельным методологическим проблемам биогеографии посвящено значительное число работ (Dansereau, 1951; Davies, 1961; Neill, 1969; Schnell, 1970; Watts, 1971; Brundin, 1972, 1980; Seddon, 1973; Воронов, 1969, 1976а, в, 1982а, б; Donita, 1975; Крыжановский, 1976а, б; Мейен, 1976; La Greca, 1976; McDowall, 1978; Vuilleumier, 1978; Morse, White, 1979; Ротшильд, 1980; Ghiselin, 1980; Patterson, 1981; Матис, 1982; Endler, 1982а, б; Bănărescu, 1983; Illies, 1983; Craw, 1984; Taylor, 1984, 1985; Волгин, 1985; Clayton, 1985; Рывкин, 1986; Johnson, Spoel, 1986; Nelson, 1986; Blondel, 1987; Hengeveld, 1987; Golikov et al., 1990; Даниленко и др., 1991; Varga, 1991; Кожевников, 1993; Тишков, 1993; Brown, Chang, 1993; Миронов, 1999; Еськов, 2000; Сох, Moore, 2000; и мн. др.)<sup>8</sup>, основное их содержание представляет скорее совокупность заявок и постановок вопросов, нежели согласованную систему понятий и теоретических обобщений.

Одной из причин подобного положения М.Удварди (Udvardy, 1969) и Г.Нелсон (Nelson, 1978) считают то обстоятельство, что биогеография представляет своего рода интерфейс [здесь – связующее звено] между самыми разными дисциплинами: зоологией и ботаникой, эволюционным учением, таксономией и географией (этот перечень, естественно, должно продолжить). В тоже время междисциплинарность биогеографии определяет необходимость строгого различения объектов, принадлежащих одному и тому же классу объектов<sup>9</sup>. Поэтому одной из основных методологических проблем биогеографии является определение ее места в системе наук и раскрытие логики ее внутреннего членения. Теория, понятие, принцип приобретают научность, а их использование – эффективность только при условиях их ограничения.

<sup>7</sup> Понятно, что, согласно теореме Гёделя, в рамках любой формализованной теории можно доказать лишь ограниченное число положений (Мендельсон, 1984).

<sup>8</sup> А.Г. Воронов (1980) между тем, подсчитав число публикаций по разным разделам биогеографии, отраженных в разделе «Биогеография. География почв» реферативного журнала «География» ВИНИТИ, отмечает очень малое число работ по общим вопросам биогеографии.

<sup>9</sup> Замечу, однако, что границы между науками определяются не только различиями в объектах исследования, но, главным образом, подходами (асpekтами) к изучению этих объектов (см. Главу 2).

«Одним из наиболее существенных признаков теоретизации знания в любой области является его методологичность, т.е. обращение исследования не только на объект, но и на средства его познания» (Елисеев, 1983, с. 189). Определение положения биогеографии и отдельных ее направлений в системе наук позволяет максимально эффективно и полно проводить экспертные заключения в разных отраслях природопользования, рационально распределять кадровое и материальное обеспечение отдельных биогеографических дисциплин, надлежаще планировать научно-исследовательские и природоохранные работы и, наконец, воспитывать высококвалифицированных специалистов соответствующего профиля. В России ныне биогеографии обучают в основном на географических факультетах ВУЗов, попутно знакомя студентов с азами экологии. Однако эколого-географические методы биогеографических исследований не сводимы к историко-биологическим и *vice versa*.

От правильной постановки методологических исследований зависят успешность познания общих закономерностей и выявления законов развития изучаемых объектов, а также эффективность научных исследований и их строгая целенаправленность. Понятно, что биогеографические исследования необходимо планировать таким образом, чтобы затраченные усилия, материальные средства и время окупались максимумом полученной информации. Не все группы организмов равноценны для биогеографического анализа, а предельная его корректность требует иногда чрезвычайных усилий. Так, «согласно теореме отсчета Котельникова-Вудворда, применение которой в целях организации наблюдений в географическом пространстве рассмотрено Ю.Г. Пузаченко (...1976), при картографировании численности мышевидных грызунов в масштабе 1:100 000 для отображения пространственного процесса с минимальными искажениями необходимо покрыть территорию площадками из давилок размерами в 0,25 км<sup>2</sup> на расстоянии 0,5 км друг от друга. Совершенно очевидно, что эти формальные требования реализуемы лишь в частном случае и не могут по чисто техническим причинам служить основой для картографирования на сколь-нибудь значительных территориях» (Киселёв, 1985, с. 26). Таким образом, методология биогеографии должна также определить пределы разумной экстраполяции данных, полученных на отдельных «модельных» группах организмов, для других групп и иных пространственно-временных отношений. Биогеография должна добиться такого уровня теоретических обобщений, на котором эмпирическое и рациональное знание составят единую картину изучаемого феномена. Удачный пример подобной ситуации приводит А.М. Гиляров (1990, с. 9): зная, что данное животное относится к классу млекопитающих, мы можем быть достаточно уверенными в том, что у него имеются четырехкамерное сердце и 7 шейных позвонков. В биогеографии, пожалуй, единственный аналогичный пример дает пока следующее заключение: в районах наиболее существенного изменения видового (вообще таксономического) богатства наиболее вероятно прохождение существенных биотических (фито- или зоогеографических) границ.

Одной из нормативных задач естественнонаучной методологии является однозначная экспликация основных исходных понятий. А.А. Любищев (1982, с. 200) справедливо замечает, что «удовлетворенность расплывчатым объяснением притупляет желание искать законы природы». Существенной чертой научного знания, наряду с систематичностью, методичностью, сравнимостью и воспроизводимостью (см. Legendre, 2004), является также преэминентность, опирающаяся на принцип приоритета. Поэтому при определении основных исходных понятий биогеографии возникает соблазн опираться именно на этот последний. Однако дело здесь обстоит не так просто. Почтенный возраст биогеографии предопределил то, что слова, ранее обозначавшие одно понятие, со временем становились терминами другого понятия, часто противоположного содержания. Глубокому историко-методологическому анализу понятия часто предпочитают введение нового термина. Из-за этого, как будет видно далее, биогеография оказалась чрезвычайно перегруженной терминологией, понимаемой далеко не всегда однозначно. Кроме того, как и во многих классических дисциплинах, в биогеографии порой очень трудно установить, что принадлежит какому-либо конкретному ученому, а что является научной традицией, хотя в большинстве случаев важно установить хотя бы источник этих традиций<sup>10</sup>. Однако даже установив его, необходимо рассмотреть историю «классических» терминов в контексте современной научной традиции, поскольку «целый ряд важ-

<sup>10</sup> Научная традиция иногда даже конкурирует с принципом приоритета. В частности, основываясь на первоначальном звучании термина, «экологию» [Ökologie] на русском языке, исходя из латинского и немецкого эквивалентов, следовало бы обозначать как «ойкология» (именно так она звучит в русском издании Й. Варминга – «ойкологическая биогеография» – Варминг, 1901) или «Ёкология». Разумеется, было бы абсурдным требовать такой замены.

нейших понятий, с которыми постоянно имеет дело наука, в разных ситуациях отвечают разным модусам существования» (Шрейдер, 1984б, с. 70-71). Именно поэтому я попытаюсь коснуться в этой работе не только методологических, но и *историко-методологических аспектов общей биогеографии*.

### 1.3. «Биогеография биогеографов»

В метатеоретическом языке нужно иметь средства фиксации не только *объектов* исследования, но и *исследователей* этих объектов (Садовский, 1972, с. 49). Наука, являясь формой общественного сознания, неизбежно включает в себя и особенности общественного. Поэтому уже А. Декандолю (Candolle, 1885; см. Микулинский, 1973а, б; Микулинский и др., 1973) было совершенно понятно, что на формирование ученых и целых научных направлений влияют климат, географическое положение страны, удаленность от центров цивилизации, национальные особенности<sup>11</sup>, язык и даже религиозные предпочтения<sup>12</sup>. Позднее эту идею отчетливо выражает и В.И. Вернадский (1914; цит. по: 1922в, с. 40): «...Развитие научной мысли находится в теснейшей и неразрывной связи с народным бытом и общественными установлениями — ее развитие идет в сложной гуще исторической жизни, и лишь долгим усилием научной работы и исторического творчества могут быть в хаосе прошлого отысканы основания, которые поддерживают современные научные настроения, те корни, которые дадут ростки в будущем развитии научных изысканий». Таким образом, в полной аналогии с «экологией экологов» Р. Уиттекера (Whittaker, 1962)<sup>13</sup> можно говорить о «биогеографии биогеографов», основные черты которой рассмотрим ниже. Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (1998, с. 9, 10), говоря об «экологии экологов», подразумевают «поливергентно-конвергентный» характер развития научного знания.

Изначально биогеография развивалась как составная часть классической географии — описательно-познавательной научной дисциплины, имевшей своим главным объектом неведомые до тех пор территории (Legée, 1974-1975а, б; Schmithüsen, 1985). Сравнительно-физиономический метод (см. **раздел 4.2**) оставался основным методом биогеографии и географии в целом. Описание и сравнение ландшафтов неведомых стран, их растительности и животного мира составляло одну из основных задач географов. А поскольку подводные ландшафты были недоступны для непосредственного восприятия, основным объектом изучения оставались наземные ландшафты, и преимущественное развитие получили ландшафтно-биономическая биогеография суши и география растительности. Таким образом в биогеографии наметился ее географический аспект. Географические аспекты биогеографии стали предметом исследования и первых географических обществ: Парижского (основано в 1821 г.), Берлинского (1828 г.), Лондонского (1830 г.), Русского (1845 г.) и Нью-Йоркского (1852 г.).

Наряду с этим, для последующего более тщательного исследования часть обнаруженных новых растений и животных в живом виде или в виде отпрепарированных коллекций доставлялась в европейские научные центры. Возникали частные естественно-исторические музеи<sup>14</sup> (рис. 2), на основе которых впоследствии создавались крупные национальные собрания и библиотеки, а также



Рис. 2. Музей датского естествоиспытателя Оле Ворма (Ole Worm) (1655) (из: Boesen, 1966).

<sup>11</sup> «Немецкие ученые противятся всякому внедрению философского элемента в науку, что вызывается их национальными особенностями» (Костычев, 1922, с. 25).

<sup>12</sup> «Эпоха, непосредственно предшествовавшая возникновению теоретического естествознания, была примечательна не только великими географическими открытиями, но и возникновением протестантизма, разрушившего тотальную целостность христианской догмы» (Меркулов, 1984, с. 79).

<sup>13</sup> Согласно Р. Маргалефу (Margalef, 1968), экосистемы отражают физическую среду, в которой они развивались, а экологи отражают свойства экосистем, в которых они росли и созрели; все экологические школы строго проистекают от духовной основы, возвращающей нас к местному пейзажу. Экологи, работающие с пустынными сообществами, с трудом воспринимают воззрения экологов, работающих в тропических лесах.

<sup>14</sup> Первым таким музеем считается музей братьев Доменико и Антонио Гримани, созданный в 1523 г. в Венецианской Республике.

ботанические и зоологические сады. Кабинетное изучение коллекций, *сравнение биот* стимулировало флористико-фаунистическое направление в биогеографии, ее биологический аспект.

Биогеография моря возникла лишь в связи с созданием специальных орудий для сбора морских животных и растений и развивается преимущественно как зоогеография, поскольку видовое богатство фауны в сравнении с флорой в море намного богаче, нежели на суше. Впрочем, основные особенности морской биогеографии рассмотрены мной несколько ранее (Кафанов, Кудряшов, 2000). Здесь лишь отмечу, что «в противовес» географии суши для физической географии океана был введен даже специальный термин «океанология», и если в биогеографии суши доминирует экологическое (ландшафтно-биономическое) направление, то в биогеографии моря — фауно-генетическое (Воронов, Дроздов, 1980). «Физическая география [и биогеография как ее составная часть — А.К.] развивается односторонне. Официальная физическая география традиционно придерживается «сухого закона». Она остается географией суши... В северном полушарии 61%, а в южном полушарии 81% поверхности Земли остается за пределами кругозора установившейся географической науки. Я не преувеличиваю и не сгущаю краски. Вспомним содержание физико-географических публикаций — статей, научных книг, учебников, все они только о материках и различных районах материков» (Марков, 1968, с. 481). Впрочем, в последние десятилетия наметилось активное развитие биогеографии моря (Марков, 1986). Это предопределено обширностью области распространения морской биоты, в 300 раз превышающей таковую биоты континентальной (Thorson, 1971), а также тем, что глобальные палеогеографические реконструкции базируются в основном на морской биоте.

Несомненно влияние на развитие биогеографии и географических условий, в которых работает тот или иной исследователь (см. также сноску<sup>13</sup>). В подтверждение этого приведу обширную цитату из Н.Т. Агафонова и В.С. Жекулина (1987, с. 90), которую с полным основанием можно отнести не только к географии, но и к биогеографии: «В отличие от небольших территорий европейских стран полем деятельности российских географов стала территория крупнейшего в мире государства. Это способствовало развитию в России географических исследований макромасштаба, попыткам научно обоснованного выделения крупных природных, исторических, экономических единиц — поясов, полос, зон, районов. Можно сказать, что в Западной Европе география развивалась на основе детальных исследований микроуровня, а в России — на основе макроуровневых исследований. Западноевропейской географии не хватало не только материалов, но и широты взгляда для крупных обобщений». В полной мере это относится и к биогеографии моря. В России, крупнейшей морской державе мира, морская биогеография занимает должные позиции.

Никогда не следует забывать, что в науке, в современном ее понимании, господствует христианско-европейская традиция. Под ее влиянием мы позволяем себе говорить об «открытии» Америки, хотя доколумбовы цивилизации Америки обладали достаточно высоким уровнем естественно-научных знаний (см. например: Де ла Вега, 1974). Именно поэтому изобретение книгопечатания мы связываем с именем И. Гутенберга (40-е гг. XV в.), хотя печатание при помощи подвижного деревянного шрифта было первоначально китайским изобретением XI в., а подвижной металлический шрифт был впервые применен корейцами в XIV в. (Бернал, 1956). Мы, к сожалению, практически ничего не знаем о достижениях в области биогеографии у неевропейских народов, хотя изобретение компаса и умение печатать книги предполагает, например, значительные достижения китайской географии и биогеографии. Достаточно вспомнить здесь хотя бы путешествия Фа Сяня и Сунь Юня в IV-V вв. н.э. (Fahsien, цит. по: 1993). Если мы хотим сохранить подлинно интернациональный характер науки, то критический анализ биогеографических воззрений неевропейских авторов становится насущной задачей будущих исследований.

Еще А. Декандоль (Candolle, 1885, рус.: 1856) отмечал важное влияние языка на научный прогресс. Здесь с середины XX в. сложилась странная позиция. Победа союзников во Второй Мировой войне и успехи американского плана Маршалла по экономическому восстановлению послевоенной Европы привели к тому, что «деградированный английский язык занял место средневековой латыни как способ коммуникации в науке» (Маргалев, 1992, с. 190). Это обусловило своеобразный «лингвистический шовинизм» со стороны англо-саксонских авторов, которые, выражаясь словами поэта, «на польский — / глядят, / как в афишу коза». Интернациональный характер науки определяется вовсе не общностью языка как сред-

ства общения, но учетом всего накопленного наукой мирового опыта. Практически во всех современных англо-американских учебниках и руководствах по биогеографии (Brown, Gibson, 1983; Briggs, 1995; Brown, Lomolino, 1998; и др.)<sup>15</sup> ссылки на неанглоязычные работы едва ли достигают 2% от списков цитированной литературы. Это вызывает эффект своего рода «самодостаточности», когда даже англоязычные работы европейских (не Великобритании), азиатских и российских авторов попросту игнорируются. Это вряд ли способствует успешной разработке биогеографической метатеории.

#### 1.4. Выводы

Общая биогеография – междисциплинарный комплекс наук, изучающих географические, биологические и геологические закономерности распределения жизни и живого в пространстве и во времени. Междисциплинарность общей биогеографии определяет необходимость строгого различения объектов, принадлежащих одному и тому же классу объектов. Поэтому одной из основных методологических проблем биогеографии является определение ее места в системе наук и раскрытие логики ее внутреннего членения. Важной нормативной задачей биогеографической метатеории является однозначная экспликация основных исходных понятий в контексте их исторического развития и современного понимания.

Определение положения в системе наук биогеографии и отдельных ее направлений позволяет максимально эффективно и полно проводить экспертные заключения в разных отраслях природопользования, рационально распределять кадровое и материальное обеспечение отдельных биогеографических дисциплин, надлежаше планировать научно-исследовательские и природоохранные работы и, наконец, правильно организовывать подготовку высококвалифицированных специалистов соответствующего профиля.

В соответствии с научной традицией, обусловленной комплексом историко-культурных предпосылок, а также дифференциацией географов и биологов по отдельным предметным областям, в биогеографии наметились крупные самостоятельные ветви: биогеография суши, биогеография моря, биогеография континентальных водоемов, фитогеография и зоогеография, а также ряд других более или менее самостоятельных направлений. Развитие сравнительно-бионического метода в физической географии, с одной стороны, и успехи таксономии, флористики и фаунистики, с другой, определили обособление географического и биологического аспектов биогеографии. Они представляют самостоятельные и не сводимые друг к другу области биогеографического исследования.

---

<sup>15</sup> Так, у Дж. Бриггса (Briggs, 1995) из 904 указанных в списке литературы работ только 20 являются неанглоязычными, и это еще не самый яркий пример.

## Объект и предмет биотической и биоценотической биогеографии

*«Прежде всего, Геродот, следует уразуметь понятия, лежащие в основе слов, для того чтобы, сводя к ним наши мнения, вопросы, недоумения, мы могли обсуждать их и чтобы у нас при бесконечных объяснениях не оставалось все нерешенным или чтобы мы не имели пустые слова»*

Эпикур

- 2.1. Объект и предмет в естественных науках
- 2.2. Биоты и биомы
- 2.3. Надвидовые таксоны и биоты как генезисные системы
- 2.4. Биотические комплексы и биотические элементы
- 2.5. Концепция биоценоза
- 2.6. Выводы

Как указывалось ранее, биогеография традиционно относится к циклу географических наук. «На крайних позициях в этом отношении стоит А.П. Кузякин (1960, 1962, 1975 и др.)<sup>16</sup>, считающий, что изучение зоот<sup>17</sup> ландшафтов и ландшафтных зон представляет единственную задачу зоогеографии, а зоогеографическое районирование не заслуживает самостоятельного существования и должно быть полностью заменено зонально-ландшафтным делением» (Крыжановский, 1976а, с. 965-966). Однако нельзя, очевидно, полностью согласиться и с точкой зрения О.Л. Крыжановского (1976б, с. 768) о том, что «зоогеография – прежде всего каузальное изучение ареалов и фаунистических комплексов, и поэтому она представляет важную отрасль современной зоологии». При подобном сужении предмета биогеографии за ее пределами окажутся многие, в том числе классические, биогеографические исследования, в частности «География растений» А. Гумбольдта. Впрочем, эту точку зрения вполне поддерживает, например, М.А. Мензбир (1882, с. 47): «Строго говоря, А. Гумбольдт не был ни зоо- ни фитогеографом и поэтому мы не имеем никакого права относиться к его соображениям так, как относились к соображениям Бюффона, Циммерманна и пр. А. Гумбольдт был физико-географом и затронул в своих работах ботанику и зоологию ровно на столько, на сколько это нужно физико-географу».

Более распространено представление о том, что биогеография занимает пограничное положение между географией и биологией. Однако подобное «пограничное положение» оказывается свойственным целому классу биологических наук, поскольку в любом случае все организменные и надорганизменные биологические системы взаимодействуют с физико-географической средой. Не ясно также, где собственно проводить границу между географическим и биологическим в биогеографии<sup>18</sup>.

Попытаемся подойти к решению последнего вопроса на примере двух частных биогеографических дисциплин – биоценотической и биотической биогеографии (см.: Lattin, 1967; Миронов, 1999). Первая из них занимается вопросами географического размещения биоценозов, вторая – вопросами географического размещения таксонов, фаун и флор. Будем опираться при этом на взаимоотношения между объектом и предметом биогеографического исследования (Круть, 1978; Кафанов, Кудряшов, 2000).

<sup>16</sup> К слову сказать, А.П. Кузякин (1958) – один из последовательных сторонников скачкообразного видообразования, вполне в духе лысенковской догмы.

<sup>17</sup> Зоота – комплекс фоновых видов животного населения (Кузякин, 1960). О.Л. Крыжановский (2002, с. 15) определяет «зооту» как «животное население в ландшафтах и ландшафтных зонах».

<sup>18</sup> На самом деле, конечно, речь должна идти о необходимости строгого различения биологического и географического аспектов биогеографии. В первом объектом анализа являются биотические элементы, т. е. группы таксонов со сходных распространением, во втором – биотические регионы, «биоохоры» Э. Геккеля (Haeskel, 1866), т.е. группы территорий (акваторий) со сходным населением (Crovello, 1980; Birks, 1987). Между тем парадоксальным образом даже в одной и той же работе допускается отнесение биогеографии то к циклу биологических наук, то к циклу наук о Земле. Так, определяя задачи и методы зоогеографии, И.И. Пузанов (1938, с. 5) пишет: «Изучением биосферы в целом занимается наука о жизни – биология [не будем пока останавливаться на этой в общем ошибочной точке зрения]. Та ветвь биологии, которая занимается изучением местных особенностей биосферы в разных точках земного шара, иначе говоря – *распределением по земле организмов*, называется *биогеографией*». И в том же учебнике далее (I. с., с. 162): «Зоогеография... – прежде всего отдел науки о Земле».

## 2.1. Объект и предмет в естественных науках

Традиционно в научном анализе существует известное различие между «объектом» и «предметом» науки, что считается очевидным не только в естествознании (Сержантов, 1972; Мошковский, 1982; Ретеюм, Серебрянный, 1985; Приваловская, Рунова, 1987; Мейен, 1989), но даже в политологии (Дегтярев, 1998). При этом в профессиональном сознании объект и описывающие его границы наделяются разной мерой реальности: «Природная реальность едина, но это единство диалектическое и системное, в котором разные объекты имеют разный модус существования» (Шрейдер, 1984а, с. 5).



Рис. 3. Иммануил Кант (1724-1804).

Философская разработка субъектно-объектных отношений, понятий объекта и предмета науки принадлежит известнейшему немецкому философу И. Канту (Kant, 1787, цит. по: 1870; рус.: Кант, 1994)<sup>19</sup> (рис. 3). В нашем случае особенно важно то, что сам И. Кант профессионально занимался вопросами физической географии, включающей и биогеографию в современном смысле (Kant, 1801-1802). Он обосновал одну из первых космогонических («небулярных») гипотез (Kant, 1755) и одним из первых ввел преподавание физической географии в немецких университетах, в частности, в Кёнигсбергском (Kaminski, 1905; Adickes, 1911; Вернадский, 1922б; Круть, 1977).

Важнейшим в философии И. Канта понятием является «вещь в себе» [дословно – «вещь сама по себе»; Ding an sich, Ding an sich selbst], в строгом смысле означающее вещь со стороны тех ее свойств, которые не зависят от человеческого восприятия и его специфических условий (при том, что они вполне могут зависеть от условий божественного созерцания). «Вещь в себе» – это объективная реаль-

ность в онтологическом смысле. Объективная реальность становится объектом в том случае, когда на нее обращено человеческое познание или практическая деятельность (Копнин, 1966; Еганов, 1971). В философии И. Канта познание вещей немислимо вне времени и пространства, являющихся априорными формами нашего сознания.

В современных терминах противопоставление предмета [Gegenstand] объекту [Objekt] плодотворно разработал австрийский философ А. Мейнонг [Alexius Meinong, 1853-1920] в своей «Gegenstandstheorie» (1913) (см. Bergmann, 1967). Согласно «Философскому энциклопедическому словарю» (1989, с. 505), «Предмет – категория, обозначающая некоторую целостность, выделенную из мира объектов в процессе человеческой деятельности и познания... Один и тот же объект может быть предметом различных видов исследования... В общегносеологическом плане противопоставление предмета и объекта является относительным. Основное структурное отличие предмета от объекта заключается в том, что в предмет входят лишь главные, наиболее существенные (с точки зрения данного исследования) свойства и признаки».

Таким образом, под **объектом** исследования какой-либо науки понимаются явления и процессы, на которые направлено познание и которые существуют до и независимо от познания. **Предмет** науки – некоторые существенные стороны, свойства и отношения объекта, которые выявлены в нем в процессе его исследования посредством определенного метода и зафиксированы в определенной знаковой форме. Предмет есть совокупность понятий, с помощью которых наука описывает свой объект исследования. Совершенно очевидно при этом, что возможно одновременное существование нескольких наук с одинаковыми объектами, но разными предметами. Объект и предмет науки – это упорядоченные множественности, основанные на едином логическом подходе. Предмет могут составлять любые свойства и признаки объекта, которые специалист считает наиболее существенными для решения конкретной исследовательской программы. Предмет изучения расширяется со временем благодаря более полному знанию об объекте и расширению целей исследования.

Н.А. Заренков (1988), претендуя на создание логической структуры биологии (I.с., рис. 3) и «биотики» (в узком смысле – биогеографии) (I. с., рис. 10), путает категории «объекта» и «предмета». Используя диаграммы Венна на основании формально-логических отношений

<sup>19</sup> Разумеется, я считаю себя не вправе хоть сколь-нибудь подробно останавливаться на анализе философских воззрений И. Канта. Существующая историко-критическая литература по этим вопросам поистине огромна, но на первых порах достаточно ознакомиться хотя бы с главой IV «Материализма и эмпириокритицизма» (Ленин, 1909; цит. по: 1977).



сходства (в признаках), корреляции (в строении), совместности (обитания), исторического родства и сосуществования (в одновременности), он получает множество «объектов» биологии и «биотики», которые на самом деле определяют предметную область понятий, но не сами объекты исследования. Объектами «биотики» при этом становятся (Заренков, 1988, с. 141): «биотические элементы как биоморфы», «биотические элементы как биоморфы и типы организации», «биотические элементы как биоморфы, типы организации и феноны», «биотические элементы как биоморфы, родословные и феноны (таксоны)» и т. д.

Основным объектом биоценотической и биотической биогеографии является геомерида, живой покров Земли (Беклемишев, 1928, 1964, 1970, 1994). Ныне она понимается обычно как совокупность организмов, относительный континуум разномасштабных биоценозов, живой покров Земли (Whittaker, 1962; Gauch, 1982; Ordination..., 1982; Миркин, Наумова, 1998; см. Главу 5), хотя термин «геомерида» при этом обычно не используется. «...Основной чертой строения Геомериды является наличие структуры и притом структуры иерархической: Геомерида построена из взаимно объемлющих и взаимно проникающих друг в друга конструктивных единиц разных порядков» (Беклемишев, Игошина, 1928; цит. по: Беклемишев, 1970, с. 43). Э.Н. Мирзоян (1990, с. 6) справедливо подчеркивает, что представление о геомериде позволило В.Н. Беклемишеву провести демаркационную линию между понятиями «геомерида» и «биосфера»: «Понятие «геомерида» подчеркивает элемент целостности, присущий этому высшему биоценозу..., тогда как термин «биосфера» обозначает «не высший биоценоз, а высший биотоп...» (Беклемишев, 1928, с. 142)». Полным синонимом понятия «геомерида» является «биострома» Е.М. Лавренко (1964), несмотря на то что в понимании объёма понятия «геомерида» у В.Н.Беклемишева происходила известная эволюция взглядов (см. Чеснова, 1972). Понятие «биострома» более распространено в современной отечественной литературе, но уступает понятию «геомерида» в отношении приоритета. Кроме того, термин «биострома» частично преокупирован введенным в начале XX в. термином «биостром» для обозначения органогенных построек пластообразной формы (Геологический..., 1978). Геомерида как наивысший уровень организации живого и как целостный объект включает в себя ряд объектов соподчиненного ранга: биоценозы разного пространственного масштаба, вид и надвидовые таксоны, флоры, фауны и биоты.

Вопросы взаимоотношения объекта и предмета исследования в биогеографии разработаны весьма слабо (например: Ghiselin, 1980; Беклемишев, 1982; Лёвшин, 1982; Киселёв, 1985; Хорев, 1987; Birks, 1987; Sober, 1988; Миронов, 1999)<sup>20</sup>, что еще более странно, поскольку содержательный аспект науки определяется ее предметом, а структура географических наук прежде всего зависит от конкретного понимания предмета и объекта исследования (Ретеюм, Серебрянный, 1985). Не менее странным представляется высказывание А.Н. Миронова (1999, с. 215) о том, что «...выделение объекта исследования — задача не биогеографии (за редкими исключениями), а других биологических наук»<sup>21</sup>. Сошлюсь здесь хотя бы на М.И. Сетрова (1972а. С. 15): «Пока не определены границы объекта, его отчлененность от других объектов, т.е. пока не выявлена его качественная определенность, невозможно приступить к исследованию объекта как системы, поскольку иначе неизвестно, что вообще предстоит изучать»<sup>22</sup>. При этом «набор признаков, устанавливаемых у объекта, зависит от предмета соответствующей научной дисциплины» (Мейен, 1989, с. 34).

В высказывании Г.У. Линдберга (1959, с. 49) о том, что «...в биогеографии объектами исследования должны являться одновременно и на равных правах как фауна или флора, так и территория или акватория...» содержится логическая ошибка выделения объектов не по одному основанию: в первом случае подразумеваются биологические, а во втором — географические таксоны; научное сравнение любых объектов предполагает их принципиальную сопоставимость. На самом деле «биогеографический метод познания событий недавнего про-

<sup>20</sup> Я не рассматриваю здесь обширную литературу, посвященную методологии «кладистской» и «викариантной» биогеографии и «панбиогеографии» (см. Главу 6).

<sup>21</sup> Замечу, что объекты исследования, выделяемые биогеографами биологического и географического направлений, резко не совпадают по содержанию, поэтому биогеограф должен изначально определиться и сам для себя установить объект последующего изучения. Э.Соубер (Sober, 1988, р. 246), например, полагает, что в викариантной биогеографии «объектами являются геологические локальности [locales]..., например, острова. Свойствами [properties] этих объектов являются приуроченные к ним таксоны». Разумеется, не каждый биогеограф согласится с подобной трактовкой взаимоотношений объекта и предмета исследования.

<sup>22</sup> «...Мысль о том, что существует некая наука, главным предметом и задачей которой является доказать существование самих явлений, которые она якобы изучает, кажется весьма экстравагантной» (Moody, 1978; цит. по: Моуди, 2003, с. 107).

шлого» Г.У. Линдберга исходит из «...признания двух равноправных и одновременно изучаемых объектов биогеографического исследования...» (Линдберг, 1974, с. 53) — биотических комплексов и биотических регионов.

Биотическая и биоценотическая биогеография наиболее надежно различаются типами минимальных, выделяемых в объеме геомериды, объектов исследования: вид и надвидовые таксоны являются элементарными объектами биотической биогеографии, а ценопопуляции, совокупность особей одного вида в пределах биоценоза (Петровский, 1961), и биоценозы — объектами биоценотической биогеографии (Миронов, 1999). Нередко объектом биогеографии считают *ареалы* видов и надвидовых таксонов. Однако ареал — это признак (предмет) биологического объекта (вида или надвидового таксона), понятие, относящееся к категории идеального, и именно так понимают ареал А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов (2000, с. 12, 14). Нередко (см. Еск, 1978) ареал рассматривается как таксономический признак вида.

Системная парадигма современного естествознания предполагает структурное (в нашем случае хорологическое), функциональное и историческое понимание объекта исследования (Bertalanffy, 1949, цит. по: 1952; Алексеев, 1972; Веденов и др., 1972; Сетров, 1972а,б; Берталанфи, 1973), благодаря чему целостный объект расчленяется и на разные предметы исследования.

## 2.2. Биоты и биомы

Одним из основных гносеологических оснований ошибок в процессе научного познания является отрыв отображения (предмета) от отображаемого (объекта) или, равным образом, их отождествление (Колодяжный, 1977). Последнее часто возникает при смешении понятий, с одной стороны, «фауна» и «флора», или их совокупности — «биота» (Бобринский, 1927, 1951; Чернов, 1984а)<sup>23</sup>, а с другой — «растительность» и «животный мир».

«Фауна», «флора» и «биота» — это комплекс таксонов, населяющих данное местообитание или район; в этом смысле предлагаемый термин «биофилота» (Второв, Дроздов, 1978) полностью идентичен термину «биота». В хорологическом отношении для последней логично принять лаконичное операциональное определение, предложенное первоначально (Juhász-Nagy, 1966) для «флоры»: биота — множество таксонов в хорологическом контуре. «Растительность» и «животный мир» (в англоязычной литературе иногда используют понятие «faunation» как аналог «vegetation» — Udvardy, 1969) — это комплекс взаимодействующих особей и ценопопуляций, компонентов биоценоза (последнее понятие будет определено ниже). Понятия «флора» и «растительность» четко различает уже К.Линней (Linnaeus, 1751, рус.: Линней, 1989, с. 242), а Ж. Турман (Thurmann, 1849) и О. Друде (Drude, 1890а) специально останавливаются на анализе различий этих понятий. Интернет-версия Большой Советской энциклопедии дифференцирует «ботаническую географию», или географию растительного покрова, — отрасль знания, изучающую растительный покров как компонент географического ландшафта, и «географию растений», изучающую распространение (ареалы) видов или других систематических категорий растений и их региональные комплексы — флоры. Согласно А.Г. Воронову (1984), приоритет в разграничении понятий «фауна» и «животное население» принадлежит Ч. Дарвину (Darwin, 1859; рус.: Дарвин, 1991). В.Н. Беклемишев (1931) и А.Н. Формозов (1951) подчеркивают необходимость развития особого раздела зоогеографии, сродни геоботанике, — геозоологии.

<sup>23</sup> В мультимедийном интернет-издании Большой советской энциклопедии: «Биота (от греч. *biotē* — жизнь), исторически сложившаяся совокупность растений и животных, объединённых общей областью распространения. В отличие от биоценоза, виды, входящие в состав Б[иоты], могут и не иметь экологических связей». Аналогичным образом с давних пор понимает «биоту» [biota] и большинство англоязычных авторов (см. мультимедийное издание словаря Merriam-Webster, 2001). Крайне сомнительно при этом, что они следуют приоритету Н.А. Бобринского, тем более, что в известном учебнике Н.А. Бобринского, Л.А. Зенкевича и Я.А. Бирштейна (1946, с. 8) «биота» местами понимается более широко — как весь органический мир, как совокупность животного мира — фауны и растительного мира — флоры. И далее (i.c., с. 66): «...Во многих случаях одна и та же совокупность организмов представляет собой и биоту и биоценоз. ... В конце концов все органическое население земного шара есть одна колоссальная биота и один колоссальный биоценоз, но мы можем подходить к ним с разных точек зрения». В ландшафтно-биономической биогеографии термин «биота» понимается, скорее, как аналог геомериды В.Н. Беклемишева (1928) или отдельных ее частей. Мне пока не удалось установить первоначальное авторство термина «биота» в принимаемом здесь смысле. Впервые его употребил, возможно, Й.Форстер (Forster, 1778), понимая под этим совокупность живых организмов, свойственных определенному географическому району [area], что также позволяет двузначное толкование термина. Вместе с тем, вряд ли можно согласиться с мнением А.Г. Воронова и др. (2003, с. 17) о том, что термин «биота» в значении «биоценоз» ввел в биогеографию К. Мерриэм (Merriam, 1894).

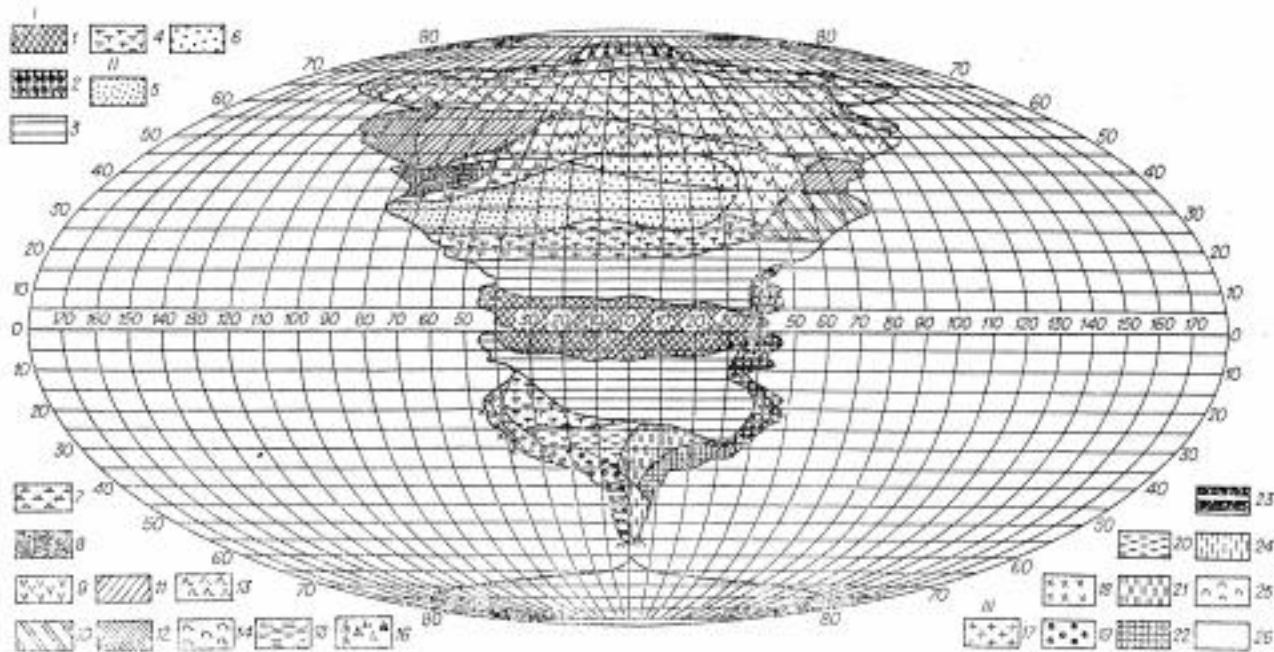


Рис. 4. Основные биомы суши на обобщенной модели идеального континента (по Troll, 1948 из: Сочава, 1978, рис. 28).

*I. Тропические зоны:* 1 – экваториальные дождевые леса; 2 – тропические дождевые леса, развитые в области пассатных орографических осадков; 3 – тропические саванны (влажные саванны) и листопадные леса; 4 – тропические колючие степи и колючие леса. *II. Внетропические зоны северного полушария.* 5 – сухие пустыни; 6 – холодные внутриматериковые пустыни; 7 – субтропические зимнезеленые степи; 8 – зона зимних дождей с жарким летом; 9 – зона травяных степей с холодной зимой; 10 – зона влажных муссонных и лавровых лесов с жарким летом; 11 – летнезеленые леса; 12 – океанические летнезеленые листопадные и лавровые леса; 13 – бореальная хвойная тайга; 14 – бореальная березовая тайга; 15 – субарктические тундры; 16 – арктические холодные пустыни. *III. Внетропические зоны южного полушария.* 17 – прибрежные пустыни; 18 – пустыни, развитые в пределах пояса «гаруа»; 19 – зона зимних дождей; 20 – субтропические колючие степи (карру, монте); 21 – субтропические злаковники; 22 – субтропические дождевые леса; 23 – умеренно холодные дождевые леса; 24 – степи Патагонии и Новой Зеландии; 25 – субантарктические туссоковые луга и болота; 26 – антарктическая область материкового льда.

Для совокупности растительности и животного населения на региональном и субглобальном уровнях пространственного рассмотрения можно было бы использовать понятие «биом»<sup>24</sup> [biome] (Clements, 1916; Phillips, 1931). Однако, начиная с В. Шелфорда (Shelford, 1932), оно традиционно применяется в ландшафтно-биономическом смысле, близком к понятию «природная зона» (тундра, бореальные и тропические леса, степь, пустыня) (рис. 4), поэтому конвенционально «биом», равно как сходные понятия «жизненная зона» или «экорегion» (Holdridge, 1967), приходится считать понятием ландшафтной биогеографии и геоэкологии. У старых немецких авторов (например: Hesse, 1924) в аналогичном смысле используются понятия «жизненный район» [Lebensbezirke] или «биохора» Э. Геккеля, в современном ландшафтно-биономическом толковании означающая «группу сходных биотопов, наибольшее подразделение животного и растительного окружения» [«Group of similar biotopes, the largest division of animal and plant environments»] (Oxford English Dictionary, 2001, CD Deluxe Edition). В сходном смысле палеобиогеографы иногда используют термин «биохорема» [biochorema] как палеобиологический синоним «биогеографической единицы» [biogeographic unit] (Manceñido, 2002). Согласно Б.М. Миркину и Л.Г. Наумовой (1998), в науке о растительности понятию «биом» вполне соответствует понятие «растительная формация» А. Гризебаха (Grisebach, 1838).

Ю.И. Чернов (1971, 1975, 1984а,б) убедительно показал, что четкое разграничение смысла,

<sup>24</sup> В.И. Жадин (1950) кроме того называет «сложным биоценозом» или «биомом» совокупность закономерно расположенных озерных биоценозов. Очень спорно следующее предложение Д. Андерсона (Anderson, 1981; цит. по: Андерсон, 1985, с. 37): «Мировой океан можно считать единым биомом, несмотря на то, что он делится на области шельфа, коралловых рифов, а также открытого океана, так как все они чрезвычайно тесно связаны между собой». Бореальная пелагиаль, например, достаточно хорошо дифференцируется от пелагиали тропической не только по составу биоты, но и по океанологическим характеристикам (см. Петров, 1999).

с одной стороны, фаунистических и флористических (композиции таксонов) и, с другой, демэкологических (животное население, растительность) категорий — необходимое условие успешного развития экологических и биогеографических исследований живого покрова. Попытки комплексного биогеографического районирования биомов и биот (например: Biotic provinces..., 1974; Шварц, 1975; Воронов, Кучерук, 1977) перспективны, пожалуй, лишь в рамках зонально-географического подхода или на региональном масштабе районирования, и А.И. Толмачёв (1974), к примеру, резко высказывается против тенденции объединения флористического и геоботанического районирования в рамках единого ботанико-географического районирования.

Флора, согласно Б.А. Юрцеву (1975, 1987а, 1991; Юрцев и др., 1978; Юрцев, Сёмкин, 1980, с. 1707), — это «...система популяций всех видов растений, населяющих данную территорию...». Более того, «флора (фауна, биота) как множество видов и как система взаимодействующих и сопряженно эволюционирующих их местных популяций — одно из фундаментальных понятий биологии, область приложения которого все расширяется...» (Юрцев, 1987а, с. 28). Аналогичным образом в понимании Ю.А. Песенко (1982, с. 6-7), «фауна как пространственно-временная совокупность животных в самом широком смысле слова является термином, объединяющим понятия «видовой состав» и «население животных», из которых последнее характеризуется прежде всего соотношениями обилий входящих в него видов и их группировок, структурой, составом и соотношениями жизненных форм и т.п....». В дополнение к критическому анализу подобного понимания флоры и фауны (Чернов, 1984а; Миркин, Наумова, 1996, 1998) замечу, что подобные концепции явно противоречивы, поскольку, начиная с линнеевских времен, в понятия «флора» и «фауна» обязательно включаются и надвидовые таксоны (недаром же Юрцев и Сёмкин, 1980, с. 1707 замечают, что «флоры сравниваются по составу и соотношению *таксонов разного ранга*»). Однако каким-либо образом «взаимодействовать» между собой надвидовые таксоны не могут по определению: это — нефункциональные понятия, включающие в себя к тому же и вымершие (не существующие ныне) виды. Кроме того, множества, например, родов, относимых к одному и тому же семейству или отряду, редко локализованы пространственно и обычно принадлежат к разным флоро-фаунистическим регионам.

### 2.3. Надвидовые таксоны и биоты как генезисные системы

Проблема «реальности» надвидовых таксонов имеет длительную историю (см., например: Любищев, 1971). Существующий разброс мнений простирается от признания любых таксонов (термин А.Мейер-Абиха — Meyer-Abich, 1926) только как категорий мышления (Agassiz, 1860; Buffon in Piveteau, 1954) или, напротив, признания реальными таксонов любого ранга (Candolle, 1880) до признания реальными только видов (Linnaeus, 1751, рус.: Линней, 1989): классы и порядки — дело разума, а виды — дело природы [«classis et ordo est sapientiae, species naturae opus»]<sup>25</sup>, или же, напротив, до признания реальными только типов (стволов) (Naeckel, 1866; имеется анонимный русский конспект, опубликованный под ред. И.И. Мечникова — «Учение об органических формах..., 1869).

Большинство авторов, вплоть до последнего времени (например: Ruse, 1973, рус.: Рюз, 1977; Ghiselin, 1980) предпочитают считать реальными только виды, что определяется, скорее всего, разными пределами применения понятий (см. Kafanov, 1997). Среди множества существующих определений «системы» на первое место обычно ставят ее функциональный аспект (система — это совокупность взаимодействующих элементов). Вместе с тем, как указано ранее, системная парадигма современного естествознания предполагает не только структурное (в нашем случае хорологическое) и функциональное, но также историческое (генезисное) понимание объекта исследования (Bertalanffy, 1949, цит. по: Bertalanffy, 1952; Алексеев, 1972; Веденов и др., 1972; Сетров, 1972а, б; Берталанфи, 1973). Генезисное понимание природы биологических объектов восходит к Ж.Бюффону (цит. по: Канаев, 1966, с. 40): «Природа есть система законов, установленных творцом для существования вещей и для последовательности существ».

Историческое развитие, эволюция — это субстанциально существенное свойство живого. «...Все надвидовые уровни [организации — А.К.], или системы, по отношению к орга-

<sup>25</sup> Впрочем, в другом месте столь же реальной категорией считает К.Линней (Linnaeus, 1751, § 159; рус.: Линней, 1989) и род: «Всякий род естественен, создан таковым изначально...» [«Genus omne est naturale, in primordio tale creatum...»].

низму, популяции и виду являются абстрактными системами, абстрактными не в том смысле, что они имеют только идеально-логическое бытие, а в том смысле, что они выражают преимущественно или аспект филогенетических связей, или аспект экологического взаимодействия и сосуществования. Таковы, с одной стороны, различные категории систематики животных и растений, выражающие различные степени родства и, следовательно, филогенетические связи различных генетических порядков, с другой стороны, категории экологии, биоценологии, биогеографии и т. п.» (Сержантов, 1972, с. 208). Иными словами, «...высшие таксоны – результат апостериорной оценки степени диверсификации» (Красилов, 1977, с. 145).

Таким образом, надвидовые таксоны относятся к генезисной группе систем, элементы которой имеют общее происхождение, но в настоящее время не взаимодействуют (Василевич, 1983)<sup>26</sup>. Вид, наряду с его несомненной структурно-функциональной целостностью, как последовательность органично связанных онтогенезов также можно относить к генезисной группе систем. И.Я. Павлинов (1992) рассматривает биоту как целостную диссипативную систему, развивающуюся по законам синергетики, обуславливающим структуризацию биоты и возникновение в ней неких элементарных диссипативных подсистем; при этом вид становится подобным любому таксону и в гносеологическом, и в онтологическом отношениях. Эти представления, несмотря на их очевидную дискуссионность (см. например: Тимонин, 1993), разумеется, не противоречат представлениям о генезисной природе вида.

Представления о необходимости разграничения структурно-функциональных и генеалогических (генезисных) систем имеют уже достаточно устоявшуюся традицию в отечественной экологии и биогеографии (Камшилов, 1961; Лёвушкин, 1974, 1982; Миронов, 1990, 1999). При этом считается даже, что «...если биогеоценотические (экологические) связи определяют любое пространственное распределение, то генетическая приемственность специфична для географического распространения» (Лёвушкин, 1982, с. 33).

А.В. Марков и Е.Б. Наймарк (1994, 1995, 1998), развивая воззрения В.В. Черных (1985, 1986), предполагают, что надвидовые таксоны – это реально существующие биосистемы, целостный комплекс взаимосвязанных видов, обладающих специфическими свойствами. Основанием для такого предположения А.В. Марков и Е.Б. Наймарк (l.c.) считают соответствие кривых выживания надвидовых таксонов математическому распределению Ципфа-Парето-Манделброта. Ранее уже указывалось на необоснованность подобных утверждений (Кафанов, 1997). В целом же я склонен считать, что широкая приложимость распределения Ципфа-Парето-Манделброта к системам самого различного генезиса (материальным и идеальным) свидетельствует скорее о системономной (тектологической) природе этого математического выражения: «...Структурные отношения могут быть обобщены до такой же степени формальной чистоты схем, как в математике отношения величин, и на такой основе организационные задачи могут решаться способами, аналогичными математическим» (Богданов, 1929, с. 209)<sup>27</sup>. Очевидно совсем в другом смысле говорит об «организованности» надвидовых таксонов Ю.И. Чернов (1984б, с. 168-169): «...Таксоны, даже весьма крупные, ранга отряда и тем более семейства в фауногенетических (также как и во флорогенетических) процессах ведут себя как нечто цельное. ...Фауна и флора характеризуются определенной организованностью не только на видовом, но и на более высоком таксономическом уровне, имеют отчетливую групповую, «блочную» структуру». Здесь имеется в виду лишь адаптивная целостность надвидовых таксонов, иными словами, суммативная целостность экологических ниш слагающих их видов. Генезисной природе надвидовых таксонов не противоречит также заключение А.Н.Миронова и др. (2002б, с. 160) о том, что «макротаксоны являются реально существующими целостными биологическими системами с уникальным сочетанием черт и с упорядоченными размерными отношениями (Численко, 1981)».

Е.Н. Матюшкин (1972) называет «фаунолой» группу видов животных, связанных «общностью происхождения и исторических судеб». В таком смысле понятие «фаунола» вполне идентично понятию «фауна» или «фаунистический комплекс» и является излишним. В не-

<sup>26</sup> Генезисные группы систем различают, в частности, и в химии (Веденов и др., 1972).

<sup>27</sup> Сюда относится в частности известный в физической химии принцип Ле Шателье: если система равновесия подвергается воздействию, изменяющему какое-либо из условий равновесия, то в ней возникают процессы, направленные так, чтобы противодействовать этому изменению. Сравни библейское: «... Кто имеет, тому дано будет и приумножится, а кто не имеет, у того отнимется и то, что имеет...» (Евангелие от Матфея, 13, 12). В.В. Суханов (личн. сообщ.), на мой взгляд справедливо, считает принцип Ле Шателье натуралистической формулировкой понятия устойчивой системы в рамках теоремы Ляпунова (см. Бернштейн, 1946, Ляпунов, 1963). Вопрос о том, какая математическая зависимость лучше описывает эту устойчивую систему – закон Ципфа-Парето-Манделброта, геометрический ряд или логнормальность, – определяется конкретной механикой этой системы.

обходимых случаях понятие «фауна», равно как «флора», вероятно, можно использовать для обозначения биоты небольших районов (см. Кафанов и др., 1980) или небольших стадий, например навозной кучи (Богорад, Нехлюдова, 1963). С.И. Лёвушкин (1975) вкладывает в это понятие несколько иной смысл: «...Фауна — это элементарная фаунистическая группировка, единая хронологически и хоровологически, т.е. занимающая территорию, не расчлененную зоогеографическими и эколого-фаунистическими границами. Фауна представляет и элементарную биохоровологическую единицу».

## 2.4. Биотические комплексы и биотические элементы

Уже к середине XIX в. в биогеографии были довольно широко распространены представления о множественности центров видообразования (Zirnstern, 1978). А. Декандоль (Candolle, 1855) (рис. 5) и А. Уоллес (Wallace, 1876) (рис. 6) одними из первых обратили внимание на групповое расположение близкородственных видов. В связи с этим возник соблазн считать такие группы целостными, имеющими свою собственную судьбу в пространстве и во времени.



Рис. 5. Альфонс Декандоль (1806-1893).

Л. Рютимейер (Rüttimeyer, 1867) и Р. Лидеккер (Lydekker, 1896) осуществили попытку фаунистического районирования земного шара на основании распределения фаун различной древности. Этот подход позднее был развит Т. Арльдтом (Arldt, 1907), который попытался для каждого зоогеографического региона установить происхождение его фаунистических элементов по геологическим периодам, в течение которых предки современных видов проникали в данный регион. В связи с этим был использован термин «страты» [Schichte] для установления отношений между видами, которые проникли в некоторый регион в течение различных геологических периодов, и страт, соответствующих тем же самым периодам, но в котором предки современных видов сохраняются как окаменелости. Распределение современных и вымерших таксонов по стратам соответствует хронологическому принципу: отсчет ведется со времени появления

в данном регионе первых предковых видов. Подход Ф. Арльда означал признание им одного из ведущих принципов современной биостратиграфии: зависимость пределов распространения стратиграфических подразделений от распространения существовавших биохор (Мейен, 1976). В системе зоогеографических областей Ф. Арльдт различает Австралийскую, Неотропическую и Мадагаскарскую, как сохранившие наиболее древнюю фауну мелового и палеогенового возрастов и входящие в Палеогейское царство; неогенового возраста Эфиопскую и Восточную области, входящие в Мезогейское царство; постплиоценового возраста Голарктическую область, входящую в Кайногейское царство [Käno-gäisches Reich]. Сходным образом П.Ю. Шмидт (1950) полагает, что четыре исторические стадии приспособления охотоморских рыб к холоду представляют в то же время четыре его зоогеографические подобласти [согласно современным взглядам (см. Кафанов, 1991), фауна почти всего Охотского моря, за исключением его крайней юго-западной части, относится к единой Берингийской подобласти Северотихоокеанской биогеографической области].



Рис. 6. Альфред Уоллес (1823-1913).

Идеи Л. Рютимейера (Rüttimeyer, 1867) и Р. Лидеккера (Lydekker, 1896) трансформировались впоследствии в концепцию «типа фаун» или «фаунистического (флористического, биотического) комплекса», понимаемую, впрочем, очень по разному (см. Семёнов, 1986)<sup>28</sup>.

<sup>28</sup> Я рассматриваю здесь понятие «биотический комплекс» исключительно в аспекте биотической биогеографии. В ландшафтно-биономической биогеографии считается очевидным (например: Тупикова и др., 1984), что каждый фаунистический комплекс представлен специфическим спектром жизненных форм; в условиях сходных типов ландшафтов на географически удаленных территориях формируются фаунистические комплексы, сходные по набору жизненных форм, но глубоко различные по видовому составу. В.В. Кучерук (1959) использует зональный подход к выделению фаунистических комплексов. В биоценологии понятие «биотический комплекс» также имеет определенно иной смысл (Зенкевич, 1947; Дубровский, Кулик, 1979).

В отечественную литературу термин «тип фауны» ввел Б.К. Штегман (1936, 1938). Хотя он не дал ему однозначного толкования, из контекста понятно, что «тип фауны» — это самостоятельные и не поддающиеся объединению в более крупные единицы фаунистические комплексы, отличающиеся друг от друга местом происхождения и историей формирования. Чисто зоогеографический термин «подобласть» Б.К. Штегман предлагает заменить названием «тип фауны» (для Палеарктики: сибирский, европейский, средиземноморский, монгольский, тибетский и китайский).

Наибольшее число отечественных зоогеографов (Расс, 1950; Гурьянова, 1957; Кучерук, 1959; Крыжановский, Старобогатов, 1974; Кулик, 1974; Тупикова, 1976; Воронов, 1977; Попов, 1983; Еськов, 1984; Тупикова и др., 1984; Чернов, 1984а; Семёнов, 1986; и мн. др.) в общем, с теми или иными частными оговорками, следуют определению «фаунистического комплекса», данному Г.В. Никольским: «Группа видов, связанная общностью своего географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне..., к условиям которой виды, слагающие комплекс, и приспособлены» (Никольский, 1947; цит. по: 1953, с. 66; см. также: Никольский, 1951). Подобные представления, впрочем, иногда принимают экстравагантный с современных позиций характер. Так, по А.Н. Голикову (Golikov, Tzvetkova, 1972; Голиков, 1980, с. 119): «...закономерные изменения характера водных масс и их слоев предопределяют формообразование отдельных видов и целых экосистем и индуцируют их...» (критику подобных воззрений см. Кафанов, 1981). К понятию «биотический (фаунистический) комплекс» у Г.В. Никольского весьма близко понятие «историческая свита растительности» (Зозулин, 1957, с. 14): «Исторические свиты растительности объединяют виды, сформировавшиеся в прошлом в сложные растительные группировки на определенной площади, под влиянием определенных условий среды и имеющие миграционную общность при заселении новой территории». Аналогом «исторических свит растительности» в ландшафтно-бионической биогеографии можно считать «фратрии растительных формаций» (Сочава, 1944а) — совокупности родственных формаций, происходящих от одного общего корня под воздействием сложно изменявшейся физико-географической обстановки, несмотря на различие образовавшихся биологических и экологических форм.

Повторяя Б.К. Штегмана (1936, 1938), ряд авторов (Reinig, 1937, 1950; Voous, 1960; Матвеев, 1971; Jong, 1972, 1974; Варга, 1976) в качестве основных структур зоогеографии рассматривают не региональные единицы зоогеографического районирования, а динамически изменяющиеся во времени и пространстве «типы фауны» или «фаунистические круги» [Faunenkreise] (Lattin, 1957, 1967). Разработанный Г. Де-Латтином (l. c.) метод фаунистических центров (кругов) заключается в разделении исследуемой территории на участки, к которым приурочены локусы возникновения видов, составляющих единый «фаунистический элемент». З. Варга (Varga, 1977) предлагает метод выделения «ядер ареалов» [«Area-nuclei»], заключающийся в сравнительном анализе ареалов локально распространенных монотипических («моноцентрических») видов, политипических видов, состоящих из ряда моноцентрических подвидов, и групп близкородственных видов, образованных моноцентрическими видами. Сгущения «ядер ареалов», отвечающие центрам разнообразия крупных родов, рассматриваются как центры распространения или сохранения и дифференциации фаун. Все виды и подвиды, имеющие совпадающие центры распространения, объединяются в «фаунистический тип», или «фаунистический круг». Метод фаунистических центров Г. Де-Латтина (Lattin, 1967) пытается реализовать Ю.А. Мекаев (1987) при выделении зоогеографических комплексов Евразии на примере распространения насекомоядных и грызунов.

Между тем современные и вымершие биоты гетеротопны и гетерохронны, что было ясно уже Ч. Лайелю (Lyell, 1830-1833; см.: главу 6), Э. Форбсу (Forbes, 1846), А. Декандолю (Candolle, 1855) и А. Уоллесу (Wallace, 1876). Процессы становления и диверсификации биот протекали на фоне образования новых таксонов, вымирания старых, адаптации, расселения и замещения исходных флоро-фаунистических элементов. Лошадиные, например, возникли в эоцене в Северной Америке, проникли в Старый Свет, но в самой Америке вымерли, и появились здесь опять лишь во времена Конкисты (Simpson, 1951). Аналогичным образом ископаемые остатки мух це-це (Glossinidae) и близких к ним вымерших Eophlebotomyiidae обнаружены только в Северной Америке, где ныне, как известно, мухи це-це отсутствуют (Еськов, 1984). Именно поэтому Л.С. Берг (1949, 1962) говорит о необходимости выделения особого — переходного — типа зоогеографических областей для территорий и речных бассейнов, в которых рыбные сообщества включают таксоны рыб, вселившихся сюда из разных

географических центров происхождения и имеющих разный геологический возраст. При этом биоценоз и другие комплексы организмов, конечно, тоже имеют свою историю и составлены автохтонными (термин Candolle, 1855) и аллохтонными географическими элементами (см. Чернов, 1984б; Камшилов, 1979). Понятие «гетеротопность», наверное, не требует особых пояснений, поскольку ясно, что при расселении отдельных таксонов и целых биот происходило объединение в одном месте видов, имеющих разное географическое происхождение.

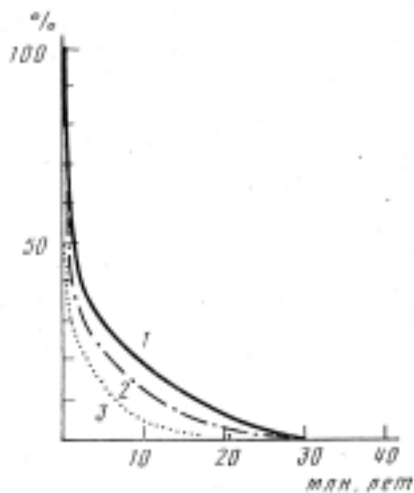


Рис. 7. Изменение относительного количества сохранившихся доныне видов двустворчатых моллюсков в неогеновых региональных малакофаунах тихоокеанского побережья Северной Америки (по данным *Bernard, 1983* и *Coan et al., 2000* из: *Кафанов, 1987, рис. 3*).

Регионы: 1 — 65-40, 2 — 40-20, 3 — 20-0° с. ш. По оси абсцисс — геологическое время, млн. лет; по оси ординат — доля сохранившихся доныне видов, %.

Гетерохронность фаун современных двустворчатых моллюсков северной Пацифики показана мной (Кафанов, 1987) с помощью метода лайелевых процентов (см. Кафанов, 1997). Гетерохронность [heterochroneity], в отличие от имеющих более частные значения этого термина (Petuch, 1982; Zensmeister, Feldmann, 1984), я понимаю как наличие и взаимовлияние в фаунах, флорах, биотах и сообществах видов (любых таксонов), имеющих разный эволюционный возраст. Закономерные изменения относительного количества сохранившихся доныне видов двустворчатых моллюсков в неогеновых региональных малакофаунах тихоокеанского побережья Северной Америки (рис. 7) статистически значимы (табл. 1) и указывают на то, что ныне и в любой этап неогеновой истории эти локальные фауны составлены видами, имеющими разный эволюционный возраст. Гетерохронность имеет выраженный широтный градиент, при котором доля видов, имеющих больший эволюционный возраст, увеличивается в направлении от тропиков к полярным областям (но не в самих полярных областях), что может рассматриваться как прямое подтверждение «теории оттесненных реликтов» (см. Гептнер, 1936). Яркие примеры гетеротопности современных биот дают современные антропогенные интродукции, при которых намеренно или непреднамеренно завезенные виды натурализуются в 10-35% случаев (Loore, Mueller-Dombois, 1989; Lodge, 1993 — обзор).

Под генетической общностью биоты или биотического комплекса следует понимать общие пути их становления и развития на определенном участке поверхности Земли, но

вовсе не автохтонность и автархичность (одновременность появления всего комплекса) слагающих их компонентов<sup>29</sup>. Автохтонные и/или аллохтонные элементы биоты или биотического комплекса образуют их географические (или биотические) элементы. Это понятие широко распространено в географии растений, начиная, пожалуй, с Брокман-Ерош (Brockmann-Jerosch, 1903), хотя вполне намечилось уже у А. Декандоля (Candolle, 1855) и А. Энглера (Engler, 1879, 1882), а в зоогеографии — у Э. Форбса (Forbes, 1846). Ж. Браун-Бланке (Braun-

Таблица 1. Статистические показатели зависимости  $S_t = S_0 e^{-kt}$  между числом сохранившихся доныне видов ( $S_t$ ) и геологическим возрастом ( $t$ , млн. лет) в неогеновых малакофаунах тихоокеанского побережья Северной Америки (из: *Кафанов, 1987, табл. 2*)

Параметры связи	Широтные градусы, ° с. ш.			
	65-50	50-40	40-20	20-0
$S_0$	208,2	180,7	489,7	294,2
$K \pm m_{95}$	0,1672±0,0540	0,1610±0,0646	0,1768±0,0485	0,1960±0,0733
$r$	-0,984	-0,976	-0,989	-0,979

Примечание. Параметры связи:  $r$  — коэффициент корреляции;  $K \pm m_{95}$  — «константы вымирания» (приведены 95%-ные доверительные интервалы);  $S_0$  — аппроксимированное среднее число видов в современных региональных малакофаунах.

<sup>29</sup> Аналогичным образом в ландшафтоведении: «Под генетической однородностью ландшафта следует понимать общие пути его развития, а вовсе не одновременность появления всего комплекса слагающих его элементов» (Калесник, 1959, с. 9).



Blanquet, 1919) определяет «ботанико-географический элемент» как совокупность таксономических единиц, относящихся к одному и тому же типу ареала<sup>30</sup>. Такую же точку зрения принимает А.Г. Воронов (1980), говоря о географических элементах флоры и фауны<sup>31</sup>. Примечательно, что во 2-м издании своей замечательной «Флоры Кавказа» А.А. Гроссгейм (1939-1967) не приводит для видов сведений об их общем распространении, ограничиваясь приведением для каждого вида лишь типа его географического элемента. Линии, соединяющие местонахождения с равным числом одних и тех же биотических элементов иногда именуют «изопорами» [Isopore] (Lattin, 1967) (рис. 8). Широкое распространение у фитогеографов получил в последнее время так называемый «метод биогеографических координат», который предполагает выделение групп долготных и широтных географических элементов флоры (Юрцев, 1968; Юрцев и др., 1979)<sup>32</sup> (табл. 2). При этом, правда, обычно допускают смешение широтно-зонального и флористического принципов районирования.

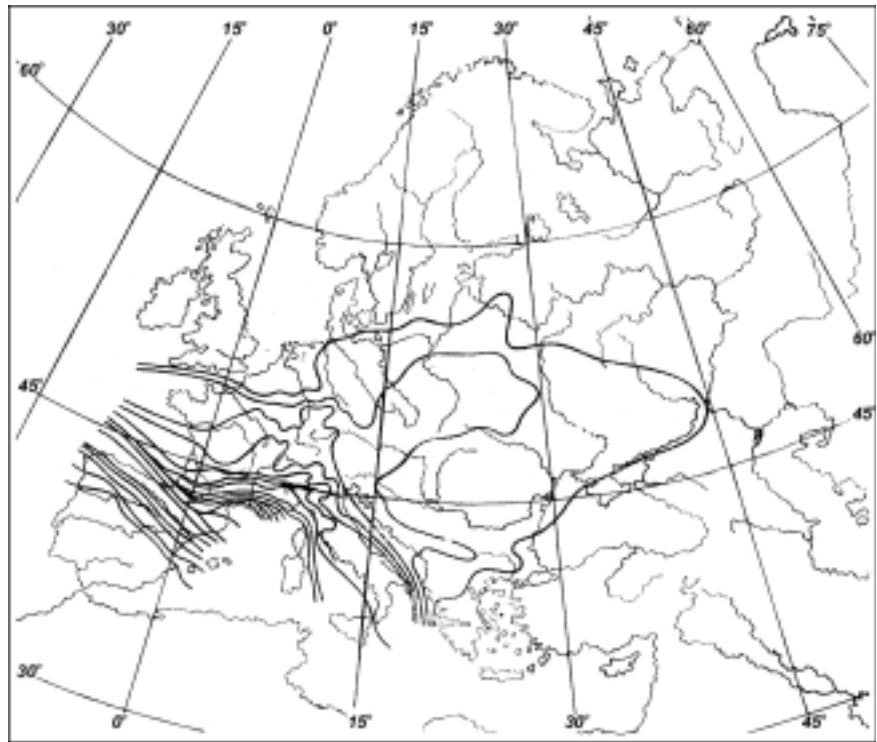


Рис. 8. Изопоры для атлантическо-средиземноморских дневных бабочек (no Lattin, 1967 uz: Bănărescu, 1975, fig. 28). Пояснения в тексте.

Биотические комплексы содержат, как правило, разные географические элементы биоты, что отмечает и сам Г.В. Никольский (1953, с. 73): «...Ихтиофауна бассейнов отдельных рек... слагается из представителей различных комплексов. Пожалуй, среди рек нашей страны только ихтиофауна некоторых рек Центральной Азии состоит сейчас из представителей одного фаунистического комплекса». Это в принципе противоречит данному им же определению «фаунистического комплекса» и заставляет строго различать это понятие и понятие «географический элемент» фауны (флоры или биоты). Е.К. Сычевская (1989, с. 116) на примере пресноводной ихтиофауны неогена Монголии убедительно показала, что «...вопреки своим исходным посылкам, теория фаунистических комплексов [Г.В. Никольского] объединяет формы не по общности возникновения, а по общности участия в той или иной реально существующей устойчивой ассоциации, хотя и этот принцип выдерживается не очень последовательно...»

Гетеротопность и гетерохронность биоты заставляет отказаться от внесения какого-либо моногенетического содержания в понятие «биотический комплекс». Последний можно определять как множество таксонов в хорологическом контуре, где каждый из таксонов имеет свою собственную судьбу в пространстве и во времени. В этом смысле понятие «биотичес-

<sup>30</sup> А.Хайек (Hayek, 1926) называет такие совокупности «геоэлементами» или «типами геоэлементов».

<sup>31</sup> Разумеется, в составе биоты возможно выделение и иных элементов, помимо географических: генетических (по месту происхождения), миграционных (по территориям, откуда происходила миграция), исторических (по времени появления на данной территории), ценологических (по приуроченности к тем или иным типам растительности), биоморфические (по приуроченности к тем или иным жизненным формам), экологические (по приуроченности к тем или иным экологическим типам растений) (Лавренко, Свешникова, 1967). Это же, по-видимому, подразумевает и В.Г. Гептнер (1936, с. 287): «Под *ареалом* или *областью распространения* понимается пространство, занятое на поверхности земного шара каким-либо видом или группой животных. Это могут быть единства систематические (род, семейство, отряд, подвид), экологические («степные», «лесные», «глубоководные» формы) или зоогеографические («эфиопские», «индийские», «сибирские»)».

<sup>32</sup> Сходный подход на примере донной фауны Балтийского моря развивает А. Ярвекюльг (1979, табл. 21). См. также: Гордков, 1984.

Таблица 2. Спектр географических элементов флоры сосудистых растений побережья Тауйской губы (северная часть Охотского моря (из: Хорева и др., в печати)

		Широтные подгруппы								
		А	МА	АА	ГА	ГАМ	АБ	Б	Всего	%
Долготные подгруппы	Пл			1			5	65	71	6.5
	Ц	9	19	55	29	27	40	131	315	28.9
	СбСАм	1	2	3	3	5	1	6	21	1.9
	ВСбСАм	1		2	3	4	4	9	23	2.1
	Еаз	2	2	7	4	5	9	89	118	10.8
	Сб	1	1	4	5	4	3	29	47	4.3
	ВСб	1	8	6	15	17	8	80	135	12.3
	СВА				21				21	1.9
	ЕАззСАм		6	5	4	8	12	14	49	4.5
	СбзСАм	2	7	9	6	4	3		31	2.8
	ДВ					4	1	36	41	3.8
	Ох				4	2		7	13	1.2
	ЗОх							8	8	0.7
	ВОх		1		7	2		10	20	1.8
	ОхЧук	1	4		9	2		1	17	1.6
	ОхКол				5			1	6	0.5
	Маг				14				14	1.3
	ВСбзСАм	1	16	11	7	9	7	6	57	5.2
	ДВзСАм		1	3		2	5	21	32	2.9
	ОЧзСАм	1	16	2	4	2	1	9	35	3.2
	ДВСАм			1	1		2	14	18	1.6
Всего	20	83	109	141	97	106	536	1092		
%	1.8	7.6	10.0	12.9	8.9	9.7	49.0		100	

Примечание. Широтные подгруппы видов: А – арктические, МА – метаарктические, АА – арктоальпийские, ГА – гипоарктические, ГАМ – гипоаркто-монтанные, АБ – аркто-бореальные, включая арктобореально-монтанные, Б – бореальные. Долготные подгруппы видов: Пл – плурирегиональные, Ц – циркумполярные, СбСАм – сибирско-североамериканские, ВСбСАм – восточносибирско-североамериканские, Еаз – евразийские, Сб – сибирско-дальневосточные, ВСб – восточносибирско-дальневосточные, СВА – эндемы Северо-Востока Азии, ЕАззСАм – евразийско-западноевропейские, СбзСАм – сибирско-западноевропейские, ДВ – дальневосточные, Ох – охотские (охотско-камчатские), ЗОх – западноохотские, ВОх – восточноохотские, ОхЧук – охотско-чукотские, ОхКол – охотско-колымские, Маг – эндемы Северной Охотки, ВСбзСАм – восточносибирско-западноевропейские, ДВзСАм – дальневосточно-западноевропейские, ОЧзСАм – охотско-чукотско-западноевропейские, ДВСАм – дальневосточно-североамериканские.

кий комплекс» является хронологическим эквивалентом понятий «флора», «фауна» и «биота». Следует обратить внимание на некоторую противоречивость понятий «биотический комплекс» и «биотическая единица» у А.Н. Миронова. В работах 1987, 1990, 2002 и 2004 гг. он понимает под «биокомплексом» совокупность живых особей, а «биотической единицей» именуется композиция таксонов. Лишь в работе 1999 г. он (Миронов, 1999) определяет «биокомплекс» как композицию таксонов, от чего в последующем (Миронов, 2002, Миронов и др., 2002) отказывается. Определение «биотического комплекса» как совокупности живых организмов занимает в концепции А.Н. Миронова ключевую позицию, позволяя ему, вслед за С.М. Разумовским (1981, 1999), полагать, что сукцессионные системы и биотические комплексы территориально совпадают друг с другом (см. **раздел 4.5**).

## 2.5. Концепция биоценоза

Чтобы по возможности избежать неизбежной субъективности в отдельных существующих трактовках понятия «биоценоз» (Dahl, 1921; Верещагин, 1923; Резвой, 1924; Hesse, 1924; Карзинкин, 1926; Palmgren, 1930 – обзор; Беклемишев, 1931; Станчинский, 1933; Thienemann, 1939 – обзор; Allee et al., 1949; Hesse et al., 1951; Арнольди, Арнольди, 1963; Соболев, 1966;



Рис. 9. Карл Мёбиус (1825-1908).

Чеснова, 1970; Несис, 1977; Christiansen, Fenchell, 1977; Новиков, 1980; Kölmel, 1981; Миркин, 1985 и Миркин, Наумова, 1997 – история дискуссий о концепции «фитоценоза»<sup>33</sup>), обратимся непосредственно к первоисточнику<sup>34</sup>. Сделать это тем более позволительно, поскольку работа К. Мёбиуса (Möbius, 1877b, S. 75-77) (рис. 9, 10) об устрицах и устричном хозяйстве Шлезвиг-Гольштейнии давно стала библиографической редкостью: «Каждая устричная банка в определенной степени представляет собой сообщество живых существ, подборку видов и определенное количество индивидуумов, которые как раз на этом месте находят все условия для своего появления и жизни, т.е. соответствующую почву, достаточное питание, надлежащее со-

держание солей и подходящую, благоприятную для своего развития, температуру.

Каждый живущий здесь вид представлен тем оптимальным количеством индивидуумов, которые при данных условиях смогли здесь появиться, поскольку у всех видов число зрелых индивидуумов каждого периода размножения меньше, чем количество воспроизводимых зародышей.

Совокупность вырастающих индивидуумов всех живущих в одном районе видов – это остаток от всех зародышей предыдущего периода размножения [Здесь К. Мёбиус определенно подчеркивает **историчность** биоценоза; в другой работе (Möbius,



Рис. 10. Титульный лист книги К. Мёбиуса «Устрицы и устричное хозяйство» (1877).

<sup>33</sup> Впервые понятие «фитоценоз» было применено И.К. Пачоским (1915) для «чистых зарослей» (образованных одним видом растений); А. Флёров и Б. Федченко (1902, с. 10) использовали в этом смысле понятие «растительная семья». В современном понимании термин «фитоценоз» впервые введен В.Н. Сукачевым (1918) и Г. Гамсом (Gams, 1918).

<sup>34</sup> В аналогичном смысле понятие «животное сообщество» [Thiergemeinschaft], однако без каких-либо пояснений, К. Мёбиус использовал годом ранее (Möbius, 1877a). Предшественниками концепции «биоценоза» К. Мёбиуса в полной мере можно считать Й. Лоренца (Lorenz, 1863) и Г. Йегера (Jäger, 1874), причем первый вводит даже специальное понятие «Region eines Organismen» как территориальное объединение взаимодействующих организмов. Замечу, что, вероятно, именно неоднозначность понимания «биоценоза» разными авторами привела в последние годы почти повсеместно к замене этого вполне рационального понятия термином свободного пользования «сообщество» [community], который не считают нужным даже как-то определять. Впрочем, из приведенного ниже определения биоценоза очевидно, что сам К. Мёбиус считал понятия «биоценоз» и [жизненное] «сообщество» полными синонимами. 3-й Международный ботанический конгресс, состоявшийся 14-22 мая 1910 г. в Брюсселе (Flahault, Schröter, 1910), в директивном порядке счел «биоценоз» синонимом «сообщества» [groupement] для обозначения любой естественной биоценологической единицы, назависимо от ее строения и конструктивного порядка; решением этого же конгресса было узаконено подразделение экологии на «аутэкология» и «синэкологию». Термин «биоценология» становится при этом излишним, хотя он приобрел очень широкое распространение в современной литературе.

1904) он прямо говорит об изменениях биоценозов Европы, совершившихся при изменении внешних условий в геологическом времени – А.К.]. Этот остаток созревших зародышей – тот определенный квантум жизни, который проявляется в определенном количестве индивидуумов и который, как и вся жизнь, благодаря размножению поддерживает себя.

Наука еще не обладает термином для обозначения подобного сообщества живых существ, соответствующего средним жизненным условиям количества видов и индивидуумов, которые обуславливают друг друга и, благодаря размножению, длительно сохраняются в данной области. Я называю такое сообщество *биоценозом*, или *жизненным сообществом*.

Любое изменение какого-либо фактора биоценоза вызывает изменение других факторов. Если какое-либо из внешних условий обитания продолжительное время отклоняется от своего предыдущего среднего значения, то преобразуется весь биоценоз; он изменяется также и в том случае, если вследствие влияния человека численность индивидуумов соответствующего вида падает или увеличивается или же какой-то вид исчезает полностью, или же в сообщество проникает новый вид».

[«Jede Austernbank ist gewissermassen eine Gemeinde lebender Wesen, eine Auswahl von Arten und eine Summe von Individuen, welche gerade auf dieser Stelle alle Bedingungen für ihre Entstehung und Erhaltung finden, also den passenden Boden, hinreichende Nahrung, gehörigen Salzgehalt und erträgliche und entwicklungsgünstige Temperaturen.

Jede daselbst wohnende Art ist durch die grösste Zahl von Individuen vertreten, die sich den vorhandenen Umständen gemäss ausbilden konnten; denn bei allen Arten ist die Zahl der ausgereiften Individuen jeder Fortpflanzungsperiode kleiner, als die Summe der erzeugten Keime war.

Die Gesamtheit der herangewachsenen Individuen aller in einem Gebiet zusammenwohnenden Arten ist der übriggebliebene Rest aller Keime der vorhergegangenen Brutperiode. Dieser Rest der ausgereiften Keime ist ein gewisses Quantum Leben, welches in einer gewissen Summe von Individuen auftritt und welches, wie alles Leben, durch Fortpflanzung Dauer gewinnt.

Die Wissenschaft besitzt noch kein Wort für eine solche Gemeinschaft von lebenden Wesen, für eine den durchschnittlichen äusseren Lebensverhältnissen entsprechende Auswahl und Zahl von Arten und Individuen, welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiete dauernd erhalten. Ich nenne eine solche Gemeinschaft *Biocoenosis* oder *Lebensgemeinde*.

Jede Veränderung irgendeines mitbedingenden Faktors einer Biocönose bewirkt Veränderungen anderer Faktoren derselben. Wenn irgendeine der äusseren Lebensbedingungen längere Zeit von ihrem früheren Mittel abweicht, so gestaltet sich die ganze Biocönose um; sie wird aber auch anders, wenn die Zahl der Individuen einer zugehörigen Art durch Einwirkungen des Menschen sinkt oder steigt, oder wenn eine Art ganz ausscheidet oder eine neue Art in die Lebensgemeinde eintritt»].

Иными словами (Möbius, 1877b, S. 77), «пространство и питание являются самыми первыми основами любого жизненного сообщества» [«Raum und Nahrung gehören zu den ersten Grundlagen jeder Lebensgemeinde»]. Характерно, что еще за 11 лет до появления работы К. Мёбиуса Э.Геккель (Haeckel, 1866), определяя задачи экологии, рассматривал жизненное сообщество как производное дарвиновой борьбы за существование: «Явно, что число и качество всех индивидов, которые живут все вместе на одном месте, должны соотноситься друг с другом, и, явно, каждое изменение отдельного вида в численности и качестве должно проявиться на остальных видах, взаимодействующих с этим видом. То, что эти взаимосвязи всех соседствующих друг с другом организмов крайне важны и что они имеют гораздо большее влияние на изменение и приспособление видов, чем неорганические условия существования, особо подчеркивалось Дарвином» [«Offenbar muss also die Zahl und Qualität aller organischen Individuen, welche an einem und demselben Orte beisammen leben, sich gegenseitig bedingen, und offenbar muss jede Abänderung einer einzelnen Art in Zahl und Qualität auf die übrigen, mit ihr in Wechselwirkung stehenden zurückwirken. Dass diese gegenseitigen Wechselbeziehungen aller benachbarter Organismen äusserts wichtige sind, und dass sie auf die Abänderung und Anpassung der Arten weit mehr Einfluss haben, als die anorganischen Existenz-Bedingungen, ist zuerst von DARWIN mit aller Schärfe hervorgehoben worden.»] (цит. по: Heberer, 1968, S. 180-181). Очевидно, следует согласиться с мнением Дж. Вуджера (Woodger, 1929) о том, что мёбиусов биоценоз обладает определенными чертами, которые нельзя предсказать на основании свойств составляющих его организмов, и представляет своеобразный и более высокий уровень организации, чем организация отдельных особей.

Конечно, модель биоценоза в ее первоначальном смысле (Möbius, 1977b) может быть принята только с известными ограничениями и оговорками, поскольку здесь полностью иг-

норируются продуценты<sup>35</sup>. В биологической научной традиции прочно утвердилось представление о включении в биоценоз всех компонентов жизненного сообщества и о прагматической необходимости разделения его на растительную («фитоценоз») и животную («зооценоз») составляющие. Кроме того, допускается рассмотрение биоценоза, состоящего из представителей только одного, достаточно крупного таксона («таксоцен») (Chodorowski, 1959, 1960; Николаев, 1977). Ч. Адамс (Adams, 1913) предложил даже специальную отрасль знаний — «агрегатную экологию», объектом изучения которой является та или иная таксономическая единица или же единица, основанная на семейственном родстве (пчелиный улей, колония шмелей и проч.). Биоценологи при полевых работах практически никогда не оперируют полным видовым набором (включая, например, и бактерий), слагающим конкретный биоценоз, и на самом деле оперируют суммой отдельных таксоценов.

В русской гидробиологической литературе, начиная с С.А. Зернова (1913) и К.М. Дерюгина (1915), ранее было довольно широко распространено понимание биоценоза как совокупности организмов, населяющих одну фацию, под которой, в полном согласии с Й. Вальтером (Walther, 1893-1894), понимался тип основного субстрата, т.е. грунта. С.А. Зернов (l.c.) предпочитал даже именовать биоценозы не по преобладающим видам, а по названиям фаций (биоценозы скал, песка, ракушечника, илистых берегов, мидиевого и фазеолинового ила и проч.). В дальнейшем, однако, К.М. Дерюгин (1928) сам отказался от подобной трактовки, четко разграничивая «биоценоз» и «фацию», и последнее понятие обрело свое исходно биотопическое содержание.

С.И. Лёвушкин (1974; 1975, с. 824), справедливо различая структурно-функциональный и хорологический аспекты изучения биоценоза, предлагает в последнем случае использовать для зооценозов вводимое им новое понятие «экологический фаунистический комплекс»: «...фауна определенного типа местообитания», оконтуренная «...только прямым влиянием экологических факторов...». В биогеографическом отношении мне представляется это излишним, поскольку структурно-функциональный аспект изучения биоценозов является предметом экологии (биоценологии), и в собственно биогеографии структурно-функциональный и хорологический аспекты изучения биоценозов не пересекаются (или, по крайней мере, не должны пересекаться), хотя, конечно, географические закономерности в структурно-функциональной организации биоценозов могут быть предметом самостоятельного биогеографического направления исследований. Вместе с тем следует иметь в виду, что ряд исследователей, даже таких авторитетных как Р. Мак-Артур и Э. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967), не находят существенных отличий биогеографии от экологии, что, конечно, является весьма спорным положением (см. главу 7).

## 2.6. Выводы

Определение места биогеографии в системе наук и раскрытие логики ее внутреннего членения тесно связано с соотношением между объектом и предметом исследования. **Объектом** исследования любой естественно-научной дисциплины служат явления и процессы, на которые направлено познание и которые существуют до и независимо от познания. **Предмет** науки — некоторые существенные стороны, свойства и отношения объекта, которые выявлены в нем в процессе его исследования посредством определенного метода и зафиксированы в определенной знаковой форме. Множественность объектов и предметов биогеографического исследования обуславливают обширность предметной области биогеографии и дифференциацию ее на ряд самостоятельных направлений.

Биотическая и биоценотическая биогеография наиболее надежно различаются типами минимальных, выделяемых в объеме геомериды, объектов исследования. Основным объектом биоценотической и биотической биогеографии является геомерида (Беклемишев, 1928, 1964, 1970, 1994), понимаемая ныне как совокупность организмов, относительный континуум разномасштабных биоценозов, живой покров Земли. Геомерида как наивысший уровень организации живого в качестве соподчиненных объектов включает в себя биоценозы разного пространственного масштаба, вид и надвидовые таксоны, флоры, фауны и биоты. Множества таксонов в хорологическом контуре образуют биотические комплексы, объединяющие элементы генезисных биологических систем. Биотические комплексы гетеротопны и

<sup>35</sup> При этом известны биоценозы (абиссальных глубин, пещер, грунтовых вод и др.), где автохтонные продуценты могут отсутствовать.

гетерохронны – т.е. составлены таксонами, имеющими разное пространственное и историческое происхождение. Эти таксоны представляют географические и другие, выделенные по иным признакам, элементы биоты или биотического комплекса (исторические, миграционные, ценотические, биоморфические, экологические и др.). Отдельные таксоны и/или биотические комплексы являются элементарными объектами биотической биогеографии.

Хорологически очерченные множества организмов, связанных определенными трофическими или иными внутривидовыми отношениями, представляют биоценозы. Тем или иным способом дискретизованные из геомеридного континуума биоценозы в отношении показателей обилия отдельных видов и/или их биоценологических связей являются объектом биоценологии или биоценологической биогеографии в зависимости от масштабов и способов принимаемой дискретизации. В морской биогеографии в этом отношении принимают обычно петерсеново (Petersen, 1914, 1918) понимание биоценоза, и биоценологическое направление имеет здесь уже давние традиции (Зенкевич, 1947). Л.А. Зенкевич (1947) и Е.Ф. Гурьянова (1957) именуют это направление «типологическим», что, по мнению В.Б. Сочавы (1978) вряд ли правильно, поскольку типологией обозначают отнесение множеств к определенным группам с заданными параметрами; «типологического районирования» не существует. При петерсеновом понимании биоценоза представительство прямо пропорционально участию вида в суммарной биомассе, численности или общем потоке энергии в пределах данного трофического уровня.

Нужно, однако, иметь в виду, что, наряду с показателями обилия, в этом случае нередко акцентируют внимание на тех или иных биономических характеристиках (жизненные формы), и тогда биоценоз (хотя чаще биогеоценоз) становится объектом ландшафтно-биономической биогеографии, относящейся к циклу географических наук. Д.Н. Кашкаров (1933, 1938), например, на мой взгляд неправомерно, считает, что структуру биоценоза определяет как раз совокупность жизненных форм, что не исходит из мёбиусова, да и из петерсенова, определения «биоценоза».

Обширность предметной области общей биогеографии обуславливает существование в ней многих вполне самостоятельных направлений, относящихся частью к биологическому циклу наук, частью – к циклу наук о Земле. Специфику и взаимоотношения этих направлений я рассмотрю в последующих главах. Взаимоотношения между объектом и предметом биогеографического исследования ярко проявляются на примере кластерного анализа – одного из основных приемов биогеографических классификаций (см. далее).

# применении кластерного анализа в биогеографи- ческих классификациях<sup>36</sup>

*Ему казалось — на трубе*

*Увидел он Слона.*

*Он посмотрел — то был*

*Чепец,*

*Что вышла жена.*

*И он сказал: «Я в первый раз*

*Узнал, как жизнь сложна».*

Льюис Кэррол

Соотношение между объектом и предметом исследования более подробно рассмотрим на примере биогеографических классификаций, точнее, лишь на одном из многочисленных их методов — кластерном анализе. Методологически важно при этом, что принципы классификации дают существенные основания для выработки биогеографического консенсуса: при сравнении двух классификаций наблюдается некоторое совпадение структуры; методы согласия выявляют элементы структур, общие для двух классификаций; это может дать некий суммарный индекс совпадения исходных классификаций (Inglis, 1970; Faith, 1988). Именно логическая согласованность классификационных приемов определяет существенную методологическую разработанность викариантной биогеографии, в которой кластерный анализ играет определяющую роль (см. **Введение**).

Кластерный анализ (см.: Constantinescu, 1967; Williams, 1971; Duran, Odell, 1974, рус. Дюран, Оделл, 1977; Мандель, 1988; Прикладная..., 1989; Факторный..., 1989; Backer, 1995; Everitt et al., 2001) широко распространен в биологии, особенно в систематике и биогеографии, по двум причинам. Первая из них объективная: кластеризация — один из методов классификации, а классификация как раз и является одной из основных задач названных дисциплин. Здесь относительно чаще, чем в других науках, кластеризация выступает не только (и даже не столько) как метод, но и как цель научного исследования; построение дендрограмм, предвосхищенное П.С. Палласом (Pallas, 1766), является наиболее распространенным способом представления филогенетических отношений. Вторая причина субъективная: благодаря относительной простоте вычислительных процедур и наглядности получаемых результатов кластеризация для биологов и географов оказывается наиболее доступным способом получения биостатистических результатов безотносительно их истинности, а также естественности и единственности построенной схемы классификации. При этом гарантией успеха нередко считается сам факт использования формальных математических методов без учета корректности их применения в том или ином случае, допущений и ограничений, положенных в их основу, требований к вводимым в процедуру исходным данным и возможностей интерпретации получаемых на выходе результатов.

Слегка перефразируя Р. Маргалефа (Margalef, 1968), можно сказать, что любой исследователь может быть благодарен математическим методам анализа за то, что они бросают тонкий покров респектабельности на якобы дискредитированный метод разумной аналогии. Некритический пиетет перед модными формальными конструкциями и безраздельная вера в непогрешимость результатов, полученных по «сложным» формулам, часто приводят к результатам, не отвечающим существу и содержательному смыслу поставленной задачи, хотя и позволяют получать спекуляции все более высокого порядка. Кроме того, стремление к компьютерной алгоритмизации заставляет переводить (эксплицировать) на количественный язык не всегда однозначно понимаемые качественные характеристики, в результате чего на выходе зачастую увеличивается не информация, а энтропия (Баранцев, 1989, с. 76).

В настоящее время в прикладной статистике — научной дисциплине, призванной разрабатывать методологию и методику

- 3.1. Формирование множеств и проблемы биогеографической мерономии
- 3.2. Измерение сходства между объектами и влияние видового богатства на результаты кластеризации
- 3.3. Алгоритмы кластеризации и иерархизация как способ организации памяти
- 3.4. Выводы

<sup>36</sup> Кафанов и др. (2004). Приведено здесь с согласия соавторов с некоторыми изменениями.

обработки данных и интерпретации результатов, – можно выделить три подхода: алгоритмический, аппроксимационный и теоретико-вероятностный (Айвазян и др., 1983; Миркин, 1989). Каждый из этих подходов предъявляет свои требования к объему предварительных знаний об изучаемом явлении и каждый из них характеризуется своими мощностью и границами интерпретации. С этой точки зрения, несомненно, наиболее богатые возможности предоставляет теоретико-вероятностный подход, но он же предъявляет и очень жесткие требования к характеристикам самих анализируемых данных. Если эти требования хоть в чем-то не выполняются, «...то выводы, полученные на основе теоретико-вероятностной модели, будут точными и объективными только по форме» (Миркин, 1989, с. 8). Методы кластерного анализа в большинстве своем реализуют два первых подхода, и лишь небольшая часть из них и в относительно небольшом количестве приложений может рассматриваться в рамках теоретико-вероятностной концептуальной схемы. Принято различать также два способа порождения исходных данных (Айвазян и др., 1983). При первом определяются выборка и генеральная совокупность, а полученные результаты описываются в рамках той или иной вероятностной модели. Для данных второго типа оказываются затруднительными как определение генеральной совокупности, так и вероятностная интерпретация выводов. При выборе способов обработки такой информации большое значение имеют существо и содержательный смысл решаемой задачи. Отметим, что исходные данные, используемые систематиками и биогеографами, в подавляющем большинстве случаев порождаются по второму типу. Именно поэтому здесь так велика доля алгоритмических и аппроксимационных методов.

Как сказано выше, особое пристрастие биологи и географы питают к иерархическим методам кластеризации. Методы эти довольно разнообразны, конкретный результат сильно зависит от выбранной методики, и зависимость эта тем сильнее, чем менее явно изучаемая совокупность разделяется на группы объектов. Поэтому результаты кластеризации могут быть дискуссионны и часто служат лишь подспорьем для содержательного анализа. Сами по себе методы кластерного анализа в большинстве случаев не могут дать (Тюрин, Макаров, 1998), а как следует из изложенного выше, и не должны давать каких-либо способов проверки статистических гипотез об адекватности полученных классификаций.

Вместе с тем кластеризация по сути дела стала рутинной процедурой практически любого биогеографического районирования (обзоры см.: Rohlf, 1970; Peters, 1971; Frenkel, Harrison, 1974; Куприянова, 1977; Pielou, 1979; Андреев, 1980; Неронов, 1980; Crovello, 1981; Песенко, 1982; Feoli, Ganis, 1984; Computers..., 1986; Birks, 1987; Kent, Coker, 1992; Kent et al., 1997; Armitage et al., 2000) и нередко даже считается исходным приемом при любых биогеографических построениях (например: Малышев, 1987б; Песенко, 1991а). Поэтому, рискуя быть обвиненным в банальности полученных выводов, остановлюсь здесь все же на некоторых методологических и методических проблемах, которые возникают при применении кластерного анализа в биогеографических исследованиях.

В решении любой задачи классификации можно выделить три последовательных этапа (Sneath, Sokal, 1973; Андреев, 1980; Мандель, 1988): 1) формирование множества классифицируемых объектов и множества признаков классификации; 2) определение способа измерения сходства или подобия изучаемых объектов; 3) выбор процедуры классификации (кластеризации) как способа выделения подмножеств из исходного множества объектов<sup>37</sup>. Проблемам, возникающим на каждом из этих этапов, посвящены три следующих раздела.

### 3.1. Формирование множеств и проблемы биогеографической мерономии<sup>38</sup>

Согласно «Логическому словарю» Н.И. Кондакова, классификация – это «распределение предметов какого-либо рода на классы согласно наиболее существенным признакам, присущим предметам данного рода и отличающим их от предметов других родов...» (Кондаков, 1971, с. 214). Соответственно процесс классификации включает процедуры мерономии и таксономии<sup>39</sup>. «Понятие таксона означает множество объектов, объединенных некоторы-

<sup>37</sup> В наибольшей степени эти этапы характерны для иерархической кластеризации, хотя известны алгоритмы в которых этапы 2 и 3 не разделяются, а окончательная интерпретация числа и состава кластеров определяется самим исследователем (Фукунага, 1979; Айвазян и др., 1989; Справочник ..., 1990).

<sup>38</sup> Тем читателям, которым понятие «мерономия» представляется излишним, мы рекомендуем обратиться к разделу VIII.1 «Сравнение, сходство, соответствие: обсуждение концепций» прекрасного руководства Ю.А. Песенко (1982, с. 119-121).

<sup>39</sup> «Таксономия» – термин Декандоля-отца (Candolle, 1813), «мерономия» – термин С.В. Мейена (1977). К последнему в общем близка по смыслу «архитектоника» Э. Геккеля (Haeckel, 1866).



ми общими признаками. Понятие мерона означает множество частей, принадлежащих этим объектам и обладающим некоторыми общими признаками... Всем объектам таксона свойственна некоторая общая структура, т. е. инвариантная для всех членов таксона совокупность меронов» (Мейен, 1977, с. 29).

Необходимость рассмотрения классификации как последовательности процедур мерономии и таксономии, хотя и в поэтической форме, была обоснована еще И. Гёте<sup>40</sup>. В «Трилогии к учению Говарда об облаках» (Trilogie zu Howards Wolkenlehre, 1831, S. 349)<sup>41</sup> он писал:

«Dich im Unendlichen zu finden,  
Muât unterscheiden und dann verbinden...»      «Ты в бесконечном все поймешь,  
Когда разделишь и подобное сведешь...»  
(пер. А.Э. Барсеговой).

О том же, подразумевая химию, говорит и Мефистофель в «Фаусте»:

«Das wird nachstens schon besser gehen,  
Wenn Ihr lernt alles reduzieren  
Und gehorig klassifizieren»      «О, все пойдет на лад,  
В редукцию<sup>42</sup> лишь надо вникнуть,  
К классификации привыкнуть»  
(пер. Н.А. Холодковского).

Как метко отмечает А.М. Молчанов (1970, с. 77), Лукавому верить нельзя, конечно, ни в одном слове, но здесь, похоже, он сказал правду, хотя и не всю.

Меронами в биогеографии С.В. Мейен (1989, с. 49) считает фито- и зоохории, что, в целом, является значительным упрощением, поскольку в общем случае биогеография имеет дело с двумя рядами объектов: биологическими таксонами и географическими таксонами. В биогеографическом исследовании нас могут интересовать любые свойства и отношения в распределении жизни и живого. Важно, какие свойства и отношения мы примем в качестве основных, наиболее существенных, какие отношения сходства мы положим в основу выделения и объективизации меронов. При множественности возможных целей и задач биогеографической классификации (районирования), бесконечном разнообразии признаков, которые могут быть положены в основу классификации, причиной неопределенности на каждом этапе построения классификации, как афористично замечает Ю.А. Песенко (1991а, с. 57), «является произвольность выбора в нечеткой ситуации». Если разбиение множества на подмножества — формальная операция (в нашем случае — кластеризация), то формирование меронов — содержательная процедура, часто не поддающаяся какой-либо формализации и целиком определяемая целями и задачами исследования. Именно поэтому в биогеографии столь велика роль так называемого «экспертного метода», при котором разбиение объектов на классы производится специалистами на основании их профессионального опыта и интуиции. Уместно отметить, что это является весьма слабым звеном, поскольку наука — это не только достижение некоторого нового результата, но и возможность его многократного воспроизведения. Очевидно, что воспроизведение опыта и интуиции какого-либо выдающегося ученого не представляется тривиальной задачей. Кроме того, наличие у исследователя априорной схемы при классификации явлений, построенной часто по аналогии с ранее проведенными классификациями, играет важную, а часто и определяющую роль (Гусейн-Заде, Тикунов, 1989, с. 119-120).

В одной из древних китайских энциклопедий животные подразделяются на: а) принадлежащих императору, б) набальзамированных, в) прирученных, г) молочных поросят, д) сирен, е) сказочных, ж) бродячих собак, з) включенных в эту классификацию, и) бегающих как сумасшедшие, к) бесчисленных, л) нарисованных самой лучшей верблюжьей кисточкой, м) других, н) тех, которые разби́ли цветочную вазу, о) тех, которые изда́лека напоминают мух (Борхес. Новые расследования)<sup>43</sup>. Данная классификация создана без учета правила де-

<sup>40</sup> Goethes Werke Hamburger Ausgabe. 5. Aufl.. Gedichte und Epen. Bd 1. Hamburg: Christian Wegner Verlag. 1960. 605 S.

<sup>41</sup> Luke Howard (1772-1864) — английский метеоролог, в 1803 г. предложивший классификацию форм облачности. Библиографическую и текстологическую справку по поводу приведенной цитаты дали г-н Манфред Брокман, почетный консул Германии, пастор Лютеранского прихода в г. Владивостоке и г-жа И.А. Барсегова, которым я выражаю самую искреннюю признательность.

<sup>42</sup> Во времена И. Гёте редукция — термин логики, означающий сведение понятий к основным видам, классификация — термин логики, означающий распределение понятий по классам и категориям.

<sup>43</sup> Борхес Х.Л. Проза разных лет: пер. с исп. 2-е изд. М.: Радуга, 1989. 318 с

ления понятий, т. е. не на одном основании, однако при очень большом желании можно составить матрицу сходства, при которой подобная классификация явилась бы результатом кластерного анализа, и поставить полученные классы в отношении иерархичности. Содержательность такой классификации, конечно, вызывает большие сомнения. При более внимательном рассмотрении, однако, оказывается, что результаты некоторых биогеографических классификаций оказываются не менее экзотичными.

Так, Я.И. Старобогатов (1972) методом Престона (Preston, 1962a, b) сравнивает по составу родов и семейств фауны морских крабов: 1) литорали Тонкинского залива, 2) сублиторали Тонкинского залива, 3) литорали Гвинейского залива, 4) сублиторали Гвинейского залива, 5) побережья Израиля (восточный берег Средиземного моря). При компактности матрицы сходства кластерный анализ здесь не потребовался. Тем не менее результаты сравнения показывают, что «пять сравниваемых нами фаун равноценны, являются фаунами пяти самостоятельных областей надобласти тропических и субтропических вод и не могут быть объединены как-либо внутри этой подобласти» (Старобогатов, 1972, с. 357). Подобный вывод, без сомнения, способен шокировать морских биогеографов, хотя при желании можно получить и более впечатляющие результаты при сравнении, например, фаун скалистой и песчаной литорали и верхней сублиторали внутри какой-либо небольшой бухточки любого из морей: здесь вполне велика вероятность того, что на трех сравниваемых участках в силу экологических причин не окажется ни одного общего вида, и с помощью того же метода Престона удастся показать принадлежность фаун сравниваемых участков к трем разным надобластям.

Однако, щадя читателя, ограничусь приведенным число подобных примеров. Замечу лишь, что, скажем, экзотичность этого примера вызвана уже не мерономической ошибкой (признаки, по которым проведена классификация, выбраны автором верно), а неадекватностью выбора множества классифицируемых объектов.

Ю.А.Песенко (1991a, с. 50), алгоритмизируя применение кластерного анализа для целей зоогеографического районирования, на первое место ставит «выделение первичных территориальных или акваториальных единиц и составление списка таксонов (обычно видов) взятой для изучения распространения группы животных, обитающих в каждом первичном выделе». Действительно, чаще всего при биогеографическом районировании используют видовые списки, и матрицы сходства формируют по присутствию-отсутствию тех или иных видов в сравниваемых выделах. Однако для формирования первичных выделов можно использовать, по крайней мере, два подхода<sup>44</sup>. 1). В приведенной выше схеме Ю.А. Песенко видовые списки выступают в качестве математических множеств, характеризующих изначально выделенные геосистемы. 2). Биологически ориентированный биогеограф обычно рассматривает биогеографические выделы как системы, обладающие определенной биологической целостностью, и считает, что такие биосистемы должны выделяться независимо от геосистем, например по изменениям видового богатства (см. Кафанов, 1991; Миронов, 1999; Kafanov et al., 2000; Kafanov, Volvenko, 2001). В этом случае для иллюстрации взаимоотношения биот нужно кластеризовать видовые списки предварительно установленных биотических выделов. Кластеризация видовых списков при двух рассмотренных подходах дает близкие, но не идентичные результаты, указывающие на возможность составления двух различающихся схем районирования (рис. 11). К сказанному в этом разделе можно добавить, что критерием обоснованного выбора наиболее адекватного расчленения служит то, насколько выбираемая операциональная, т. е. логически однородная «единица», допускающая непосредственное сравнение и сопоставление, раскрывает целостные свойства объекта, его структуру и динамику (Муромцев, Гершанович, 1986).

Надеюсь, что приведенные выше примеры убедили читателя в том, что проведению любого алгоритмического метода классификации, в том числе и кластерного анализа, должны предшествовать: а) внимательный отбор множества классифицируемых объектов с точки зрения их сопоставимости, а также б) логически тщательно выверенная и адекватная целям и задачам исследования процедура мерономической экспликации.

<sup>44</sup> Исследователя может интересовать установление как биохор, т. е. групп исходно обозначенных территорий (акваторий) со сходными биотами, так и биотических комплексов, т. е. групп таксонов со сходным распространением.

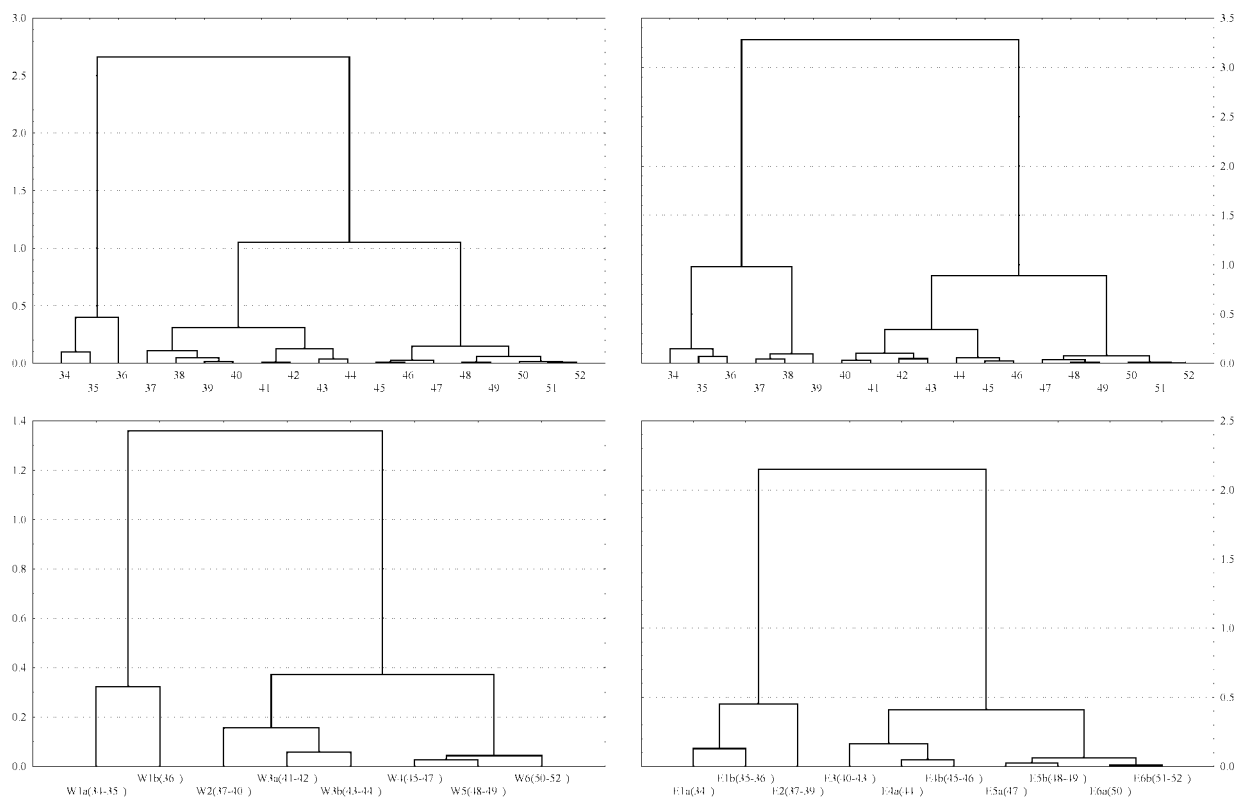


Рис. 11. Кластеризация (метод Уорда – Ward, 1963) ихтиофауны западного (слева) и восточного (справа) побережий Японского моря по видовым спискам, составленным для каждого широтного градуса (дендрограммы вверху рисунка) и для биогеографических выделов, установленных по изменениям видового богатства (дендрограммы внизу рисунка) (по данным: Kafanov et al., 2000).

Латинскими буквами с индексами обозначены биогеографические выделы (в скобках – их широтное протяжение).

### 3.2. Измерение сходства между объектами и влияние видового богатства на результаты кластеризации

Структура отношений сходства на множестве классифицируемых объектов существенным образом зависит от выбора самой меры сходства (Андреев, 1980; Мандель, 1988). При этом в ряде случаев матрица сходства или подобия объектов может задаваться экспертом без использования алгоритмических методов. Вместе с тем в биогеографии, как, впрочем, и в других разделах биологии, географии и геологии, большой популярностью пользуется значительное количество всевозможных показателей, или индексов сходства (Бейли, 1970; Дюран, Оделл, 1977; Андреев, 1980; Песенко, 1982; Мандель, 1988; Воронин, 1985, 1991; Дубров и др., 1998), многие из которых имеют неясные математические свойства.

Остановимся вкратце на методе Престона (Preston, 1962a, b), который получил особенную популярность в работах отечественных биогеографов после того, как Я.И. Старобогатов (1970) воспроизвел таблицу для нахождения показателей различия. В частности, Н.Г. Виноградова (1969) и О.Н. Зезина (1976) используют определенные значения коэффициента Престона и для установления ранга биогеографических подразделений. Вместе с тем адекватность применения метода Престона в сравнительно-биогеографических исследованиях во многих случаях сомнительна. Кроме ограничений, указанных Ю.А. Песенко (1982), замечу, что метод Престона основан на функциональной степенной зависимости видового богатства от площади местообитания. В то же время параметры степенной зависимости имеют выраженный широтный градиент (Connog, McCoy, 1979; Willig, Lyons, 2000; Lomolino, 2001), поскольку видовое богатство существенно зависит от географической широты, а, следовательно, и от температурных условий местообитания (Бешел, 1969; Alexeev, 1982; Кафанов, 1991). Поэтому при сравнении биот климатически различающихся районов критические значения и по-

казатели различия Ф.Престона дают систематически смещенные оценки<sup>45</sup>. Кроме того, для описания зависимости видового богатства от площади дискретных биогеографических выделов более адекватной оказывается гиперболическая модель (см. Кафанов, Жуков, 1993) или другие модели, учитывающие асимптотический характер увеличения видового богатства с увеличением площади местообитания (см. раздел 4.4).

В сравнительной флористике, пожалуй, единственным корректным способом сравнения разновеликих по числу видов флор считается анализ мер включения (Юрцев, Сёмкин, 1980). Множеству полученных с их помощью ориентированных графов придаются самые разные «содержательные» интерпретации. Между тем А.И. Кафанов (1994) с помощью корреляционного и дисперсионного анализа большого объема литературных данных показал, что уровни видового богатства или обилия определяюще влияют на структуры ориентированных графов и, следовательно, меры включения<sup>46</sup>. Напомню, что мера включения — это отношение меры пересечения двух множеств (число общих видов) к мощности одного из них (длина видового списка). Значения, которые принимает это мера, лежат в диапазоне от 0 до 1. Отсутствие включения (0) или полное включение (1) может характеризовать видовой список практически любой длины. В то же время при сопоставлении между собой набора видовых списков среднее значение величин включения в конкретный видовой список существенным образом зависит от его длины — чем он длиннее, тем выше среднее включение. Происходит это вследствие того, что при фиксированном знаменателе (мощность включаемого множества) величина меры включения зависит от числителя — меры пересечения двух сопоставляемых множеств. Чем больше элементов в каждом из них, тем выше вероятность получить большее значение пересечения. Последнее — составная часть многих мер сходства, и меры включения в том числе. Следовательно, поведение пересечения во многом определяет поведение показателей сходства, включения.

Рассмотрим следующий пример. Сгенерируем полный набор видовых списков, длиной, например, не более семи. Всего таких списков, включая нулевой, не содержащий ни одного вида, будет 128. Геометрически они располагаются в вершинах семимерного куба. Используя матрицу пересечений для данного набора, легко получить результат — математическое ожидание (а здесь можно говорить именно о нем, а не о среднем значении, поскольку рассматривается полный набор событий) пересечения какого-либо списка со всеми другими, равно половине длины этого списка. Этот результат никак не связан с числом рассматриваемых видов и справедлив для наборов любой длины, что можно показать аналитически. Однако не стану утомлять читателя излишними математическими выкладками и графиками. Поскольку меры пересечения являются составной частью многих показателей сходства (например Жаккара, Чекановского-Сьёренсена, Кульчинского и др.), их величина также оказывается связанной с числом видов в списке. С ростом последнего возрастает как максимальная величина сходства, так и его среднее значение. Отсюда следует два положения. 1). На дендрограммах (наиболее распространенный способ графического представления матриц сходства, о чем пойдет речь ниже) самые длинные видовые списки будут объединяться в кластеры раньше других, поскольку именно для них возможны максимальные показатели сходства. 2). Если представлять структуру сходства между объектами в виде точек некоторого, обычно двух-трехмерного, пространства, как это делается в алгоритмах многомерного шкалирования, то видовые списки наибольшей длины будут располагаться где-то в центре облака точек, так как для них характерно наибольшее среднее сходство со всеми остальными членами набора видовых списков. Эти положения выполняются с вероятностью 1 для полного набора видовых списков, когда изучаются все вершины  $n$ -мерного ( $n$  — число видов) куба. Если анализируется только часть вершин, что в реальных биогеографических исследованиях происходит практически всегда, то эти положения будут выполняться с определенной вероятностью, зависящей от сопоставляемого набора и следовательно от содержательной части задачи. Кроме того, указанные выше соотношения, и топологические и числовые, справедливы лишь для тех мер сходства, величина которых зависит только от совпадения видов.

<sup>45</sup> Аналогичным образом смещенные оценки возникают при попытках использования метода Престона для сравнения надвидовых таксонов, поскольку оценки сходства существенно зависят от ранга сравниваемых таксонов (Simpson, 1960).

<sup>46</sup> То же ранее отмечал Ю.А. Песенко (1982, с. 212): «Вершины такого графа соединяются стрелками, указывающими включение меньших по длине списков в более длинные... Таким образом, направление стрелки в графе включения указывает лишь на более длинный список из двух списков, сходных между собой выше заданного порога, а не на какие-то отношения...».

Существует целый ряд показателей (см. например, Песенко, 1982), в которых отсутствие некоторого вида в двух списках увеличивает близость этих списков. Иными словами, сходство считается не только по наличию, но и по отсутствию видов. Простейшим, и в тоже время широко применяемым показателем такого рода является расстояние Хэмминга (Миркин, 1980), в основе которого лежит подсчет числа несовпадающих значений признаков. Если бинарные характеристики кодируются в системе 0-1, то это расстояние численно совпадает с квадратом расстояния Евклида. Данный показатель обладает рядом полезных математических свойств (Миркин, 1980). Кроме того, минимальное, максимальное и среднее расстояние Хэмминга внутри полного набора видовых списков не зависит от их длины. Следовательно, в этом случае длина видового списка не будет оказывать влияния на топологию изучаемого набора объектов. Полезно напомнить, что от различий в длине сравниваемых видовых списков зависят индексы флоро-фаунистической общности, равным образом индексы общности зависят и от относительного числа общих видов в сравниваемых списках (Песенко, 1982, рис. 14, 15).

Я полагаю, что изложенные выше соображения должны быть приняты во внимание при содержательной интерпретации получаемых биогеографических классификаций.

### 3.3. Алгоритмы кластеризации и иерархизация как способ организации памяти

Кластеризация как один из методов классификации выступает в качестве одного из способов организации (экономии) нашей памяти (Бонгард, 1967; Розов, 1977, 1984а, б; Митрофанова, 1989). Любой объект можно классифицировать различно в зависимости от осознанных или даже неосознанных целевых установок субъекта познания.

Известно, например (Кнут, 1978; Рейнгольд и др., 1980; Кафанов, Суханов, 1981а, б; Альсведе, Вегенер, 1982), что при иерархически организованной классификационной системе среднее время, затрачиваемое на идентификацию некоего случайно выбранного объекта, пропорционально величине  $\log_2(N)$ , где  $N$  — общее число классов (групп), содержащихся в системе. При линейной, иерархически не упорядоченной системе поиска (последовательным перебором) это среднее время пропорционально величине  $(N - 1) / 2$ . Последнее выражение становится больше, чем  $\log_2(N)$ , при  $N > 6.320$ . Таким образом, при небольшом числе классов ( $N < 7$ ) более эффективна линейно упорядоченная классификационная схема, а при  $N > 7$  — иерархическая схема<sup>47</sup>. На это обстоятельство обращает внимание А.А. Любищев (1923; цит. по: 1982, с. 25), обсуждая принципы построения системы организмов: «Можно было бы ожидать, что так как (при иерархическом понимании системы) дивергенция низших таксономических единиц произошла очень недавно, то всегда легче построить филогению мелких таксономических групп; на самом деле именно в этой области филогения, построенная на изучении систематики, совершенно не удавалась, что признает даже Плате; напротив, небольшие группы всегда легче классифицируются в виде решеток (неправильно называемых периодическими системами), чему примеры мы видим еще у Копа, Шимкевича, Виттенберга; с этим же стоит в связи и явление гомологических рядов, особенно подчеркнутое Вавиловым».

А.А. Богданов (1921, с. 184) выделяет две принципиально отличные друг от друга основные формы организации систем: «централистическую» (= иерархическую) и «скелетную», или ацентрическую. А.А. Любищев (1923) называет последнюю «коррелятивной», или «параметрической» (Любищев, 1965). С развитием системно-структурного подхода в современной науке все больше утверждается мнение об иерархической организации любых систем, особенно биологических (например: Allen, Starr, 1982). Это мнение нередко носит категорическую форму: «Всякая система есть иерархически организованная целостность» (Сочава, 1973, с. 187)<sup>48</sup>. Возможные причины возникновения подобных взглядов будут рассмотрены чуть

<sup>47</sup> Величина  $7 \pm 2$ , в психофизиологии известная как «число Мюллера», определяет предельное количество точно идентифицируемых альтернатив (Татаринов, 1977). Число Мюллера очень часто встречается в человеческой практике: семь дней в неделе, семь цветов радуги, семь нот музыкального звукоряда, семь чудес света, семь греческих мудрецов, семь смертных грехов, семь главных планет в астрологии и мн. др. То же самое характерно не только для европейской, но и для восточной, например, японской, традиции: 7 жизней, 7 сокровищ, 7 цветов, 7 комнат храма, 7 удачливых богов [Ситифукудзин: Дайкоку, Эбису, Бенген, Бися-Монтэн, Дзюродзин, Хотэй и Фукурокудзю], 7 главных дорог, 7 слов стихотворения, использующего алфавит Каңји и мн. др. (Nishio et al., 1971).

<sup>48</sup> Здесь, конечно, следует различать понятия системы, принятые в общей теории систем, и системы-классификации как результат переработки информации, осуществляемый по определенным логическим правилам. О многозначности понятия «иерархия», например, в биологической систематике см.: Васильева (1998).

ниже, пока же заметим, что параметрические системы-классификации давно утвердились в науке, о чем вполне свидетельствуют, в частности, периодическая система элементов Д.И. Менделеева, кристаллографическая система Фёдорова-Шёнфлиса и др. Н.И. Вавилов (1935, с. 120-121), разбирая свой закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, приводит многочисленные примеры периодических систем классификации растений, животных и грибов. Здесь, пожалуй, вполне уместно вспомнить слова К.М. Бэра (цит. по: 1959, с. 370): «...Человек может решать, каким способом он хочет удовлетворить определенную потребность, способ же толкования законов природы зависит от его индивидуальности и степени его образованности». Известны, в частности, попытки построения «на базе структурно-функционального анализа признаков высших таксонов» периодической макросистемы живых организмов без опоры на эволюционную генеалогию (Кузьмин, 1990; см. также: Сафронов, 2001).

Разумеется, развивая представления Р.Мейера (Meuer, 1914), периодическую систему химических элементов Д.И.Менделеева можно с помощью компьютера легко трансформировать в систему иерархическую (рис. 12; задача реализована И.В. Волвенко). При этом, однако, теряется основное – прогностическая ценность и содержание периодического закона: «Физические и химические свойства элементов, проявляющиеся в свойствах простых и слож-

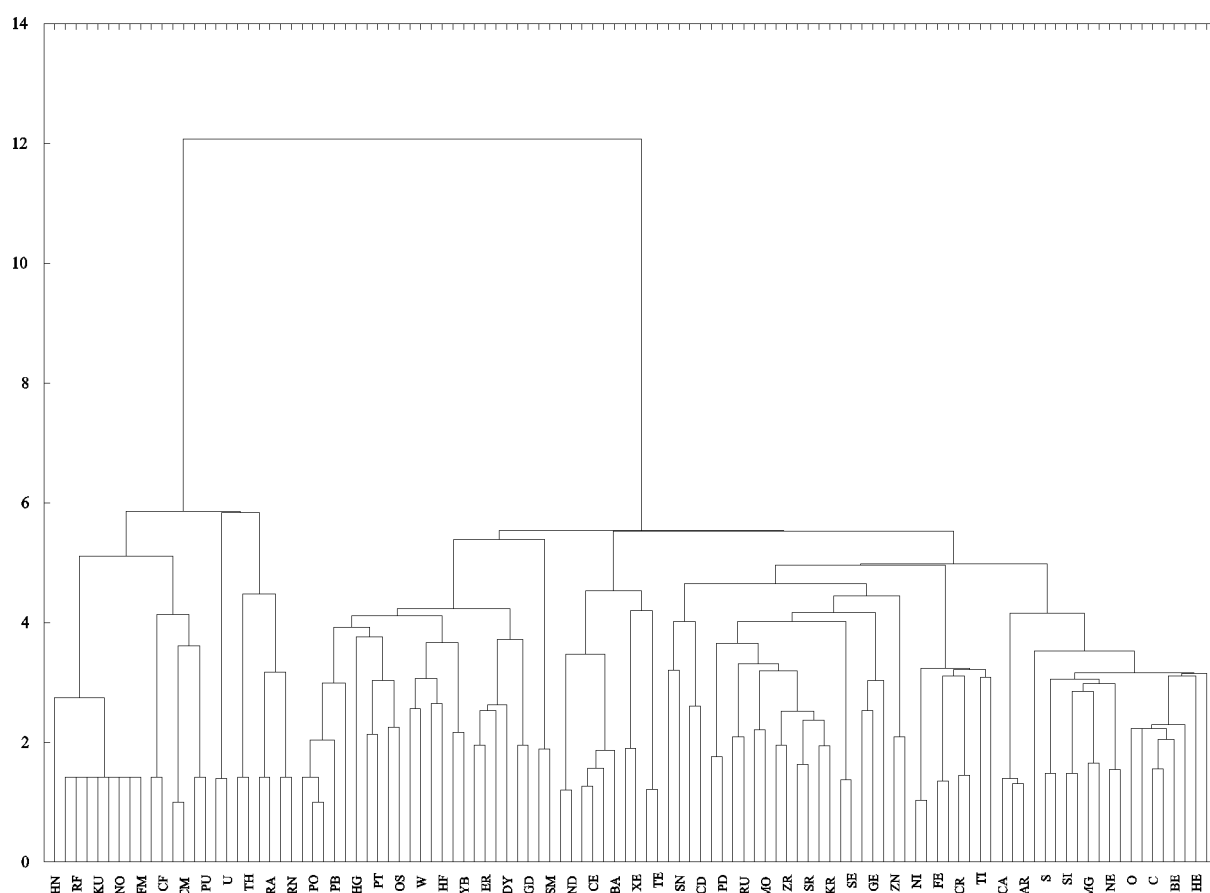


Рис. 12. Периодическая система химических элементов, кластеризованная методом «ближайшего соседа» (single linkage method) по атомным номерам и атомным массам.

По оси абсцисс – химические символы элементов,  
по оси ординат – евклидово расстояние.

ных тел, ими образуемых, стоят в периодической зависимости... от их атомного веса» (цит. по: Глинка, 1985, с. 46). Иерархическое «представление» системы элементов никакой зависимости не выявляет, и кластеры составлены из элементов весьма отдаленного химического сродства. Заметим к тому же, что малые периоды системы Д.И. Менделеева в точности соответствуют числу Мюллера.

Отношения иерархии легко и очень жестко задаются некоторыми методами кластерного анализа даже для объектов, где подобных отношений нет по определению. Приведу два примера (эта задача реализована Е.Э. Борисовцом). В качестве исходных данных выберем точ-

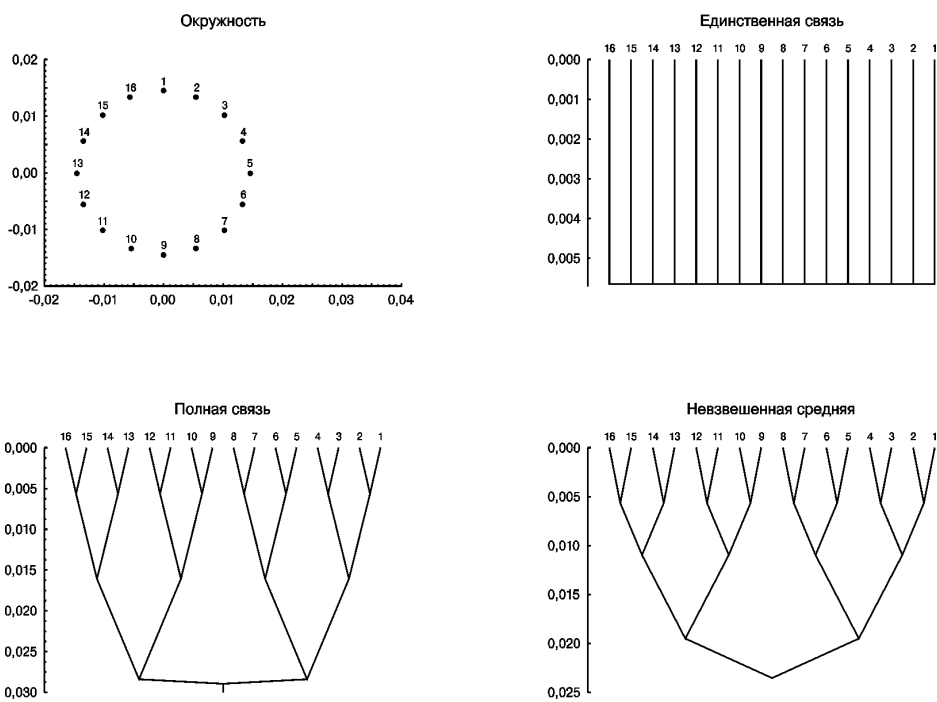


Рис. 13. Иерархическая кластеризация точек, равномерно распределенных по окружности. Пояснения в тексте.

ки, равномерно распределенные на окружности. Таким образом, объект — это точка, его признаки — координаты в декартовой системе координат. Результаты кластеризации этого множества объектов представлены на рис. 13. В качестве показателя различия использовано евклидово расстояние, а иерархическая кластеризация осуществлена каждым из шести наиболее доступных и реализованных во многих статистических пакетах методов (Дюран, Оделл, 1977; Мандель, 1988; Боровиков, Боровиков, 1997; Боровиков, 2001). Как видно из рисунка, исходное множество точек не предполагает никакой иерархии, а результаты анализа показывают, что все методы, кроме одного — ближайшего соседа, эту иерархию нашли. Аналогичные результаты получим, если в качестве исходных данных выберем вершины 4-мерного единичного куба (рис. 14).

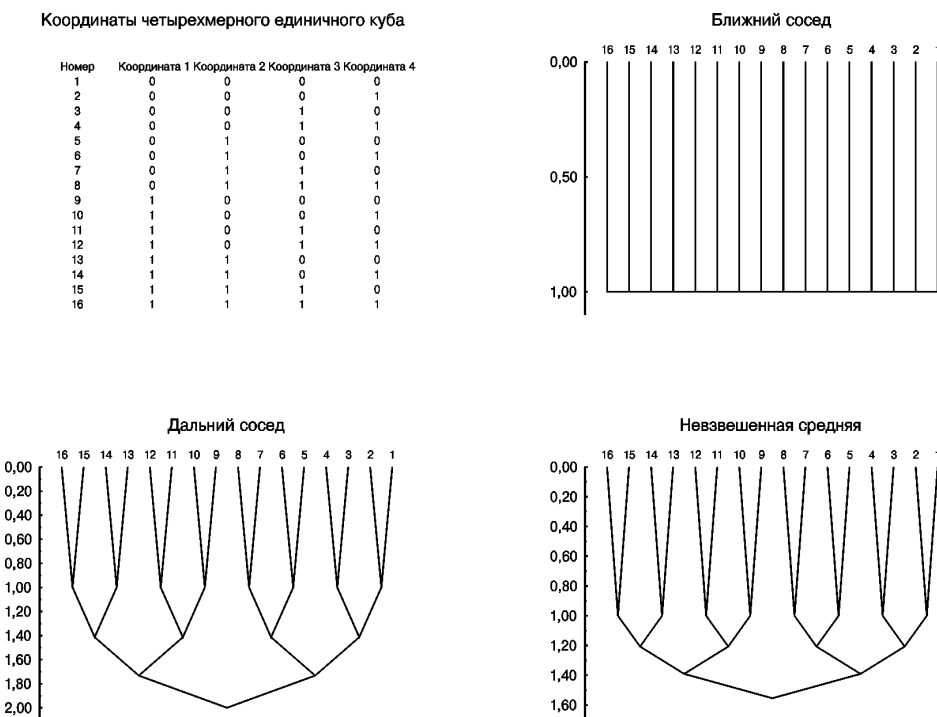


Рис. 14. Иерархическая кластеризация вершин 4-мерного единичного куба. Пояснения в тексте.

Иными словами, иерархические методы кластеризации всегда «подгоняют» структуру любого набора данных под иерархию, не зависимо от того, каковы реальные отношения между объектами. Происходит это в силу устройства самих алгоритмов, где на каждом шаге объединяются два наиболее близких объекта (если таковых нет, то два первых попавшихся), и матрица сходства пересчитывается каждый раз. Подчеркну, что эта существенная особенность рассмотренных процедур отражена даже в их названии — иерархические. Об этом, около четверти века назад писал Р. Сокал (1980, с. 12): «...кластер анализ не только раскрывает истинный порядок, регулярность или естественные законы, но также подгоняет данные под некоторую, заранее заготовленную модель». На одном из приведенных здесь тестовых наборах центроидный метод и метод медианы не обнаружили иерархии (рис. 14). Это — следствие совокупного действия двух причин: особенностей расчетных схем и геометрии единичного куба. Обращаю внимание, что на других, не приведенных здесь, модельных, лишенных иерархии наборах эти два метода её (иерархию) успешно находят. Не стоит обольщаться и тем, что метод ближайшего соседа не нашел иерархии там, где её нет (рис. 13, 14). Для него характерна другая особенность — склонность к образованию цепочечных кластеров (Соломон, 1980), что зачастую весьма односторонне представляет структуру исходных данных (Хартиган, 1980). Эти результаты опубликованы довольно давно, однако нет полной уверенности в том, что многие биологи и географы, практикующие в кластерном анализе, хорошо с ними знакомы.

Для сопоставления дендрограмм, построенных различными методами по матрице расстояний, существует развитая теория, основанная на понятии ультраметрики. Каждое дерево порождает ультраметрику (Дюран, Оделл, 1977; Ордуханян, Мартиросян, 1990), которую также можно представить в матричном виде. Сравнивая ультраметрики и исходную матрицу, легко выбрать наилучшее соответствие. Однако, как показано выше, по крайней мере в ряде случаев качественно все они могут быть одинаково плохи.

Рассмотрим, каково должно быть устройство данных и взаимное расположение точек в пространстве, чтобы оно максимально точно соответствовало ультраметрике и, следовательно, дендрограмме. Для этого осуществим такую цепочку: по исходным данным (рис. 13, 14) построим матрицу расстояний, представим ее в виде дендограммы, восстановим ультраметрическую матрицу, которую отобразим в виде совокупности точек с помощью алгоритмов многомерного шкалирования. Полученные результаты представлены на рис. 15. Хорошо видно,

Тестовый набор - точки на окружности.  
Кластеризация методом Уорда.

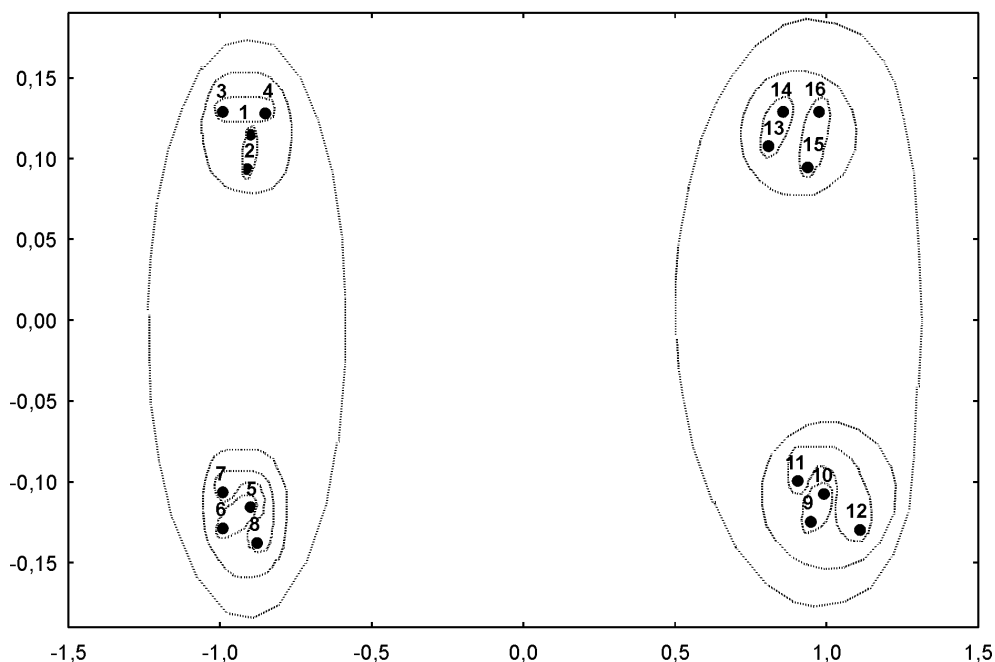


Рис. 15. Взаимное расположение точек, соответствующее иерархиям, представленным на рис 13, 14. Пояснения в тексте.



что исходные и результирующие распределения разительно отличаются. Однако именно рис. 15 изображает совокупность вложенных кластеров, отвечающих иерархии.

Итак, существует только два случая, когда применение иерархической кластеризации оправдано вполне: 1) когда существует твердая уверенность, что структура данных действительно иерархична; 2) когда, вне зависимости от реального соотношения объектов, их множество непременно требуется представить в виде иерархии.

Таким образом, вполне в духе И. Канта, правила работы человеческой и компьютерной памяти невольно осознаются как способы устройства самой природы: система — это не только сущность, но и отношение к сущности (Дружинин, Конторов, 1976, с. 296). Pro et vice versa остается справедливым заключение о том, что «когда пользователь выбирает некоторую функцию подобия или нормирует свои данные каким-либо конкретным методом, он вводит информацию, которая задает процедуру» (Duda, Hart, 1973; цит. по: Дуда, Харт, 1976, с. 238). Поэтому структура вычислительного аппарата, используемого для решения любых, в том числе и биогеографических, задач, должна быть согласована с требованиями адекватного моделирования содержательной сущности явлений. Подобный подход реализуют, например, В.В. Суханов и др. (1994, с. 101) при анализе структуры растительных сообществ Сихотэ-Алинского заповедника: «Дендрограммы представляют собой удобную форму графического представления структуры корреляционной матрицы (Дюран, Оделл, 1977), и именно поэтому они очень популярны в биометрических работах. В то же время их нельзя считать полностью адекватными реальным структурам, поскольку при построении дендрограмм изначально предполагается иерархическая организация объектов классификации в последовательность вложения один в другой кластеров различного уровня. В реальности такой иерархии может и не быть, но она обязательно будет фигурировать на дендрограмме. Поэтому анализ дендрограмм нам следует дополнять иными, альтернативными способами сжатого представления корреляционной структуры растительных сообществ заповедника». В качестве одного из таких способов В.В. Суханов и др. (i.c.) рассматривают факторный анализ корреляционных матриц и методы, основанные на гауссовой модели экологической ниши.

Итерационные методы кластеризации типа k-means процедур не накладывают отношений иерархии на получаемые результаты, однако им присуще другое серьезное ограничение — априорное задание числа кластеров, которое заранее почти никогда не известно. Преодолеть это ограничение, да и то не всегда, удается лишь в ходе трудоемких вычислительных экспериментов. В том случае, когда изучаемые объекты лежат в пространстве относительно низкой размерности, хороших результатов следует ожидать от алгоритмов типа многомерного шкалирования и анализа соответствий (Елисеева, Рукавишников, 1982; Айвазян и др., 1985; Терехина, 1986; Дэйвисон, 1988; Прикладная..., 1989). Существуют рекомендации комбинировать кластер-процедуры и многомерное шкалирование, поскольку на локальных расстояниях обычно лучше работают первые, а общую структуру совокупности лучше выявляют вторые (Крускал, 1980).

Известны рекомендации по использованию разных способов анализа данных для подтверждения полученных результатов. Их совпадение считается надежным признаком адекватности выделенных структур. Как показано выше, использование хоть и разных, но однотипных алгоритмов не дает гарантии надежности полученных выводов.

Таким образом, исследователь, выбирая тот или иной математический метод обработки эмпирических данных, предварительно вынужден решить, должна ли получаемая им схема в принципе быть иерархической. Последнее кажется вполне очевидным для кластеризуемых видовых списков первичных выделов, система-классификация которых отражает последовательную диверсификацию биоты при увеличении площади местообитания. В частности СД. Матвеев (1971) полагает, что некоторые иерархические ступени биогеографического районирования (подпровинции, участки, районы) соответствуют определенным историческим этапам процесса региональной дифференциации географических зон. Однако если анализируется несколько (больше двух) биогеографических единиц одного ранга (например областей или провинций), то присутствие иерархии в структуре их отношений необходимо доказывать, поскольку оно совсем не очевидно. Весьма проблематично выглядит и наличие иерархии, к примеру, в географическом распределении первичной продукции, хотя оно вполне может быть предметом биогеографического исследования.

В заключение подчеркну, что рассмотренные выше алгоритмы являются алгоритмами именно классификации, а не районирования. В последних нужно явным образом учитывать

смежность рассматриваемых территориальных единиц. Только при этих условиях результирующее разбиение гарантированно будет состоять из связных областей, что является необходимым требованием районирования.

### 3.4. Выводы

Окружающая нас реальность характеризуется бесконечностью числа объектов, бесконечностью числа свойств каждого из объектов и бесконечностью числа точек зрения на любое множество объектов и их свойств. Поэтому отражение реального мира в человеческом сознании характеризуется многомерностью виртуального пространства признаков, произвольностью выбора в нем начала координат (точки отсчета) и шкалы расстояний между признаками.

Стараясь выжить, приспособиться, понять и изменить доступные нам объекты, мы вынуждены их классифицировать, руководствуясь ощущениями, интуицией, индивидуальным и социальным (а порой и генетическим — на уровне безусловных рефлексов) опытом. В осознании этого факта здесь, конечно, не добавляется ничего принципиально нового (см. например: Гуд, 1980). В наиболее сложных случаях классификации приходится пользоваться абстрактными методами, в частности, формальной логикой и математическими приемами. Здесь особенно важно понимание, что «в принципе сравниваться могут любые объекты, так как бесконечность числа свойств каждого из них гарантирует нахождение каких-то общих, по которым возможно сравнение» (Песенко, 1982, с. 119). «Пределов для сходства любых произвольно взятых систем, как бы далеко они не отстояли друг от друга, откуда бы они не были взяты, не существует ... Нет такого места, времени, границы, после которых начиналось бы уже полное несходство» (Урманцев, 1973, с. 778). При этом, по крайней мере для объектов биологических или географических, справедливо и обратное утверждение (т. е. такое же высказывание о несходстве — индивидуальности). Однако в любом случае единственным критерием правильности классифицирования является практика — прогностическая ценность классификации.

Применение кластерного анализа в классификационных построениях гарантирует лишь воспроизводимость результата<sup>49</sup>, но ни в коем случае само по себе не предотвращает ошибку на уровне: а) выбора множества классифицируемых объектов с точки зрения сопоставимости; б) выбора признаков, по которым они классифицируются с точки зрения значимости; в) выбора способа измерения сходства-различия между объектами по этим признакам с точки зрения его адекватности; г) выбора способа выделения подмножеств из исходного множества объектов на основе меры сходства с точки зрения его естественности; и тем более д) выбора цели классификации, с позиций которой будут определяться перечисленные сопоставимость, значимость, адекватность и естественность. Все эти проблемы находятся вне компетенции метода кластерного анализа.

Заведомо удовлетворительный результат кластеризация дает только при шаблонном повторении заранее известной и предварительно уже многократно проверенной схемы действий — точном воспроизведении всей последовательности процедур на новом однотипном материале. Однако рутинные операции над стереотипными данными обычно порождают лишь тривиальные выводы. Замечательны лишь ситуации, в которых трафаретная схема неожиданно перестает работать<sup>50</sup>. Это может свидетельствовать о том, что, расширяя круг поиска, мы оказались вдруг за пределами действия какой-то устойчивой до сих пор закономерности, как, в прочем, и о том, что в данном случае допущена ошибка при выборе множества классифицируемых объектов.

Достаточно редко классификация на основе какого-то варианта кластерного анализа оказывается удачной с первой попытки. Это происходит только в трех случаях: а) при чрезвычайно четкой обоснованности выбора альтернатив на каждом из трех этапов анализа, б) чисто случайно, в) если все разные методы кластеризации дают одинаковую (или очень похожую) картину, и это уже говорит о том, что результаты классификации слабо зависят от выбранной методики, а изучаемые совокупности явно разделяются на естественные группы объектов. Подчеркну, что при этом следует использовать именно разнотипные, различающиеся

<sup>49</sup> Это уже немаловажно для систематики, фитоценологии, биогеографии и т. п. дисциплин, где до сих пор воспроизводимость часто зависит от опыта, квалификации и личных склонностей специалиста — эксперта.

<sup>50</sup> Результаты классификации оказываются необычными, нелогичными и/или неинтерпретируемыми.

по своей идеологии методы: иерархическая кластеризация (Дюран, Оделл, 1977; Уиллиамс, Ланс, 1986; Прикладная..., 1989), неиерархические процедуры типа k-means и ISODATA (Ту, Гонсалес, 1978; Холл, Ханна, 1986; Прикладная..., 1989), всевозможные алгоритмы шкалирования (Краскэл, 1986; Терехина, 1986; Дэйвисон, 1988), анализа соответствий (Елисеева, Рукавишников, 1982; Айвазян и др., 1985; Справочник ..., 1990), методы аппроксимации булевых матриц (Миркин, 1976, 1980), если позволяют исходные данные – факторный и компонентный анализы (Жуковская, Мучник, 1976; Иберла, 1980; Дубровский, 1982; Благуш, 1989; Дубров и др., 1998) и др. Примером такого случая является исследование ихтиофауны Японского моря (Kafanov et al., 2000, 2001; Kafanov, Volvenko, 2001), когда для сравнения видовых списков были опробованы семь алгоритмов кластеризации, и все они выявили практически одинаковые участки наибольшего сходства фаун. Далее те же участки были обнаружены тремя независимыми методами анализа видового богатства, после чего найдены и возможные океанологические причины такого разделения.

Наиболее часто построение классификации с помощью кластерного анализа происходит путем проб и ошибок. Чем менее явно изучаемая совокупность разделяется на группы объектов, тем большее число конкретных результатов кластеризации приходится проверять на наличие в них какого-либо содержательного смысла и прогностической ценности. Если это не приводит к положительному результату, то следует искать и исправлять ошибку, допущенную на втором этапе анализа, и вновь повторять третий. Далее возможно потребуются вернуться к первому и т. д. и т. п. Конечный результат достигается очень медленно с помощью последовательных итераций<sup>51</sup> – если он вообще достижим. Напомню, что Д.И. Менделееву иерархические методы кластерного анализа не смогли бы помочь в создании его знаменитой периодической системы. В случае же успеха, после проверки удачного результата независимыми методами, нахождения естественных причин такого разделения объектов, содержательной интерпретации и анализа подмножеств, на свет появляется новая частная методика кластерного анализа, которая может стать рутинной для анализа большого числа однотипных массивов данных.

Один из наиболее устойчивых артефактов обсуждаемых здесь методов – иерархичность классификации, жестко навязываемая алгоритмами кластеризации, частично снимается, если при анализе дендрограмм ограничиться определенным уровнем сходства (различия), ниже (выше)<sup>52</sup> которого взаимоотношения кластеров не принимаются во внимание. Тогда рассматриваются лишь подмножества классифицируемых объектов, а отношениям иерархии между ними не придается никакого значения. При этом, естественно, чем менее свойственна данной системе иерархичность структуры, тем ближе к исходным объектам должен проходить срез дендрограммы (крайний случай проявления этого правила см. на рис. 13, 14). Таким образом, минимальное значение сходства-различия, при котором теряется содержательный смысл схемы, в какой-то мере может служить количественным показателем иерархичности данной системы.

В заключение еще раз подчеркну, что согласование принципов классификации предполагает существенные основания для выработки биогеографического консенсуса: при сравнении двух классификаций наблюдается некоторое совпадение структуры; методы согласия выявляют элементы структур, общие для двух классификаций; это может дать некий суммарный индекс совпадения исходных классификаций (Inglis, 1970; Faith, 1988).

---

<sup>51</sup> Сузить направление поиска и избежать полного перебора колоссального числа всех возможных сочетаний, заранее отбросив заведомо тупиковые пути, можно руководствуясь соображениями, изложенными в трех первых разделах данной главы.

<sup>52</sup> «Сходства» или «различия», «ниже» или «выше» – соответственно зависит от направления оси, перпендикулярной оси ординации объектов.

# Континуальность и дискретность геомериды: биономический и биотический аспекты

53

*Ничто в этом мире не разведи-  
каждая вещь божественным  
законом*

*Переходит одна в другую.*

П. Шелли

*[«Nothing in this world is single,  
All things by a law divine  
In one another's being mingle»]*

P. Shelley

*Ученым всегда грозит опас-  
ность увлечься звуком соб-  
ственных голосов.*

П. Медавар

- 4.1. О причинах континуального и дискретного взглядов на хронологическую структуру геомериды
- 4.2. Физиономический метод в географии растительности и фитоценологии
- 4.3. Метод «конкретных флор»  
А. И. Толмачёва
- 4.4. Кривые «виды-площадь»
- 4.5. Природа биотических границ
- 4.6. Выводы

<sup>53</sup> Кафанов (2004б) с некоторыми изменениями.

Континуальность и дискретность – важнейшие философские категории, характеризующие структуру материи, а также процессы развития в живой и неживой природе. У. Эшби (1959) рассматривает континуальность как фактор, существенно ограничивающий разнообразие, а следовательно, и неопределенность в природе. Проблема соотношения континуальности и дискретности в биогеографии имеет длительную историю (Hofsten, 1916). В то же время, как полагают некоторые авторы (West et al., 1981; Blondel, 1987), именно дихотомия идей, различий во взглядах на континуальную или дискретную природу живого покрова, препятствует созданию обобщающей [integrative] теории биогеографии и экологии. Если молекулярная биология ныне приближается к зениту, то в географии живого еще господствуют викторианские времена.

Основоположник тектологии<sup>54</sup> А.А. Богданов (1925-1929) полагал, что всякое выделение части из целого искусственно и определяется характером познавательной деятельности; системы выделяются из континуума субъективно и в известной степени произвольно в соответствии с целями исследования. Вместе с афористичным выражением К. Линнея (Linnaeus, 1751, §77) «природа не делает скачка» [*natura non facit saltum*], приписываемым также Г. Лейбницу, что, очевидно, более соответствует принципам приоритета (хотя у Г. Лейбница – «saltus», «скачков»), это послужило в последние годы к выдвиганию так называемого «Постулата непрерывности (континуальности) Лейбница-Богданова» (Красношеков, Розенберг, 2001)<sup>55</sup>. В то же время А.Л. Тахтаджян (1972, с. 242) в очень интересной статье об истории и проблемах тектологии следующим образом цитирует А.А. Богданова (1925, с. 155): «Всякая система представляет собой нечто более или менее индивидуальное, отдельное, автономное. Мир квантован на всех структурных уровнях, начиная со света и микромира атомов и кончая Вселенной. Другими словами, он состоит из отдельных элементов, элементы которых также представляют собой отдельные существующие благодаря перерывам некоторых ранее существовавших связей, которые создаются дезингрессией [дезингрессия – форма дезорганизации, распада, разложения системы – А.К.]».

Парадигмой современной «науки о растительности» является «континуальный взгляд на природу всех элементов растительности (от популяции до фитосферы) и прагматический редукционизм, т. е. сведение континуальных явлений к системе дискретных единиц» (Миркин, Наумова, 1998, с. 12). Аналогичные представления весьма распространены и в экологии живот-

<sup>54</sup> Согласно А.Л. Тахтаджяну (1972), А.А. Богданов, создатель «всеобщей организационной науки», заимствовал термин «тектология» (от греч. tekton – строитель) у Э. Геккеля (Haeckel, 1866).

<sup>55</sup> «В основе так называемой теории относительности заложено нечто абсолютное; таковым является определение меры пространственно-временного континуума, и как раз особенно привлекательная задача состоит в том, чтобы разыскать то абсолютное, которое придает относительному его подлинный смысл. Мы можем исходить всегда только из относительного. Все наши измерения имеют относительный характер. ...Речь идет о том, чтобы во всех этих данных обнаружить то абсолютное, общезначимое, инвариантное, что в них заложено» (Планк, 1966, с. 20). В то же время С.В. Мейен (1989, с. 100) считает, что «...понятия дискретности и континуума – дополнительные, и общее решение антиномии будет таким: в зависимости от выбора таксономических (мерономических) признаков мы можем получить различные степени дискретности и континуальности, но абсолютная дискретность и абсолютный континуум не существуют».

ных (см. McIntosh, 1967). К.В. Беклемишев (1969) и П. Джиллер (Giller, 1984, рус. 1988), например, вообще предполагают континуальность всех типичных сообществ. «Догматические исходные гипотезы, будучи санкционированными, становятся неприкасаемыми... и требуют введения множества вспомогательных концепций» (Маргалев, 1992, с. 10).

Вместе с тем, отталкиваясь от «двойного принципа геологических классификаций» (Никитин, Чернышев, 1889), можно со значительной долей уверенности утверждать, что уста-



Рис. 16. Александр  
Иннокентьевич  
Толмачёв (1903-1979).

новление пространственно-временных соотношений между объектами наук о живом покрове (геомериде) невозможно без анализа вопроса о том, как, с помощью каких критериев и методов происходит выделение этих объектов. Так, постулируемый Б.М. Миркиным и Л.Г. Наумовой (1998) «континуальный взгляд на природу *всех элементов растительности*» вполне «фальсифицируется»<sup>56</sup> методом «конкретных флор» А.И. Толмачёва (1931, 1932, 1970, 1986) (рис. 16), являющимся неотъемлемой частью науки о растительности, но наряду с этим предполагающим существование дискретных флористических единиц – «конкретных флор».

Вопрос о соотношении континуальности и дискретности геомериды рассмотрим с позиций ландшафтно-биономического и биотического подходов в изучении ее хронологической структуры. Дилемма «континуальность/дискретность» особенно характерна для геоботаников и фитогеографов, где в описании растительности определяющее место занимают физиономические подходы. Понятно поэтому, что по причине большей физиономичности растительных сообществ, я в

первую очередь буду апеллировать к географии растений и фитоценологии, хотя Макинтош (McIntosh, 1967) полагает, что континуализм зародился не в ботанике, а в зоологии, причем задолго до работ Л.Г.Раменского и Глизона.

#### 4.1. О причинах континуального и дискретного взглядов на хронологическую структуру геомериды

Хотя этот вопрос, особенно в отношении растительных сообществ, достаточно полно освещен в литературе (обзоры см.: Дохман, 1973; Миркин, 1984, 1985а, 1990; Haynes-Young, 1990; Миркин, Наумова, 1997, 1998), позволю себе вкратце повториться, чтобы облегчить понимание последующего текста.

Для континуалиста (Раменский, 1910, 1924, 1935, 1938; Gleason, 1917, 1926, 1939)<sup>57</sup> фитоценоз – это условно однородный отрезок континуума, взаимоотношения компонентов в котором не имеют значения; каждый вид – экологическая индивидуальность, по своему реагирующая на изменения каждого экологического фактора и имеющая по отношению к нему свои собственные максимальные или минимальные показатели обилия<sup>58</sup>. Теоретической базой для подобного понимания фитоценоза Б.М. Миркин (1985а, б) считает концепции «сетчатой» (ретикулярной) эволюции (Dobzhansky, 1937; Whittaker, 1970, рус.: Уиттекер, 1980) и «диффузной конкуренции» (MacArthur, 1972). Согласно первой из них, все виды сообщества эволюционируют более или менее независимо, каждый из них приходит в сообщество своим путем и по-своему из него уходит<sup>59</sup>; согласно второй, воздействия видов друг на друга в

<sup>56</sup> Это одно из основных понятий широко принятого ныне гипотетико-дедуктивного метода К. Поппера (Popper, 1935; рус.: 1983) воспринимается не однозначно (Меркулов, 1984; Weiner, 1995). В этой связи М. Рьюз (Ruse, 1973; цит. по: Рьюз, 1977, с. 167), на мой взгляд, удачно ссылается на Л. фон Берталанфи (Bertalanffy, 1952, р. 89): «Любитель парадоксов мог бы сказать, что главное возражение против теории отбора состоит в том, что ее нельзя опровергнуть».

<sup>57</sup> Я привожу здесь работы лишь основоположников концепции; другие работы смотри в цитированных выше обзорах.

<sup>58</sup> Б.М. Миркин (1990) различает аналитические (пространственный, сукцессионный, сезонный и др.) и синтетические (градиентный, синтаксономический и др.) формы континуума. «Полимоделная концепция фитоценоза» (Миркин, Наумова, 1997, 1998), учитывающая величину вклада разных факторов организации сообщества, вместе с тем базируется на понимании фитоценоза как условно однородной части физиономического континуума.

<sup>59</sup> Это вполне согласуется с современными представлениями об эволюционном процессе (см.: Воронцов, 1999) и отнюдь не подтверждает мнение Б.М. Миркина (1984) о том, что дарвинизм ныне не является единственной эволюционной парадигмой. Приводимое им же (Миркин, 1985а, с. 51) заключение о том, что «виды встречаются вместе не потому, что приспособились друг к другу, а потому, что приспособились к общей среде», на самом деле следует читать так: «Виды встречаются вместе потому, что приспособились друг к другу, и потому, что приспособились к общей среде. К тому же физиологический и синэкологический оптимумы у растений, как и у животных (Рубцов, 1938), в большинстве случаев не совпадают».

сообществе, как правило, неспецифичны, что и определяет общий ценотический режим сообщества. Д. Симберлофф (Simberloff, 1983; рус.: ) предполагает, что Р. Мак-Артур (MacArthur, 1972), Дж. Даймонд (Diamond, 1975) и А. Аббот (Abbott, 1980) были вынуждены обратиться к концепции «диффузной конкуренции» из-за неудач с демонстрацией конкурентного исключения с помощью отношений «число видов/число родов». Как показано ранее (Järvinen, 1982; Кафанов, 1991), подобные попытки теоретически заранее обречены на неудачу.

Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (1998) полагают также, что диверсификация ниш отражает основополагающий принцип континуализма – индивидуальность биологии и экологии видов; диверсификация ниш выступает при этом как альтернатива коадаптации видов. Подобные высказывания, очевидно, основаны на недоразумении, поскольку диверсификация ниш, пожалуй, в первую очередь обусловлена именно внутри- и межвидовыми взаимодействиями. Еще Ч. Дарвин (Darwin, 1859; цит. по: Дарвин, 1939, с. 599) называл «...прочно укоренившимся заблуждением считать физические условия за наиболее важные». Такой подход был полностью воспринят классиками российской фитоценологии (Коржинский, 1888; Флёров, Федченко, 1902; Сукачев, 1915; и др.): «В настоящее время в науке все более и более укореняется воззрение, что растительный покров всякой страны не представляет случайную смесь видов, из которых каждый зависит лишь от климатических и вообще физико-географических условий, но состоит из организованного комплекса форм, ассоциированного по известным законам, раскрытие которых составляет одну из великих задач ботанической географии» (Коржинский, 1888, с. 78).

Таким образом, теоретические обоснования «индивидуалистского» (континуального) подхода к пониманию природы фитоценоза нельзя считать достаточно выдержанными. Они не противоречат первоначальному хорологическо-функциональному определению биоценоза (Möbius, 1877b) и центральной парадигме современной биологии – эволюционному учению Ч. Дарвина и «синтетической теории эволюции». Следует также учесть, что «фитоценоз» – это лишь условно выделяемая в прагматических целях часть целого – биоценоза, где, помимо взаимоотношений между растениями, существенное значение имеют взаимоотношения между *всеми живыми организмами*, а также аллелопатические (см.: Chemical ecology..., 2002) и иные «непрямые» взаимодействия. Целостность экологических систем создается в основном за счет взаимодействия организмов разного трофического уровня (Василевич, 1983). Территориально границы фито- и зооценозов в целом могут при этом и не совпадать из-за точных, сезонных или межгодовых миграций животных, и это создает специфические проблемы при определении пространственных границ биоценоза.

В любом случае необходима редукция любого континуума до дискретности в целях удобства использования результатов на практике, в частности, для классификации растительности (Миркин, 1990). Об этом писал еще основоположник концепции растительного континуума: «Необходимо разобраться в этой пестроте ценозов, свести их к ограниченному числу обобщенных единиц или расположить в закономерные ряды по координатам экологических условий и смен» (Раменский, 1938, с. 332).

Альтернативой «индивидуалистской» концепции в фитоценологии является «организмистская» концепция Ф. Клементса (Clements, 1905, 1916, 1935)<sup>60</sup>, восходящая к представлениям Декандоля-отца (Candolle, 1813). Она полностью соответствует исходному (Möbius, 1877b) пониманию биоценоза как совокупности взаимосвязанных организмов в пределах более или менее однородного биотопа. Первостепенное значение при этом отводится конкурентным отношениям между компонентами фитоценоза. К.Н. Несис (1977, с. 13) радикальным образом оценивает значение подобной точки зрения: «Исходный вопрос в проблеме сообщества как континуума – существование или несуществование внутреннего организационного фактора – в настоящее время может считаться в принципе решенным, поскольку показано..., что стабильность сообщества организмов превосходит стабильность окружающей его среды». Это полностью согласуется с известным положением Ч. Дарвина (Darwin, 1859; цит. по: Дарвин, 1939, с. 514): «Жизнь каждого вида находится в более существенной зависимости от присутствия уже установившихся органических форм, чем от климата». Я.М. Галл (1976), обобщивший современные представления ботаников о борьбе за существование, подчеркивает,

<sup>60</sup> Аналогии с организмом допускаются Ф. Клементсом исключительно для акцентирования целостных, функциональных взаимоотношений между компонентами растительного сообщества (Clements, 1916). У. Купер (Cooper, 1926) заключает по этому поводу, что в качестве иллюстративного сравнения параллель между растительностью и организмом допустима, но как важный элемент в основании системы она совершенно не оправдывается. См. также сноску 56.

что теория биологической конкуренции до сих пор развивается в рамках, очерченных Ч. Дарвином. В любом случае, именно рост, размножение и взаимодействие организмов организуют пространство геомериды.

Таким образом, заключение Б.М. Миркина (1984, с. 753) о том, что «...сторонники организмистского понимания растительности перестали играть существенную роль в науке» с полным основанием, вероятно, можно отнести лишь к фитоценологии, но не к биоценологии в целом. «...Континуальный подход подразумевает, что каждое сообщество представляет собой «относительный континуум между относительными перерывами континуума» (Boudouresque, 1970<sup>61</sup>, 1971). Для описания сообществ такого типа Ш.-Ф. Будуреск (1971) предложил понятие узла (ноды). Узел — это скопление («созвездие») точек в некоем гиперпространстве, полностью или частично изолированное от других подобных скоплений. Группы видов, одинаково реагирующих на факторы среды — это узлы в многомерном континууме. Сообщество — тоже узел, т.е. участок континуума, ограниченный пространством перерыва континуума, экотон. Биоценоз (параллельное сообщество в смысле Г. Торсона, Thorson 1958) — узел, составленный некоторым числом элементарных узлов — экологических или рекуррентных групп. Как видим, предложенный Ш.-Ф. Будуреском подход прямо апеллирует к «геометрическим» представлениям о структуре сообществ. Построения Ш.-Ф. Будуреска носили весьма абстрактный, чисто качественный характер и не привлекли в ту пору достаточного внимания. В настоящее время существует соответствующий математический аппарат, позволяющий применить их для анализа реальных данных. В частности, проблема относительной дискретности/континуальности биоты [на самом деле здесь, очевидно, имеются в виду сообщества — А.К.], возможно, анализируется более строго в терминах связности, выпуклости и агрегированности множества точек» (Азовский, 2003, с. 218–219). Таким образом, прав, очевидно, Б.М. Миркин (1985а), полагающий, что новая парадигма фитоценологии будет неким синтезом на новом уровне положений организмизма и континуализма без гипертрофирования общих идей независимости популяций как в эволюции, так и в пространственных мозаиках. На мой взгляд, противопоставление структурного (хорологического) и функционального аспектов биоценоза не имеет оснований: это две разные стороны одного и того же явления.

Проблема соотношения континуальности и дискретности живого покрова — это в значительной мере проблема избранного масштаба исследований (Abramenko, 1958; Rotramel, 1973; Pielou, 1983, рус.: Пайлоу, 1988; Юрцев, 1987б; Holling, 1992; Levin, 1992; Maurer, 1994; Nekola, White, 1999; Чернопруд, Азовский, 2000; Whittaker et al., 2001; Азовский, 2003; Jokimäki, Kaisanlahti-Jokimäki, 2003)<sup>62</sup>. Она вытекает, в частности, из фрактальности пространственной структуры сообществ<sup>63</sup>. Так, общая картина распределения прибрежного морского макробентоса представляет собой случайную мозаику в масштабах дециметров-метров и фрактально организованную (самоподобную) иерархию пятен (участков с преобладанием того или иного вида) в масштабах десятков метров-километров (Азовский, 2003). Степень выраженности межвидовой конкуренции наиболее высока при крупномасштабном картографировании живого покрова (Сонног, Bowers, 1987; Jones, 1989 — обзор). Именно поэтому, возможно, В.Б. Сочава (1978) заключает, что континуум относится в основном к числу закономерностей топологического порядка, и непрерывный переход одного геомера в другой далеко не частое явление; в региональном масштабе континуума геосистем практически не существует. В значительной степени это заключение можно отнести и к геомериде в целом.

Не вызывает сомнений, что одной из причин господства концепции континуализма в фитоценологии является и физиономической взгляд на природу растительного покрова. Растительность со времен А. Гумбольдта считается определяющим, физиономическим элементом ландшафта (Григорьев, 1946), поэтому понятие «растительность», например, не употребляется в отношении фитопланктона. Физиономическое значение животных в определении ландшафта невелико и проявляется исключительно в условиях значительной редукации растительности (копытные в саваннах и степях, птички «базары», колонии пингвинов, залежки

<sup>61</sup> В оригинале эта работа известного французского морского фитоценолога ошибочно датирована 1971 годом.

<sup>62</sup> «Когда область знания претендует на права серьезной науки, то в континууме структур выбирается подходящий уровень рассмотрения» (Маргалев, 1992, с. 13).

<sup>63</sup> Методы «фрактальной геометрии» вообще представляются весьма перспективными в биогеографических исследованиях, поскольку они позволяют анализировать форму ареалов вне зависимости от масштаба измерений и сравнивать полученные разными способами данные по разным видам и популяциям (Maurer, 1994).

ластоногих), хотя в некоторых случаях опосредованное влияние животного мира на физиономию растительности проявляется достаточно ярко: «Не подлежит никакому сомнению, что степной растительный покров складывается под влиянием животного мира и что его устойчивые формы возможны только при постоянном воздействии последнего» (Пачоский, 1917, с. 180). Именно поэтому дискуссии о континуальной или дискретной природе живого покрова в зооценологии и географии животных никогда не приобретали той остроты, которая имела (и имеет) место в фитоценологии и географии растений (см. Миркин, Наумова, 1998). Вместе с тем В.А. Догель (1924) в полной аналогии с растительностью подразделяет животное население луговых сообществ на вертикальные ярусы, аналогичные таковым у фитоценологов: 1) геобий — ниже поверхности земли, 2) герпетобий — на поверхности почвы, 3) бриобий — во мху или в прикорневых частях травянистых растений, 4) филлобий — на зеленых частях растений, 5) антобий — на цветах, 6) аэробий — в воздухе. Еще ранее Р. Франсэ (Francé, 1913) предложил термин «эдафон» для сообщества микроорганизмов, обитающих в почве.

В морской биоценологии, где физиономический подход к распределению биоценозов стал доступен лишь в последнее время в связи с развитием водолазной техники и использованием подводных аппаратов, преобладает представление о биоценозе как о статистической единице (Petersen, 1918): биоценозы выделяются по преобладанию показателей обилия немногих массовых видов, что в общем соответствует континуальному взгляду на сообщество как на группу не связанных между собой видов, сходным образом реагирующих на условия среды. При этом не отвергается положение о том, что руководящие виды петерсеновых биоценозов «подбираются» по принципу наименьших конкурентных взаимодействий (Воробьев, 1949; Ивлев, 1954; Шорыгин, 1955; Кузнецов, 1960; Несис, 1977; и мн. др.)<sup>64</sup>. Представления о морском донном сообществе как континууме (Lindroth, 1935, 1973) обосновываются допущением, что понятия трофических уровней и связей должны применяться не столько к определенным видам, сколько к жизненным формам. Многие немецкие авторы (например: Kühnelt, 1943; Caspers, 1950; Remane, 1952) определяют биоценоз по руководящим формам [Leitformen], под которыми понимаются специфические жизненные формы животных. Сходное толкование биоценоза (сообщества) сохраняется до настоящего времени и в части отечественной литературы: «Так как каждый вид экологически индивидуален, любой биоценоз — это система экологически различных видов, относящихся к *разным жизненным формам*» (Воронов и др., 2003, с. 78), хотя основатель концепции биоценоза понимал под этим совсем иное явление, не имеющее какого-либо физиономического содержания (см. **раздел 2.5**).

Вкратце остановлюсь поэтому на характеристике физиономического метода в географии растительности и фитоценологии.

## 4.2. Физиономический метод в географии растительности и фитоценологии

После того, как Страбон и Плиний Старший ввели в географию описание животных и растений, география растительности и животного мира стали составными частями физической географии. В классической физической географии («землеописании») основным оставался физиономический [в устаревшей транскрипции также «физиогномический»] метод (Воронов, 1982б)<sup>65</sup>.

Одним из теоретиков последнего являлся И.В. Гёте (рис. 17), который совместно с Й. Лафатером (Johann Caspar Lavater, 1741-1801) создавал объемистый труд «Физиономика». Под последней подразумевалось «овладение целым в созерцании» (см. Канаев, 1970а):

При рассмотрении природы надо  
Всегда смотреть на одно, как на все...

[Müset im Naturbetrachten  
Immer Eins wie Alles achten...]

J. Göthe «Epirrema».

Подобный взгляд на природу полностью соответствовал гумбольдтовым холистским представлениям о предмете физической географии, полнее всего сформулированным в его зна-

<sup>64</sup> Возможно, подобное противоречие «снимается» предлагаемой В.В. Сухановым и В.Е. Жуковым (2003) математической моделью, основанной на изучении видовой структуры сообществ. Под такой структурой понимается закономерное соотношение видовых обилий в сообществе (Левич, 1980).

<sup>65</sup> В современном понимании физиономика изучает морфологические особенности организмов, определяющие внешний облик всего сообщества и в той или иной степени отражающие условия среды (Whittaker, 1970).



менитом «Космосе» (Humboldt, 1845, рус. Гумбольдт, 1862-1863; см. Botting, 1973): «Природа для думающего является единством в многообразии, соединением разнообразного в форме и смешении, совокупностью природных вещей и природных сил, живым целым. Поэтому самым важным результатом чувственного физического исследования является следующее: познание единства в разнообразии; охват в индивидуальном всего того, что нам дают открытия последних эпох; выделение частных и деталей, но не обольщение их количеством; помня об избранном предначертании человека, охватить дух природы, который спрятан под покрывалом внешних явлений. На этом пути наши устремления выходят за границы чувственного мира и нам удастся, понимая природу, овладеть сырым материалом эмпирического наблюдения благодаря идеям» [«Die Natur ist für die denkende Betrachtung Einheit in der Vielfalt, Verbindung des Mannigfaltigen in Form und Mischung, Inbegriff der Naturdinge und Naturkräfte, als ein lebendiges Ganzes. Das wichtigste Resultat des sinnigen physischen Forschens ist daher dieses: in der Mannigfaltigkeit die Einheit zu erkennen; von dem Individuellen alles zu umfassen, was die Entdeckungen der letzteren Zeitalter uns darbieten; die Einzelheiten prüfend zu sondem und doch nicht ihrer Masse zu unterliegen: der erhabenen Bestimmung des Menschen eingedenk, den Geist der Natur zu ergreifen, welcher unter der Decke der Erscheinungen verhüllt liegt. Auf diesem Wege reicht unser Bestreben über die enge Grenze der Sinnenwelt hinaus und es kann uns gelingen, die Natur begreifend, den rohen Stoff empirischer Anschauung gleichsam durch Ideen zu beherrschen»] (Humboldt, 1845, S. 5-6).



Рис. 17. Иоганн Вольфганг Гёте (1749-1832).

Не случайно поэтому А. Гумбольдт (рис. 18), общепризнанный основоположник географии растительности, находился под сильным влиянием И. Гёте (см.: Bruhns, 1872; Вернадский, 1946; Schneider-Carius, 1959) и посвятил ему, в частности, «Идеи о географии растений» (Humboldt, 1807)<sup>66</sup>, рус.: Гумбольдт, 1936) — первый итог своего знаменитого, вместе с А. Бонпланом, путешествия в Центральную и Южную Америку. И. Гёте, со своей стороны, проиллюстрировал «Идеи...» схемой распределения растительности разных вертикальных поясов (Gothe, 1813). География растительности рассматривается А. Гумбольдтом как часть физической географии (Humboldt, 1807, 1817a)<sup>67</sup>. При этом А. Гумбольдт во многом опирается на труды своих предшественников — французского аббата Ж.-Л. Жиро-Сулави (см.: Gallois, 1908; Ramakers, 1976, 1981) и своего учителя К. Вильденова (Willdenow, 1792, цит. по: 1798, рус.: Вильденов, 1819). Вместе с тем уже Феофраст (цит. по: Феофраст, 1951) отмечал изменение растительности не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлениях, связывая эти изменения с изменениями климата. Независимо от А. Гумбольдта, российский академик И.И. Лепёхин (1783) указал на зависимость распространения растений от различных климатов, описал растительные ландшафты, свойственные разным географическим поясам (растительность пустынь, тропиков, умеренных и северных широт), отметил своеобразие растительных группировок в разных топографических условиях.

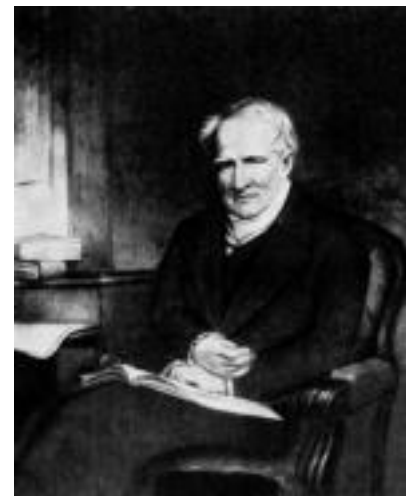


Рис. 18. Александр фон Гумбольдт (1769-1859).

Поскольку понятие «физиономия» относится к очень широкому кругу явлений, в том числе и к френологии, связывавшей форму человеческого черепа с умственными и моральными качествами человека, применительно к морским местообитаниям Й. Вальтер (Walther,

<sup>66</sup> Отдельный выпуск 27-го тома французского и немецкого изданий 30-томных «Путешествий по равноденственным регионам Нового Света» (Humboldt A. von. Voyage aux regions équinoxiales du Nouveau Continent, fait en 1799, 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804 par Alexander Humboldt et Aimé Bonpland, redige par A. de Humboldt. Grand edition. Paris: Schoell Dufor, Mare et Gide. 1807 et années suivantes; рус.: Гумбольдт, 1963-1969).

<sup>67</sup> Аналогичным образом О.П. Декандоль (Candolle, 1820) в своей «Ботанической географии» подробно рассматривает влияние на растительность разных физико-географических факторов: температуры, света, воды, почвы и атмосферы [«1e Partie. Influence des elements ou agens extérieurs sur les vegetaux: A. Influence de la temperature; B. Influence de la lumiere; C. Influence de l'eau; D. Influence du sol; E. Influence de l'atmosphère»].

1893-1894, S. XX), (рис. 19) обсуждая историю «онтологического» [= лайелева актуалистического] метода, ввел понятие «биономия»: «Мы понимаем под этим [Bionomie, термин предложен Э. Геккелем] учение о местожительствах морских организмов и закономерной зависимости их распространения от внешних обстоятельств» [«Wir verstehen darunter die Lehre von den Wohnsitzen der marinen Organismen und die gesetzmässige Abhängigkeit ihrer Verbreitung von äusseren Umständen»]. Э. Геккель (Haeckel, 1866), автор общеупотребительного термина «экология», в последующем, однако, считал понятия «экология» и «биономия» синонимами (Haeckel, 1870, 1874). Благодаря этому последнее понятие в значительной мере утратило свою концептуальную определенность, тем более, что в него Э. Геккелем включалась и «этология». Г.А. Новиков (1970, с. 25) пишет по этому поводу: «Биономия так и не получила скольконибудь определенных очертаний и не вошла в научный лексикон, если не считать гидробиологии, где, однако, она приобрела совершенно иное звучание, чем у Геккеля...». Тем не менее, К.М. Петров (1999, 2004а) считает возможным выделять «ландшафтно-биономический принцип биогеографического районирования океана». Я вполне согласен с этой точкой зрения и полагаю, что «биономия» рационально характеризует биологический компонент географического ландшафта. При типизации морских подводных ландшафтов, также как и ландшафтов суши, руководствуются преимущественно биономическими (физиономическими) признаками (Петров, 1989; Преображенский и др., 2000).



Рис. 19. Йоханнес Вальтер (1860-1937).

«География растений» А. Гумбольдта (Humboldt, 1807) базируется на опубликованных годом ранее «Идеях о физиономии растений» (Humboldt, 1806, рус.: Гумбольдт, 1823), включенные впоследствии в его знаменитые «Картины природы» (Humboldt, 1808)<sup>68</sup> — сборник научно-популярных статей, основанных на материалах «Путешествий по равноденственным регионам Нового Света». Суть «Идей...» сводится к следующему: «Исключительная организующая сила, предоставляя известную свободу неправильному развитию отдельных частей, подчиняет все виды животных и растений определенным, вечно возобновляющимся типам. Как отдельным органическим существам присуща своя физиономия... — так существует и физиономия природы, принадлежащая исключительно одному климату. ...Если характер различных стран света и зависит в равной мере от всех внешних явлений, если очертания гор, вид растений и животных, синева небес, форма облаков, прозрачность атмосферы и создают впечатление единого целого, то все же нельзя отрицать, что растительный покров — вот основное, что определяет это впечатление. ...Если охватить взглядом разные виды явнотрачных..., то в этом необычайном множестве можно установить определенные основные формы, к которым можно свести много других. Для определения этих типов, от индивидуальной красоты, деления и группировки которых зависит физиономия растительности страны, не следует обращать внимания (как это делается по другим причинам в ботанической классификации) на мельчайшие органы размножения, околоцветники и плоды. Следует принимать во внимание лишь те выдающиеся черты, которые в массе придают местности индивидуальный характер. ...Шестнадцать растительных форм определяют в основном физиономию природы [В немецком оригинале (Humboldt, 1849, S. 19-27), однако далее перечисляется 19 растительных форм — от пальм до лавро-формных (Lorbeer-Form). А. Гризебах (Grisebach, 1872, рус. 1874-1877) впоследствии увеличил это число до 60]» (Гумбольдт, 1959, с. 117, 120, 121, 122). Совершенно очевидно при этом, что эти «растительные формы» суть ни что иное, как то, что впоследствии стали именовать «жизненными формами». В полном согласии с А. Гумбольдтом В.Б. Сочава (1961) полагает, что каждый тип растительности представлен определенным набором биоморф, из числа которых выделяются особо характерные для типа растительности жизненные формы. «...Именно в жизненных формах, как в фокусе, проявляются обобщенно все наиболее специфичные черты ландшафта. Каждая ландшафтная зона характеризуется своим спектром жизненных форм» (Хозацкий, 1959, с. 153). Эти высказывания лишней раз подчеркивают тезис о том, что жизненные формы являются объектом ландшафтной биологии.

<sup>68</sup> Второй том в первом немецком издании опубликован не был. Имеется несколько русских переводов, из которых издание 1959 г. (Гумбольдт, 1959), осуществленное с 3-го немецкого (Humboldt, 1849), вполне аутентично немецкому оригиналу. В силу этого я счел возможным не приводить здесь последний.

дшафтно-биономической биогеографии, достаточно четко определяя место А. Гумбольдта в биогеографии. «Строго говоря, А. Гумбольдт не был ни зоо- ни фитогеографом и поэтому мы не имеем никакого права относиться к его соображениям так, как относились к соображениям Бюффона, Циммермана и пр. А. Гумбольдт был физико-географом и затронул в своих работах ботанику и зоологию ровно настолько, насколько это нужно физико-географу» (Мензбир, 1882, с. 47).

Взгляды А. Гумбольдта на объект и предмет географии растительности впоследствии были развиты в классических работах П. Мёрфи (Murphy, 1836), А. Гризебаха (Grisebach, 1838, 1872; рус.: 1874-1877), А.Н. Бекетова (1896), А. Кернера-фон-Марилауна (Kerner, 1863, 1875), И.Г. Борщова (1865), О. Друде (Drude, 1884, 1990), Й. Варминга (Warming, 1895, 1896, 1908, рус.: 1901, 1902-1903), А. Шимпера (Schimper, 1898), Л. Дильса (Diels, 1908, рус.: 1916), К. Гребнера (Graebner, 1910, рус.: 1914), хотя на самом деле при эколого-географической классификации примат часто отдается условиям среды, а не признакам самой растительности (например, Warming, Graebner, 1918). Согласно Й. Вармингу (Warming, 1895, 1896, 1908), например, объектами ботанико-экологического исследования должны быть жизненные формы, сообщества и классы сообществ; сообщество – основное подразделение, характеризующееся тремя чертами: определенной физиономией, определенной экологией и определенным набором жизненных форм (см. Coleman, 1986).

Примат жизненных форм в определении растительности подчеркивает и Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928, S. 259): «Каждое растительное сообщество состоит из соединения определенного набора жизненных форм. Каждое местообитание допускает предпочтительно определенные группы жизненных форм и почти или полностью исключает другие. Чем более крайними являются условия биотопа, тем острее действие естественного отбора и тем резче выступают адаптивные особенности жизненных форм. Поэтому спектры жизненных форм сообществ, крайних в отношении борьбы за существование, лучше всего выражают экологические отношения к месту обитания» [«Jede Pflanzengesellschaft besteht aus der Vereinigung einer bestimmten Auswahl von Lebensformen. Jeder Standort bevorzugt bestimmte Lebensformengruppen und schließt andere nahezu oder völlig aus. Je extremer die Standortsverhältnisse, um so schärfer wirkt die Auslese und um so ausgeprägter treten auch die biologischen Eigenheiten der Lebensformen hervor. Daher spiegeln Lebensformenspektren extremer Kampfassoziationen die ökologischen Beziehungen zum Standort am besten wider»].

Эти же принципы почти полностью сохраняются и в современном понимании географии растительности: «Для географии растительности прежде всего важно объединение растительных форм по тем признакам, которые наиболее существенны с географической точки зрения» (Schmithüsen, 1961, цит. по: Шмитхюзен, 1966, с. 44). Система жизненных форм растений Х. Раункиера (Raunkiaer, 1905, 1907, 1934), сыгравшая, по мнению Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998), в развитии физиономики не меньшую роль, чем работы К. Линнея в области систематики, изначально носила сугубо географическое содержание. Характерно при этом, что практически всегда речь идет о *географии*, но не о *биогеографии* растительности.

Ландшафтно-биономическое направление в зоогеографии связано в основном с магистерской диссертацией Н.А. Северцова (1855) (см.: Дементьев и др., 1976), во многом опиравшейся на идеи К.М. Бэра (Baer, 1837)<sup>69</sup>. Г.П. Дементьев (1948, с. 16) следующим образом характеризует зоогеографическое содержание работы Н.А. Северцова: «В своем анализе распространения животных Н.А. Северцов подходит к классификации их по определенным биологическим типам или жизненным формам и намечает биоценологическое направление зоологических исследований. Он пишет, например, в тезисах диссертации, что «изучение группировок животных на малых пространствах и взаимных отношений этих мелких фаун есть самая твердая точка опоры для вывода общих законов географического распространения животных».

Понятие «жизненная форма» было введено Й. Вармингом (Warming, 1895, 1908), под которым он понимал «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни от колыбели до гроба, от семени до отмирания» (Warming, 1908, S. 27; цит. по: Миронов, 2002, с. 98). Предложенное И.Г. Серебряковым (1962) понятие «биологического типа» как совокупности разных стадий развития одного организма в разных биотопах, очевидно, является полным синонимом первоначального понятия.

<sup>69</sup> Р. Гессе (Hesse, 1924, S. VII) считает К. Бэра «отцом» экологической географии животных.

чального понятия «жизненная форма» у Й. Варминга. А.П. Хохряков (1979) выделяет «биоморфологию» как самостоятельное учение о жизненных формах.

«Дальнейшая судьба термина «жизненная форма» служит одним из ярких примеров разрушения (преимущественно зоологами) рано сложившегося и полезного понятия путем расширения его смысла и интеграции простых понятий в более сложное. Термину «жизненная форма» придавали так много разных значений (внешний облик, комплекс адаптаций, тип адаптации, совокупность организмов, тип организмов, стадии онтогенеза, образ жизни, экологическая характеристика вида, экологический таксон), а его смысловая нагрузка стала настолько полно перекрываться с содержанием других терминов (экологическая группировка, экоморфа, биоморфа, морфотип, экологическая ниша, адаптивная зона, филогенетический таксон) [далее следуют многочисленные библиографические ссылки], что вполне можно говорить о кризисе понятия» (Миронов, 2002, с. 99). И.Г. Серебряков (1962), правда, различает эколого-морфологический и эколого-ценотический аспекты жизненных форм, которые, как следует из обзора Т.И. Серебряковой (1972), на практике обычно не дифференцируются. В целом же в экологическом значении «жизненная форма» является концептуально неточным понятием, причем Н.А. Заренков (1988) считает бесперспективными попытки преодолеть неопределенность в отношении «таксон – жизненная форма». Во многих случаях «жизненные формы» у зоологов вольно или невольно отождествляются с «гильдиями» (Root, 1967), группами функционально сходных видов. Я полностью согласен с А.Н.Мироновым (l.c.) в том, что по крайней мере в биогеографическом отношении рациональнее придерживаться первоначального понятию «жизненная форма» у Й. Варминга и А. Гумбольдта как физиономического типа, определенного экологическими условиями. В этом смысле понятие «жизненная форма» относится к одной из основных категорий ландшафтно-биономической биогеографии, относящейся к циклу наук о Земле<sup>70</sup>.

Последнее вполне подтверждается последующими взглядами на фитоценоз как на преимущественно географическое явление (Морозов, 1912; Сукачёв, 1942; Сочава, 1944б, 1979; Schmithüsen, 1961 рус. Шмитхюзен, 1966; Шенников, 1964; Воронов, 1973; Werger, Sprangers, 1982; и мн. др.). При этом В.Б. Сочава (1978) утверждает, что понимание фитоценоза (и биоценоза) в русской геоботанике (и экологии) всегда было географическим<sup>71</sup>. По мнению А.Г. Воронова (1973), фитоценология – отдел биогеоценологии, входящей в географию. Это, конечно же, не так: географическое понимание фитоценоза и биоценоза возможно лишь при акцентировании их выделения при помощи физиономических признаков, в частности жизненных форм; функциональные, количественные отношения в биоценозе изучают преимущественно биологическими методами, относящимися к компетенции биологов (см.: Шенников, 1948). Не даром же К.Мёбиус (Möbius, 1877), создатель структурно-функциональной концепции биоценоза, резко критиковал физиономический метод А. Гумбольдта. В то же время, согласно Б.М. Миркину и Л.Г. Наумовой (1998, с. 8), основной задачей физиогномики (экологической морфологии растений) является «изучение жизненных форм, форм роста и функциональных типов растений». Кстати, Ф. Клементс (Clements, 1916), основоположник «организмистской» концепции фитоценоза, при установлении типа растительности важное значение придавал и физиономическим признакам. Так или иначе, но Б.А. Быков (1973),

<sup>70</sup> В этом же смысле изучение А.Гумбольдтом влияния температурного фактора (с помощью впервые примененного им метода изотерм – Humboldt, 1817b) на распространение жизненных форм растений позволяют считать его основоположником экологической географии растительности. Общепринятая концепция географического ландшафта как основного объекта физической географии во многом основана на гумбольдтовых идеях о физиономичности растений (Trenl, 1992), поэтому экологическую *географию* растительности, основанную на физиономических принципах, также нужно рассматривать в цикле наук о Земле (см.: Duckworth et al., 2000). В то же время изучение, например, температурно-поясных закономерностей в соотношении видового обилия, которое можно относить к экологической *биогеографии* растительности, входит в сферу биологического цикла наук. Существующая номенклатура отдельных направлений географии и биогеографии растительности совершенно не устоялась; Д. Мюллер-Домбуа и Х. Элленберг (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974) приводят таблицу, в которой сопоставляются франко-швейцарские и англо-американские термины для обозначения разных разделов географии растительности и флористической биогеографии. В качестве биогеографии жизненных форм иногда рассматривают закономерности сложения фаун, обитающих в специфических условиях (пещеры, абиссаль и ультраабиссаль) (Заренков, 1983). Й. Вальтер (Walther, 1893-1894) придает значение биономических установленным Э. Геккелем (Haeckel, 1890) понятиям «бентос», «планктон» и «нектон», различая две главные «области жизни» [Lebensgebiet], биоциклы [Lebensbezieke] – «диафанную» [diaphane Gebiet, от греч. diaphane – прозрачный], охватывающую сушу и верхние отделы моря, и «афотическую» [aphotische Gebiet].

<sup>71</sup> Согласно В.Б. Сочаве (1978, с. 299), фитоценоз – мельчайшая ячейка фитоценомера, гомогенного ареала растительного сообщества.

например, различает физиономическое и собственно ботаническое понимание фитоценоза: полагая, что ботаническая география занимается вопросами географического распространения видов растений (фитогеография) и растительного покрова, он вместе с ними выделяет и ценогеографию — географию фитоценозов как раздел геоботаники.

Преимущественно физиономический взгляд на структуру растительного покрова сохраняется вплоть до настоящего времени (краткий обзор истории физиономического понимания фитоценоза см.: Воронов, 1970; Миркин, Наумова, 1998). Так, «Словарь понятий и терминов современной фитоценологии» (Миркин и др., 1989, с. 199) определяет «фитоценоз» как «условно отграниченный и *однородный (на глаз)* контур растительности, часть континуума фитоценотического». Растительность определяет биономический облик географического ландшафта, являющегося континуальной предметной средой<sup>72</sup>. Таким образом, континуальный взгляд на природу фитоценотического (биоценотического) покрова, как в биогеографии, так и в фитоценологии, в немалой степени обуславливается физиономическим (биономическим) определением растительности.

Здесь, конечно, не стоит упускать из виду неизбежность неустранимого индивидуально-субъективного влияния при оценке физиономической однородности, напрямую зависящего от индивидуальных особенностей исследователя: быстроте, глубине, полноте, точности и тонкости отдельных восприятий, их целевой установки и эмоциональной насыщенности. Один и тот же зрительный («однородный на глаз») образ может очень по-разному восприниматься двумя равнообразованными наблюдателями (рис. 20).

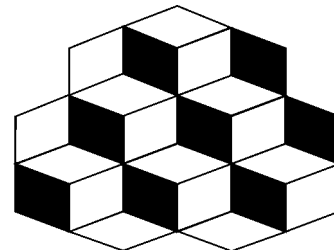


Рис. 20. Двойственное изображение, на котором можно увидеть и 6 и 7 кубиков, в зависимости от установки восприятия (из: Баншиков и др., 1967, рис. 2). Если Вы видите только 6 кубиков, переверните изображение на 180°, вспомнив при этом гравюры Маурица Эшера.

### 4.3. Метод «конкретных флор» А.И. Толмачёва

«Возможны классификации растительности на основе физиономических и флористических критериев, причем классификации второго рода наиболее универсальны и информативны...» (Миркин, Наумова, 1998, с. 289. Последнее не удивительно, поскольку физиономически гомогенная растительность естественно дискретизируется на ряд биотических (флористических) единиц — «конкретных флор»: применение метода «конкретных флор» приводит к «...ограничению изучаемых пространств, к изучению в флористическом отношении в первую очередь единиц территориально низшего порядка» (Толмачёв, 1931, с. 118). Здесь достаточно четко определено географическое содержание флоры. Сходный подход развивает Р. Бешел (Beschel, Webber, 1963; Бешел, 1969).

«Теоретически конкретная флора должна отвечать следующим требованиям: совокупность видов, ее слагающих, распространена на всем протяжении занимаемого флорой района, образуя лишь различные группировки и занимая отдельные части его в зависимости от чисто местных особенностей каждого его участка; участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах района соответствовать одни и те же комбинации видов, иными словами — каждая данная ассоциация будет характеризоваться в нем постоянством своего флористического состава, причем правило это будет повторяться во всех встречающихся в районе ассоциациях» (Толмачёв, 1931, с. 119; см. также: Толмачёв, 1932, 1970, 1986)<sup>73</sup>.

<sup>72</sup> Ландшафт — типичный гештальт (психологическая целостность), как его понимали основоположники гештальтпсихологии В. Кёллер, М. Вертгаймер и К. Коффка. Для подобного восприятия пространственного континуума имеются соответствующие нейрофизиологические объяснения (Анохин, 1973), и Дж. Лонг (Long, 1969) при определении степени интеграции изображаемых объектов для различных масштабов карт растительного покрова вводит понятие «пирамида восприятия». «Ландшафт» нередко воспринимается как полный синоним «пейзажа» (Семёнов-Тян-Шанский, 1928; Bertrand, 1968), и именно поэтому, наверное, Л.С. Берг (1945) предложил для обозначения первого непржижившееся понятие «географический аспект».

<sup>73</sup> В.М. Шмидт и Н.Г. Ильинских (1982) считают предшественником А.И. Толмачёва К.К. Клауса, химика и фармацевта, занимавшегося сравнительной флористикой на вполне профессиональном уровне и предвосхитившего «метод конкретным флор» при изучении флоры окрестностей г. Сергиевска и г. Сарепты. Иногда (например: Шеляг-Сосонко, Дидух, 1987) в качестве синонима «конкретной флоры» используется понятие «элементарная флора». Б.М. Миркин (письмо от 12.01.2004) указывает на крайнюю неудачность приведенной цитаты, поскольку «ассоциация — это условность, и поэтому доля видов, которые обладают высоким постоянством, всегда много ниже, чем редких видов, которые встречаются в отдельных сообществах ассоциации». Вполне соглашаясь с этим замечанием, я оставляю эту цитату для того, чтобы подчеркнуть основную мысль А.И. Толмачева о теоретически конечном числе видов любой конкретной флоры.

Практически метод «конкретных флор» заключается в следующем: при постепенном увеличении обследованной площади рост числа видов вначале резко увеличивается, а затем приближается к некоторому определенному уровню, после которого дальнейшего увеличения видового богатства не наблюдается (см. Толмачев, 1986, с. 22). Иными словами, кривая зависимости числа видов ( $S$ ) при увеличении обследованной площади ( $A$ ) имеет характер монотонно возрастающей кривой с постепенным выходом ее на асимптоту. Последнее вполне подтверждается удовлетворительным уровнем аппроксимации зависимости  $S$  от  $A$  в конкретных флорах при использовании гиперболической модели  $S = S_*bA / (1 + bA)$ , теоретически имеющей верхнюю асимптоту  $S_*$  (см. далее) (табл. 3). Площадь, соответствующая последней,

**Таблица 3. Результаты аппроксимации зависимости видового богатства ( $S$ ) от площади местообитания ( $A$ ) гиперболической моделью  $S = S_*bA / (1 + bA)$  в конкретных флорах полуострова Ямал (по данным: Ребриская, 1987, табл. 1)**

Местонахождение	$S_*$	$b$
Хутыяха	179,5562±2,3738 (<0.001)	3,0868±0,4170 (0,002)
Лаптаяха	188,9617±2,0647 (<0.001)	2,9488±0,2891 (0,002)
Хевесе	184,4676±1,5946 (<0.001)	4,6066±0,5167 (0,001)
Ляккотосе	152,9255±1,0259 (<0.001)	2,6351±0,1325 (0,003)
Юрибейто	135,8455±0,8749 (<0.001)	3,2540±0,4762 (0,002)
Мантыто	142,3473±1,1807 (<0.001)	5,4368±0,6542 (0,001)
Матюйяха	146,9533±0,3405 (<0.001)	4,6939±0,1554 (<0.001)
Верхний Тамбей	118,7123±1,0674 (<0.001)	8,1463±1,4324 (0,005)
Хабейяха	112,1085±1,3015 (<0.001)	4,0143±0,5541 (0,002)

*Примечание:* в скобках, после средних значений и ошибок репрезентативности параметров указаны уровни доверительной вероятности  $p$ .

определяет «площадь выявления» флоры (Раменский, 1924, 1935), или ее «минимум-ареал» [Mindestfläche, Minimalareal] (Palmgren, 1925)<sup>74</sup>. Ю.И. Чернов (1975, 1989) считает возможным использовать также понятия «конкретная фауна» и «конкретная биота», что, при следовании взглядам А.И. Толмачева, представляется весьма рациональным. Подобный подход по отношению к орнитофауне был намечен П. Пальмгреном (Palmgren, 1930).

Естественно, что в идеальном случае для полного выявления конкретной биоты нужно учитывать возможные внутри- и межгодовые изменения ее видового состава, хотя это — чрезвычайно трудоемкая задача. Так, Р. Уиттекер (Whittaker, 1970) полагает, что для выявления всего потенциально возможного видового состава фитоценозов пустыни Сонора требуется не менее 10 лет. Видовое богатство таксоцены прибрежных амфипод зал. Посыета (Японское море) изменяется по сезонам одного года более, чем в 25 раз (Кафанов, Федотов, 1997). Что же касается наземной флоры умеренных широт, то в этом случае само понятие «флора» относится почти исключительно лишь к теплomu времени года.

А.И. Толмачев (1931), определяя понятие «конкретной флоры», явно подразумевает разные степени экологической гомогенности местообитания — в пределах района, занимаемого «конкретной флорой», и при переходе из одного района в другой. В пределах географического ландшафта полностью однородных местообитаний, конечно, не существует. Б.А. Юрцев (1975, 1982, 1987б; Юрцев, Сёмкин, 1980) в полном соответствии с этим справедливо полагает, что каждая конкретная флора по своей природе является гетерогенной системой, так как образована подчас весьма контрастными совокупностями видов, населяющими разные типы и классы экотопов; на топологическом уровне иерархия естественных флор может и должна быть продолжена несколькими ступенями последовательно включенных «парциальных флор». Конечно, объем последних целиком определяется принятым масштабом рассмотрения. Остается при этом слабо аргументированное положение Б.А. Юрцева (1987а, с. 22) о том, что

<sup>74</sup> Соответствующий график гиперболической зависимости «виды-площадь» представляет собой кривую, сначала возрастающую круто, потом более полого, но на плато так и не выходящую. Поэтому «минимум-ареал» в любом случае определяется конвенционально либо вероятностными методами. Учитывая дискретность распределения «видовых структур» (Суханов, Иванов, 2001; Иванов, Суханов, 2002), я представляю весьма перспективным выявление «минимум-ареалов» и по видовым обилиям. Это предположение интуитивно подкрепляется очевидным соображением о том, что число видов организмов на единицу площади явно связано с их средней массой или размерами.

«парциальные флоры принципиально не могут считаться экологическими элементами конкретной флоры...». Несколькими годами ранее тот же Б.А. Юрцев (Юрцев, Сёмкин, 1980) полагал, что степень экологической и флористической гетерогенности ландшафта может быть различной и отображаться разным числом ступеней иерархической лестницы парциальных флор<sup>75</sup>. Однако и на топологическом масштабе рассмотрения зависимость числа видов от площади местообитания лучше аппроксимируется математической моделью, предполагающей существование верхней асимптоты видового богатства (табл. 4).

**Таблица 4. Матрица значений остаточных дисперсий для двухпараметрических моделей «виды-площадь», описывающих увеличение видового богатства при увеличении обследованной площади в прибрежных фитоценозах водорослей-макрофитов бухты Витязь (Японское море) (из: Кафанов, Жуков, 1993, табл. 23).**

Фитоценозы	Сезоны	Остаточные дисперсии моделей			
		Степенной	Линейной логарифмической	Нелинейной логарифмической	Гиперболической
I	Зима	0,672	0,541	0,549	0,456
	Весна	2,937	1,759	1,924	1,319
	Лето	5,166	2,730	2,902	1,890
	Осень	3,165	1,897	2,011	1,167
II	Зима	1,622	1,186	1,122	0,869
	Весна	3,501	2,055	2,252	1,384
	Лето	7,639	3,891	4,167	1,836
	Осень	6,157	4,032	4,148	2,689
III	Весна	3,314	2,019	2,273	1,588
	Лето	3,895	2,178	2,386	1,249
	Осень	1,880	1,122	1,128	0,730
IV	Весна	2,167	1,302	1,427	0,834
	Лето	2,931	1,628	1,711	1,093
	Осень	1,747	1,332	1,259	1,014

*Примечания:* единично встреченные виды не включены. Фитоценозы: I – *Chordaria flagelliformis* + *Coccophora langsdorfii*, II – *Coccophora langsdorfii* + *Palmaria stenogona*, III – *Chondria decipiens* + *Coccophora langsdorfii*, IV – *Neorhodomela larix*. Из четырех рассмотренных моделей только гиперболическая предполагает существование верхней асимптоты видового богатства. Выбор конкретной модели определяется ее соответствием фактическому материалу; адекватной оценкой такого соответствия является величина остаточной дисперсии – адекватность тем больше, чем меньше последняя (Watt, 1968; рус.: Уатт, 1971).

Таким образом, в физиономически условно континуальной растительности независимо выделяются биотические группировки флоры, соответствующие уровню конкретных и «парциальных». Эти группировки вполне отвечают понятию «операциональной единицы» (Sokal, Sneath, 1963) как целостности, представляющей собой совокупность признаков, включенных в избранный исследователем набор последних. Одни и те же конкретные и «парциальные» флоры могут быть **независимо установлены** разными исследователями, в отличие от **условно выделяемых** дискретных единиц в пределах физиономически континуальной растительности. Принципиально важно, что установление конкретных (или «парциальных») фаун, флор или биот не требует даже полного таксономического списка: важно лишь изменение числа видов (в том числе приведенных в открытой номенклатуре или вообще ошибочно идентифицированных) (см. Kafanov et al., 2000), что намного упрощает выделение биотических единиц. Конкретная флора, понимаемая как единица на рубеже регионального и экотопологического уровней флористического районирования и наименьший регионально-флористический выдел (Юрцев, 1987а), дает основания для операционального флористического (биотического) районирования и для операционального шкалирования живого покрова. Район, занимаемый конкретной биотой, можно в частности принимать за наименьшую единицу био-

<sup>75</sup> Возможно, здесь имеет место произвольная подмена понятий. В первом случае речь идет о таких экологических объединениях видов, как ксерофиты, мезофиты и т. п., хотя по существу нужно говорить о парциальных флорах как экологических составляющих конкретных флор. Принимая некоторую неопределенность понятия «парциальная флора», ее все же удобно считать аналогом конкретной флоры на топологическом масштабе рассмотрения.

тического районирования. Согласно В.Б. Сочаве (1932), конкретная флора соответствует элементарному геоботаническому району. «Площадь выявления» конкретных флор закономерно увеличивается в направлении от высоких широт к тропикам (Шмидт, 1980, 1987), изменяясь от 100 км<sup>2</sup> в Арктике до не менее 1000 км<sup>2</sup> в тропическом поясе.

Научной концепции любого рода можно поставить в соответствие некоторую формальную (математическую) модель. Поэтому для более полного понимания природы биотических границ рассмотрим математические модели, связывающие увеличение числа видов (видового богатства) с увеличением площади местообитания. Здесь, однако, следует иметь в виду, что, поскольку такие модели могут быть получены тремя принципиально разными способами из-за разных приемов увеличения рассматриваемой площади (Greig-Smith, 1964, рус.: Грейг-Смит, 1967; см. также Schoereder et al., 2004), получаемые результаты не всегда бывают полностью адекватными. Возможно, именно поэтому Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова, 1998, с. 227) заключают следующее: «Подсознательно чувствуя наличие в природе континуума этих КФ [конкретных флор – А.К.] (однозначно в пользу континуума флор позднее выступит Л.И. Малышев, 1987а, 1991, 1994) и неизбежный элемент произвольности при их установлении, А.И. Толмачев [1986, с. 9] понимал эти совокупности видов как некую идеализацию. Он, в частности, писал: «Конкретные флоры, в нашем их понимании, практически едва ли могут рассматриваться как понятие вполне объективное, так как и в их ограничении может быть известная произвольность». В.В. Суханов и В.А. Немченко (1989) достаточно подробно рассматривают методические ограничения, возникающие при разных приемах увеличения рассматриваемой площади.

#### 4.4. Кривые «виды-площадь»

Видовое богатство (S, число видов в данном районе или местообитании, имеющем площадь A) издавна составляло один из основных предметов ботанико-географических исследований (Humboldt, 1817a; Schouw, 1822, датск. изд., цит. по: Schouw, 1823a; Candolle, 1855; Palmgren, 1925; см. Вульф, 1934). Не удивительно поэтому, что зависимость S при увеличении площади A считается одной из фундаментальных (аксиоматических) проблем экологии и биогеографии (Lomolino, 2000, 2001); для краткости в дальнейшем будем обозначать эту зависимость как «кривые виды-площадь», что, в принципе, общепринято. Начиная с Х. Уотсона (Watson, 1859; цит. по: 1977), впервые исследовавшего кривые «виды-площадь», этой зависимости поставлено в соответствие несколько математических моделей (обзоры: Gleason, 1922; Goodall, 1952; Connor, McCoy, 1979; Песенко, 1982; McGuinness, 1984; Кафанов, Жуков, 1993; Lomolino, 2001; Tjørve, 2003; и мн. др.). Мы рассмотрим ниже только двухпараметрические модели. Это ограничение обусловлено следующим: «...Модели, требующие оценивания трех и более неизвестных параметров, очень хорошо проходят по эмпирическим точкам. Вместе с тем, дисперсии (ошибки) этих параметров оказываются непомерно большими. Вследствие этого модельный доверительный интервал становится настолько широким, что задача, ради которой проводилось оценивание параметров модели, вообще теряет смысл» (Суханов, Немченко, 1989, с. 160).

Известно несколько математических моделей «виды-площадь», основанных на том или ином характере распределения видов по обилию, других теоретических соображениях или же принятых лишь как удобная аппроксимация. Чаще других используют двухпараметрические степенную, линейную и нелинейную логарифмические модели.

Наиболее широко известна степенная модель, выводимая из логарифмически нормальной модели распределения видов по обилию (Preston, 1948, 1962a. b)<sup>76</sup>. Степенная модель была предложена О. Аррениусом (Arrhenius, 1921) и получила особую известность после работ Р. Мак-Артура и Э. Уилсона (MacArthur, Wilson, 1963, 1967) по «равновесной теории островной биогеографии»<sup>77</sup>:

$$S = cA^z,$$

где  $c, z$  – константы. Эту модель, учитывая ее распространенность в литературе, Д. Сим-

<sup>76</sup> Р. Мэй (May, 1975) полагает, что логнормальное распределение – чисто статистическое явление, не имеющее какого-то глубокого биологического смысла. Из математических свойств логнормального распределения вытекает сравнительно узкий интервал значений  $z$ .

<sup>77</sup> Впрочем, Дж. Браун и М. Ломолино (Brown, Lomolino, 1998) полагают, что у этой теории был свой предшественник, Э. Манро (Munroe, 1953).



берлофф (1982, с. 5) называет «...почти универсальным отображением видо – территориальной взаимосвязи...». По мнению Ю.Г. Пузаченко (1992), широкая распространенность в биологии зависимостей типа  $Y = X^b$  согласуется с базовыми представлениями теории информации.

Вместе с тем, степенная модель мало пригодна в большом диапазоне варьирования площадей и лучше описывает кривые «виды-площадь» при больших величинах  $A$  (Суханов, Немченко, 1989; Legendre, He, 1996; Rosenzweig, Ziv, 1999). Обычна ковариация параметров  $s$  и  $z$  (Rosenzweig, 1995; Willig, Lyons, 2000). При этом эмпирически вычисленное значение  $z$  является функцией стандартной ошибки (Prothero, 1986). Эти и другие соображения, в частности заключения о существовании верхней асимптоты видового богатства для биоты рассматриваемых совместно больших и малых островов, вызвали в последние годы известный скептицизм в отношении классической теории островной биогеографии (Brown, Lomolino, 2000; Lomolino, 2001; Lomolino, Weiser, 2001; см. также: Gilbert, 1980), впрочем оспаривающийся (Williamson et al., 2001, 2002).

Не в меньшей мере, чем степенная, популярна у геоботаников линейная логарифмическая модель:

$$S = a + k \cdot \ln A,$$

где  $a, k$  – константы. Непосредственно из логарифмического ряда, другой модели частотного распределения видов по обилию (Fisher et al., 1943), выводится нелинейная логарифмическая модель «виды-площадь»:

$$S = \alpha \cdot \ln (1 + A/A_0),$$

где  $\alpha, A_0$  – константы, интерпретируемые как параметр  $\alpha$  логарифмического ряда, отражающий разнообразие изученной биоты, и минимальная занятая им площадь  $A_0$ . Нетрудно увидеть, что все рассмотренные модели предполагают непрерывное увеличение числа видов при увеличении площади местообитания.

Положение о том, что с увеличением площади число видов в сообществе не может расти беспредельно (в соответствии с концепцией конктерных флор), было учтено А.А. Урановым (1966) при выводе уравнения:

$$S = S_* \cdot A^n / (A^n + q^n),$$

где  $S_*$  – «предел видовой насыщенности», к которому «стремится» среднее число видов сообщества при неограниченном возрастании  $A$ ,  $q$  – площадь, на которой среднее число видов становится равным  $S_*/2$ ,  $n$  – безразмерный степенной коэффициент. С.И. Макарова (1983) на большом эмпирическом материале провела сравнение степенной, линейной логарифмической моделей и модели А.А. Уранова, показав, что последняя в наибольшей степени характеризует зависимость числа видов во флоре от размера занимаемой ею площади. Это заключение, впрочем, очевидно, поскольку уравнение А.А. Уранова трехпараметрическое (параметры  $S_*$ ,  $q$  и  $n$ ) и способно поэтому лучше аппроксимировать фактические данные, нежели двухпараметрические степенная и линейная логарифмическая модели.

Трехпараметрическая гиперболическая модель «виды-площадь», описывающая асимптотический характер возрастания  $S$  при увеличении  $A$ , исследована рядом авторов (Archibald, 1949; Brian, 1953; Kobayashi, 1975, 1976, 1983; Pielou, 1977; Кафанов, Суханов, 1982; Кафанов, Жуков, 1993). Она может быть представлена в форме:

$$S = S_*(1 - (1 + bA)^{-c}),$$

где  $S_*$  – асимптота общего числа видов в сообществе,  $b, c$  – константы. Эта модель, выводимая из гамма-распределения и пуассоновского распределения особей каждого вида в пространстве, дает объективные основания для определения величины минимум-ареала (площади выявления) биоты и позволяет оценивать статистическую значимость различий видовых списков (Суханов, 1983; Майорова и др., 1988).

Как показал В.В. Суханов (1983), в частном, но практически важном случае, когда  $c = 1$ , вероятность распределения плотности видов на единицу площади представляет очень простую форму бета-распределения с математическим ожиданием:

$$S = S_*bA / (1 + bA).$$

При  $n = 1$  в уравнении А.А. Уранова двухпараметрическая модель становится частным случаем последнего. Методы оценивания параметров двухпараметрической гиперболической модели относительно просты, причем могут быть осуществлены независимо, на основании

данных по обилию видов (Суханов, 1983; Немченко, Суханов, 1986; Майорова и др., 1988). Гиперболическая модель линеаризуется, если вместо переменных  $A$ ,  $S$  оперировать обратными к ним величинам  $1/A$  и  $1/S$ . Гиперболическая модель Ж. Моно (Monod, 1950),  $S = a(A / b + A)$ , в принципе соответствует рассмотренной выше гиперболической модели. Важно заметить, что, принимая континуальный характер геомериды, мы должны были бы принять предположение о монотонном характере кривых «виды-площадь»; асимптотичность последних свидетельствует о некотором уровне дисконтинуальности.

Двухпараметрическая гиперболическая модель хорошо аппроксимирует фактические данные как на уровне «парциальных» (табл. 4), так и конкретных (табл. 3) флор. Другая двухпараметрическая модель «виды-площадь», предсказывающая существование верхней асимпты видового богатства, — отрицательно-экспоненциальная модель Д. Ратковского (Ratkowsky, 1990),  $S = a(1 - \exp(-bA))$ , где  $a$ ,  $b$  — константы — не во всех случаях дает удовлетворительные результаты аппроксимации фактических данных (см. Tjørve, 2003). В.В. Суханов и В.А. Немченко (1989), исследовали применимость двухпараметрических степенной, линейной и нелинейной логарифмических и гиперболической моделей для описания кривых «виды-площадь» применительно к травяному ярусу вторичного растительного сообщества в поясе кедрово-широколиственных лесов среднего Сихотэ-Алиня, и нашли наилучшую применимость гиперболической модели. Это не удивительно, поскольку максимальная учтенная в моделях площадь,  $64 \text{ м}^2$ , превышает площадь выявления «парциальных» флор и явно меньше площади выявления конкретных флор. К тому же сообщество находилось в состоянии вторичной сукцессии после выборочных рубок древостоя и неоднократных пожаров.

Асимптотический характер кривых «виды-площадь» имеет достаточно надежные теоретические обоснования. Практически все математические модели этой зависимости выводятся из соответствующих моделей распределения видов по обилию; общее число особей всех видов считается пропорциональным площади местообитания (Fisher et al., 1943; MacArthur, 1957; Margalef, 1958; Odum et al., 1960; May, 1975; Рябко и др., 1978; Левич, 1980; Суханов, Кушнарев, 1989). Динамика роста популяции каждого из видов и их совокупности описывается при этом известным уравнением Ферхюльста-Пёрла (см. Фёдоров, Гильманов, 1980), в графическом виде имеющим верхнюю асимпту. В.В. Суханов и В.А. Немченко (1989) показали, что двухпараметрическая гиперболическая модель «виды-площадь», будучи записанной в форме  $S = a(b \cdot e^x / 1 + b \cdot e^x)$ , где  $x = \log(A)$ , соответствует уравнению Ферхюльста-Пёрла. Связь между размерами тела и плотностью популяции описывается при этом параболической кривой (Currie, 1993 — обзор).

Предложен ряд гипотез, призванных объяснить увеличение числа видов при увеличении площади местообитания. Согласно гипотезе «пассивного сбора» (Arrhenius, 1921), это явление обусловлено случайным распределением колонизирующих организмов, число которых увеличивается при возрастании размеров учетной площадки. Гипотеза «разнообразия биотопов» (Williams, 1943, 1964) определяющее значение придает повышению числа локальных местообитаний, пригодных для заселения разными формами, при увеличении площади, на которой эти локальные местообитания размещены. Положение о том, что видовое разнообразие должно быть наиболее велико при некоторых промежуточных уровнях нарушения среды, легло в основу гипотезы «промежуточного нарушения» (Paine, Vadas, 1969; Connell, 1978). Однако наиболее популярна гипотеза, вытекающая из концепции «островной биогеографии» (MacArthur, Wilson, 1963, 1967), согласно которой видовое богатство есть функция скоростей иммиграции видов и их локального вымирания, определяемых площадью местообитания.

Очевидно, что все эти гипотезы, за исключением гипотезы «пассивного сбора», для объяснения изменений видового богатства привлекают не саму площадь как таковую, но лишь связанные с ней, хотя бы и существенно, факторы. Поэтому Э. Коннор и Э. Мак-Кой (Connor, McCoy, 1979) рассматривают модель «пассивного сбора» как статистическую нуль-гипотезу, с которой должны сравниваться все другие модели «виды-площадь». Иными словами, при исследовании зависимости видового богатства от площади местообитания следует принимать во внимание лишь увеличение числа видов при увеличении обследованной площади [area per se], хотя при этом, конечно, существенно показанное еще Й. Форстером (Forster, 1772, цит. по: 1778) влияние и экологических факторов, в частности, температуры<sup>78</sup>.

<sup>78</sup> Э. Тьёрве (Tjørve, 2002) и К. Триантис и др. (Triantis et al., 2003) предложили недавно математические модели, связывающие изменение видового богатства с площадью и пространственной гетерогенностью местообитаний [К. Триантис и др. обозначают такую модель как «the choros model»], что, конечно, выходит за пределы нашего случая. В целом же,

Соотношение роли локальных (топологических), региональных и глобальных факторов в пространственном структурировании биоты изменяется в зависимости от пространственно-временных масштабов, которые нормируются размерами организмов (Азовский, 2003)<sup>79</sup>. На топологическом и субрегиональном масштабах исследования площади могут считаться экологически «гомогенными» на уровне минимум-ареалов, определяемых соответственно «парциальными» и конкретными биотами.

#### 4.5. Природа биотических границ

При наличии существенных преград расселению или при изменении принятого масштаба рассмотрения асимптотический характер кривых «виды-площадь» изменяется, и они принимают отчетливую «ступенчатую», S-образную форму<sup>80</sup>. На «изломе» кривых видовое богатство значительно увеличивается за счет включения в данную «парциальную» или конкретную биоту видов из соседних биот (Шмидт, 1972, 1976, 1980; Юрцев, 1974, 1975). В любом случае граница – это поверхность, образованная соединением точек, на которых общий градиент или отдельные градиенты одной или нескольких переменных имеют максимальное значение (Маргалев, 1992).

«Смежные региональные фауны всегда соединяются зоной перехода, а эти зоны обычно расположены в местах, которые или недосыгаемы, или неблагоприятны для некоторых животных, и поэтому переходные подфауны, как правило, бывают обедненными» (Darlington, 1957; цит. по: Дарлингтон, 1966, с. 395). Некоторые авторы (например: Uvarov, 1931) вообще отказываются от проведения каких-либо биогеографических границ, считая возможным ограничиться лишь установлением «типов фаун». Равным образом Б.К. Штегман (1938) считает, что при выделении зоогеографических подразделений лучше применять не собственно биогеографические термины (области, провинции и т. д.), а говорить о «типах фауны». В биоэкологии контактные переходные «микрзоны» между сообществами, как известно, называют «экотонами» (Clements, 1936), кроме которых Р. Маргалев (Margalef, 1994) различает «экоклины» – постепенные смены биотопов. В учении о геосистемах В.Б. Сочава (1978) использует близкое «экотону» понятие «буферная территория». В.В. Бобров и В.М. Неронов (1993) считают возможным использование понятия «экотон» и в зоогеографии.

О. Друде (Drude, 1890a) трактует полосы сгущения ареалов как «разделительные» и тем самым впервые рассматривает их в качестве биогеографических границ. Локальные или региональные зоны увеличения видового богатства именуют «синператами» (Кузнецов, 1936)<sup>81</sup> или «флористическими линиями» (Szafer, 1952, рус.: Шафер, 1956); В.Н. Семёнов (1982) основной единицей биогеографической классификации считает *коареал*, или группу совпадающих ареалов видов, которые составляют синтопический элемент биоты. Для простоты и в силу приоритета будем в дальнейшем именовать полосы сгущения границ ареалов синператами. Этимологически логично зоны локального уменьшения видового богатства называть при этом «асинператами» (Kafanov et al., 2000).

Синператы обычно считаются наиболее значимыми показателями существования био-

---

как это справедливо подчеркивают Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (1998), конкретный вид зависимости «виды-площадь» несомненно определяется альфа-, бета- и гамма-разнообразием сообществ (Whittaker, 1972). А.И. Кафанов и В.Е. Жуков (1993, с. 80), оценивая результаты исследования сезонной изменчивости и пространственной структуры прибрежного сообщества водорослей-макрофитов зал. Посьета (Японское море) заключают, что каждая из зависимостей «виды-площадь» «...описывает альфа-разнообразие данного сезонного аспекта фитоценозов. Показатели альфа-разнообразия, отнесенные к одному и тому же сезону, в этом случае характеризуют степень дифференцированности распределения видов по градиенту местообитаний (бета-разнообразие), а с учетом изменчивости этих показателей по сезонам – общее, гамма-разнообразие ассоциации».

<sup>79</sup> А.Н. Миронов и др. (2002б) показали значимые изменения размеров тела морских ежей и моллюсков на границе биогеографических рубежей.

<sup>80</sup> Обзор математических моделей, соответствующих таким кривым (все они имеют верхнюю асимптоту видового богатства и характеризуют экологически или биогеографически неоднородные местообитания), приводит Э. Тьёрве (Tjørve, 2003).

<sup>81</sup> Б.А. Кузнецов (1936) ввел понятие «синперата» на основании географического распространения млекопитающих. Употребление фитогеографического понятия «хорион» (Turrill, 1958) в качестве аналога понятия «синперата» (Кафанов, 1991; Kafanov et al., 2000) основано на недоразумении. Хорион – это часть пространства, ограниченная сгущениями ареалов. В географии, однако, понятие «хорион» имеет совершенно иное содержание: «Все тела, будучи проявлениями единой материи, обладают родством и в совокупности со сферами влияния образуют у земной поверхности закономерные устойчивые сочетания. Такие образования предлагается называть хорионами (Ретеюм, 1978, ...)» (Ретеюм, Серебрянный, 1985, с. 153). В то же время Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (1998, с. 54), вслед за Ю.Р. Шеляг-Сосонко (1969), определяют хорионы как «подареалы с различной ценотической ролью видов». Очевидно, что в обоих случаях нет никаких оснований отказываться от приоритетного термина У.Тёррилла.

тических (биогеографических) границ (Turrill, 1958, Hall, 1964; Valentine, 1966; Семёнов, 1972, 1978, 1988; Durden, 1974; Hayden, Dolan, 1976; Peden, Wilson, 1977; Разумовский, 1981, 1999; Миронов, 1985, 1989, 1990, 1999, 2002, 2004; Саускан, 1986; Кафанов, 1991; Бубырева, 1993; Kafanov et al., 2000, 2001; Kafanov, Volvenko, 2001; Жирков, 2004; и др.). Ю.М. Марусик (в печати), например, полагает, что наиболее четко очерченная арахногеографическая граница в пределах всей северной Евразии простирается по колымско-охотскому водоразделу, где проходят границы более 160 видов паукообразных (пауков и сенокосцев).

Для нахождения синперат предложено несколько методов: методы типизации ареалов и биотических разрезов (см. Миронов, 1999), метод «наложения ареалов» (Воронцов, 1963), метод оценки сопряженности линейных ареалов (Крылов, 1969; Крылов, Семёнов, 1977); «метод конечных точек» [range endpoints method] (Valentine, 1966, 1973; Pielou, 1979); районирование на основе «коэффициента изменения фауны» Хагмайера-Штульца (Hagmeier, Stults, 1964; Hagmeier, 1966), использовавшееся и отечественными исследователями (Ларина, Гурьлёва, 1968, 1972; Кулик, 1975; Неронов, 1976); разные модификации трендового анализа (Kafanov et al., 2000; не в понимании Marcus, Vandermeer, 1966; и др.), дающего сходные результаты при биогеографическом районировании пелагических и демерсальных рыб (Kafanov et al., 2001) и при рассмотрении таксонов разного ранга – видов, родов и семейств (Kafanov, Volvenko, 2001). Здесь, конечно, нужно иметь в виду, что степень выраженности синперат, равно как и любой биотической характеристики, в немалой степени сопряжена со степенью флоро-фаунистической изученности территории или акватории. Так, известна курьезная зависимость между числом видов, известных лишь по гербарным образцам, и расстоянием до ближайшего гербария (Wohlgemuth, 1993).

Г. Вальтер и В. Алёхин (1936) используют особый показатель – «коэффициент падения флоры» и считают, что границы флористических провинций проходят в местах с наиболее сильным «падением флоры». Сходной точки зрения придерживается А.Л. Тахтаджян (1978), полагающий, что флористические линии, отделяющие на флористической карте смежные хорионы, соответствуют более или менее ясно выраженной полосе сгущения ареалов таксонов разного ранга; места с наиболее сильным падением флоры соответствуют границам фитохорионов<sup>82</sup>. И. Шмитхюзен (Schmithüsen, 1961; цит. по: Шмитхюзен, 1966, с. 33) считает, что «исследования «флористического контраста» (Florenkontrast), измеряемого количеством различных видов в двух сравниваемых областях, и «флористического градиента» (Florengefälle) (число контрастов на 100 км) позволяют установить степень флористического различия, а также положение и точность границы между этими областями». Здесь, правда, следует различать собственно асинператы как районы общего уменьшения видового богатства и зоны уменьшения числа видов на окончаниях синперат. В любом случае, однако, исследования широтного биотического градиента позволяют выявить чередующиеся участки, которые характеризуются увеличением и уменьшением видового богатства и сопровождаются изменениями видового состава, т.е. биотическую дисконтинуальность (рис. 21). Для нахождения районов с наиболее резким изменением видового богатства используется ряд показателей неравномерности распределения хороплет (например: Monmonier, 1974; Turner, 1989).

Биотические границы (границы между биотическими комплексами) определяются районами с наиболее выраженными изменениями таксономического богатства. Эти районы четко выявляются прохождением синперат (и асинперат). Строго говоря, биотическая граница располагается между максимумом и минимумом таксономического богатства, однако выявить последний удается не всегда (переходные зоны между биотическими комплексами могут быть

<sup>82</sup> «В фитогеографии... был предложен (Turrill, 1958) термин «хорион», который ныне ботаниками широко применяется. А.Л. Тахтаджян (1978) предложил учение о хорионах, методах и принципах их изучения и классификации называть «хориономия», подразделяя ее на ботаническую (фитохориономию) и зоологическую (зоохориономию). Однако слово «хорион» в зоологии имеет давно сложившуюся традицию употребления в другом значении. Этим термином обозначают у высших позвоночных одну из зародышевых оболочек, а у насекомых – оболочку яйца. Поэтому автор (Крыжановский, 1987) предложил заменить этот термин в биогеографии сходным термином «хорон» и соответственно термин «зоохориономия» – термином «зоохорония». Смещение его с «хорологией» едва ли возможно.» (Крыжановский, 2002, с. 16). Однако, для обозначения биогеографических единиц любого ранга в биогеографии издавна используют понятие «биохора» [«биохория»] (Haeskel, 1866); в отечественной литературе широко распространено также безранговое понятие «выдел» (Кафанов и др., 1980). Так, Г.Де-Латтин (Lattin, 1967), например, называет биохорами литораль, пелагиаль и абиссаль для морской фауны, а для наземной среды – арбореальную, эремиальную и ореотундровую фауны. Поэтому введение нового термина «хорон» вряд ли оправдано. В необходимых случаях на принимаемом масштабе районирования можно использовать понятие «элементарная (или минимальная) биохора», или «минимальный (элементарный) выдел» (Старобогатов, 1982).

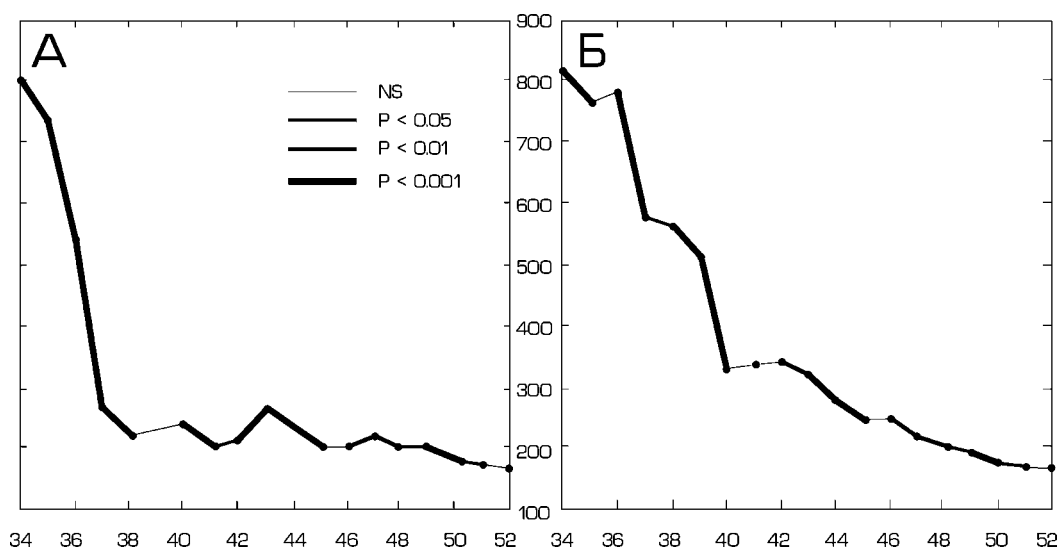


Рис. 21. Широтные изменения видового богатства и видового состава ихтиофауны у западного (слева) и восточного (справа) побережий Японского моря (из: Kafanov et al., 2000, Fig. 9). По осям абсцисс — градусы северной широты, по осям ординат — число видов. Толщина линий, соединяющих соседние точки, указывает достоверность различий (NS — статистически не значимы) видовых списков по доле общих видов на смежных широтных градусах (на основе индекса Чекановского-Съеренсена).

в разной степени широки), поэтому синператы являются достаточно надежным указанием на положение биотической границы.

Степень выраженности биотической дисконтинуальности, конечно, прямо связана с принимаемым уровнем генерализации биотических границ. На разных масштабах районирования синператы могут быть выражены в большей или меньшей степени. И.А. Жирков (2004), в частности, на примере полихет и иглокожих Баренцева моря полагает, что в том случае, когда биотический комплекс представляет собой набор «независимо распространенных видов» (пример, вряд ли имеющий отношение к реальным природным явлениям), имеет место чередование областей с большей или меньшей степенью сгущения границ ареалов (ширина биотической границы составляет при этом сотни километров); когда же биотические комплексы представляют «функциональное целое», биотические границы представляют узкие полосы шириной в километры или, как исключение, первые десятки километров.

Излом на кривых «виды-площадь» (или «виды-численность») определяет границу между двумя биотическими комплексами и может поэтому использоваться для операционального биотического шкалирования геомериды. Результаты ихтиофаунистического районирования Японского моря (Kafanov et al., 2000, 2001; Kafanov, Volvenko, 2001) показывают, что минимальная площадь, на которой выявляются региональные фаунистические различия, составляет около 12000 км<sup>2</sup>, или произведение длины одноградусных меридиана и параллели на эллипсоиде Ф.Н.Красовского. Таким образом, для морской биоты умеренных широт северного полушария площадь в 1° x 1° можно считать наименьшей площадью при биотическом районировании в региональной шкале, что соответствует картографированию в географическом масштабе (менее 1:1000000) (Кафанов, Кудряшов, 2000; см. Верещака, 2002). В иерархии уровней биохор и отвечающих им подразделений географической оболочки эта элементарная площадь включается в мегахоры — единицы биогеографического (бионического) районирования, охватывающие акватории морских областей и провинций (Петров, 2004б). Примечателен при этом вывод К.В. Беклемишева (1969) о том, что устойчивые биотопы в океанической пелагиали должны иметь размеры порядка 1000 км. Исходя из иных посылок, А.И. Азовский (2003) предлагает другой подход к операциональному биотическому шкалированию геомериды в топологической (биоценологической) шкале. Он считает, что пространственный масштаб для участков, занимаемых структурно однородными сообществами, составляет около 10 000 средних размеров тела особей данной размерной группы, что в принципе соответствует картографированию в топографическом масштабе (1:1000000 и крупнее).

Биотическая дисконтинуальность в любом случае отражает неоднородность физико-географической обстановки, как существующей, так и существовавшей в недавнем или отдаленном геологическом прошлом. Принципиально важно при этом различать биотические

границы, оперирующие в экологическом или биогеографическом пространственно-временных масштабах. Первые разграничивают биотические комплексы современных биоценозов, определяются в основном современными экологическими факторами и изучаются биоэкологическими (экологическими) методами; для таких группировок можно использовать понятие «экологический фаунистический [биотический] комплекс» (Лёвшин, 1974, 1975).

В биогеографическом масштабе биотические границы в большей мере отражают не существующие ныне экологические различия, но продукт длительного развития таксонов и биот как генезисных биологических систем. А.Н. Миронов (2002, 2004), например, склонен объяснять природу биотических границ преимущественно действием современных экологических факторов и, следуя С.М. Разумовскому (1981, 1999)<sup>83</sup>, полагает, что сукцессионные системы и биотические комплексы территориально совпадают друг с другом. Здесь имеет место смешение двух разных пространственно-временных масштабов: сукцессионные системы характеризуют «экологическое время» Д. Симберлоффа и др. (Simberloff et al., 1981), в пределах которого динамика расселения и размещения представляет сугубо экологический феномен; биотические же комплексы в большей степени характеризуют «эволюционное время», что тем более очевидно, поскольку биотические комплексы объединяют не только виды, но и надвидовые таксоны. В любом случае, опираясь только на современные экологические факторы, совершенно невозможно понять, почему известная «линия Уоллеса» (Wallace 1860, 1869) — граница между Ориентальной (Индо-Малайской) и Австралийской фаунистическими областями, проходящая между островами Бали и Ломбок<sup>84</sup>, Калимантан и Сулавеси, Минданао и Талауд в Зондском архипелаге — оказывается непреодолимой преградой для расселения и натурализации птиц, наиболее вагильной группы животных (см. Guerriat, 1981), и какими современными экологическими факторами вообще определены границы между орнитогеографическими областями (рис. 22).

Весьма примечательно при этом, что именно в орнитологической статье В.В. Станчинский (1922, с. 8; см. также сноску<sup>186</sup>), классифицируя границы распространения видов, наряду с другими различает ривалитатные: «Границы ривалитатные (от латинского rivalitas — соревнование, конкуренция). Это будут те границы, которые обуславливаются существованием другого биологически близкого викарного вида, не допускающего данный вид распространяться в занятую им область в силу борьбы за существование. Иногда такую границу может обусловить целая комбинация видов, не дающая расселиться какому-либо виду далее. ...Примером ривалитатных границ могут служить западная граница соловья восточного



Рис. 22. Орнитогеографические области Земли (из: Guerriat, 1981, Fig. 4): 1 — Палеарктическая, 2 — Неарктическая, 3 — Эфиопская, 4 — Ориентальная (Индо-Малайская), 5 — Австралийская, 6 — Неотропическая. Сплошными линиями показаны границы между областями. Граница между Ориентальной и Австралийской областями — «линия Уоллеса».

<sup>83</sup> Критический анализ творческого наследия С.М. Разумовского см.: Миркин, 1983; Миркин, Наумова, 2000.

<sup>84</sup> Фаунистическое несходство географически и климатически близких островов Ломбок и Бали рассматривалось Ж. Кювье (Cuvier, 1828; рус. 1937) как одно из свидетельств неизменности видов. Название «линия Уоллеса» впервые, по видимому, было использовано Т. Хаксли (Huxley, 1877).

(*Luscinia luscinia* L.) и восточная – соловья западного (*Luscinia megarhynchos* Brehm) [рис. 23], и таковые же двух видов канюков: *Buteo desertorum vulpinus* (Licht.) и *Buteo buteo* L.». Аналогичным образом М. Удварди (Udvardy, 1969) среди биогеографических преград различает «живое окружение» [«living environments»]. То, что конкуренция не исчезает с течением времени и всегда является важным фактором, регулирующим численность видов, показано и экспериментально, в частности, на примере двух видов североамериканских полевок (Grant, 1969).

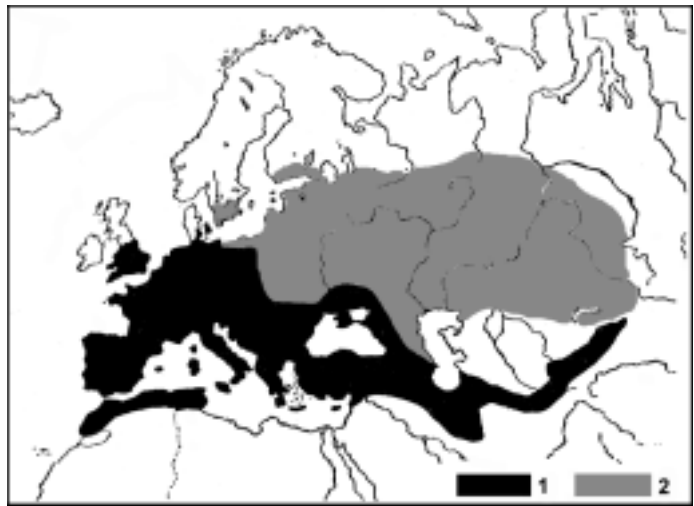


Рис. 23. Распространение западного (1) и восточного (2) соловьев (из: Бобринский и др., 1946, рис. 18).

Имеется достаточно много свидетельств тому, что именно межвидовая конкуренция ответственна за становление биогеографических границ на субглобальном, региональном и субрегиональном уровнях (Lack, 1944; Hutchinson, 1953; Bănărescu, 1970, румынск. изд., цит. по: Bănărescu, 1975; MacArthur, 1972; Brown, Gibson, 1983; Hanski, 1983; Connor, Bowers, 1987; Briggs, 1995; и др.). В этой связи важно следующее замечание С.М. Разумовского (1999, с. 40): «Детерминированность системы, как известно, предполагает и отчетливость ее пространственных границ. Эти границы подчеркиваются конкуренцией с соседними системами: независимо от того, обусловлены они климатом или историей, они всегда имеют ривалитатный характер».

Об этом же еще ранее писал Л.Дёдерляйн (Döderlein, 1902, S. 437): «Высокая вагильность [Vagilität]<sup>85</sup> различных групп животных находится в противоположном отношении к числу наличествующих на данном пространстве географических форм» [«Die Höhe der Vagilität verschiedener Tiergruppen steht im umgekehrten Verhältniss zur Zahl der auf dem gleichen Raum vorhandenen geographischen Formen»].

Предполагается (Семёнов, 1977, 1978), что в районах прохождения синперат создаются специфические условия для формирования узкоэндемичных «пограничных» видов. Правда, по материалам ихтиофаунистического районирования Японского моря (Kafanov et al., 2000) само существование «пограничных» видов не подтверждается: из 175 видов, линейные ареалы которых простираются лишь в пределах 1° с.ш., только 5 (менее 3%) приурочены к районам прохождения синперат.

Пространственная неоднородность местообитаний дает возможности для формирования биогеографических преград. Однако само понятие преграды связано с биологическими свойствами видов или их групп. На границах географически неоднородных местообитаний создаются условия для возникновения синперат. Последние, раз возникнув, далее оперируют как биотические преграды к расселению, даже в том случае, если географическая неоднородность среды в последующем сглаживается<sup>86</sup>. Таким образом осуществляется историческая преемственность биотических границ, отражающих весь комплекс действовавших ранее экологических факторов и историю биот.

## 4.6. Выводы

В фитоценологии ныне господствует континуальный взгляд на природу растительности. В зооценологии намечается тенденция к синтезу альтернативных концепций, в основе которой лежит положение о том, что абсолютный континуум и абсолютная дискретность в живой природе не существуют. Одной из причин преимущественно континуального рассмотрения природы живого покрова Земли является господство физиономического метода («ов-

<sup>85</sup> Возможно, одно из первых употреблений понятия «вагильность».

<sup>86</sup> «Значение преград не ограничивается тем временем, пока они существуют. Во-первых, после того как они падут, нужно известное время, чтобы животное могло расселиться и занять новую область. Во-вторых, и это очень важно для уяснения географического распространения животных, по обе стороны физической преграды характера перегородки с течением времени могут возникнуть замещающие друг друга (викарирующие) формы. В результате, после того как физическая преграда исчезнет, эти формы окажутся разъединенными биологической преградой» (Бобринский и др., 1946, с. 47).

ладение целым в созерцании») в классической физической географии («землеописании»). Основоположником физиономического метода в географии растительности явился А.Гумбольдт, который выделял естественные природные зоны по преобладанию тех или иных жизненных форм растений. Эти же принципы почти полностью сохраняются и в современном понимании географии растительности, для которой прежде всего важно объединение растительных форм по признакам, наиболее существенным с географической точки зрения. Жизненная форма в классическом ее понимании является объектом ландшафтно-биономической биогеографии, относящейся к циклу наук о Земле.

Проблема соотношения континуальности и дискретности живого покрова — это в значительной мере и проблема избранного масштаба исследований, вытекающая из фрактальности пространственной структуры геомериды. Континуум относится в основном к числу закономерностей топологического порядка; в региональном и субрегиональном масштабах континуум биохор — относительно редкое явление. Объективным свидетельством относительной дискретности живого покрова служат биотические границы и биотические комплексы (в частности «конкретные флоры» А.И. Толмачева), определяемые существенными изменениями видового богатства на региональном, субрегиональном и даже топологическом масштабах пространственной дифференциации живого покрова. В отличие от условно выделяемых единиц в пределах физиономически континуальной растительности, одни и те же биотические комплексы многократно и независимо выявляются разными исследователями, представляя операциональные единицы биогеографического и биоценологического районирования. Территорию (акваторию), занимаемую конкретной флорой (фауной, биотой), можно принимать за наименьшую единицу биотического районирования (элементарный биотический комплекс).

Дискретность биотических комплексов, определяемую зонами сгущения границ видовых ареалов (синперат), можно использовать для операционального биотического шкалирования геомериды. В частности, для морской биоты умеренных широт северного полушария произведение длины одноградусных меридиана и параллели на эллипсоиде Ф.Н. Красовского можно считать наименьшей площадью при биотическом районировании в региональной шкале, что соответствует картографированию в географическом масштабе. В иерархии уровней биохор и отвечающих им подразделений географической оболочки эта элементарная площадь включается в мегахоры — единицы ландшафтно-биономического районирования, определяющие акватории морских областей и провинций.

Пространственная неоднородность местообитаний дает возможности для формирования биогеографических преград. Однако само понятие преграды связано с биологическими свойствами видов или их групп. На границах географически неоднородных местообитаний создаются условия для возникновения синперат. Последние, раз возникнув, далее оперируют как биотические преграды к расселению, даже в том случае, если географическая неоднородность среды в последующем сглаживается. Таким образом осуществляется историческая преемственность биотических границ, отражающих весь комплекс действовавших ранее экологических факторов и историю биот. Биотические границы (границы ареалов) могут быть никак не связаны с современной гетерогенностью физико-географической среды.



## О биохорологических подразделениях биосферы

*«Биохорологические дисциплины, изучающие изменчивые, сложные и неясно отграниченные друг от друга природные комплексы (причем с разных точек зрения), особенно нуждаются в... строгой формулировке основных понятий и определений принципов построения классификационных схем»*

Н.В. Тимофеев-Ресовский,  
1961, с. 23.

- 5.1. Принимаемая аксиоматика
- 5.2. «Живое вещество» у В.И. Вернадского
- 5.3. «Биосфера» у В.И. Вернадского и предшественников
- 5.4. Биосфера в современном понимании
- 5.5. Концепция «экосистемы» и ее современная интерпретация
- 5.6. Географический ландшафт и биогеоценоз
- 5.7. Выводы

Под тем же заглавием, что и эта глава, более четверти века назад опубликовали свою работу Н.В. Тимофеев-Ресовский и А.Н. Тюрюканов (1966). Что заставляет возвратиться к обсуждению этой проблемы?

Широко развернувшееся в последние годы движение «экологического алармизма» (Клубов, Прозоров, 1993) — всеобщей озабоченности проблемами истощения природных ресурсов и загрязнения окружающей среды — ввело фундаментальные категории естественных наук, такие как «биосфера», «экология», «системный подход»<sup>87</sup>, в общеупотребительный лексикон, придав им предельно расширительное толкование<sup>88</sup>. Имеющие определяющее значение для современной биогеографии и экологии понятия «биосфера» и «экосистема» изначально характеризовались очень большой семантической нагрузкой и вследствие этого страдают значительной неопределенностью. Предельная многозначность этих понятий, граничащая с теоретической бессодержательностью, весьма усложняет не только решение, но даже постановку многих биогеографических проблем.

Хотя понятия «биосфера» и «экосистема» слишком емки для того, чтобы их легко было бы определить в нескольких словах, возьму на себя все же смелость вернуться к их первоначальному смыслу для того, чтобы установить их рациональное содержание в контексте современной научной интерпретации<sup>89</sup>. Для этого придется обратиться по сути к конспективному изложению многих принципиальных положений, содержащихся в трудах классиков биосферологии (это представляется полезным хотя бы для тех исследователей, которые не находят времени для перечитывания В.И. Вернадского, А. Тэнсли и В.Н. Сукачёва). Принципиальная неопределенность в исходных понятиях и установках может вполне устроить лишь тех исследователей, которые, несмотря ни на что, стремятся получить хоть какое-то «новое знание». «Новое» при этом зачастую оказывается хорошо забытым или неверно понятым старым, а «знание» — суммой банальных истин, облаченных в новомодную фразеологию. Мы остановимся далее на критичес-

<sup>87</sup> При этом, как справедливо отмечает И.В. Блауберг (1973), значительный рост публикаций по системной проблематике сопровождается не уменьшением, а увеличением разночтений в понимании существа системного подхода и его роли в современной науке. Однако, остается неопровержимым положение о том, что большинство природных систем организовано иерархически в пространстве и во времени, причем изменения в системах низшего уровня отражаются в изменениях систем более высокого уровня и vice versa (Allen, Starr, 1982; O'Neill, 1989). В любом случае «эксактность» системного подхода предполагает, во первых, обнаружение и формулировку объема наименьшей системы, изучение которой необходимо для познания данного объекта, и, во-вторых, оперирование только в пределах этой системы (Блауберг, 1973). Это, конечно, не исключает того положения, что в системном аспекте каждый природный объект принадлежит более чем к одной системе.

<sup>88</sup> Аналогичное произошло со словом «культура», пришедшем из Древнего Рима, где первоначально оно означало возделывание земли. Замечу, что некоторые современные интерпретаторы концепций «биосферы-ноосферы» В.И. Вернадского (например: Бокань, 1993) по существу возвращаются к теософским идеям Е.П. Блаватской, представляя одно из направлений современного рёрихианства (см. также: Яншин, 1998).

<sup>89</sup> Последующий текст, надеюсь, легко убедит читателя в справедливости следующего высказывания В.И. Вернадского (цит. по: Флоренский, 1986, с. 221): «Настоящая логика естествознания есть логика вещей (т. е. фактов — К.Ф.). Понятие иногда меняется чрезвычайно быстро... Натуралист должен постоянно возвращаться к «вещам», т. е. проверять опытом и наблюдением, и менять определенные понятия. Не всегда, но часто изменения происходили такие большие, что понятие изменялось до неузнаваемости, а слово оставалось».

ком анализе понятий «живое вещество», «биосфера», «экосистема», «биогеоценоз» для установления их первоначального содержания и смысла, который вкладывается в них в современной науке. Позволю здесь еще раз обратить внимание читателя на эпиграф к этой главе.

## 5.1. Принимаемая аксиоматика

Для понимания последующего текста достаточно ограничиться следующей аксиоматикой, по существу связанной с однозначным пониманием основных категорий современного естествознания.

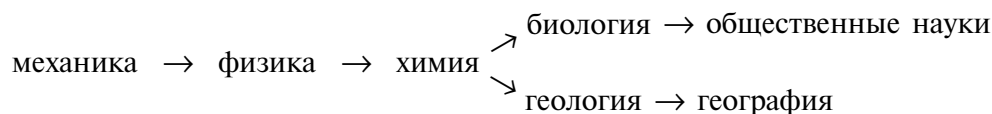
1). Для познания сущности изучаемых явлений необходима дифференциация понятий «объект» и «предмет» исследования (см. **Главу 2**).

2). В биогеографическом отношении в первую очередь нас будет интересовать структурная (хорологическая) организованность (территориальность) изучаемых объектов.

3). Основной парадигмой современной биологии является эволюционное учение Ч. Дарвина (Darwin, 1859) в его современной форме — «синтетической теории эволюции».

4). Материя организована в виде определенных структурных уровней, каждому из которых свойственна специфическая форма движения (об истории этого учения см. Веденов и др., 1972; также: Brown, 1916, 1926; Novikoff, 1945). В основе классификации наук лежит объективный принцип, устанавливающий соответствие деления наук делению самого объекта по структурным уровням организации (Кедров, 1961): понятие «формы движения» материи отвечает предмету отдельной фундаментальной естественной науки (Кедров, 1972).

Не считая возможным для себя обсуждать правомерность выделения самостоятельных географической (Григорьев, 1932, 1966; Трусов, 1961; Сочава, 1963а, 1986; Лямин, 1989) и геологической (Кедров, 1959, 1962; Поспелов, 1960; Высоцкий, 1971) форм движения материи, замечу, что представленная В.С.Ляминим (1989) классификационная схема наук:



выглядит весьма убедительно. «Биосферный класс наук» и соответственно «биосферный уровень организации» (Тюрюканов, Фёдоров, 1989) в этом случае соответствуют химии вместе с биологией, общественными науками, геологией и географией. Последнее заключение не должно вызывать возражений, поскольку сложные природные системы не поддаются адекватному описанию в рамках одной традиционной научной дисциплины (Садовский, 1974). Именно в этом заключается уникальное положение «биосферологии»<sup>90</sup> в системе наук (Соколов, 1986).

Выражаясь современным языком, участие биологической формы движения в геологической было обозначено еще Й. Вальтером, который предложил выделение самостоятельной научной дисциплины — геобиологии<sup>91</sup> (Высоцкий, 1965). «Биосферный класс наук» составляет глобальную экологию (Калесник, 1961; Будыко, 1977), или макроэкологию (Brown, 1995; Акимова, Хаскин, 1998), хотя, по мнению В.Л. Зверева и В.Н. Экзарьянца (1993), современному содержанию экологической меганауки вполне удовлетворяет термин «геоэкология», объектом изучения которой является биосфера, т. е. географическая среда, являющаяся сферой взаимодействия общества и природы в пределах ландшафтной (географической) оболочки Земли.

В рамках принимаемой аксиоматики принципиально ошибочным является следующее высказывание В.И. Василевича (1983, с. 21): «Подчеркивая относительную целостность таких [экологических — А.К.] систем, нередко говорят о надорганизменных системах, или надорганизменном уровне организации. Многие из таких систем в качестве равноправных включают абиотические компоненты: почву, грунтовую и атмосферную воду, нижние слои атмосферы, солнечную радиацию и т. д. *Вопрос о том, считать эти системы биологическими или географическими, не имеет большого значения*».

5). Специфика живого, специфичность, несводимость к другим формам биологической

<sup>90</sup> В рамках, обозначенных Г.В. Гегамяном (1980). В этом смысле «биосферология» вполне соответствует «геоэкологии» (см. далее).

<sup>91</sup> О развитии этих идей см.: Соколов (1986).

формы движения материи, наличие определенных структурных уровней ее организации не вызывают сомнений (Вернадский, 1926а; Bertalanffi, 1937, 1951, 1952; Schrödinger, 1946, рус.: Шрёдингер, 1972; Лавренко, 1949, 1964, 1971; Завадский, 1957, 1966, 1968; Шмальгаузен, 1961, 1968; Беклемишев, 1964; Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966; Bendmann, 1967; Bernal, 1967, рус.: Бернал, 1969; Кремьянский, 1969; Тюрюканов, Александрова, 1969; Тимофеев-Ресовский, 1970а; Odum, 1971; Веденов и др., 1972; Депенчук, 1972; Каганова, 1972; Ляпунов, 1972; Малиновский, 1972; Хайлов, 1973; Ruse, 1973, рус.: Рьюз, 1977; Завадский, Колчинский, 1977; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Опарин, 1979; Шварц, 1980; Шипунов, 1980; Эволюция материи..., 1981; Regelman, 1982; Fleischaker, 1991; What is life..., 1995; и мн. др.). При этом К.М. Завадский (1966) отмечает, что в биологии «учение об уровнях организации» зачастую имеет в виду уровни изучения. Так, В.И. Василевич и В.С. Ипатов (1969), наряду с выделением популяционно-ценотического, экосистемного и биосферного уровней организации надорганизменных систем, неожиданно относят к ним «уровень материков и океанов», явно путая уровни организации и уровни размерности.

б). В системной парадигме современного естествознания (см. Садовский, 1974; Pantell, 1976, рус.: Пэнтел, 1979) открытой системе как относительно обособленной целостности противостоит среда, окружение<sup>92</sup>. При этом среда для системы – это не просто взаимосвязь остального мира с некоторым объектом (системой), а выделенная взаимосвязь, без рассмотрения которой исследовать систему невозможно; среда выступает не только как конкретное окружение системы, но и как предшествующая история развития последней (Абрамова, 1973). Согласно Л. фон Берталанфи (1973, с. 29), основателю общей теории систем, «система может быть определена как совокупность элементов, находящихся в определенных отношениях друг с другом и со средой».

Ряд авторов, считающих себя последователями В.И. Вернадского, решительно отстаивает взгляд на природу как на единую глобальную систему жизни, которая не может быть расчленена на отдельно действующие части: «Мы можем говорить о биосфере как о системе. Тогда целостное взаимоотношение этой системы с другими системами или с внешним миром будет голое понятие – *terminus nudus*, потому что другого биогеоценоза мы пока не знаем и можем говорить лишь в общем виде о взаимодействии биосферы с планетами и их энергетикой, с окружающим пространством и т. д.» (Тимофеев-Ресовский, 1970б, с. 42). Поскольку в принципе все элементы Вселенной взаимодействуют друг с другом, то в этом смысле единственной системой следовало бы считать только Вселенную. Однако система в целом может быть понята лишь при исследовании отдельных ее элементов. В. Вайскопф (1977) замечает по этому поводу, что прогресс, достигнутый физикой в Новое время, связан с отказом от попыток установить сразу всю истину и объяснить целиком всю Вселенную; вместо того чтобы ставить общие вопросы и получать частные ответы, ученые стали задавать более частные вопросы, но, как ни удивительно, получали на них более общие ответы.

«Организованность биосферы в онтологическом смысле может быть выражена так: все потенциально связано со всем» (Шипунов, 1980, с. 251). В этом случае выделение отдельных структурных уровней организации материи и в их числе самостоятельной «биологической формы движения» попросту теряет всякий смысл и заставляет «...обратиться к обоснованию правомерности использовать *натурфилософию как основу современного мировоззрения*, способную обеспечить гармонию во взаимодействии человека и природы» (Петров, 2001, с. 330)<sup>93</sup>. В этом же отношении высказывание М.А.Голубца (1989, с. 42) о том, что «...ни биоценоз, ни биострому нельзя считать ни основными, ни подчиненными уровнями организации, так как они самостоятельно не существуют в природе», следует на самом деле понимать так: вне окружающей среды понятие «уровни организации» теряет содержательный смысл. В современном русском языке понятию «уровень» соответствуют смысловые значения «высота», «степень» по отношению к чему-то окружающему.

Позиция самого В.И. Вернадского, автора современной концепции биосферы (рис. 24), в этом вопросе была крайне противоречивой. С одной стороны, «Граница между организа-

<sup>92</sup> Природные системы являются, как правило, открытыми системами. Полностью закрытые системы представляют скорее теоретическую абстракцию.

<sup>93</sup> Здесь же далее: «Мировой разум выполняет функции связи и управления в природных системах, способствуя устранению неопределенности и поддержанию организованности», чем автор, следуя В.С. Соловьеву (1880), предрекает «...великий синтез, к которому идет человечество, – слияние идеализма с позитивизмом, в области гносеологии – точного знания с религией, науки с мистическим чувством» (Петров, 2001, с. 330). Для последовательного материалиста подобные высказывания, конечно же, представляются nonsensom.



Рис. 24. Владимир Иванович Вернадский (1863-1945).

ми и биосферой есть граница логическая и в научном смысле не реальная. ...Изменение [представлений о взаимоотношениях между организмом и средой – А.К.] нарастало медленно. Оно шло, с одной стороны, от физиологов, изучавших такие процессы, неразрывно связанные с внешней средой, как дыхание или питание, и, во вторых, оно создавалось, благодаря проникновению в естествознание, в учение о живой природе биологической точки зрения, когда изучался не отдельный отвлеченный организм, «природное тело», а проявление его жизни, если хотите, природные же тела (как биоценозы) более крупного масштаба, *методологически неотделимые от среды жизни*» (Вернадский, 1935, с. 12, 16). «...Все живое представляет неразрывное целое, *закономерно связанное не только между собой, но и с окружающей косной средой биосферы*» (Вернадский, 1960б, с. 100). С другой стороны, «биосфера – единственная область земной коры, занятая жизнью. Только в ней, в тонком наружном слое нашей планеты жизнь сосредоточена; в ней находятся все организмы, *всегда резкой, непреходимой гранью отделенные от окружающей их косной материи*» (Вернадский, 1926а, с. 24; специально этому вопросу посвящена работа – Вернадский, 1939). В последнем случае «биосфера» вообще нельзя считать системным понятием.

## 5.2. «Живое вещество» у В.И. Вернадского

«Необходимость натуралистического взгляда на природу В.И. Вернадский подчеркивал... при обосновании одного из главных понятий своей концепции [биосферы – А.К.] – понятия естественного тела. Статус этого понятия в методологии современной науки еще и поныне остается невыясненным, несмотря на довольно многочисленную литературу по наследию В.И. Вернадского» (Карпинская, Никольский, 1988, с. 130). Сложность и нередкая противоречивость философских воззрений В.И. Вернадского (см. Личков, 1945, 1948; Бронский и др., 1963; Козиков, 1963; Корсунская, Верзилин, 1975; Мочалов, 1982; Казначеев, 1985, 1989; Колчинский, 1987; Абдылдаев, 1989; Аксёнов, 1993; Яншина, 1996; Levit, Krumbein, 2000; Levit, 2001), которые сам он (Вернадский, 1933, с. 403, 406) характеризовал как «философский скепсис», не позволяют однозначно трактовать сущность многих употребляемых и вводимых им понятий и положений (см. например, выше). Этому во многом способствовала и противоречивая позиция многочисленных толкователей его методологического и естественно-научного наследия, каждый из которых стремится акцентировать внимание на отдельных точках зрения, импонирующих тому или иному исследователю<sup>94</sup>.

Безусловно, следует полностью согласиться с мнением Б.С. Соколова (1986, с. 105) о том, что «...было бы крайне опасно свести это учение [В.И. Вернадского о биосфере – А.К.] к догмам и защищать их, пользуясь цитатами, извлеченными из его многочисленных трудов»<sup>95</sup>. Однако для содержательного анализа фундаментальных понятий биогеографии необходимо все же обратиться к собственным определениям В.И. Вернадского, рассмотрев вначале понятия «жизни» и «живого вещества», являющиеся системообразующими атрибутами биосферы.

Обратимся для этого к опубликованной в 1978 г. книге В.И. Вернадского «Живое вещество» (Вернадский, 1978), представляющей композицию нескольких незаконченных рукописей, написанных в 1916-1922 гг. Приведу последовательно некоторые цитаты.

С. 27: «В этих нагорных и равнинных разностях [лиственницы – А.К.] мы видим пример *экологических разновидностей*, причем *геохимически* совершенно неважно, что эти разли-

<sup>94</sup> Многие апологеты В.И. Вернадского придают отдельным положениям значение, совершенно отличное от того, которое, возможно, вкладывал в них сам автор. Так, во многих подстрочных редакторских примечаниях к «Живому веществу» В.И. Вернадского (1978) (например, на с. 103) безапелляционно указывается на то, что «В.И. Вернадский имеет в виду «классическую» домарксовскую философию», хотя при колоссальной эрудиции В.И. Вернадского трудно предположить, что он не был знаком с основными философскими сочинениями Ф. Энгельса, К. Маркса и В.И. Ленина, тем более, что ему, как отмечает Э.И. Колчинский (1999), покровительствовал член Политбюро, а позднее Председатель Совнаркома В.М. Молотов.

<sup>95</sup> Хотя, без сомнения, еще опаснее «домысливать» за В.И. Вернадского, тем более что его представления отличаются крайней противоречивостью, чрезвычайно затрудняющей их содержательный анализ. Почти любым альтернативным позициям можно найти соответствующую ссылку в богатейшем творческом наследии В.И. Вернадского.

чия не передаются наследственно. ... Вид, приспособляющийся к особым химическим условиям среды, всегда меняется морфологически, даже тогда, когда он не сохраняет особые полученные им морфологические отличия путем наследственной передачи».

С. 55: «И помимо борьбы за существование, статистическое представление о живом и в другой форме проникает дарвинизм и эволюционное мировоззрение. Это то значение, какое в них получает вид, заменяющий индивид. Это давно уже было прочно установлено и в более широких представлениях о природе как целом, в тех указаниях, многократно развивавшихся учеными и философами о такой структуре природы, которая связана со стремлением сохранить вид и с отсутствием этого стремления для индивида. Но с победой механистического эволюционизма более широкие и глубокие представления, чем лежащие в его основе представления о значении вида и борьбы за существование, постепенно были забыты в области наук о природе». Суть этих «более широких и глубоких представлений» нигде внятно не раскрывается, хотя дарвинизм, центральной идеей которого является концепция «борьбы за существование», неожиданно отождествляется с «механистическим эволюционизмом». Впрочем, это и не удивительно, поскольку «живое вещество» у В.И. Вернадского представлено лишь суммой организмов, а вид лишь «однородное живое вещество» (см. далее).

С. 68: «Я ввожу новое понятие «сгущение живого вещества» — и не беру старое понятие биоценоза, так как в основу нашего рассмотрения жизни мы берем такие данные, как массу, состав и энергию живых организмов... Сгущения и разрежения живого вещества являются характерным, очень удобным приемом для работ в биологической географии (см раздел 4.5). Их распределение на земной поверхности совершенно закономерно и количество типов их ограничено. ...Сгущения и разрежения в общем совпадают с рамками экологических растительных областей, хотя в сгущения и разрежения входят все организмы».

С. 133: «Мы имеем изменчивость — эволюцию — в течение геологического времени видов и родов живого вещества, но нигде не видим признаков эволюции всего уклада живого вещества. Едва ли мы имеем право из того, что мы знаем, предположить, что все разнообразие организмов, сложное живое вещество могло путем эволюции вырасти из немногих одноклеточных организмов, поселившихся на земной поверхности из космического пространства. Нигде в геологии мы не видим следа эволюции живого вещества как целого».

С. 135: «В общем, в Природе наблюдается явное стремление организмов — живой материи — удерживать в течение непрерывного времени то вещество, которое вошло в круг ее воздействия, и едва ли можно сомневаться, что часть, может быть, даже большая этого вещества не выходила из цикла в течение миллионов лет».

Э.И. Колчинский (1989, 1990), подробно разбирая представления В.И. Вернадского об эволюции общей биомассы биосферы на протяжении геологической истории, приходит к заключению об их значительной противоречивости, которая до сих пор сохраняется в литературе. С одной стороны, В.И. Вернадский считал, что общее количество живого вещества биосферы оставалось примерно одинаковым в течение всего геологического времени<sup>96</sup>, с другой, что каждое живое вещество на основе размножения может создавать любые новые количества живой материи. В пользу и той, и другой точек зрения, как полагает Э.И. Колчинский, существуют весьма веские теоретические аргументы, но в вопросах об эволюции биосферы Э.И. Колчинский, конечно, более склонен принять вторую точку зрения. Замечу, что подобная же непоследовательность в вопросе о постоянстве или увеличении массы органического вещества на протяжении истории Земли характерна и для Ж. Бюффона, с творчеством которого В.И. Вернадский был хорошо знаком (Канаев, 1966, с. 242): «Если взять все организмы вообще, то в целом количество жизни всегда то же»<sup>97</sup> и «В общем природа, как мне кажется, гораздо больше тяготеет к жизни, чем к смерти; я думаю, что она стремится организовать тела в таком количестве, насколько это возможно» (Buffon in Piveteau, 1954; цит. по: Канаев, 1966, с. 43, 98).

С. 142-143: «...Совершенно ясно, что если жизнь есть космическое явление, происходящее всегда в определенных условиях существования планеты, то она всегда проявляется где-нибудь в мироздании, где существуют отвечающие ей термодинамические условия. В этом смысле можно говорить об *извечности жизни* и проявлений ее организмов, как можно гово-

<sup>96</sup> А. Мейер-Абих (Meuer-Abich, 1926) полагает даже, что «правило Вернадского» о постоянстве биомассы биосферы должно стать основополагающим постулатом современных эволюционных представлений.

<sup>97</sup> И.И. Канаев (1966, с. 97) считает, что «эта идея о постоянстве общей массы живого вещества на Земле в новой форме ожила в учении В.И. Вернадского о биосфере».

речь об извечности материального субстрата небесных тел, их тепловых, электрических, магнитных свойств и их проявлений<sup>98</sup>. С этой точки зрения столь же далеким от научных исканий будет являться вопрос о начале жизни, как и вопрос о начале материи, теплоты, электричества, магнетизма, движения. В этой плоскости вопрос может быть поставлен в философии, и так он ставится, но он не может являться объектом научного искания».

Общеизвестно, что в вопросе о происхождении жизни В.И. Вернадский (1978, с. 131) придерживался методологически несостоятельной концепции «панспермии» С. Аррениуса (Arrhenius, 1907, рус. 1908), согласно которой жизнь повсюду рассеяна в мировом пространстве, а ее зачатки переносятся от одного космического тела к другому посредством метеоритов или космических излучений<sup>99</sup>. Хотя до настоящего времени времени находятся более или менее стойкие последователи этой идеи (см. например: Stick, 1982; Жмур и др., 1997; Astronomical..., 2000; Петров, 2001), нужно признать, что мировоззренческие позиции В.И.Вернадского наталкиваются здесь на непреодолимые внутренние противоречия. Так, он пишет: «...Среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции жизни, существующие в биосфере изначала. Следовательно, изначала морфологический состав живой природы в биосфере должен быть сложным<sup>100</sup>. ... Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни» (Вернадский, 1940, с. 205, 207). Жизнь в этом случае должна была быть занесена из космоса в форме целостного полночленного биоценоза, причем объем заключенной в нем «живой материи» должен быть сопоставим с объемом существующего ныне на Земле органического вещества (см. приведенную выше цитату на с. 135 и следующую далее цитату из: Вернадский, 1926а, с. 23). Понятно, что подобные представления бессодержательны.

С. 143: «Извечность жизни во Вселенной не предрешает ее извечности на нашей планете». Несомненно, именно В.И. Вернадского имеет в виду его современник, профессор Петербургского университета С.П. Костычев (1922, с. 39, подстр.): «Некоторые ученые до того запутались в противоречиях, что считают вопрос о происхождении живой природы трансцендентным и не подлежащим научному обсуждению. Не говоря о том, что такое мнение совершенно ошибочно с точки зрения теории познания, несостоятельность его опровергается наглядным и простым соображением следующего рода. Так как, по физическим условиям, жизнь не могла появиться на земле раньше определенного геологического периода, то вопрос о ее начале составляет практическую, нормальную задачу палеонтологии».

С. 162: «В пределах геологического времени жизнь должна считаться извечной...», что доказывается следующими обстоятельствами: «1) в земной коре нет ни малейшего намека на процессы зарождения живого из мертвых соединений, не связанных в своем генезисе с живой материей в масштабе, заметном в геохимических процессах, и 2) ...нет ни одного случая геохимических реакций, при которых азот и углерод давали бы нам независимо от живого вещества сложным путем органические соединения, необходимые для создания живого организма». Согласно новейшим данным (Пармон, 2002), предбиологическая фаза зарождения жизни после охлаждения поверхности Земли и появления на ее поверхности природных вод заняла десятки миллионов лет.

С. 163: «Обращаясь к данным геологии, мы должны признать, что жизнь существовала во все геологические периоды. Она не зародилась в них, но уже являлась в них в полном раз-

<sup>98</sup> Поскольку в понятие живого вещества включается и человечество (с. 217), автоматически решается вопрос об извечности разума. Живое вещество и космический разум оказываются таким образом имманентными свойствами материи. «...До сих пор в картине научно построенного Космоса жизнь исчезала или играла ничтожную роль. Она не была связана с Космосом, как необходимое закономерное звено» (Вернадский, 1934, с. 9). Разумеется, онтологический дуализм в любой форме несовместим с последовательным материализмом. Остается лишь удивляться тому, что в недавние времена абсолютного господства диалектического материализма в СССР имя В.И. Вернадского составляло непререкаемый брэнд «советской науки».

<sup>99</sup> «Таково уже значение гения: даже ошибки его оставляют за собой широкий след» (Тимирязев, 1923, с. 103). Методологическая несостоятельность концепции «панспермии» заключается в том, что она оставляет трансцендентным вопрос о происхождении жизни вообще. В этом смысле гораздо более прогрессивными выглядят даже представления Р. Чемберса (Chambers, 1853, рус.: 1863; опубликовано анонимно в 1844 г.; авторство установил Bosanquet, 1845) о возникновении жизни «в виде пузырьков» в результате «химико-электрического процесса». Теоретические воззрения Р. Чемберса достаточно подробно анализируют М. Мильхаузер (Millhauser, 1959) и Э.И. Колчинский (2002).

<sup>100</sup> Этому положению вполне созвучно приводимое И. Гёте в «Epigramma»:

«Ни одно живое не единица,  
Оно всегда есть множество»  
[Kein Lebendiges ist ein Eins,  
Immer ist's ein Vieles].

витии». Хотя научный авторитет В.И. Вернадского заставляет некоторых исследователей (например: Сидоренко, 1984; Соколов, 1986) в той или иной мере отстаивать этот тезис, нужно признать что представления о геологической вечности биосферы и живого пока не составили парадигму современного естествознания. Первые несомненные ископаемые остатки организмов, сходных с современными цианобактериями, обнаружены в строматолитовых отложениях серии уоррауона (Warrawoona Series) в Западной Австралии и датируются 3,5 млрд. лет при возрасте Земли, оцениваемом 4,6 млрд. лет (Environmental evolution..., 2000), хотя имеются определенные свидетельства более раннего начала естественного земного биопоэза (например: Myers, Crowley, 2000).

С. 165: «...Все точные данные научного наблюдения, данные палеонтологии, петрографии, минералогии и геохимии, неизменно приводят нас к одному и тому же выводу о неизменности физико-географических и химических условий земной коры в течение всего геологического времени и о нахождении в ней в течение всего этого времени живого вещества в развитии, аналогичном современному».

С. 178: «Исходя из вечности на Земле – в пределах геологического времени – организмов, а следовательно, и живой материи, необходимо еще раз внимательнее остановиться на том определении живого, которое мы кладем в основу нашего изучения. **В этом определении живого вещества в области геохимических явлений нас будут интересовать главным образом три его свойства: масса живого вещества в целом и в ее частях, т. е. вес организмов, составляющих живую материю, характер и количество химических элементов, в ее состав входящих, и свойственная живой материи и ее частям энергия.**

С. 182. «Различие между живым и мертвым, существование жизни являются столь же реальными явлениями в области точного знания, каким является пространство, время, материя, сила и т. д.».

С. 217: «Таким образом, мы включаем в живое вещество: 1) все живые организмы, животные и растительные, в том числе и все человечество, существующие в данный момент, и 2) всю ту часть окружающей их среды – жидкой, твердой или газообразной, которая, безусловно, необходима для сохранения ими жизни в короткий, но определенный промежуток времени наблюдения..., 3) все выделения организмов, находящиеся вне организмов в земной коре в тот же промежуток времени, 4) все отмершие и отмирающие их части, находящиеся в тот же промежуток времени вне их, и, наконец, 5) все трупы организмов и их остатки, находящиеся в тот же промежуток времени на земной поверхности. Мы будем всех их считать одинаковым проявлением массы, состава и энергии живого – а не мертвого – вещества».

С. 219. «Во всем дальнейшем изложении я буду называть *живым веществом совокупность организмов, участвующих в геохимических процессах*. Организмы, составляющие совокупность, будут являться *элементами живого вещества*».

С. 230: «Оценивая... морфологические разности вида, мы убеждаемся в малом геохимическом значении как раз тех более мелких таксономических единиц, которые теперь особенно интересуют биологов. Биолога интересуют главным образом такие разности, происхождение которых связано с глубокими изменениями явлений наследственности, которые позволяют сейчас подходить к тем законам, которые изучаются в новой науке – генетике. Эта сторона вопроса мало интересует геохимику».

С. 244: «Гораздо большее значение имеет сейчас с геохимической точки зрения изучение отдельных ценобиозов, составляющих биосферу и представляющих собой механические смеси однородных живых веществ. ...Однородное живое вещество, взятое в чистом виде, аналогично геохимически минералу, а разнородное – горной породе».

С. 247-248: «Все однородные живые вещества делятся на две группы: 1) на такие, которые дают естественные сообщества составляющих их элементов, и 2) такие, которые в природе всегда встречаются в рассеянном виде, никогда не скопляются вместе.

Господствующие теории рассматривают это свойство живой материи как результат слепого столкновения внешних условий, формирующих инертную живую материю. В борьбе за существование одни виды выживают в большем количестве неделимых [индивидов – А.К.], чем другие; одни выработали социальный инстинкт в разных его проявлениях, другие – нет, одни достаточно могущественны для того, чтобы не допустить развития посторонних организмов в области их нахождения, другие – нет и т. д.

Несомненно, отыскивая правильность в геохимических процессах, мы не можем удоволь-

ствоваться такими гипотезами, которые не дают нам никакого ключа к дальнейшему проникновению в неизвестное. Они лишь рисуют наше незнание.

Таково и применение законов Случая к объяснению генезиса социальной структуры организмов».

С. 249: «Объяснить... генезис [социальной структуры организмов – А.К.] случайностью нельзя, и так или иначе, приходится искать объяснение социальности не в воздействии окружающей среды на организмы, а внутри самих организмов – с геохимической точки зрения – в свойствах той или иной живой материи.»

С. 263: «*В виде живого вещества мы изучаем не биологический процесс, а геохимический, и сводим его к весу, составу и энергии... Из только что данного определения ясно, что живое вещество далеко не совпадает с обычным представлением биолога, с привычным для него методом его изучения.*»

С. 287: «Половые различия в однородном живом веществе наблюдаются как яркий и характерный признак на всем протяжении доступной нашему изучению геологической истории Земли. Нигде мы не видим геохимических процессов, где бы участвовала только живая материя без половых различий». Агамные организмы оказываются таким образом вне «живого вещества».

С. 299: «Помимо небольших изменений живого вещества во времени, носящих периодический характер, мы наблюдаем другой – необратимый – процесс, изменение его в течение геологических периодов. В этом случае живое вещество претерпевает коренное изменение и морфология биосферы резко меняется. Огромное большинство видов организмов изменяется, и в каждую геологическую эпоху мир организмов имеет совершенно иной характер. ...Во все геологические эпохи мы имеем в общих чертах неизменно одну и ту же картину. Так, есть указания на неизменность всех тех разностей однородного живого вещества, какие мы наблюдаем и теперь». В редакционных комментариях к последнему предложению (с. 331, 330) указано, что «В.И.Вернадский имеет в виду неизменность геохимических функций, которые выполняются биологически разными организмами». Справедливость этого комментария можно принять лишь предположив, например, перманентность существования на протяжении всей геологической истории Земли высшей наземной растительности – основного поставщика первичной продукции. К тому же сам Вернадский (с. 20) четко определяет «однородное живое вещество» как «совокупность неделимых [особей – А.К.] одного и того же вида».

С. 299–300: «Легко убедиться, что мы имеем уже в кембрии те же самые типы морских биоценозов, какие мы имеем теперь. ...Во все геологические периоды наблюдается та же самая картина, хотя морфологический состав этих сгущений и разрежений резко меняется. Но никакой эволюции в этих формах проявления живого вещества мы, по-видимому, не наблюдаем в течение всего геологического времени, как не наблюдаем ее и в структуре живого вещества, с таким нахождением теснейшим образом связанной». А.В. Лапо (1979, с. 106) пытается этой цитатой обосновать тезис о том, что и в геологическом прошлом пленки и сгущения жизни были такими же, как и сейчас. Примечателен в этом отношении акцент В.И. Вернадского на «морские биоценозы»: свидетельства об отсутствии в кембрии наземных биоценозов были таким образом очевидны и для В.И. Вернадского.

С. 301: «...Бросается в глаза постоянство форм проявления живого вещества и его распределения на земной поверхности при разном его содержании. Получается впечатление, как будто эволюционный процесс не имеет места в тех явлениях массовых проявлений организмов – статистических законах живого вещества, которые резко отличаются этим от живой природы, изучаемой с точки зрения отдельного организма. ... Приходится допустить, что как количество живого вещества, так и его состав – количество отдельных составляющих его химических элементов остались неизменными или почти неизменными в течение геологического времени». Иными словами, «живое вещество» В.И. Вернадского не имеет какого-либо эволюционного содержания.

В выдержавших несколько изданий на русском и иностранных языках «Очерках геохимии» (Вернадский, 1927, цит. по: 1960а, с. 180) мы читаем также: «Очень распространенная несколько лет назад идея о том, что явления жизни можно объяснить существованием сложных углеродистых соединений – живых белков, бесповоротно опровергнута совокупностью эмпирических фактов геохимии, ибо ни белки, ни другие углеродистые соединения, ни протоплазма – их закономерная смесь – не могут дать представления о живом веществе. Живое вещество – это совокупность всех организмов. Его действия являются результатом все-



го его вещества целиком. Сказать, что проявления организмов в первую очередь сосредотачиваются в белках, а не в карбонатах, или в свободном атмосферном кислороде, ими производимом, — это одинаково противоречит действительности».

Без предубеждений проведенный внимательный анализ приведенных многочисленных цитат однозначно свидетельствует о том, что понимание «жизни» и «живого» у В.И. Вернадского резко диссонирует с современным их пониманием биологами (и геологами) и определяет «совокупность организмов в их *геохимическом* значении» (Виноградов, 1960, с. 3). В этом легко убедиться также из перечня «эмпирических обобщений», положенных В.И. Вернадским (1926а, с. 23; см. также: Вернадский, 1922а) в основу изложения концепции биосферы:

«1) Никогда в течение всех геологических периодов не было и нет никаких следов абиогенеза (т. е. непосредственного создания живого организма из мертвой, косной материи).

2) Никогда в течение всего геологического времени не наблюдались азойные (т.е. лишённые жизни) геологические эпохи. ...

5) Из неизменности процессов выветривания вытекает и неизменность количества атомов, захваченных жизнью, т. е. не было больших изменений в количестве живого вещества [подстрочное примечание: Есть только признаки небольших колебаний около некоторого среднего.]».

Следует также учесть, что «...величины  $\Delta$  геометрических прогрессий размножения тоже имеют определенные пределы. Эти пределы устанавливаются двумя проявлениями планеты — 1) ее размерами и 2) физическим заполнением пространства, в котором течет жизнь...» (Вернадский, 1926а, с. 39). «Скорость передачи жизни» (то, что биогеограф назвал бы темпами расселения) по В.И. Вернадскому определяется лишь скоростью размножения и размерами организмов, физическими преградами в биосфере и размерами самой Земли (см. также: Вернадский, 1926б). Ссылаясь на Ч. Дарвина, А. Уоллеса, К. Линнея, Ж.Л. Бюффона, А. фон Гумбольдта, Х.-Г. Эренберга и К.М. фон Бэра и, очевидно, приглашая их таким образом в союзники, В.И. Вернадский (1926а, с. 36) пишет: «Если не будет внешних препятствий, всякий организм, в разное, определенное для него время, может размножением покрыть весь земной шар, произвести по объему потомство, равное массе океана или земной коры»<sup>101</sup>. Здесь с В.И. Вернадским в какой-то мере вполне солидаризуется Л.С. Берг (1921, с. 63), считающий, что «жизнь в процессах размножения осуществляет некий метафизический принцип Добра».

В размножении, по мнению В.И. Вернадского, осуществляется «растекание» жизни по лику планеты<sup>102</sup> в результате чего получается раннешеллингианская «всюдность» жизни. Хотя сам В.И. Вернадский (1928), отмечая противоречия между «эмпирическим фактом» материально-энергетической устойчивости биосферы и установленным Ч. Дарвиным фактом постоянного процесса исторических преобразований живого, пытался совместить свои представления о «живом веществе» с эволюционной концепцией Ч. Дарвина, нужно признать, что эта попытка, равно как и недавние попытки синтеза идей В.И. Вернадского с дарвинизмом (Камшилов, 1961, 1970, 1979), заранее обречены на неудачу, поскольку к *геохимически понимаемому* «живому веществу» неприменимы дарвиновские понятия «наследственности», «изменчивости», «борьбы за существование» и «естественного отбора». Основным у Ч. Дарвина было установление взаимосвязи между наследственностью, изменчивостью и геометрической прогрессией размножения, которая создает перенаселение животных и растений и вытекающие из этой взаимосвязи борьбу за существование и естественный отбор; у В.И. Вернадского же борьба за существование понимается просто как «давление жизни» на окружающую

<sup>101</sup> «Не существует заблуждения, более распространенного среди натуралистов, нежели убеждение в том, что численность какого-нибудь отдельного вида зависит от его силы размножения» (Darwin, 1845; цит. по: Дарвин, 1935, с. 173).

<sup>102</sup> В понимании этого термина В.И. Вернадский прямо следует немецкому географу Ф. Ратцелю (Ratzel, 1901, S. 12-13), который в главе «Преодоление пространства как признак жизни [Die Raumbewältigung als Merkmal des Lebens]» пишет: «Если мы говорим о подвижности живых существ, мы предполагаем движение как общее свойство жизни. Жизнь является движением с возвращением снова и снова в данную форму; жизнь является поставщиком материала при возвращении в самоподобную форму: во всех определенных жизни видят ее движение. Эта жизнь является сначала внутренним атрибутом [Tatsache] организма, который всегда производит внешнее движение. Каждое увеличение органической массы, каждый рост, каждое размножение означает пространственное движение; и каждое такое движение является преодолением пространства» [«Wenn wir von der Beweglichkeit der Lebewesen sprechen, setzen wir die Bewegung als allgemeine Lebenseigenschaft voraus. Leben ist Bewegung, die immer wieder in eine gegebene Form zurückkehrt; ...Leben ist Stoffwechsel bei gleichbleibender Form: man sieht, in allen Definitionen des Lebens kommt die Bewegung zum Ausdruck. Dieses Leben ist nun zuerst eine innere Tatsache des Organismus. Über inneres Leben wird immer äussere Bewegung erzeugen. Jede Vermehrung der organischen Masse, jedes Wachsthum, jede Fortpflanzung bedeutet eine räumliche Bewegung; und jede Bewegung ist Raumbewältigung»].

среду<sup>103</sup>. Справедливость этого заключения вряд ли способно поколебать следующее замечание К.П. Флоренского (1978, с. 9): «Вернадский понял, что Мальтус не прав: «Мальтус не сознавал, что основной его вывод приводит к другим заключениям, можно сказать, неверен, потому что при правильной оценке геологически длительного роста размножения поколениями человека он не учитывал, что поскольку дело касается его питания и его потребностей, размножение растительных и животных организмов, их определяющее, неизбежно должно идти с большей силой и быстротой, должно выражаться геометрической же прогрессией большей мощности количественно, чем та, которая определяет размножение человека. Эту поправку всегда нужно иметь в виду. Несуразность социального устройства в истории человека не позволяет ясно видеть этот вывод природного явления» (Вернадский, 1965, с. 287)». Примечательно, что в главе «Эволюционное учение» юбилейного издания «Развитие биологии в СССР, 1917-1967» (Амлинский, 1967) ни словом не говорится об эволюционных воззрениях В.И.Вернадского, а сам он, например в «Живом веществе» (Вернадский, 1978), лишь несколько раз ссылается на Ч. Дарвина, причем вне какой-либо явной связи с эволюционным учением.

Словом, «жизнь» у В.И. Вернадского, говоря его же словами (Вернадский, 1922а; цит. по: 1960б, с. 138), «не будет та жизнь, законы которой изучает биолог». «Я не биолог и сталкиваюсь с явлениями жизни с другой, менее привычной для биолога, точки зрения — с их воздействием на космическую среду их жизни» (Вернадский, 1931, с. 418). Таким образом, концепция «жизни» и «живого вещества» у В.И. Вернадского изначально не имела биологического содержания, а представления о системообразующей функции (и эволюции) биологической формы движения материи в биосфере резко различаются в интерпретации В.И. Вернадского и его последователей. Здесь следует полностью согласиться с Н.А. Заренковым (1988, с. 120) в том, что в биосферологии выражение «живое вещество» имеет вполне определенное биогеохимическое, но не собственно биологическое значение.

Приписывать В.И. Вернадскому эволюционные воззрения можно, наверное, только в рамках концепции «эволюции биосферы» (Камшилов, 1979; Колчинский, 1987, 1989, 1990), трактуемой в качестве преобразований биотического круговорота как основной формы существования жизни (Вильямс, 1926; Вернадский, 1944; Герасимов, 1951; Перельман, 1961; Мазинг, 1970; Ковда, 1973; Шварц, 1976; Камшилов, 1979; Хохряков, 1981; Голубец, 1982; Уголев, 1980, 1986). При этом системообразующими атрибутами по отношению к биосфере выступают метаболизм и размножение организмов (Сержантов, 1972).

### 5.3. «Биосфера» у В.И. Вернадского и предшественников<sup>104</sup>

Как хорошо известно, термин «биосфера» был введен в науку знаменитым австрийским геологом Э. Зюссом (Suess, 1875). Ближе к этому понятию подошел и Ж.-Б. Ламарк в своей «Гидрогеологии» (Lamarck, 1802), хотя в «Словаре Французской академии» (1842) «биосферой» обозначены гипотетические элементарные жизненные частицы (Круть, Забелин, 1988). «Э. Зюсс (Suess, 1875, S. 158-159; цит. по: Вассоевич, Иванов, 1977, с. 61, подстр. — там же оригинальный немецкий подстрочник; литературно обработанный перевод этого важного текста впервые был опубликован на русском языке А.Н.Ивановым, 1973, с. 40) следующим образом определяет биосферу: «Таким образом, как на Солнце выделяются концентрические оболочки, так можно, вероятно, и на Земле различить оболочки, из которых каждая находится в многократной связи с соседней... Первая оболочка — атмосфера, вторая — гидросфера и третья — литосфера... Одно кажется чужеродным на этом большом, состоящем из сфер небесном теле, а именно, органическая жизнь. Но и она ограничена определенной зоной на поверхности литосферы. Растение, корни которого в поисках пищи проникают в почву и которое одновременно поднимается в воздух, чтобы дышать, является хорошей иллюстрацией расположения органической жизни в области взаимодействия верхних сфер и литосферы, и на поверхности материков можно выделить самостоятельную биосферу. Она простирается теперь как над сухой, так и над влажной поверхностью...». Из этих слов, равно как и из других работ Э. Зюсса (см.: Вассоевич, Иванов, 1977) с полной определенностью

<sup>103</sup> Зарождение жизни датируется не столько достижением протобионтами некоторого уровня сложности, сколько наступлением состояния борьбы за существование (Кремянский, 1969; Опарин, 1979).

<sup>104</sup> Прекрасные очерки развития представлений о биосфере дают Н.Б. Вассоевич и А.Н. Иванов (Вассоевич, 1976; Вассоевич, Иванов, 1977) и Э.И. Колчинский (1990).

следует, что он понимал под этим понятием не совокупность живых существ, а земную оболочку, занятую жизнью. Сам В.И. Вернадский (1926а, с. 51) писал, что Э. Зюсс «...ввел в науку представление о биосфере, как особой оболочки Земли, охваченной жизнью». Вряд ли прав Е.М. Лавренко (1986, с. 147), предполагающий, что «...Зюсс подразумевал под биосферой живой покров Земли, т.е. то, что В.И. Вернадский называет «пленками жизни», а В.Н. Сукачев — биогеоценотическим покровом». Ошибочно также высказывание Б.С. Соколова (1986, с. 103) о том, что Э. Зюсс не видел в биосфере ничего, кроме мира живых существ, создающих мозаичную сферу своего распространения на Земле.

В совершенно сходном с понятием «биосферы» у Э. Зюсса ранее него знаменитый немецкий географ Ф. Ратцель (Ratzel, 1869, 1901) использовал понятие «жизненное пространство» [der Lebensraum]<sup>105</sup>, которое позднее приобрело отчетливый геополитический оттенок (Winde, Schneider, 1942) и поэтому вышло из естественно-научного оборота. Правда, как отмечает Г. Мюллер (Müller, 1986, S. 8; также Müller, 1996), Ф. Ратцель не был последователен в определении биосферы и во 2-м томе своей «Антропогеографии» (Ratzel, 1891, цит. по: 1912) он пишет следующее: « Мы принимаем теперь живое, которое передвигается по нашей земле и побуждает к движению, как нечто цельное, связанное, даже находящееся в разрыхленных слоях, как биосферу...» [«Fassen wir nun das Lebendige, das auf unserer Erde sich regt und bewegt, als eine zusammenhängende, wenn auch lockere Schicht auf, als eine Biosphäre...»].

Российские географы и геологи конца XIX — начала XX вв. (Петри, 1887; Мушкетов, 1891; Кротов, 1892; Сибирцев, 1899; Анучин, 1904; Броунов, 1910; и др.), следуя, возможно, Ф. Рихтхофену (Richtshofen, 1883), понимали под биосферой совокупность живых организмов, населяющих Землю<sup>106</sup>. «Биологи того времени, работая в основном на организменном уровне и не имея потребности в «суммарном» понятии, термином биосфера вообще не пользовались» (Вассоевич, Иванов, 1977, с. 65). Однако понимание биосферы как совокупности живых организмов сохраняется у некоторых географов вплоть до настоящего времени: «А.А. Григорьев рассматривал физико-географическую оболочку как особую сферу Земли, формирующуюся путем взаимодействия литосферы, гидросферы и атмосферы, а также «биосферы», *под которой В.И. Вернадский понимал совокупность всех живых организмов Земли*» (Герасимов, 1985, с. 42).

«Как ни велико значение биогеохимических работ В.И. Вернадского 30-40 годов, основополагающее значение для его учения о биосфере остается за его первой книгой о ней ([Вернадский,]1926а). Здесь дано наиболее четкое и глубоко обоснованное всем содержанием книги определение границ биосферы. Во второй части книги имеется самый обстоятельный анализ «области жизни» и выясняется, что в ней, «в поле жизни», необходимо различать «поле устойчивости жизни» и «поле существования жизни», т.е. различать условия, «...при которых организм, хотя и страдает, но выживает, во-вторых, условия, при которых организм может давать потомство, т.е. увеличивать свою массу — увеличивать действительную энергию планеты» (1926а, с. 103)» (Вассоевич, Иванов, 1977, с. 70).

Для полноты восприятия процитирую последовательно основные положения из наиболее известной работы В.И. Вернадского «Биосфера» (Вернадский, 1926а; в случае разночтений с опубликованным позднее французским прижизненным изданием, Vernadsky, 1929, цитирую по: Вернадский, 1960б), ставшей уже библиографической редкостью.

«Среди огромной геологической литературы отсутствует связный очерк биосферы, рассматриваемой как единое целое, как закономерное проявление механизма планеты, ее верхней области — земной коры<sup>107</sup>» (Вернадский, 1926а, с. 3). «Жизнь... не случайное образование на поверхности планеты, на ее границе с космической средой, особой охваченной жизнью оболочки — *биосферы* (Вернадский, 1926а, с. 3). «Из научного сознания исчезает представление... о строении земли, как о согласованном в своих частях *механизме*, изучение частей которого должно идти в теснейшей связи с представлением о нем, как о целом» (Вернадский, 1926а, с. 3). «В лике земли выявляется поверхность нашей планеты, ее *биосфера*, ее наружная область, отграничивающая ее от космической среды» (Вернадский, 1926а, с. 7).

<sup>105</sup> Р. Гессе (Hesse, 1924. S. 141), без сомнения, хорошо знавший труды Ф. Ратцеля, указывает на идентичность этих понятий.

<sup>106</sup> «Все организмы, населяющие Землю, составляют биосферу» (Мушкетов, 1891, с. 83).

<sup>107</sup> М.Ф. Веклич (1990, с. 4) указывает, что В.И. Вернадский «...употреблял понятие *земная кора* не в общепринятом смысле, а для обозначения комплексной оболочки земного шара, состоящей из всей литосферы, гидросферы и части атмосферы (до высоты 100 км)».

«Излучениями *нематериальной среды* [sic!; современные интерпретаторы идей В.И. Вернадского в теософском смысле предпочитают говорить о «тонкоматериальной» среде — А.К.] охвачена не только биосфера, но все доступное, все мыслимое пространство» (Вернадский, 1926а, с. 7). «*Вещество биосферы*, благодаря им [космическим излучениям — А.К.], проникнуто энергией; оно *становится активным*, собирает и распределяет в биосфере полученную в форме излучений энергию, превращает ее в конце концов в энергию в земной среде свободную, способную производить работу» (Вернадский, 1926а, с. 9). «Благодаря этому [влиянию внешних сил космоса — А.К.] история биосферы резко отлична от истории других частей планеты, и ее значение в планетном механизме совершенно исключительное. Она в такой же, если не в большей, степени есть создание солнца, как и выявление процессов земли. Древние интуиции великих религиозных созданий человечества о тварях земли — в частности о людях — как *детях Солнца*<sup>108</sup>, гораздо ближе к истине, чем думают те, которые видят в тварях земли только эфемерные создания слепых и случайных изменений земного вещества, земных сил» (Вернадский, 1926а, с. 10). «Несомненно, одинаковость строения достигающего до нас космического вещества со строением вещества земли не ограничивается биосферой — тонкой наружной пленкой планеты. Оно то же для всей земной коры, для оболочки литосферы, мощностью в 60-100 километров, верхнюю часть которой является неразрывно и постепенно с нею сливающаяся биосфера...» (Вернадский, 1926а, с. 10-11).

«...Первые полученные результаты резко подчеркивают сходство состава [? — А.К.] *наружных оболочек* небесных тел — земли, солнца, звезд. Наружные части небесных светил связаны непосредственно с космической средой; они находятся путем излучений во взаимодействии друг с другом» (Вернадский, 1926а, с. 13). «Так резко меняется наше представление о составе нашей планеты и в частности о составе земной коры и ее наружной оболочки — биосферы. Мы начинаем видеть в ней не единичное планетное или земное явление, а проявление строения атомов и их положения в космосе, их изменения в космической истории» (Вернадский, 1926а, с. 14). «В верхней поверхностной пленке нашей планеты, в биосфере, мы должны искать отражения не только случайных единичных геологических явлений, но проявления строения космоса, связанного со строением и историей химических атомов. Биосфера не может быть понята в явлениях, на ней происходящих, если будет упущена эта ее резко выступающая связь со строением всего космического механизма» (Вернадский, 1926а, с. 14).

«По существу, биосфера может быть рассматриваема, как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действенную земную энергию — электрическую, химическую, механическую, тепловую и т. д. Космические излучения, идущие от всех небесных тел, охватывают биосферу, проникают всю ее и все в ней» (Вернадский, 1926а, с. 14). «Изучение отражения на земных процессах солнечных излучений уже достаточно для получения первого — но точного и глубокого — представления о биосфере, как о земном и о космическом механизме» (Вернадский, 1926а, с. 15). «Создаваемые этим путем механизмы превращения энергии — *живые организмы* — представляют совершенно особого рода образования, резко отличные от всех атомных, ионных или молекулярных систем, которые строят материю земной коры вне биосферы и часть вещества биосферы» (Вернадский, 1926а, с. 18). «Можно, следовательно, брать *все живое вещество* в целом, т. е. совокупность всех живых организмов без исключения..., как единую, особую область накопления свободной химической энергии в биосфере, превращения в нее световых излучений солнца» (Вернадский, 1926а, с. 27-28).

«Биосфера составляет верхнюю *оболочку*, или *геосферу*, одной из больших концентрических областей нашей планеты — *земной коры*. ...Можно различить две формы в этой структуре: с одной стороны, большие концентрические области планеты концентры [sic! — А.К.], с другой — более дробные подразделения, называемые *земными оболочками*, или *геосферами* [подстрочное примечание: Слово «геосфера» употребляется многими геологами и географами в указанном смысле. Кажется, Д. Мёррей впервые (1910)<sup>109</sup> ввел это выражение. Он опирается на идеи Э. Зюсса]. ... Каждая область представляет, по-видимому, замкнутую, не зависимую от другой механическую систему» (Вернадский, 1960б, с. 51).

<sup>108</sup> Здесь В.И. Вернадский вполне солидаризуется с откровенно фантастическими воззрениями К. Фламариона (1876).

<sup>109</sup> В.И. Вернадский имеет в виду английского океанографа и естествоиспытателя John Murray (1841-1914), иностранного чл.-корр. Петербургской академии наук. Дж. Мёррей известен как редактор 50-томного отчета кругосветной экспедиции на «Челленджере».

«Парагенетические оболочки: 3. Биосфера. Область жизни и коллоидов» (Вернадский, 1960б, с. 61, табл. 1). «...Биосфера по своему строению, составу, физическим условиям среды целиком входит в область жизни» (Вернадский, 1960б, с. 76). «...Все живое представляет неразрывное целое, закономерно связанное не только между собой, но и с окружающей косной средой биосферы» (Вернадский, 1960б, с. 100).

«Живые организмы являются функцией биосферы и теснейшим образом материально и энергетически с ней связаны, являются огромной геологической силой, ее определяющей. Для того, чтобы в этом убедиться, мы должны выразить живые организмы как нечто целое и единое. Так выраженные организмы представляют живое вещество, т. е. совокупность всех живых организмов, в данный момент существующих, численно выраженное в элементарном химическом составе, в весе, в энергии. Оно связано с окружающей средой биогенным током атомов: своим дыханием, питанием и размножением» (Вернадский, 1965, с. 52).

Несмотря на ряд тезисов, способных вызвать недоумение не только у материалистически мыслящего исследователя, но и у ортодоксального христианина, объективный анализ приведенных выше высказываний «...показывает, что в основе взглядов В.И. Вернадского на биосферу всегда лежало представление о ней как о поле существования жизни [понимаемой В.И. Вернадским, впрочем, исключительно как *геохимическое явление*, см. выше — А.К.]. Кажущиеся противоречия, особенно в последней книге [Вернадский, 1965 — А.К.], вызваны обсуждением проникновения жизни за пределы собственно биосферы и указывают на необходимость дифференциации сфер разного проявления жизни вне поля ее существования» (Вассоевич, Иванов, 1977, с. 70).

Эти противоречия, а также противоречия в понимании «живого вещества» у В.И. Вернадского и «биосферы» у Ф. Ратцеля вызвали появление множества полностью или частично синонимичных терминов для обозначения всей биосферы или отдельных ее частей: «эпигенема» (Аболин, 1914), «фитострома» (Высоцкий, 1925), «геомериды» (Беклемишев, 1928), «фитосфера» (Сочава, 1944а), «фитогеосфера» (Лавренко, 1949), «гумосфера» (Ковда и др., 1959), «биогеносфера» (Забелин, 1963), «биогеоценотический покров Земли» (Сукачѳв, 1964), «биострома» (Лавренко, 1964), «эпигеосфера» (Исаченко, 1965), «витафера» и «пелосфера» (Тюрюканов, Александрова, 1969), «мегабиосфера», «апобиосфера», «парабиосфера», «фотобиосфера», «метабиосфера (афотобиосфера)» (Вассоевич, 1976), «биокалимма» (Вассоевич, Иванов, 1977), «биогеосфера» или «геобиосфера» (Круть, 1973; Walter, 1977; посл. амер. изд. 1985; см. также: Siegmar-Walter, 2002; в тождественном смысле это понятие используют авторы «Основ лесной биогеоценологии», 1964), «экосфера» (Odum, 1971; Круть, 1978), «панбиосфера» (Соколов, 1986), «трофосфера» (Уголев, 1986), «некросфера» (Маргалѳф, 1992) и мн. др. Множественность этих терминов создает дополнительные трудности при решении вопроса о биохорологических подразделениях биосферы.

#### 5.4. «Биосфера» в современном понимании

Резюмируя все сказанное выше, можно заключить, что термин «биосфера» ныне используют в трех совершенно разных значениях.

1) Биосфера — часть пространства Земли, охваченная жизнью с ее активным химическим проявлением (Войткевич, 1973, с. 117) (рис. 25). Такое же понимание мы встречаем в наиболее авторитетных современных справочных изданиях<sup>110</sup>. «*Биосфера* — относительно тонкий поддерживающий жизнь поверхностный слой Земли, простирающийся от нескольких километров в атмосферу до глубоководных излияний океана. Биосфера — глобальная экосистема, составленная из живущих организмов (биоматерия) и абиотических факторов, из которых они получают энергию и питательные вещества» [*Biosphere* — relatively thin life-supporting stratum of the Earth's surface, extending from a few kilometres into the atmosphere to the deep-sea vents of the ocean. The biosphere is a global ecosystem composed of living organisms (biota) and the abiotic (nonliving) factors from which they derive energy and nutrients] (Encyclopædia Britannica. 2001, CD-Deluxe edition). «Оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются совокупной деятельностью живых организмов» (Биологический..., 1989, с. 69). «Нижняя часть атмосферы, вся гидросфера и верхняя часть литосферы Земли, населенные живыми организмами, «область существования живого вещества» (В.И. Вернадский);

<sup>110</sup> Определение «биосфера», данное в 3-м издании «Большой советской энциклопедии» (1970), вызвало серьезные критические замечания (см. Вассоевич, 1974; Вассоевич, Иванов, 1976).

## ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОБОЛОЧКИ И ГЕОСФЕРЫ ЗЕМЛИ

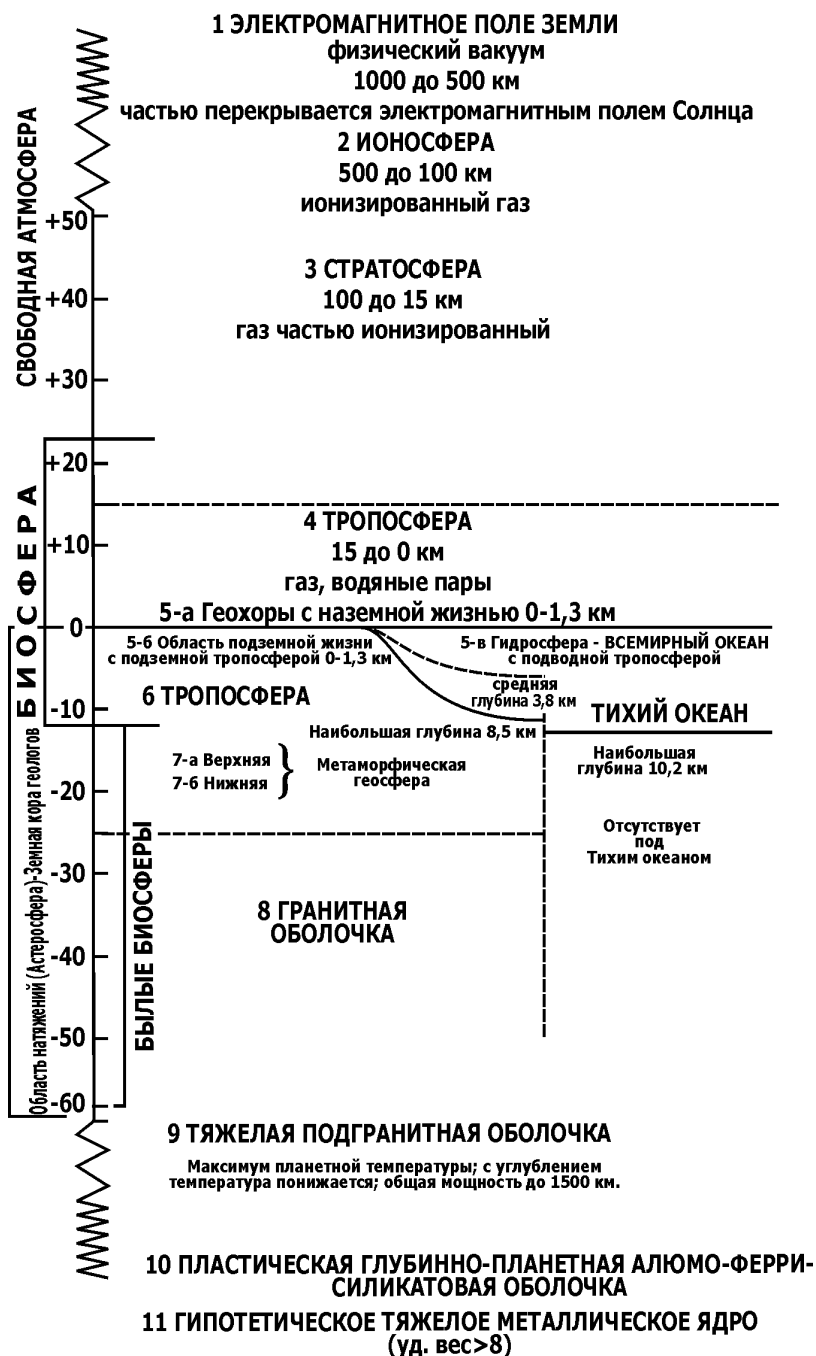


Рис. 25. Положение биосферы среди других геосфер (из: Вернадский, 1942).

активная оболочка Земли, в которой совокупная деятельность живых организмов проявляется как геохимический фактор планетарного масштаба» (Реймерс, Яблоков, 1982, с. 25-26).

2) Биосфера – «Совокупность живых организмов Земли, рассматриваемая как некая целостность и локализованная в области интенсивного взаимодействия атмосферы, гидросферы и литосферы, там, где живые и неживые компоненты включены в состав единой динамической системы» (Маргалев, 1992, с. 11). Такое же понимание биосферы принимают, например, И.В. Круть (1973) и Ф.Ф. Давитая (1975). Авторы известного сборника «Биосфера» (Evolution..., 1983; рус.: Биосфера..., 1988) не дают ее определения, но из контекста совершенно ясно, что под этим понимается не что иное, как совокупность исторически развивающихся фауны и флоры. Е.Н.Павловский (1934, с. 82) называет биосферой «...всю совокупность ныне существующих организмов и их предков», а Н.В. Тимофеев-Ресовский (1970а, с. 89) «...всю живую пленку нашей планеты», из чего посчитал возможным говорить о биосферном (или биогеоценоотическом) уровне организации *биологических систем*.

3) Биосфера – живой организм Земли. «...Вслед за В.И. Вернадским<sup>111</sup> биосферу можно рассматривать как большое биокосное<sup>112</sup> естественное тело. Оно представляет собой планетную систему, в которой взаимосвязаны и взаимодействуют две подсистемы – косного и живого. ... Вся биосфера становится планетным живым телом не только в потенциальном, но и в актуальном смысле» (Шипунов, 1980, с. 101, 102). Наиболее полно и последовательно эта точка зрения развита в концепции «Гайи» Дж. Ловлока (Lovelock, 1972, 1979, 1988, 1991; об истории и критическом анализе концепции см. Lawrence, 1991; Levit, Krumbein, 2000; Levit, 2001)<sup>113</sup>.

Как видно, до настоящего времени в литературе встречается три разных понимания биосферы. При этом второе и третье, очевидно, ошибочно трактуют воззрения В.И. Вернадского, хотя бы потому, что в понятие «жизни» он вкладывал исключительно геохимический смысл<sup>114</sup>. В истинном значении биосферу следует понимать лишь как поверхностную область Земли, населенную живыми существами, что, конечно же, не исключает представлений о предшествовавших современной биосферах. В таком понимании биосфера имеет строгое геолого-географическое содержание, равно как и биохорологические подразделения биосферы. Биосферу, понимаемую как одну из географических оболочек Земли, нельзя считать высшим уровнем организации живого: такой уровень может быть свойственен только «Гайе», если бы для нее действительно удалось доказать наличие отличительных атрибутов живого – способности к самовоспроизведению, наследственности и изменчивости. Равным образом вряд ли можно говорить о самостоятельном «биосферном (биогеоценотическом) уровне организации *живого*» (Шмальгаузен, 1958; Завадский, 1961; Тимофеев-Ресовский, 1962, 1970а; Наумов, 1964; Ковда, 1969; Шварц, 1970; Иоганзен, 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Камшилов, 1979; Номоконов, 1981; Василевич, 1983; Колчинский, 1990; King, 1997; и др.)<sup>115</sup> Следует полностью согласиться с А.Н. Тюрюкановым (1970, с. 46) в том, что учение о биосфере – небологическое направление.

В толковом словаре по охране ландшафтов (Охрана..., 1982), разработанном в рамках программы сотрудничества стран – членов СЭВ и СФРЮ, с позиций планирования стратегии природоохранной деятельности различают биологическую (субстратную), географическую (пространственно-субстратную) и общенаучную (эволюционно-субстратно-пространственную) трактовки термина «биосфера». Первая из них определяет совокупность всех живых организмов на Земле, вторая – одну из геосфер, входящих в состав географической оболочки, третья подчеркивает особую роль жизни в организации этой геосферы. Указывается (i.c., с. 41), что «...общенаучная, эволюционная [? – А.К.] трактовка биосферы наиболее распространена сейчас в общем естествознании, философии и в мировой природоохранной литературе. С позиций этой трактовки охрана биосферы означает охватывающую все компоненты природы систему мероприятий, направленных на сохранение организмов и биоценозов как ведущей силы эволюционного процесса на Земле, с которым связано появление человека и существование человечества». В то же время очевидно, что в свете вышеизложенного «общенаучная» трактовка биосферы полностью соответствует ее геоэкологической трактовке.

«Жизнь как резко поверхностное явление в области планеты, подверженной прямому действию космических излучений и космических сил, вполне входила в область географических явлений» (Вернадский, 1937, с. 9). Однако, двойственное понимание природы био-

<sup>111</sup> Справедливость требует отметить, что В.И. Вернадскому (например, 1935, с. 14) были не чужды идеи классического смэтсонова холизма (Smuts, 1926), превратившегося впоследствии в разновидность откровенного деизма.

<sup>112</sup> «Можно различить в биосфере три типа естественных тел: тела *живые* (например растение, жук и т. п.), тела *косные* (например горная порода, кварц и т. п.) и тела *биокосные* (например почва, озерная вода и т. п. ...*Биокосные естественные* тела характерны для биосферы. Это закономерные структуры, состоящие из косных и живых тел одновременно (например, почвы)» (Вернадский, 1939, с. 10, 11). Э.И. Колчинский (1990, с. 12) считает, что «если говорить о биокосном веществе в смысле В.И. Вернадского, то это означает некую динамическую систему, образуемую организмами, продуктами их жизнедеятельности и материальными условиями обитания».

<sup>113</sup> «...Любые рассуждения о регуляции на уровне биосферы в целом (Lovelock, 1979)... должны иметь надежную физико-химическую базу. Различные слои планеты – атмосфера, гидросфера, литосфера – различаются по агрегатному состоянию: соответственно газообразное, жидкое, твердое. Все в них подчиняется гравитации и силам, возникающим от вращения Земли. А это означает существование различных шкал для процессов и явлений, которые в других случаях вполне сравнимы между собой, различных скоростей одинаковых процессов и, конечно, различной степени предсказуемости» (Маргалев, 1992, с. 32).

<sup>114</sup> Разбирая воззрения предшественников, В.И. Вернадский (1935, с. 9) подчеркивает, что «*подход к явлениям жизни с геохимической точки зрения* заставил более определенно уточнить понятие биосферы».

<sup>115</sup> Неожиданным здесь выглядит заключение Ю.И. Чернова (1984б, с. 5) о том, что биосфера, несомненно, лежит в ряду биоценотических форм организации жизни, поскольку биоценоз не включает в себя ни атмосферу, ни гидросферу, ни литосферу.

сферы географами (см. выше), а также некоторая противоречивость в определении ее у В.И. Вернадского породили появление ряда понятий, вполне схожих с понятием биосферы, или же различающихся лишь в пространственных пределах их применения: «наружная земная оболочка» (Броунов, 1910), «эпигенема» (Аболин, 1914), «земная оболочка» (Hettner, 1927, рус.: Геттнер, 1930), «географическая оболочка» (Григорьев, 1932), «ландшафтная сфера» (Милюков, 1967) и др. У отечественных географов наибольшее распространение, пожалуй, получило понятие «географическая оболочка», по поводу которой А.А. Григорьев (1966, с. 116) пишет следующее: «Объектом физической географии является географическая оболочка земного шара, которая состоит из земной коры, нижней части атмосферы (тропосферы и части стратосферы), гидросферы, растительного, почвенного покровов и животного мира. Отличия географической оболочки от других сфер земного шара, лежащих как ниже, так и выше, заключается в том, что в ее состав входит вещество в трех агрегатных состояниях (в других сферах в основном в каком-либо одном), процессы протекают в ней за счет как космических, так и теллурических источников энергии (в других сферах в основном за счет одного из них) и только в ней есть жизнь». Это определение физической географии практически полностью соответствует ее определению во 2-м издании «Курса физической географии» П.И. Броунова (1917, с. 1-2): «Физическая география изучает... современное устройство наружной земной оболочки, являющейся ареной органической жизни, и те явления, которые в ней происходят под влиянием силы тяжести, тепла, света, магнетизма и электричества. Наружная оболочка Земли состоит из нескольких сферических оболочек, а именно твердой, или литосферы, жидкой, или гидросферы, газообразной, или атмосферы, к которым присоединяется еще четвертая — биосфера. Все эти оболочки в значительной мере проникают одна в другую и своим взаимодействием обуславливают как наружный облик Земли, так и все явления на Земле. Изучение этого взаимодействия... составляет одну из главнейших задач физической географии... Это один из основных предметов естествознания, тем более, что он трактуется о среде, в которой вращается жизнь человека и других организмов».

Несмотря на многообразие трактовок в вопросе о соотношении понятий «географическая оболочка» и «биосфера» (см. Ретеев, Серебрянный, 1985; Горшков, 1987; Жекулин, 1987; Лямин, 1989), следует, очевидно, согласиться с теми исследователями, которые отождествляют эти понятия (Марков, 1947, 1986; Лавренко, Свешникова, 1967; Тюрюканов, Александрова, 1969; Второв, Дроздов, 1978; Марков и др., 1978). Напомню, что одним из оснований для установления А.А. Григорьевым понятия «географическая оболочка» послужило ошибочно понимаемое им положение о том, что в географии и биологии под термином «биосфера» понимают совокупность живущих организмов (Григорьев, 1937, с. 18). Вместе с тем, растительность и животный мир он рассматривал как равноправные компоненты остальных составляющих физико-географической среды (Григорьев, 1938а, б). В одной из последних своих монографий И.П. Герасимов (1985, с. 7) отождествляет понятия «биосфера» и «природная среда». Таким образом, биосфера является физико-географической категорией, не имеющей прямого отношения к биологическому циклу наук (Тюрюканов, Александрова, 1969; Тюрюканов, 1970; Лавренко, 1971).

Хотя в полном согласии с концепцией В.И. Вернадского главными составляющими компонентами живого покрова Земли являются системы биоценологического ранга — биогеохимически активные группы организмов (Беклемишев, 1951, 1964; Чеснова, 1994), географам при первостепенном значении живого вещества для географии (Марков, 1986, с. 104) необходимо некоторое понятие для обозначения живого вещества в его не геохимическом, а собственно биологическом смысле. Чаще всего для этого используют понятия «биос», «биотика» и «биота» (Сочава, 1962, 1963б, 1978, 1986; Воронов, 1964; Piégrou, 1976; Камшилов, 1979; Лапо, 1979; Злотин, 1982; Исаков и др., 1986; Levit, Krumbein, 2000). Термин «биота» в биогеографии имеет устоявшееся иное, приоритетное значение (см. Чернов, 1984а), поэтому в понимании совокупного живого вещества или совокупности организмов его лучше не использовать. Согласно В.Б. Сочаве (1962), биота ландшафта — это закономерное сочетание экологических рядов растительных и животных группировок, в совокупности представляющих нечто целое. В этом смысле понятие «биота» вполне идентично понятию «биоценоз».

Для живого, биоценологического покрова Земли В.Н. Беклемишев (1928) предложил понятие «геомериды». Обсуждая вопрос об индивидуальности ценологических комплексов, он пишет (Беклемишев, 1994, с. 61-62): «...Прежде всего это предположение должно быть признано правильным для всей совокупности живых существ нашей Земли, ибо совокупность



эта, живая кора, распростертая на каменном шаре, представляет в яркой форме основную черту организации: непрерывное сохранение типичных форм и отношений целого в постоянной смене частей, тесную физиологическую согласованность всех разнородных компонентов, деятельность которых создает те условия, котор[ые] необход[имы] каждому для существования каждого из них. И это первоначальный, единственный наименее абстрактный объект нашей науки – копошащийся безбрежный мир живого, невероятно сложный и единый, в котором мы сами и все Человечество составляем лишь часть; и в то же время это – наиболее абстрактная конструкция, сводящаяся к отысканию отношений, остающихся постоянными в совокупности всего живого. Как назвать это Существо? я сам называл его Биосфера, по словам А.А. Любищева, [К.Д.] Старынкевич называет его Геомерида – название может быть и более удачное... Из каких частей состоит Геомерида? Как тело метазоона не слагается непосредственно из клеток, и человечество из людей, так Геомерида не может непосредственно слагаться из отдельных животных и растений. Между ними и общей организацией Геомериды включены многочисленные промежуточные индивидуальности – большей частью довольно мало индивидуализированные, расплывчатые, нестойкие. Таковы прежде всего всевозможные биоценозы разных порядков, от микрозон ила, описываемых Перфильевым, и до географических индивидов, вроде Каспия или Т[етиса]». Совокупность живых организмов, населяющих биосферу, позднее Е.М. Лавренко (1964) предложил называть «биостромой». «Геомерида» и «биострома» – практически полностью синонимичные понятия, но в отношении приоритета предпочтительней использовать первое из них. Таким образом, для обозначения глобальной биоценотической системы первого порядка нужно использовать термин «геомерида», а при рассмотрении структурных уровней организации живого употреблять понятие «геомеридный (или, возможно, более благозвучное «биостромный») уровень организации». Введение терминов «геомерида» и «биострома» позволило строго разграничить вопросы, относящиеся к биосферной, т.е. геолого-географической или биогеоценологической проблематике, от геомеридной или биостромной, относящейся к биологическому циклу наук. «Основной предмет биоценологии – совокупность живых существ или Геомерида [слово «Геомерида» автор везде пишет с прописной буквы – А.К.]» (Беклемишев, 1931, с. 277; см. также Беклемишев, 1970). Не биосфера, как считает Ю.И. Чернов (1984б, с. 5), а именно геомерида, несомненно, лежит в ряду *биоценологических* форм организации жизни.

### 5.5. Концепция «экосистемы» и ее современная интерпретация

Понятие экосистемы стало ныне одним из центральных понятий экологии и биогеографии, хотя используется в разных, зачастую взаимоисключающих значениях. В связи с «экологизацией»<sup>116</sup> географии (см. Дювиньо, Танг, 1973; Duvigneaud, 1974; Герасимов, 1985) как самостоятельное научное направление развивается биогеография экосистем (Базилевич и др., 1962; Еуге, 1964; Stoddart, 1965; Воронов, 1966, 1968; Watts, 1971; Hill, 1972; Второв, 1974; Банников, Второв, 1976; Исаков и др., 1980; Simmons, 1982; Tivy, 1993; Тишков, 1993; Bailey, 1996, 1998). При этом П.П. Второв и Н.Н. Дроздов (1978; Второв, 1980) считают исследование экосистем основой «синтетической» биогеографии.

«Успех концепции и термина «экосистема» (Tansley, 1935) обязан двум обстоятельствам. Их появление освободило экологов от давних дискуссий по поводу терминов (биомы, биоценозы, ассоциации и т. д.), показав, что можно обойтись и без них, а понятие уровня организации, оказавшееся весьма полезным, позволило достойно похоронить предмет многих споров о надпопуляционных единицах биоты и границах между ними. Тем не менее проблема границ сохраняет свою актуальность в связи с задачами картирования.

Термин «экосистема» помог сосредоточить дискуссию на уровнях организации<sup>117</sup> и их иерархической интерпретации. ...В экологии таким уровнем является экосистема, состоящая из дискретных живых организмов, результатов их деятельности (от молекулярных до макроскопических физических структур), а также физической среды, в которой они находятся и функционируют. Кроме того, понятие науки включает различные мнения относительно того,

<sup>116</sup> «Приходится признать, что эколог – это некто вроде дипломированного вольнодумца. Он самовольно бродит по законным владениям ботаника и зоолога, систематика, физиолога, зоопсихолога, метеоролога, геолога, физика, химика и даже социолога; он браконьерствует во всех названных и во многих других уже сложившихся и почтенных дисциплинах. Ограничить сферу деятельности эколога – действительно важная проблема, и в ее решении заинтересованы прежде всего сами экологи» (Macfadyen, 1963; цит. по: Макфедьен, 1965, с. 15).

<sup>117</sup> Остается главным вопросом: о каких собственно уровнях организации идет речь?

как способствовать развитию знания с помощью различных экспериментальных методов и средств наблюдения.

Другая причина успеха термина «экосистема», по-видимому, заключается в построении необходимого лексического связующего звена с общей теорией систем<sup>118</sup>. Остается открытым вопрос, действительно ли общая теория систем так же, как и кибернетика, обеспечила новое понимание или же просто привлекла внимание к очевидному. В любом случае, по моему, было бы полезно считать экосистемы физическими системами и исследовать связанные с этим ограничения и специфику. Для этого необходимо название, независимое от широты вкладываемого в него содержания» (Маргалев, 1992, с. 13). Не исключено, что именно поэтому во многих случаях «экосистема» оказывается попросту метафорой (Golley, 1991).

Со времени своего появления понятие «экосистема» претерпело многие метаморфозы и понимается предельно широко. Для интерпретации его подлинного значения в контексте современного научного знания необходимо вернуться к первоначальному содержанию понятия.

Вот что А. Тэнсли (Tansley, 1935, р. 299-301) (рис. 26), автор термина, пишет об экосистеме.



Рис. 26. Артур Джордж Тэнсли (1871-1955).

«Термин Ф. Клементса [(Clements, 1916)] «биом», означающий комплекс организмов, населяющих данную область, удобен в некоторых случаях. Однако, мне кажется, более фундаментальна концепция целостной *системы* (в физическом смысле), включающей не только организмы, но также целый комплекс факторов среды обитания в самом широком смысле. Хотя организмы могут интересовать нас в первую очередь, существенно, что мы не можем отделить их от окружающей среды, с которой они формируют одну физическую систему.

Это – системы, с точки зрения эколога, являющиеся основными природными единицами на лике Земли. Естественные устремления биологов вынуждают нас рассматривать организмы как наиболее важные части этих систем, но, конечно, неорганические «факторы» тоже являются частями этих систем, и в их пределах осуществляется постоянный обмен не только между организмами, но и между органическим и неорганическим. Эти *экосистемы*, как мы можем их называть, имеют различные формы и размеры. Они формируют одну из многочисленных категорий физических систем Вселенной, которые располагаются от Вселенной в целом до атома ...

Для того, чтобы стать фактическими объектами нашего изучения, мы должны изолировать [дискретизировать] эти системы, представляют ли они солнечную систему, планету, климатическую область (регион), растительное или животное сообщество, индивидуальный организм, органическую молекулу или атом. Фактически системы, которые мы мысленно изолируем, не только включены как часть больших систем, но они также накладываются, сцепляются и взаимодействуют друг с другом. Изоляция частично искусственна, но это – единственный возможный способ, которым мы можем оперировать.

Некоторые из систем более изолированы в природе, более автономны, чем другие. Они все показывают организацию, которая является неизбежным результатом взаимодействий отдельных компонентов и их последовательного взаимного регулирования. Если организация возможных элементов системы не завершается, система не может сформироваться, или образующаяся система разрушается. Фактически имеется своего рода естественный отбор образующихся систем, и те из них, которые могут достичь наиболее устойчивого равновесия, переживают наиболее долго. ... Идея об универсальной тенденции к развитию динамического равновесия была полностью разработана Хьюмом<sup>119</sup> и была обозначена еще Титом Лукрецием Каром. Чем более автономна система, тем более высоко она организована и тем больше стабильность ее динамического равновесия.

<sup>118</sup> Возможно, именно поэтому, а также из-за лексической близости к распространенному в геологии термину «голоцен», оказалось практически выведенным из современного научного обращения предложенное на несколько лет раньше и вполне аналогичное «экосистеме» понятие «холоцён» [Holocön] (Friederichs, 1927). Под последним понимается комбинация местных факторов, как абиотических, так и биотических, объединенных взаимодействием. Вообще же понятию «экосистема» соответствует множество других более или менее идентичных понятий; обзор их дают К. Троль (Troll, 1950), В.Н. Сукачев (1964), В.Б. Сочава (1978), Н.Г. Сухова (1981) и др.

<sup>119</sup> David Hume, 1711-1776, шотландский философ, историк и экономист, известен философскими разработками концепций эмпиризма и скептицизма.

Некоторые системы развиваются постепенно, устойчиво становясь более высоко объединенными и более тонко отрегулированными в равновесии. Экосистемы относятся к этому классу систем, и нормальная автогенетическая последовательность — процесс к большей интеграции и стабильности. «Климакс» представляет самую высокую стадию интеграции и самое близкое состояние к совершенному динамическому равновесию, которое может быть достигнуто в системе, развитой при данных условиях и с доступными компонентами<sup>120</sup>.

Большие региональные климатические комплексы мира — важные детерминанты первичных наземных экосистем, и они вносят *части* (компоненты) в системы, такие, как почвы и организмы. При любом фундаментальном рассмотрении экосистемы это заключение выглядит произвольным и вводит в заблуждение, если акцентировать влияние климатических факторов, хотя с целью разделения и классификации систем это — законная процедура. Фактически климатический комплекс оказывает большее влияние на организмы и на почву экосистемы, чем последние оказывают влияние на климатический комплекс, но взаимное воздействие не отсутствует полностью. Климат действует на экосистему весьма сходно с действием кислотного или щелочного «буфера» на химический комплекс почвы.

Затем следует почвенный комплекс, который создается и развивается частично за счет подстилающих горных пород, частично за счет климата, и частично за счет биома. Относительная зрелость почвенного комплекса, обусловленного воздействием климата, коренными породами, физиографией и растительностью, может быть достигнута в разное время от того, в котором растительность достигает ее кульминационного развития.

Вследствие намного больших, нежели климата, местных вариаций подстилающих горных пород и физиографии и благодаря тому, что образующиеся варианты смягчают климатические изменения, развивающийся почвенный комплекс, совместно с климатом, могут определять варианты биома.

Следовательно мы должны признать, что экосистемы, дифференцированные почвенными комплексами, подчиняются прежде всего особенностям определенного климата.

В любом случае предоставьте экологам животных и растений изучать состав, структуру и поведение биома совместно. Пока они этого не сделали, мы не будем в силах овладеть истинными фактами и получить законченную картину жизни биома, в котором животные и растения являются компонентами. Но действительно ли необходимо формулировать неестественную концепцию биотического *сообщества*, чтобы выполнить такую кооперативную работу? Я думаю нет. Мы должны иметь дело с *системой*, в которой растения и животные являются компонентами, хотя и не единственными компонентами. Биом определен климатом и почвой и в свою очередь до некоторой степени влияет на климат, хотя всегда на почву».

[«Clements' earlier term «biome» for the whole complex of organisms inhabiting a given region is unobjectionable, and for some purposes convenient. But the more fundamental conception is, as it seems to me, the whole *system* (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome — the habitat factors in the widest sense. Though the organisms may claim our primary interest, when we are trying to think fundamentally we cannot separate them from their special environment, with which they form one physical system.

It is the systems so formed which, from the point of view of ecologist, are the basic units of nature on the face of the earth. Our natural human prejudices force us to consider the organisms (in the sense of the biologist) as the most important parts of these systems, but certainly the inorganic «factors» are also parts — these could be no systems without them, and there is constant interchange of the most various kinds within each system, not only between the organisms but between the organic and the inorganic. These *ecosystems*, as we may call them, are of the most various kinds and sizes. They form one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom... The series of *isolates* we make become the actual objects of our study, whether the isolate be a solar system, a planet, a climatic region, a plant or animal community, an individual organism, an organic molecule or an atom. Actually the systems we isolate mentally are not only included as part of larger ones, but they also overlap, interlock and interact with one another. The isolation is partly artificial, but is the only possible way in which we can proceed [подстрочная сноска: The mental isolates we make are by no means all coincident with physical systems, though many of them are, and the ecosystems among them].

<sup>120</sup> Эту мысль практически дословно повторяет И.П. Герасимов (1985, с. 136): «Автономные (независимые) природные экосистемы при их оптимальном развитии представляют собой образования, находящиеся в динамически равновесном состоянии (во взаимоотношениях со средой), которое называется климаксовым».

[Some of the systems are more isolated in nature, more autonomous, than others. They all show organization, which is the inevitable result of the interactions and consequent mutual adjustment of their components. If organization of the possible elements of a system does not result, no system forms or an incipient system breaks up. There is in fact a kind of natural selection of incipient systems, and those which can attain the most stable equilibrium survive the longest. It is in this way that the dynamic equilibrium, of which Professor Phillips writes, is attained. The universal tendency to the evolution of dynamic equilibria has long been recognized. A corresponding idea was fully worked out by Hume and even started by Lucretius. The more relatively separate and autonomous the system, the more highly integrated it is, and the greater the stability of its dynamic equilibrium.

Some systems develop gradually, steadily becoming more highly integrated and more delicately adjusted in equilibrium. The ecosystems are of this kind, and the normal autogenic succession is a process towards greater integration and stability. The «climax» represents the highest stage of integration and the nearest approach to perfect dynamic equilibrium that can be attained in a system developed under the given conditions and with the available components.

The great regional climatic complexes of the world are important determinants of the primary terrestrial ecosystems, and they contribute *parts* (components) to the systems, just as do the soils and the organisms. In any fundamental consideration of the ecosystem it is arbitrary and misleading to abstract the climatic factors, though for purposes of separation and classification of systems it is a legitimate procedure. In fact the climatic complex has more effect on the organisms and on the soil of an ecosystem than these have on the climatic complex, but the reciprocal action is not wholly absent. Climate acts on the ecosystem rather like an acid or an alkaline «buffer» on a chemical soil complex.

Next comes the soil complex which is created and developed partly by the subjacent rock, partly by climate, and partly by the biome. Relative maturity of the soil complex, conditioned alike by climate, by subsoil, by physiography and by the vegetation, may be reached at a different time from that at which the vegetation attains its climax. Owing to the much greater local variation of subsoil and physiography than of climate, and to the fact that some of the existing variants prevent the climatic factors from playing the full part of which they are capable, the developing soil complex, jointly with climate, may determine variants of the biome.

Hence we must recognize ecosystems differentiated by soil complexes, subordinate to those primarily determined by climate, but non the less real.

By all means let animal and plant ecologists study the composition, structure, and behaviour of the biome together. Until they have done so we shall not be in possession of the facts which alone will enable us to get a true and complete picture of the life of the biome, for both animals and plants are components. But is it really necessary to formulate the unnatural conception of biotic *community* to get such co-operative work carried out? I think not. What we have to deal with a *system*, of which plants and animals are components, though not the only components. The biome is determined by climate and soil and in its turn reacts, sometimes and to some extent on climate, always on soil»].

Что представляет собой концепция «экосистемы» в ее классическом виде? В Универсуме взаимодействующих элементов («от Вселенной в целом до атома») выделяются разномаштабные функциональные подсистемы – экосистемы, объединяющие биоценозы вместе с окружающей их физико-географической средой. Континуальность этих подсистем искусственно сводится к совокупности дискретных пространственных единиц, определяемых в первую очередь климатическими и почвенными границами и отражающихся в распределении растительности и животного мира. Эти единицы являются составляющими единой физико-географической оболочки, биосферы, они полностью соответствуют понятию «геосистемы» (Сочава, 1963а; см. Сочава, 1978; Rumney, 1970) и в функциональном отношении являются предметом ландшафтной экологии (Troll, 1939), или геоэкологии (Troll, 1968; Геоэкология..., 1990; Петров, 1993, 1994; Жиров и др., 1995; Geocology..., 2002)<sup>121</sup>. Л. фон Бергаланфи (1973)

<sup>121</sup> «Геосистемы – это природно-географические единства всех возможных категорий, от планетарной геосистемы (географической оболочки или географической среды в целом) до элементарной геосистемы (физико-географической фации). Геосистемы – материальные выражения целостности географической оболочки и отдельных ее участков. Им свойственны качественно своеобразные законы изменения и развития – частные проявления особой географической формы движения материи (Трусов, 1961)» (Сочава, 1986, с. 62). Ряд авторов интуитивно ощущает тождество понятий «геосистема» и «экосистема». Так, у А.В. Лапо (1979, с. 167) читаем: «Биоценоз – сообщество живых организмов, исторически сложившееся в той или иной экосистеме». Экосистема, следовательно, первична по отношению к живым существам и может существовать и без них.

считает, что представления об индивидуальной организации, о том, что на языке современной науки можно определить как экосистемы, разработал Г. Фехнер (см. Kuntze, 1892)<sup>122</sup>. В геоэкологии непосредственными предшественниками концепции «экосистемы» явились А. Тинеман (Thienemann, 1925) и Э. Васмунд (Wasmund, 1929), хотя «экосистема» А. Тэнсли в принципе соответствует понятию «жизненной зоны» у К. Мерриема (Merriam, 1892) и Р.И. Аболина (1930).

Й. Балог (Balogh, 1958) считает, что концепция «экосистемы» возникла после того, как А. Тинеман (Thienemann, 1926) и К. Фридерихс (Friederichs, 1927) поняли, что между «биоценозом» К. Мёбиуса (Möbius, 1877b) и «биотопом» Ф. Даля (Dahl, 1908) существует реципрокная связь: биотоп не только оказывает влияние на формирование определенного биоценоза, но и сам оказывается преобразованным в результате жизнедеятельности населяющих биотоп организмов.

В своем классическом виде концепция «экосистемы» по сути не дала ничего нового биологам, которые изначально ориентировались на тесные, определяющие связи живого с окружающей неорганической средой. Однако вскоре после появления термина его содержание кардинально изменилось, и «экосистема» стала играть роль центрального понятия в геоэкологии и в экологии биологических сообществ, сосредоточившего внимание на изучении биологической продуктивности, трофических уровней, пищевых цепей, трофо-динамических отношений (Thienemann, 1939; Lindeman, 1942; Линдемман, 1943; Evans, 1956; Patten, 1959; Odum, 1960; Paine, 1966, 1980). Начало подобному пониманию экосистем положил, пожалуй, Ч. Элтон (Elton, 1927; рус.: 1934), изучавший сообщества животных в аспекте обращения и трансформации вещества и энергии. Р. Линдемман (Lindeman, 1942) определяет «экосистему» как «...систему физико-химико-биологических процессов, протекающих в пределах некоторой пространственно-временной единицы любого ранга» (цит. по: Гиляров, 1990, с. 7). Таким образом, в современном биологическом значении «экосистема» относится, скорее, к динамическому (функционально-энергетическому) аспекту организации биологических систем и является основной единицей исследований в экологии. В этом плане совершенно справедливо заключение В.Б. Сочавы (1978, с. 75) о том, что ставить знак равенства между геосистемами [вероятно, экосистемами в их первоначальном понимании – А.К.] и экосистемами<sup>123</sup> [вероятно, в их современном понимании – А.К.] нет никаких оснований. Равным образом соображения о том, что к экосистеме критерии территориальности не применимы (Тюрюканов, Александрова, 1969; Чернов, 1971, 1984б; Сочава, 1972а, 1986), относятся лишь к трофодинамически понимаемой экосистеме; у А. Тэнсли (Tansley, 1935) экосистема территориально вполне соответствует «биому» В. Шелфорда (Shelford, 1932), хотя, как отмечает В.Б. Сочава (1978, с. 174), даже для таких классов биомов [у автора – «геомов»], как неопалеотропические влажные леса или евроазиатская тайга, нет четких интегральных диагнозов или моделей, характеризующих их как самостоятельные системы. Подчеркивая пространственную континуальность экосистем, В.В. Богатов (1994, с. 163) вводит понятие «полибиома» как «совокупности примыкающих друг к другу или пространственно разделенных экосистем, обеспечивающих существование популяций широко мигрирующих видов организмов». Континуум речных экосистем именуется при этом «реобиомом» (Богатов, 1994, с. 165).

Для экосистемы в ее современном понимании критерии территориальности, действительно, не применимы. В равной мере не определимы временные границы экосистемы. А.М. Гиляров (1990, с. 6-7) на примере небольшого, но достаточно глубокого озера, расположенного в средней полосе, убедительно показывает, что переход к другому масштабу времени при изучении круговорота фосфора, одного из важнейших биогенных элементов, влечет за собой изменение пространственных границ экосистемы. Возможно, во избежание неопределенностей, «лучше воздержаться от применения термина «экосистема» для каких-либо структурных единиц биогеоценотического покрова» (Лёвушкин, 1975, с. 816), хотя сами экосистемы могут составить предмет специального биогеографического исследования, например в плане зональных закономерностей продукционно-деструкционных процессов (см. Исаков и др., 1986).

<sup>122</sup> Gustav Theodor Fechner, 1801-1887, немецкий физик, психолог и философ-идеалист, развивший учение Ф. Шеллинга в духе панпсихизма, концепции, предполагающей одушевленность Вселенной, где материя выступает как обратная сторона психического.

<sup>123</sup> Подробный анализ множества вариантов содержания термина «геосистема» дают Т.Д. Александрова и В.С. Преображенский (1978) и В.С. Преображенский (1978). Экосистему В.Б. Сочава (1978, с. 73) считает чисто биологическим понятием, и изощренная попытка В.И. Василевича (1983, с. 65) «спасти положение», вводя представление об абиотической среде как «нулевом трофическом уровне экосистем», здесь вряд ли «работает».

## 5.6. Географический ландшафт и биогеоценоз

При дискуссионности предмета самой географии (см. Ретеюм, Серебрянный, 1985; Саушкин, 1987) не вызывает удивления неопределенность представлений об операциональной географической единице [Operational Geographic Unit] (термин Crovello, 1981). Основной таксономической единицей географической среды большинство географов считает ландшафт. «Ландшафт – слово, заимствованное из немецкого разговорного языка [die Landschaft], означает: 1) край, страна, провинция; 2) ландшафт, пейзаж, вид. Это слово состоит из очень многозначного существительного das Land: 1) страна, край, 2) земля, почва, 3) земля, суша, 4) сельская местность, деревня и др., и из суффикса schaft, обозначающего взаимосвязь, взаимозависимость, объединение. ... Ландшафт как научный термин употребляется по меньшей мере с самого начала XIX в. Х. Гоммейер в 1805 г.<sup>124</sup>, на что указывает К. Троль (Troll, 1950, S. 169), считал ландшафт третьей ступенью – Ort, Gegend, Landschaft, Land – деления природы, а именно территорией, которую можно охватить взглядом с какой-либо высокой точки и в пределах которой, как полагал позже К. Риттер (Ritter, 1804-1807), земная поверхность является единым гармоничным целым» (Веклич, 1990, с. 17-18). У разных авторов, а в ряде случаев – у одного и того же автора, понятие «ландшафт имеет разный смысл<sup>125</sup>. М.Ф. Веклич (1990, с. 18-21) приводит, например, более 20 разных определений ландшафта. Существует кроме того множество понятий, в той или иной степени синонимичных понятию «ландшафт» (см. Сукачѳв, 1944; Веклич, 1990). Ряд авторов вообще предлагает исключить понятие «ландшафт» из терминологии научной географии или отказывает ему в праве именоваться основным объектом физической географии (см. Ретеюм, Серебрянный, 1985). В.Б. Сочава (1978, с. 102) полагает, что в учении о геосистемах понятие «ландшафт» постепенно теряет свое значение. Например, еще в 1938 г. Ю.П. Бяллович (1938) выдвинул в противовес концепции ландшафта как единообразной территории идею системы разнотипных участков земной поверхности, объединяемых движениями вещества – «панхоры». Сходным образом Ф. Борман и Г. Ликенс (Bormann, Likens, 1969), а также И.А. Титов (1952) предлагают считать естественной единицей изучения наземных экосистем водосборный бассейн.

В отечественной литературе наиболее распространено определение понятия «географический ландшафт», данное Л.С. Бергом (1947б, с. 5): «Географический ландшафт есть такая совокупность, или группировка, предметов и явлений, в которой особенности рельефа, климата, вод, почвенного и растительного покрова и животного мира, а также, до известной степени, деятельности человека сливаются в единое гармоническое целое, типически повторяющееся на протяжении данной зоны Земли». Аналогом понятия «ландшафт» в океане считается «водная масса» (Марков, 1986, с. 123, 124). Ландшафт – узловая таксономическая категория физико-географического районирования, при котором должны совмещаться все частные природные рубежи, в том числе и геоботанические (Сочава, 1986)<sup>126</sup>. К.М. Петров (1999, 2001) считает ландшафт исходной единицей биогеографического (ландшафтно-биономического) районирования.

Существенная неопределенность понятия «ландшафт» в значительной мере определила разработку концепции «биогеоценоза», который считается элементарной биохорологической структурной единицей биосферы (Тимофеев-Ресовский, 1961, 1962, 1970а,б; Лавренко, Свешникова, 1967; Ковда, 1969; Наумов, 1969; Тюрюканов, Александрова, 1969; Тюрюканов, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Яблоков, Юсуфов, 1976; Шварц, 1980; Тюрюканов, Фѳedorov, 1989; и др.). «...Биогеоценозом мы называем всякий конкретный участок земной поверхности, на котором сохраняется определенная система взаимодействий всех компонентов живой (растительность, животный мир и микроорганизмы) и мертвой природы (литосфера, атмосфера и гидросфера), т.е. иными словами сохраняется однородная система получения и превращения вещества и энергии и обмена ими с соседними биогеоценозами и другими явлениями природы» (Сукачѳв, 1961; цит.: по 1972, с. 263) (рис. 27). Логически термин «биогеоценоз» соответствует биоценозу, рассматриваемому совместно с «биотопом» (Dahl, 1908) –

<sup>124</sup> Hommeyer H. G. Beiträge zur Militaire-Geographie der Europäischen Staaten. Erster Band, welcher einer Beschreibung und Zeichnung der Schweiz nach einer geometrischen Construction enthält. Breslau. 1805.

<sup>125</sup> Об истории понятия в отечественной географии см.: Григорьев, 1961; Сухова, 1981.

<sup>126</sup> В.Н. Сукачѳв (1961) полагает, что при разграничении биогеоценозов в природе целесообразно пользоваться фитоценозами, в связи с чем В.Б. Сочава (1972б) предложил специальный термин «фитогеохора». Вместе с тем, известный отечественный ландшафтовед Д.Л. Арманд (1975) большое внимание уделяет вопросам несовпадения границ у контуров разных элементов ландшафта и невозможности вследствие этого единого «комплексного» ландшафтного районирования.

наименьшим гомогенным ансамблем физико-географической среды (Гептнер, 1936; Bertrand, 1968, p. 252)<sup>127</sup>. В морской гидробиологии, начиная с Й. Вальтера (Walther, 1893-1894), в аналогичном смысле, применительно к бентосу, ранее широко использовали понятие «фация», под которым понимали комбинацию определенного типа грунта с определенным комплексом организмов (Зернов, 1913; Дерюгин, 1915; и др.)<sup>128</sup>. Странным образом в последние годы в англоязычной природоохранной литературе постепенно распространяется расширительное толкование понятия «биотоп», обозначающего сообщество вместе с окружающей средой [biotope = habitat + community] (см. : Оленин, 2004), что еще более запутывает понятийный аппарат биогеографии и экологии

Как видно из приведенного определения «биогеоценоза», оно практически полностью повторяет определение «экосистемы» у А. Тэнсли (Tansley, 1935, p. 299-301). Однако двойственное современное понимание «экосистемы» обусловило противопоставление двух понятий. Обычно считается, что в отличие от «экосистемы», являющейся функциональным понятием, «биогеоценоз» — понятие собственно биохорологическое. Вот что пишет по этому поводу, например, Ю.И. Чернов (1971, с. 427): «...Основной исходный смысл экосистемы — в трофоэнергетических отношениях, в связи с чем к этому понятию неприменимы критерии территориальности, тогда как биогеоценоз — биохорологическая единица и его главный смысл, как неоднократно подчеркивал сам В.Н.Сукачёв, в тесной связи с ландшафтной структурой». Между тем, у А. Тэнсли (Tansley, 1935, p. 300) ясно читаем: «Большие региональные климатические комплексы мира — важные детерминанты первичных наземных экосистем, и они вносят *части* (компоненты) в системы, такие, как почвы и организмы». Таким образом, в своем первоначальном значении экосистемы явно территориальны и дифференцированы в первую очередь границами климатических областей. Экосистемы А. Тэнсли в хорологическом отношении полностью соответствуют биомам В. Шелфорда (Shelford, 1932), «жизненным зонам» К. Мерриэма (Merriam, 1890)<sup>129</sup> или зональным природным экосистемам (Герасимов, 1985), традиционно употребляющимся в ландшафтно-биономическом смысле (тундра, бореальные и тропические леса, степь, пустыня), или, что то же самое «геоэкологическим зонам Земли» (Walter, 1977; Müller-Hohensteln, 1989). Вместе с тем В.Н. Сукачёв (например: 1964) неоднократно подчеркивал, что для биогеоценоза характерна особая специфика взаимодействий слагающих его компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы. «Хотя биогеоценология должна изучать биогеоценозы во всех отношениях, но основной задачей является всестороннее выяснение обмена веществ и энергии между всеми компонентами биогеоценоза и между ним и окружающей средой» (Сукачёв, 1972, с. 241). Так или иначе, но как пишет В.А.Ковда (1969, с. 6, подстр.) на симпозиуме ЮНЕСКО по вопросу о «Функционировании земных экосистем на уровне первичного воспроизводства», состоявшемся в Копенгагене в 1965 г., было определено одинаковое значение терминов «биогеоценоз» и «экосистема». Согласно Е.М. Лавренко (1986, с. 152), биогеоценоз, границы которого определяет в основном фитоценоз, является элементарной экосистемой, а М.А. Голубец (1989, с. 40) считает биогеоценоз частным случаем экосистемы.

Важно подчеркнуть, что в понятие «биогеоценоз» В.Н. Сукачёв изначально вкладывал географическое содержание, рассматривая его как структурную часть ландшафта (Сукачёв, 1949). Это выразилось даже в семантике понятия, которое первоначально обозначалось как «геоценоз» (Сукачёв, 1942) и лишь впоследствии (Сукачёв, 1944, 1945) стало именоваться «биогеоценозом». «Биогеоценоз — это физико-географическая фация, но понимаемая как энергетическая система» (Сукачёв, 1964; цит. по: 1972, с. 322). В.Н. Сукачёв (1944) четко дифференцирует термины «биогеоценоз» и «биоценоз», последнее из которых считает чисто биологическим понятием, в определение которого не должны включаться признаки местобитания. Таким образом, в контексте учения о геосистемах (Сочава, 1978; Михеев, Кочу-



Рис. 27. Владимир Николаевич Сукачёв (1880-1967).

<sup>127</sup> Как аналог физико-географической фации используют также названия «экоп» (Высоцкий, 1925) и «физиотоп» (Neef, 1962).

<sup>128</sup> Термин «биогеоценоз» (Петров, 1989) представляется таким образом излишним.

<sup>129</sup> Концепция «жизненных зон» или «зон обитания», впрочем, вряд ли может быть принята в ее первоначальном смысле (см. Sterling, 1974).

ров, 1979) биогеоценоз должен рассматриваться как элементарный геомер, первичной среде которого соответствует элементарная геохора (Сочава, 1978, с. 151)<sup>130</sup>.

## 5.7. Выводы

Понимание «жизни» и «живого» у В.И. Вернадского резко отличается от современного их понимания биологами и определяет «совокупность организмов в их *геохимическом* значении» (Виноградов, 1960, с. 3). Понятие «географическая оболочка» в целом соответствует «биосфере» В.И. Вернадского, изначально рассматривавшейся им как геосистемное понятие. Биосфера подразделяется на элементарные хронологические участки – геохоры (Вернадский, 1942), которые биологически ориентированные биогеографы именуют биохорами.

Очень популярное у географов понятие «экосистема» в современном смысле является преимущественно биологическим, функционально-экологическим понятием (Meadows, 1985), в которое не следует вкладывать какое-либо хронологическое содержание. Хронологические подразделения биосферы (витасферы, фитосферы, фитогеосферы, биогеосферы, экосферы, биогеоценотического покрова Земли) являются объектами физической географии и геоэкологии. Они изучаются географическими методами, в которых растительность и животный мир рассматриваются как равноправные составляющие геосистем.

В контексте учения о геосистемах биогеоценоз должен рассматриваться как элементарный геомер, первичной среде которого соответствует элементарная геохора. При географическом подходе к проблемам биогеографии, очевидно, следует руководствоваться положением В.Б. Сочавы (1970), которое К.М. Петров (1993, с. 31) называет «основным биогеографическим законом»: «Системе геохор (природно-территориальных комплексов...) [табл. 5]

Таблица 5 Таксономические подразделения геосистем (из: Сочава, 1978, табл. 1)

Ряд геомеров	Порядок размерности	Ряд геохор	
Планетарная геосистема			
Свита типов природной среды (свита типов ландшафтов)	Планетарный	Физико-географический пояс	
Тип типов природной среды (тип ландшафтов)		Группа физико-географических областей	
Класс геомов	Региональный	Физико-географическая область	
Подкласс геомов		С широтной зональностью	С вертикальной поясностью
Группа геомов		Природная зона	Группа провинций
Подгруппа геомов		Подзона	Провинция
Геом	Топологический	Макрогеохора (округ, ландшафт)	
Класс фаций		Топогеохора (район)	
Группа фаций		Мезогеохора (местность, группа урочищ)	
Фация		Микрогеохора (урочище)	
Элементарный гомогенный ареал, элементарный геомер, биогеоценоз		Элементарный гетерогенный ареал, элементарная геохора	

*Примечание.* Употребляемый здесь термин «биогеоценоз» следует понимать ограниченно, а именно как конкретный гомогенный участок геомера. Сходные по структуре и функциональным особенностям биогеоценозы объединяются в фации.

<sup>130</sup> «Элементарный геомер представляет минимальное однородное пространство, на котором умещаются все составляющие данную геосистему *компоненты*. Мельчайший таксон геомера – *фация*. По принципу генерализации фации обобщаются последовательно в группы и классы фаций, в геомы и далее в более крупные таксоны, которые в совокупности образуют классификационный ряд геомеров» (Сочава, 1978, с. 292). «*Геохора*: гетерогенная пространственная система, образованная территориально примыкающими друг к другу *геомерами*, в совокупности представляющими структурно-динамическое и функциональное целое. Геохоры образуют иерархический ряд, состоящий из соподчиненных гетерогенных, но цельных по структуре геосистем (микро-, мезо-, макрогеохора, район, округ, провинция и проч.)» (Сочава, 1978, с. 293).



соответствует адекватная ей система биохор. Применительно к растительному покрову это будут фитохоры [точнее «фитогеохоры» в смысле В.Б. Сочавы (1972б) – А.К.]. Планетарный континуум биоценозов (геомериды, биострома) относится к иному уровню организации и составляет предмет биологического цикла наук. В этой связи рационально заключение И.В. Крутя (1973) о необходимости различения биосистем (как территориальных подразделений геомериды – биоценозов, флор и фаун) и геосистем (как территориальных подразделений биосферы – биомов и биогеоценозов).

## Глава 6

# Чарлз Лайель и становление исторической биогеографии<sup>131</sup>

*История науки – это сама наука*

И.В. Гёте

*[Die Geschichte der Wissenschaft ist die Wissenschaft selbst].*

J.W. Goethe

- 6.1. Основные труды Ч. Лайеля
- 6.2. Актуализм и исторический метод в биогеографии
- 6.3. Концепция центров происхождения. Смена парадигм в современной исторической биогеографии
- 6.4. Дискретность глобальной биоты. Закон Бюффона
- 6.5. Длительность существования видов. Закономерности фонового вымирания
- 6.6. Выводы

Общеизвестно, что биогеографические свидетельства явились одной из основных предпосылок эволюционного учения Ч. Дарвина (Richardson, 1981). Введение к «Происхождению видов», начинается словами: «Путешествуя на корабле его величества «Бигль» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами в области распространения органических существ в Южной Америке и геологических отношений между прежними и современными обитателями этого континента. Факты эти, как будет видно из последующих глав этой книги, кажется, освещают до некоторой степени происхождение видов...» [«When on board H.M.S. Beagle as naturalist, I was much struck with certain facts in the distribution of the organic beings inhabiting South America, and in the geological relations of the present to the past inhabitants of that continent. these facts, as will be seen in the latter chapters of this volume, seemed to throw some light on the origin of species...»] (Darwin, 1859; цит. по: Дарвин, 1991, с. 21).

А. Уоллес, соавтор дарвиновской концепции естественного отбора, все свои выводы аргументировал в основном данными по географическому распространению животных в Юго-Восточной Азии (Wallace, 1855, 1869, 1876). Н.Г. Рубайлова (1981) полагает, что одновременность получения сходных идей у Ч. Дарвина и А. Уоллеса обусловлена заинтересованностью обоих в изучении географического распространения видов. Как бы то ни было, но эволюционное учение Ч. Дарвина оказало определяющее влияние на последующее развитие биогеографии (Gadow, 1909; Thiselton-Dyer, 1909; Бобринский, 1927; Лукин, 1940; Darlington, 1959a; Маур, 1965; Наумов, 1969; Ghiselin, 1969; Воронцов, 1984), которая в свою очередь остается «служанкой» современной эволюционной теории: «Сейчас биогеография может выступать в качестве критерия истинности эволюционных концепций. Эволюционная концепция, претендующая на истинность и полноту, должна уметь предсказать основные черты эволюции в биогеографическом аспекте» (Мейен, 1987, с. 291).

Сам Ч. Дарвин находился под сильнейшим влиянием своего коллеги, друга и учителя, выдающегося английского естествоиспытателя, баронета Чарлза Лайеля [в русской транскрипции также – Ляйэлль, Ляйэлл, Ляйелль, Лайэлль, Лайелль], которого с полным основанием можно считать «крестным отцом» дарвинизма: «Я всегда чувствовал, что мои книги появились наполовину как бы из мозга Лайеля; но, однако, я не сознавал этого в достаточной мере..., поскольку всегда думал, что великая заслуга «Принципов» [«Принципы геологии» – основной труд Ч. Лайеля] была в том, что они изменили все наше мышление, и поэтому, когда рассматривалась вещь, которую никогда не рассматривал Ч. Лайель, то мы видели ее через его сознание (его глазами) (Darwin, 1903, Vol. 2, p. 117; перевод из: Равикович, 1976, с. 93-94). В «Происхождении видов» Ч. Лайель (рис. 28), наряду с Дж. Гукером [Joseph Dalton Hooker], – наиболее цитируемый автор.

Жизненный путь, научное и литературное<sup>132</sup> наследие Ч. Лайеля достаточно хорошо отражены в иностранной литературе (Bonney, 1901; Bailey, 1962; Coleman, 1962; Sir Charles

<sup>131</sup> Кафанов (2004) с изменениями и дополнениями.

<sup>132</sup> Ч. Лайель был знатоком поэзии итальянского Ренессанса. В частности он перевел с итальянского на английский язык трилогию Данте Алигьери «Monarchia» («Vita Nuova», «Convivio» и знаменитая «Divina Commedia» – «Божественная комедия»): The lyrical poems of Dante Alighieri. London: W. Smith, 1845. 144 p.

Lyell's..., 1970; Wilson, 1971, 1972; Charles Lyell..., 1975; Zirnstein, 1980; Gould, 1987; Klaver, 1997; Baldwin, 1998; Cohen, 1998; Hallam, 1998; Rudwick, 1998; Wilson, 1998; Bolles, 1999; Camardi, 1999; Wool, 2001). В отечественной литературе Ч. Лайелю гораздо меньше повезло в этом отношении (Энгельгардт, 1892, переизд. 2001; Равикович, 1969, 1976), хотя 3 декабря 1871 г. он был избран иностранным членом-корреспондентом по разряду физических наук Физико-Математического отделения Российской академии наук. Основные труды Ч. Лайеля были переведены на русский язык еще при жизни автора, но с тех пор ни разу не переиздавались.

К 1859 г., времени выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина, в биогеографии были довольно распространены представления о множественности центров видообразования, специфичности флор и фаун различных областей Земли, тесной связи распространения видов с определенными условиями внешней среды, связи дизъюнкций ареалов с естественной историей земной поверхности (Zirnstein, 1978). Вместе с тем биогеографические воззрения Ч. Лайеля, за немногими исключениями (Wilson, 1972; Nelson, 1978; Kinch, 1980; Zirnstein, 1980; Richardson, 1981; Wilkinson, 2002)<sup>133</sup>, специально не анализировались, что и послужило причиной для появления представленного ниже краткого очерка историко-биогеографических взглядов Ч. Лайеля.



Рис. 28. Чарльз Лайель (1797–1875).

## 6.1. Основные труды Ч. Лайеля

Основой для анализа биогеографических воззрений Ч. Лайеля послужили его основные труды: «Принципы геологии» (или «Основные начала геологии») (рис. 29), «Элементы геологии» (или «Руководство к геологии») и «Геологические доказательства древности человека». Каждое из этих изданий еще при жизни Ч. Лайеля многократно переиздавалось (в Лондоне — исключительно издательством Джона Мёррея [John Murray]), причем почти во все последующие издания Ч. Лайель вносил иногда весьма существенные исправления и дополнения, которые позволяют, в частности, проследить эволюцию взглядов автора на проблему происхождения видов, но чрезвычайно затрудняют текстологический анализ<sup>134</sup>.

Первый том «Принципов геологии» был издан в июле 1830 г., второй — в декабре 1831 г. и третий — в апреле 1833 г. (Lyell, 1830-1833). При жизни Ч. Лайеля, в Англии «Принципы» переиздавались 11 раз, 12-е издание было опубликовано посмертно в 1875 г. 3-е, 4-е и 5-е издания (1834, 1835, 1837) вышли в 4 томах, 10-е, 11-е и 12-е (1867-1868, 1872, 1875) издания — в 2 томах, остальные опубликованы трехтомниками. На русский язык в 1866 г. переведено 9-е лондонское издание (Ляйэлль, 1866а). Оно оказалось для меня пока не доступным, поэтому в необходимых случаях далее цитируется в основном 10-е лондонское издание (Lyell, 1867-1868), значительно дополненное и измененное в сравнении с 9-м изданием, или же русский перевод последнего. Лондонское 5-е издание репродуцировано в 2001 г. издательством Elibron Classics (Lyell, 2001a) и доступно в электронной форме.

«Элементы геологии» первоначально составляли четвертую книгу «Принципов геологии» и в первый раз были самостоятельно изданы однотомником в 1838 г. под заглавием «The elements

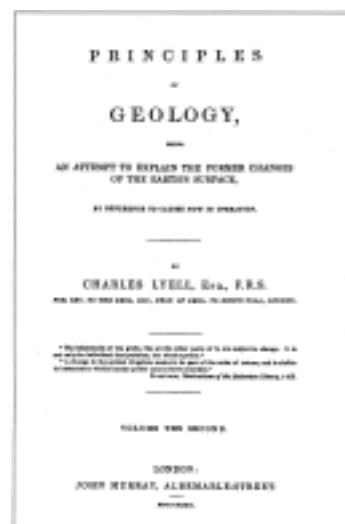


Рис. 29. Титульный лист 2-го тома «Принципов геологии» (1-е изд.) Ч. Лайеля (1832).

<sup>133</sup> Г. Нелсон (Nelson, 1978) упоминает две диссертации: Richardson R. A. The development of the theory of geographical race formation: Buffon to Darwin: Ph. D. diss. University of Wisconsin, 1968 и Kinch M. P. An assessment of rival British theories of biogeography, 1800-1859: master's thesis, Oregon state University, 1974. К сожалению, обе эти работы пока остаются для меня не доступными.

<sup>134</sup> В частности, название «плейстоцен» предложено в примечаниях к книге «Принципы геологии», изданной в Париже в 1839 г. (см. Whitcomb, Miller, 1984); в английском издании 1833 г., послужившем оригиналом для перевода, эти примечания отсутствовали. Список дат публикаций всех последовательных изданий «Принципов», «Элементов» и «Геологических доказательств» приведен на р. ix-x 11-го лондонского издания «Принципов».

of geology» (Lyell, 1838). Впоследствии «The elements of geology» вышли в двух томах в 1841 г. и снова в виде однотомника в 1851 г. под заглавием «A manual of elementary geology»<sup>135</sup>. В Лондоне при жизни Ч. Лайеля «Элементы геологии» выдержали 6 прижизненных изданий, три последних, 4-е, 5-е и 6-е (1852, 1855, 1865) опубликованы двумя томами. В предисловии к 9-му лондонскому изданию «Основ геологии» Ч. Лайель пишет: «В «Principles» идет речь о тех частях экономии в существующей природе, как живой, так и мертвой, которые поясняют геологию; цель этого сочинения обнять исследование постоянных следствий, которые проистекают от причин ныне действующих и которые для последующих веков могут служить памятниками настоящего состояния земного шара и его обитателей. Такие следствия составляют прочные памятники вечно изменяющегося состояния земного шара, долго сохраняющиеся признаки его разрушения и обновления, и доказательства равно колеблющегося состояния органического мира. Короче, их можно считать за символический язык, на котором написана автобиография земли. С другой стороны, в «Manual of elementary geology» я кратко описал составные вещества земной коры, их распределение и относительное положение, и их органическое содержание, которые, будучи разъяснены при помощи ключа, доставляемого изучением вышеупомянутых новейших изменений, открывают перед нами анналы великого ряда прошедших событий, — ряды переворотов, которые твердая оболочка земного шара и ее живые обитатели испытывали во времена, предшествовавшие созданию человека» (Ляйэлль, 1866а, Т. 1, страницы не нумерованы). В Лондоне при жизни автора было опубликовано 6 изданий «Элементов геологии», последнее, цитируемое далее — в 1865 г. (Lyell, 1865). Большой популярностью пользовался основанный на «Элементах» университетский учебник геологии (Lyell, 1874), адаптированный данными по геологии Великобритании. Шестое лондонское издание «Элементов геологии» переведено на русский язык (Ляйэлль, 1866б, 1878), причем вместо глав XXVIII, XXIX и XXXIII-XXXVIII английского оригинала помещены разделы «Петрография», «Петрогенетическая геология» и «Вулканизм» из руководства Г. Креднера (1875).

«Геологические доказательства древности человека» опубликованы в 1863 г. одновременно двумя лондонскими (Lyell, 1863а)<sup>136</sup> и двумя филаделфийскими (Lyell, 1863b) изданиями. Последнее (четвертое) прижизненное лондонское издание вышло в свет в 1873 г. Третье английское издание переведено на русский язык А.О. Ковалевским (Ляйэлль, 1864). Лондонское 1-е издание репродуцировано в 2001 г. издательством Elibron Classics (Lyell, 2001b) и доступно в электронной форме.

Поскольку, как указывалось ранее, содержание многих биогеографических понятий с течением времени сильно изменилось, я счел возможным привести необходимые, хотя бы и обширные, оригинальные цитаты авторов. Это извинительно тем более, что труды Ч. Лайеля и Ж. Бюффона на русский язык были переведены еще при их жизни, давно стали библиографической редкостью и с тех пор не переиздавались; немногочисленные ботанические работы О. Декандоля на русский язык были переведены тоже в XIX в. Русский перевод цитат Ч. Лайеля приводится в основном по его опубликованным на русском языке работам (обратите внимание на существенное несовпадение текстов!).

## 6.2. Актуализм<sup>137</sup> и исторический метод в биогеографии

Ч. Лайель (Lyell, 1830-1833) известен прежде всего как создатель актуалистического метода («онтологический метод» у Й. Вальтера — Walther, 1893-1894), сущность которого обычно передают афористическим выражением: «Современность — ключ к познанию прошлого» [это пространенное русскоязычное клише, оригинал которого на самом деле принадлежит У. Уэвеллу (Whewell, 1832), как будто противоречит лайелеву «The past is the key to the present»]. Принцип актуализма вполне предвосхитил Ж.-Б. Ламарк в своей «Гидрогеологии» (Lamarck, 1802), хотя истоки актуалистических идей прослеживаются вплоть до античных авторов. Вместе с тем, именно Ч. Лайель, опираясь на обширнейшие геологические материалы, показал, что по характеру современных геологических процессов можно с определенной степенью приближения описать закономерности древних процессов, в том числе образование горных пород.

<sup>135</sup> Под таким же заглавием опубликованы прижизненные нью-йоркские издания 1853, 1854 и 1857 гг.

<sup>136</sup> Первое издание — 6 февраля 1863 г.

<sup>137</sup> Следует различать естественнонаучный лайелев актуализм и актуализм в философском смысле как одно из направлений неогегельянства (Дж. Джентиле). Сам Ч. Лайель термин «актуализм» не употребляет.

Известный английский философ и историк науки У. Уэвелл (Whewell, 1832) назвал учение Ч. Лайеля униформизмом [в англоязычной литературе – uniformitarism], под которым начали понимать научную концепцию в геологии, исходящую из представлений о неизменяемости системы геологических факторов во времени. Униформизм, окончательно опровергнувший креационистские представления классических катастрофистов (Ж. Кювье, А. Седжвик, Л. Агассис, А. д'Орбиньи), опирается на следующие теоретические принципы:

- однообразии действующих факторов и законов природы, их неизменяемость на протяжении истории Земли;
- непрерывность действия факторов и законов, отсутствие всяческих переворотов, скачков в истории Земли;
- суммирование мелких отклонений в течение громадных периодов времени (сравни латинскую поговорку «Gutta cavat lapidem» – капля точит камень; постепенный процесс накопления изменений и составляет сущность понятия «эволюция»);
- потенциальная обратимость явлений и отрицание прогресса в развитии.

В настоящее время различают униформизм как методологический принцип и актуализм<sup>138</sup> как метод исследования. Последний заключается во всестороннем использовании результатов изучения современных геологических явлений и процессов для суждения о соответствующих феноменах в геологическом прошлом и будущем с учетом необратимости эволюции в целом (Решение..., 1953; Высоцкий, 1959, 1961; Simpson, 1970; Завадский, Колчинский, 1975). Показательно, что К.М. Завадский и Э.И. Колчинский (1977, с. 48)), очевидно, подчеркивая преемственность взглядов Ч. Лайеля, называют учение Ч. Дарвина неоуниформизмом, признающим, что в процессе исторического развития живой природы общие факторы и причины эволюции способны приобретать новые формы.

Хотя Ч. Лайель делал определенные уступки униформизму в его уэвелловой трактовке, он вместе с тем, особенно после выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина, четко придерживался представлений о необратимости эволюции: «...Никогда раз вымершие [виды] не возрождались к жизни. Примем ли мы или опровергнем гипотезу преобразования организмов, но сущность всего, что мы знаем о законе последовательности видов, кажется, выражена в стихе поэта –

Natura il fece, e poi ruppe la stampa. Ariosto<sup>139</sup>.  
Природа создала его и потом разбила форму»

(Ляйэлль, 1866б, с. 128)

[«...None (species) have ever re-appeared after once dying out. The law which has governed the succession of species, whether we adopt or reject the theory of transmutation, seems to be expressed in the verse of the poet, –

Natura il fece, e poi ruppe la stampa. Ariosto.  
Nature made him, and then broke the die»

(Lyell, 1865, p. 95)].

Из этих посылок возникало представление о необратимости в геологической эволюции, а следовательно, о поступательном характере эволюции лика Земли. С.А. Орлов (1981) справедливо отмечает, что ряд высказываний Ч. Лайеля, особенно опубликованных до 1859 г., можно толковать как допущение возможной обратимости эволюции, но в то же время склоняется к мнению К.М. Завадского и Э.И. Колчинского (1977) о том, что признание единообразия и постоянства причин не ведет автоматически к допущению обратимости развития. Учение Ч. Лайеля об эволюции лика Земли и принцип актуализма явились одним из источников эволюционного учения Ч. Дарвина (Завадский, Колчинский, 1975, 1977; Воронцов, 1999). Примечательно, что известное высказывание Ч. Лайеля (Ляйэлль, 1866, Т. 1, с. 151) о том, что «...законы, которым следовал Творец природы при создании и распределении органических существ, были и прежде точно такие же, какие существуют теперь...», фигурирующее в 9-м прижизненном лондонском издании «Принципов геологии», в 10-м издании (Lyell,

<sup>138</sup> В геологическом смысле впервые это понятие, по-видимому, внес немецкий предшественник Ч. Лайеля Карл фон Гофф (Hoff K. von. Geschichte der durch Überlieferung nachgewissenen natürlichen Veränderungen der Erdoberfläche. Gotha, Bd. 1, 1822; Bd. 2, 1824; Bd. 3, 1834; Bd. 4, 1840; Bd. 5, 1841; см. Высоцкий, 1959).

<sup>139</sup> Здесь Ч. Лайель цитирует строку из героической рыцарской поэмы «Неистовый Роланд» (1516) итальянского поэта Лудовико Ариосто (1474-1533).

1867) отсутствует. Это очевидно отражает происходившую под влиянием Ч. Дарвина эволюцию взглядов Ч. Лайеля на происхождение видов.

«Уже Ж. Бюффон понял и совершенно ясно и полно проводил основной принцип современной геологии и биологии — значение огромных промежутков времени. Мелкие незаметные явления, процессы, происходящие на каждом шагу и нами не чувствуемые по своей незначительности, накапливаясь во времени, производят самые грандиозные перевороты и изменения» (Вернадский, 1904, цит. по: 1922б, с. 71). Однако, если у Ж. Бюффона это выступало в качестве определенного философского принципа, то Ч. Лайель созидательно-конструктивную роль фактора времени строго обосновал с помощью обширнейшего эмпирического материала<sup>140</sup>. Таким образом, по сути дела, именно Ч. Лайель, а не его последователь — Ч. Дарвин, ввел в естествознание, включая биологию, исторический метод как способ познания: «...На страницах книги Ч. Лайеля [«Принципы геологии»] сделана первая систематическая попытка рассматривать естественную историю как действительную *историю*» (Тимирязев, 1892, цит. по: 1937, с. 170). Распространение организмов по поверхности Земли следовало изучать не только в пространстве, но и во времени, что и определило обособление особой биогеографической дисциплины — исторической биогеографии, обладающей собственными предметом и методами исследования. Мои прежние сомнения относительно целесообразности рассмотрения исторической биогеографии в качестве самостоятельного раздела биогеографии (Кафанов, 1991, с. 15), конечно же, представляются сейчас наивными.

Иногда в биогеографической литературе встречаются мнения об ошибочности противопоставления исторической и экологической биогеографии. Так, Н.А. Гладков (1966, с. 6) в предисловии к русскому изданию известной «Зоогеографии» Ф. Дарлингтона (Darlington, 1957, рус.: Дарлингтон, 1966) пишет: «Одно время намечалось разделение зоогеографии на две самостоятельные ветви: историческую зоогеографию и экологическую зоогеографию. Но это можно считать явлением временным, скорее, даже пройденным этапом. История не может противопоставляться экологии, тем более что история в нашем случае — это смена во времени экологических условий прошлого». Подобные мнения являются очевидным недоразумением, поскольку историческая биогеография изучает не изменяющиеся, а кумулируемые во времени изменения нормы реакции, а климатические и другие экологические факторы отражаются в распространении организмов не непосредственно, но лишь через исторические процессы расселения, приспособления и выживания организмов.

М. Удварди (Udvardy, 1981) устанавливает следующую пространственно-временную шкалу в биогеографии: 1) вековая [secular] ступень с пространственными размерами около 100 км и временными размерами около 100 лет («экологическое время» Д. Симберлоффа и др. — Simberloff et al., 1981); в пределах этой ступени динамика расселения и размещения изучается как сугубо биологический, точнее, экологический феномен; 2) тысячелетняя [millennial] ступень с пространственными размерами до 1000 км и покрывающая пост-плейстоцен (около 12000 лет); в пределах этой ступени динамика расселения и размещения определяется в основном климатическими изменениями и гляциоэвстатическими колебаниями уровня моря; 3) филогенетическая ступень с пространственными и временными размерами соответственно до 40000 км и до 500 млн лет («эволюционное время»); в пределах этой ступени динамика расселения и размещения определяется крупномасштабными изменениями лика Земли, в том числе глобальной тектоникой плит и филогенетическими изменениями таксонов.

Лайелев актуализм, предполагающий преемственную связь между сменяющимися друг друга геологическими формациями, очевидно прослеживается и в отношении биогеографических единиц — дифференцировавшиеся области и провинции наследуют существенные черты предшествовавших биот: «Закон географического сродства между современными позвоночными каждой большой зоологической области и ископаемыми того периода, который непосредственно предшествовал, даже если ископаемые виды более не живут, никак не ограничивается млекопитающими» (Ляйэлль, 1866б, с. 171) [«The law of geographical relationship above alluded to, between the living vertebrata of every great zoological province and the fossils of the period immediately antecedent, even where the fossil species are extinct, is by no means confined to the mammalia» (Lyell, 1865, p. 128)].

<sup>140</sup> А.И. Равикович (1977) полагает, что актуалистический метод и концепция естественного отбора отражают вероятностный образ мышления Ч. Лайеля и Ч. Дарвина, хотя логика «Принципов геологии» и «Происхождения видов» основывается на допущении, что сочетание возможностей увеличивает (в отличие от принятого!) вероятность (Ruse, 1973, рус.: Рьюз, 1977).

Медленность процесса видообразования<sup>141</sup> и геологическая длительность существования видов (см. **раздел 6.5**) предполагают и длительность процесса их расселения (Axelrod, 1952; Simpson, 1952a). При этом расселение может происходить даже в направлении неблагоприятных физико-географических факторов, например, против морских течений для видов, в расселении которых определяющая роль отводится вагильности пелагических стадий. Так, говоря о распространении морских растений, Ч. Лайель замечает: «Что касается... морских растений, то семена [споры, propagулы] их, находясь в своем родном элементе, могут без вреда оставаться в воде *в течение неопределенно долгого времени*; так что нетрудно понять, почему распространению таких видов не мешают ни климаты, ни противные течения или какие-нибудь другие причины» (Ляйэлль, 1866а, Т. 2, с. 327) [«With respect to marine vegetation, the seeds, being in their native element, may remain immersed in water without injury for indefinite periods, so that there is no difficulty in conceiving the diffusion of species wherever uncongenial climates, contrary currents, and other causes do not interfere» (Lyell, 1868, p. 391)]. Примечательно, что Р.В. Озмидов и К.В. Беклемишев на основании математической модели показали принципиальную возможность распространения планктона против слабого постоянного течения (Беклемишев, 1969). Не исключено, что именно это частично объясняет парадокс, усматриваемый Д. Джонсоном и Ч. Нигрини (Johnson, Nigrini, 1985): чаще всего неогеновые и раннеплейстоценовые радиолярии эволюционируют в Индийском океане, а потом — в экваториальных районах западной и восточной Пацифики, хотя в Тихом океане сильное экваториальное течение направлено с востока на запад.

Вообще же следует иметь в виду, что расширение ареала лишь в относительно редких случаях представляет собой результат успешных миграции и последующей натурализации. Расширение ареала обычно происходит за счет увеличения радиуса индивидуальной активности отдельных особей, продолжающегося на протяжении геологически длительных промежутков времени. Н.А. Бобринский и др. (1946) приводят следующий поучительный пример: потомство одной пары дождевых червей, расселяясь с каждым поколением всего на 1 м, если бы не встречало препятствий, распространилось бы по всему земному шару менее чем за 30 тыс. лет, а средний геологический возраст видов намного больше (см. далее).

### **6.3. Концепция центров происхождения. Смена парадигм в современной исторической биогеографии**

Р. Кро и П. Уэстон (Craw, Weston, 1984) различают 3 направления исторической биогеографии — дисперсионное, викариантное и панбиогеографию. В самом широком смысле историческую биогеографию, которую Ж. Леме (Lemée, 1967; рус.: Леме, 1976) обозначает совершенно излишним термином «эпионтология», можно определить как раздел биогеографии, изучающий закономерности происхождения современных и древних биот (распределение древних биот — предмет палеобиогеографии). «...В последовательные периоды прошедшего одна и та же местность суши и моря была обитаема гораздо более различными видами животных и растений, чем живущие ныне в диаметрально противоположных пунктах земного шара, или одновременно существующие в полярном, умеренном и тропическом поясах. Это делает вероятным, что с самых отдаленных периодов происходило возникновение новых органических форм и вымирание прежде обитавших землю; некоторые виды держались дольше, другие исчезали скорее, но никогда раз вымершие не возрождались к жизни» (Ляйэлль, 1866б, с. 127-128). [«...At successive periods of the past, the same area of land and water has been inhabited by species of animals and plants even more distinct than those which now people the antipodes, or which now co-exist in the arctic, temperate, and tropical zones. It appears, that from the remotest periods there has been ever a coming in of new organic forms, and an extinction of those which pre-existed on the earth; some species having endured for a longer, others for a shorter, time; while none have ever re-appeared after once dying out» (Lyell, 1865, p. 94-95)].

<sup>141</sup> Обращаясь к мнению Ч. Дарвина (Darwin, 1859, p. 56), Ч. Лайель, в частности, пишет в «Геологических доказательствах»: «...Существование обширных родов заставляет нас предполагать, что в период, непосредственно предшествовавший нашему, производство видов шло весьма деятельно, причем мы должны еще заставить эти силы в полном действии, тем более, что имеем полное основание полагать, что процесс, [с] помощью которого образуются новые виды, весьма медленен» (Ляйэлль, 1864, с. 400-401) [«...The existence of the larger genera implies, in the period immediately preceding our own, that the manufacturing of species have been active, in which case we ought generally to find the same forces still in full activity, more especially as we have every reason to believe the process by which new species are produced is a slow one» (Lyell, 1863a, p. 416)].

В дарвино-уоллесовой биогеографической традиции одно из центральных мест отводится концепции «центров происхождения» (у Ч. Дарвина — «single centre of creation»<sup>142</sup>). В отличие от креационистских представлений о едином центре творения всех живых существ (например: Linnaeus, 1743; цит. по: 1791)<sup>143</sup>, в трудах естествоиспытателей конца XVIII — первой половины XIX в., начиная, пожалуй, с Ж. Бюффона (Buffon, 1776), К. Вильденова (Willdenow, 1792, цит. по: 1798) и Й. Скоу (Schouw, 1816), высказываются взгляды о множественности центров происхождения, согласно которым виды и отдельные группы органического мира возникают на ограниченных участках земной поверхности, из которых далее расселяются в другие местности с благоприятными условиями.

Уже в «Принципах геологии» Ч. Лайеля (Lyell, 1830-1833) концепция «центров происхождения» получает вполне законченные очертания, предвзято принцип последовательной монофилии у Ч. Дарвина<sup>144</sup>. Здесь же, в главах XXXVIII-XL, подробно рассматриваются способы расселения у растений и разных групп животных, включая происходящие под влиянием человека. В «Геологических доказательствах древности человека» Ч. Лайель, ссылаясь на Дж. Гукера<sup>145</sup>, пишет: «Общее ограничение вида известной поверхностью наводит нас на мысль, что каждый из них, со всеми своими разновидностями, произошли от одного общего родителя и распространились по различным направлениям от одного общего центра. Также часто встречающаяся группировка родов в известных географических пределах, по-видимому, говорит в пользу этого закона, хотя переселение видов и производит иногда кажущиеся исключения из этого правила, представляя нам те же типы появившимися как будто независимо в различных местах» (Ляйэлль, 1864, с. 403-404). [«The general limitation of species to certain areas, suggests the idea that each of them, with all their varieties, have sprung from a common parent, and have spread in various directions from a common centre. The frequency also of the grouping of genera within certain geographical limits, is in favour of the same law, although the migration of species may sometimes cause apparent exceptions to the rule, and make the same types appear to have originated independently at different spots» (Lyell, 1863a, p. 419)].

Весьма важно при этом заключение Ч. Лайеля о том, что увеличивающееся распространение одного вида изменяет состояние других, модифицируя композицию биот: «...Каждое заметное изменение климата и физической географии страны непосредственно сопровождается размножением одних видов и ограничением других, и такое изменение редко, или даже никогда не ограничивается небольшим пространством, например, одной географической областью животных и растений, но поражает вместе с тем и много других окрестных областей. В то же время в каждой из этих последних совершаются аналогичные перемены в местообитании видов, реагирующие на первую область вышеизложенным образом. Оттого, прежде чем география какой-либо отдельной местности успеет существенно измениться, флора и фауна всего земного шара значительно видоизменяются под бесчисленными, взаимными влияниями организмов» (Ляйэлль, 1866, с. 246). [«...Each local change in climate and physical geography is attended with the immediate increase of certain species, and the limitation of the range of others. A revolution thus effected, is rarely, if ever, confined to a limited space, or to one geographical province of animals or plants, but affects several other surrounding and contiguous provinces. In each of these, moreover, analogous alterations of the stations and habitations of species are simultaneously in progress, reacting in the manner already alluded to on the first province. Hence, long before the geography of any particular district can be essentially altered, the flora and fauna throughout the world will have been materially modified by countless disturbances in the mutual relation of the various members of the organic creation to each other» (Lyell, 1865, p. 185)]. Современные и древние биоты таким образом гетеротопны — составлены элементами, имеющими разное географическое происхождение.

Концепция «центров происхождения» Ч. Лайеля практически без изменений была принята Ч. Дарвином и успешно разрабатывалась впоследствии классиками биогеографии (Forbes, 1859; Wallace, 1876; Heilprin, 1887; Trouessart, 1890; Adams, 1902; Matthew, 1915, 1918; Ekman,

<sup>142</sup> В современной англоязычной литературе также — «centre of origin», «centre of dispersal», «evolutionary centre», «centre of evolutionary radiation». Г. Нелсон (Nelson, 1978), ссылаясь на диссертацию М.Р. Кинч (см. сноски<sup>133</sup>), считает, что «creation» у Ч. Лайеля означает создание согласно природным законам.

<sup>143</sup> Впрочем, Ж. Агассис (Agassiz, 1850) полагал, что разнообразие биот можно объяснить только последовательными Творениями в разных местах и в разное время. Ч. Лайель, критически разбирает представления К. Линнея в главе XL 9-го лондонского издания «Принципов геологии».

<sup>144</sup> «...Систематическое сродство оказывается связанным с наличием географических условий, допускающих возможность действительного родства организмов» (Тимирязев, 1892-1895; цит. по: 1937, с. 138)

<sup>145</sup> Hooker J.D. Introductory essay. Flora of Australia. London: L. Reeve, 1859, p. 13.



1935, 1953; Cain, 1944; Simpson, 1953a; Darlington, 1957, рус.: Дарлингтон, 1966; Darlington, 1965; Udvardy, 1969; Briggs, 1984, 1995; и мн. др.).

А. Болл (Ball, 1975) различает три основных метода в исторической биогеографии: эмпирическо-описательный, «повествовательный» [the narrative] и аналитический. Концепция «центров происхождения», именуемая в современной биогеографии общим понятием «дисперсионизм», согласно этой классификации, относится к первым двум и, по А. Боллу, характеризуется неспособностью предсказывать биогеографические события и обосновывать выбор между двумя конкурирующими гипотезами, «нефальсифицируемостью» в гипотетико-дедуктивном методе К. Поппера (Popper, 1935). Считается (Ball, 1975; Smith, 1989), что аналитический, унифицированный подход к биогеографическому исследованию возможен только при отказе от чисто пространственных представлений, всегда в той или иной мере связанных с идеей «абсолютного пространства», в пользу структуралистских моделей, опирающихся на филогенетическую трактовку детерминизма и именуемых ныне «викарионизмом» (обзоры см.: Stoddart, 1978, 1981, 1983; Еськов, 1984; Briggs, 1984, 1995; Seberg, 1986; Page, 1987; Grehan, 1988a, 1991, 2001; Gray, 1989; Humphries, Parenti, 1999; Llorente et al., 2000; и др.).

Викарионистская парадигма вызвала серьезные изменения в основных понятиях, принципах и методах исторической биогеографии (Crisci, 2001; здесь же — краткая характеристика основных направлений современной исторической биогеографии). Основоположителем викарионизма можно вполне считать А. Уоллеса (Wallace, 1855), указавшем на параллелизм в географической и хронологической дифференциации биот. Основанный на принципах «филогенетической систематики» В. Хеннига (Hennig, 1950, 1966a), метод кладистики территорий возник в полной аналогии с филогенетической кладистикой (Gittenberger, 1990). В. Хенниг (Hennig, 1960, нем. изд., цит. по: Hennig, 1966b) сам использовал его при анализе взаимоотношения фаун двукрылых насекомых Новой Зеландии, Австралии и Южной Америки (о методологии кладистики см.: Песенко, 1989, 1991б; Павлинов, 1990; в этих же работах — обширная библиография). Викариантное (кладистское) направление в биогеографии основано на синтезе идей филогенетической систематики В. Хеннига с современными представлениями о континентальном дрейфе (Renous, 1981), на представлениях о преимущественно аллопатрическом характере видообразования (Mayr, 1963; рус.: Майр, 1968) и широком распространении компьютерных методов биогеографических исследований (например: Page, 1987; Craw, 1989; и мн. др.). Викариантная биогеография базируется на двух следующих допущениях: 1) постепенное подразделение предкового вида (или надвидового таксона) посредством появления каких-то барьеров изоляции внутри вида (надвидового таксона); для биоты это означает иммобилизацию в пространстве<sup>146</sup>; 2) постепенное распространение в пространстве производных от исходной формы посредством преодоления (или исчезновения) географических барьеров; для биоты это означает движение в пространстве (Brundin, 1966, 1980). Таким образом, согласно викарионистской модели, основным механизмом видообразования является формирование барьеров внутри прежде единого ареала и обособление разделенных популяций.

В наиболее полной форме идеи «викарионизма», опирающиеся на современные мобилистские реконструкции, выражены в «панбиогеографии» итало-латиноамериканского ботаника Л. Круаза (Croizat, 1952, 1958a, 1962, 1973, 1981) и его многочисленных последователей<sup>147</sup>. При этом концепция «центров происхождения» категорически опровергается (Croizat et al., 1974, p. 265; Nelson, 1983, рус.: Нельсон, 1988): «Мы отклоняем дарвинову концепцию центров происхождения и ее следствие, распространение видов, как концептуальную модель общей применимости в исторической биогеографии» [«We reject the Darwinian concept of center of origin and its corollary, dispersal of species, as a conceptual model of general applicability in historical biogeography»]. Не удивителен поэтому крайний антидарвинизм Л. Круаза (Croizat, 1958b)<sup>148</sup>, исповедующего автогенетические и финалистско-ортогенетические идеи уиллисо-

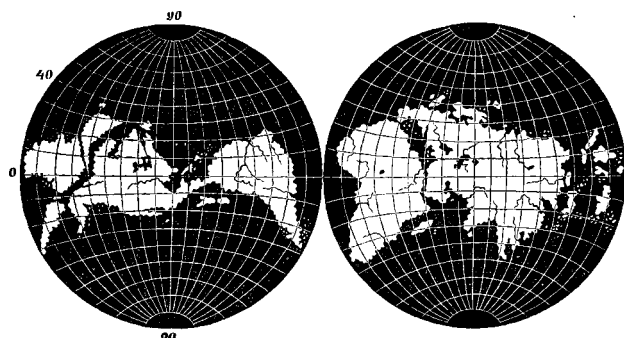
<sup>146</sup> Разумеется, появление пространственных барьеров объясняется не только глобальной тектоникой континентальных плит. В региональном масштабе хороший пример викарианса дает распад в плиоцен-плейстоцене единой в прошлом гидрографической сети с последующей изоляцией и дифференциацией таксонов рыб в условиях географической изоляции (Линдберг, 1955, 1972; Черешнев, 1998)

<sup>147</sup> Различия между «викарионистской биогеографией» и «панбиогеографией» (Craw, 1983; Croizat-Chaley, 1982; Craw et al., 1999) обнаруживаются скорее в методических приемах, нежели в методологических предпосылках. Важное место в «панбиогеографии» придается, в частности, картографическому анализу «траекторий» [track], отражающих кладистику биохор.

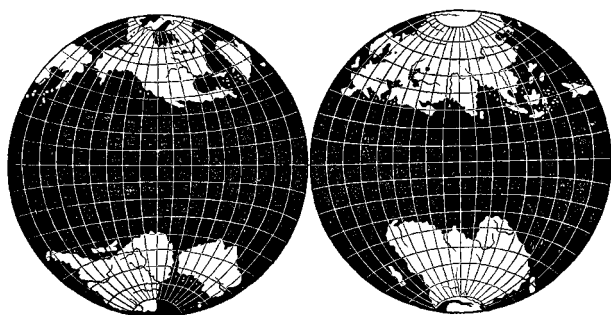
<sup>148</sup> «Или дарвинисты похоронят меня, или я их» [«Either the Darwinians bury me, or I them»] (Croizat, 1981, p. 517)].

ва (Willis, 1922) толка или идеи «гологенеза» Д.Роза (Rosa, 1918, итал. изд., цит. по: Rosa, 1931).

Между тем концепция «центров происхождения» отнюдь не противоречит современным мобилистским представлениям<sup>149</sup>, поскольку ad hoc до того как таксоны и биоты смогли расселиться или разделиться посредством континентального дрейфа, эти таксоны и биоты должны были первоначально сформироваться в каком-либо определенном месте<sup>150</sup>. Более того, вопреки распространенному мнению, и Ч. Лайель, и Ч. Дарвин вовсе не абсолютизировали представления Дж. Дана (Dana, 1847, 1863) о постоянстве материков и океанов.



### Наибольший жар



### Наибольший холод

Рис. 30. «Карта, показывающая положение земли и моря, могущее произвести наибольший жар и холод в климатах земного шара» (из: Ляйэлль, 1866а, Т. 1, с. 125, рис. 4, 5). «Цель этих карт в том, чтобы показать, что континенты и острова, имея одинаковые формы и относительные размеры с ныне существующими, могли бы разместиться таким образом, что заняли бы или экваториальные, или полярные страны».

1950, с. 73). На противоречивость подобных замечаний Ч. Дарвина указывают, в частности, Л.Круаза и др. (Croizat et al., 1974). В то же время Р.Кро (Craw, 1984) полагает, что методология и синтез «панбиогеографии» Л. Круаза является возвращением к положению

Ч. Лайель, хорошо знавший о медленных вертикальных движениях земной коры, вынужден был допускать возможность и медленных горизонтальных движений<sup>151</sup>. В главе VIII 9-го лондонского издания «Принципов геологии» он говорит о том, что «...перемены климата совпадают с замечательными переворотами в первобытном положении моря и суши», «о ...необходимости изучения следствий изменяющегося положения материков, передвинувшихся, как нам известно, в течение следовавших одна за другою эпох, из одной части земного шара в другую» (Ляйэлль, 1866а, Т. 1, с. 141, 144), а в предыдущей главе приводит «карту, показывающую положение земли и моря, могущее произвести наибольший жар и холод в климатах земного шара» (рис. 30).

Ч. Дарвин в своей первой записной книжке о трансмутации (постепенном превращении) видов, 1837-1838 гг. (Darwin in: De Beer, 1960), допускал существование «Пацифиды» [«continent of Pacific»] – гигантского суперконтинента, объединявшего все современные материки и располагавшегося в экваториальной части Тихого океана (рис. 31), что в какой-то мере предвосхитило мобилистские построения А. Вегенера (Wegener, 1924; Köppen, Wegener, 1924). В «Происхождении видов», правда, Ч. Дарвин последовательно отстаивает представления о перманентности материков и океанов, замечая в письме Дж. Гукеру от 5 августа 1856 г., что «...Если теория единых центров будет отвергнута, то всякий, кто верит в нее, должен будет допустить расширение материков» (цит. по: Дарвин,

<sup>149</sup> О. Себерг (Seberg, 1986) заключает, что Л. Круаза отвергает многие положения мобилизма, допуская, что основное ядро каждого континента оставалось стабильным в течение всей геологической истории, но окраинные зоны представляли собой мобильные геосинклинали. Впрочем, «панбиогеография – наука со своими собственными правилами» [«Panbiogeography is a science in its own right»] (Croizat, 1962, p. 708) и в то же время «панбиогеография – это метод, но не теория» [«Panbiogeography is a method and not a theory»] (Croizat, 1962, p. 707).

<sup>150</sup> «Из ничего не выйдет ничего» (Шекспир, «Король Лир», пер. Б. Пастернака), как резонно заметил король Лир своей дочери Корделии. Впрочем, Л. Круаза (Croizat, 1964) вполне сочувственно относится к полностью дискредитировавшей себя автогенетической теории «гологенеза» Д. Роза (Rosa, 1918, итал. изд., цит. по: Rosa, 1931; см. также Rosa, 1923), предполагающей исходно космополитное распространение предковых видов, впоследствии «дихотомирующих». А. Торнтон (Thornton, 1983) прямо указывает, что викариантная модель Г. Нелсона и Н. Платника (Nelson, Platnik, 1980) целиком базируется на подобном допущении первичного космополитизма видов.

<sup>151</sup> В.Е. Хаин (1977), разбирая взаимоотношение актуализма и концепции глобальной тектоники плит, заключает, что по сравнению с достоинствами метода актуализма его ограничения, определяемые необратимым поступательным развитием Земли и ее оболочек, представляются малозначительными.

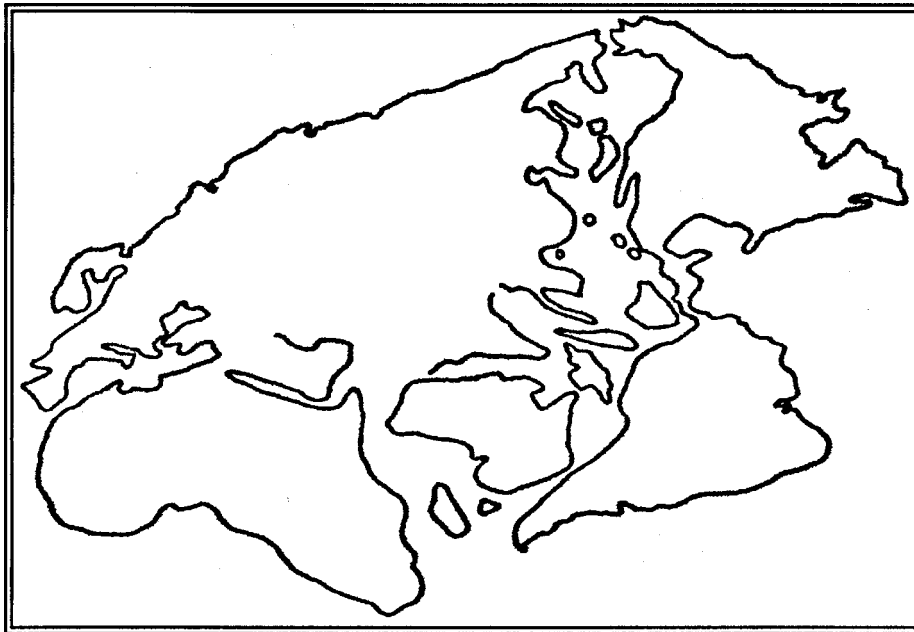


Рис. 31. Реконструкция дарвиновой «Пацифиды» [«continent of Pacific»]  
(из: *Craw, 1984, fig. 1, no De Beer, 1960*).

раннего Ч. Дарвина об установке геологических гипотез на основе биогеографического анализа.

Так или иначе, но концепция «центров происхождения» Ч. Лайеля-Ч. Дарвина вполне совместима с представлениями викарионистов, и первоначальные ожесточенные столкновения между сторонниками двух разных историко-биогеографических школ постепенно замещаются ныне представлениями о необходимости синтеза дисперсионистских и викарионистских взглядов (Stoddart, 1978, 1981, 1983; Simpson, 1980a, b, рус.: Симпсон, 1983; Carlquist, 1981; Janvier, 1982; Patterson, 1983, рус.: Паттерсон, 1988; Briggs, 1984, 1995; Bănărescu, 1985, 1988; Seberg, 1986; Craw, 1987; Gray, 1989; Smith, 1989; Grehan, 1988a, b, 1991, 2001). О том, что дисперсионизм и викарионизм нельзя считать полностью взаимоисключающими концепциями, говорят, впрочем и Л. Круаза с соавторами (Croizat et al., 1974), отмечая, что континентальный дрейф был изначально предсказан биогеографами, придерживающимися классических представлений о «центрах происхождения».

#### 6.4. Дискретность глобальной биоты. Закон Бюффона

В начале XIX в. в общих чертах уже оформилось региональное направление в биогеографии, согласно которому поверхность Земли разделена на несколько самостоятельных царств [kingdoms и realms, соответственно у фито- и зоогеографов], населенных различающейся биотой (Zimmermann, 1777, 1778-1783, 1783; Illiger, 1811; Schouw, 1816, 1822, цит. по: 1823a; Schouw, 1823b) (см. Hofsten, 1916)<sup>152</sup>. К этому времени была уже известна тесная зависимость распространения растений и животных от экологических факторов, однако оставался открытым вопрос о причинах этих различий.

«Возможность того, чтобы в южном климате двух континентов находилось несколько животных того же самого вида не только абсолютно выразительна, но и философски обоснована; мы уже говорили в другом месте и повторяем, что одинаковая температура должна в различных областях нашей планеты оказывать одинаковое влияние на организованную природу и, следовательно, создавать одинаковые существа, либо животных, либо растений, если температура и все другие условия будут одинаковыми во всех отношениях; но здесь не идет речь о философской возможности, которую можно рассматривать как более или менее вероятную; здесь речь идет о весьма общем факте, для которого мы осмелились представить

<sup>152</sup> К сожалению, для меня остается пока недоступной шеститомная «Биология» Г. Тревирануса (Treviranus G. R. *Biologie, oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte*. Göttingen, 1802-1822. 6 Bd.), где приведено первое флористическое районирование Земли, для каждого рода растений выделен географический центр, в котором сосредоточено большинство видов рода, и приведен ряд других важных ботанико-географических идей (см. Лебедев, 1981).

многочисленные и очень многочисленные примеры. Конечно, во времена открытия Америки в Новом Свете не существовало ни одного из животных, которых я собираюсь назвать» [«Ce n'est pas qu'absolument parlant, et même raisonnant philosophiquement, il ne fût possible qu'il se trouvât dans les climats méridionaux des deux continents, quelques animaux qui seroient précisément de la même espèce; nous avons dit ailleurs, et nous le répétons ici, qui la même température doit faire dans les différentes contrées du globe les mêmes effets sur la Nature organisée, et par conséquent produire les mêmes êtres, soit animaux, soit végétaux, si toutes les autres circonstances étoient comme la température, les mêmes à tous égards; mais il ne s'agit pas ici d'une possibilité philosophique, qu'on peut regarder comme plus ou moins probable; il s'agit d'un fait très-général, don't il est aisé de présenter les nombreux et très-nombreux exemples. Il est certain qu'au temps de la découverte de l'Amérique, il n'existoit dans ce nouveau monde aucun des animaux que je vais nommer» (Buffon, 1776, p. 270)]. Нужно, следовательно, было признать, что на распространение животных и растений влияют не только экологические причины. «Аналогия климата не сопровождается тождеством видов» (Ляйэлль, 1866а, т. 2, с. 314).

Этот вопрос подробно обсуждает Декандоль-отец (рис. 32): «Возможно, будет не трудно найти два пункта в Соединенных Штатах и Европе, или в равноденственных [экваториальных, équinoxiale] Америке и Африке, в которых представлены те же самые условия, а именно,



Рис. 32. Огюст Пирам Декандоль (1778-1841), отец Альфонса Декандоля.

но, одинаковая температура, высота [над уровнем моря], почва, увлажненность, однако, почти все, может быть даже все растения будут разными в этих двух подобных населенных пунктах; конечно, можно было бы найти несомненную аналогию в облике и даже структуре между растениями этих двух предполагаемых населенных пунктов; но в целом это будут разные виды. Кажется, таким образом, что другие обстоятельства, отличающиеся от тех, которые определяют сегодня станции, повлияли на местообитания» [«Il ne seroit peut-être pas difficile de trouver deux points dans les etats-Unis et l'Europe, ou dans l'Amérique et l'Afrique équinoxiale, qui présentent toutes les mêmes circonstances, savoir, une même temperature, une même hauteur, un même sol, une dose égale d'humidité; cependant, presque tous, peut-être tous les végétaux seroient différens dans ces deux localités semblables; on pourrait bien trouver une certaine analogie d'aspect et même de structure entre les plantes de ces deux localités supposes; mais ce seroient en general des espèces différentes. Il semble donc que d'autres circonstances que celles qui determinant aujourd'hui les stations, ont influé sur les habitations» (Candolle, 1820, p. 402)]<sup>53</sup>.

Весьма важно, что О.П. Декандоль (Candolle, 1820, рус.: Декандоль, 1828), обосновавший учение о ботанических регионах, весьма четко дифференцирует понятия «станция» [station] и «местонахождение» [habitation]: станцией *Salicornia* являются соленые марши, станцией *Ranunculus* — стоячие пресные воды; местонахождением обоих видов является Европа, тогда как, например, местонахождением тюльпанного дерева (*Liriodendron tulipifera*) — Северная Аме-

<sup>53</sup> Эту цитату практически дословно воспроизводит Ч. Лайель уже в первом издании «Принципов геологии» (Lyell, 1832, p. 68): «Блестящий очерк «Ботанической географии» Декандоля знакомит нас с плодами его собственных исследований и таковых Гумбольдта, Брауна и других выдающихся ботаников, показывающих основные явления распределения растений в связи с причинами, которым оно в основном обуславливается. «Возможно, не трудно», замечает этот автор [Декандоль], «найти два пункта в Соединенных Штатах и в Европе, или в равноденственных [экваториальных, equinoctial] Америке и Африке, которые имеют одинаковые условия обитания, например, ту же самую температуру, ту же самую высоту над уровнем моря, сходную почву, равную степень увлажненности, однако почти все, возможно даже все, виды растений в этих двух подобных местностях будут отличными. Некоторая степень аналогии во внешнем виде или даже в структуре растений возможна, однако виды этих двух местностей в целом будут различны. Поэтому условия, которые теперь определяют станции растений, отличны от влияния, оказываемого местонахождением» [«The luminous essay of Decandolle on «Botanical geography» presents us with the fruits of his own researches and those of Humboldt, Brown, and other eminent botanists, so arranged, that the principal phenomena of the distribution of plants are exhibited in connection with the causes to which they are chiefly referrible. «It might not, perhaps, be difficult» observes this writer, «to find two points, in the United States and in Europe, or in equinoctial America and Africa, which present all the same circumstances: as for example, the same temperature, the same height above the sea, a similar soil, an equal dose of himidity, yet nearly all, perhaps all, the plants in these two similar localities shall be distinct. A certain degree of analogy, indeed, of aspect, and even of structure, might very possibly be discoverable between the plants of the two localities in question, but the species would in general be different. Circumstances, therefore, different from those which now determine the stations, have had an influence of the habitations of plants»]. О влиянии Декандоля-отца на формирование взглядов Ч. Лайеля см. Wilson, 1972.

рика; изучение стаций можно назвать ботанической топографией<sup>154</sup>, изучение местонахождений — ботанической географией. «Линней был первым, кто указал на местонахождения [habitations] в общих трудах; он первый, кто дал и правила, и модель составления Флоры; он первый, кто главным образом различал *местонахождения* [habitations], то есть страны, в которых растут растения, и *станции* [станции, stations], то есть особенную природу населенных пунктов, в которых они имеют обыкновение развиваться. Таким образом, именно Линней действительно высказал первые идеи ботанической географии» [«Linnaeus est le premier qui ait pensé à les [habitations] indiquer dans les ouvrages généraux; il est le premier qui ait donné et le précepte et le modèle de la manière de rédiger les Flores; il est le premier surtout qui ait distingué avec soin les *habitations*, c'est-à-dire les pays dans lesquels les plantes croissent, et les *stations*, c'est-à-dire la nature particulière des localités dans lesquelles elles ont coutume de se développer. C'est donc de Linnaeus que sont réellement sorties les premières idées de géographie botanique» (Candolle, 1820, p. 359)]. Указывая на К. Линнея, О.П. Декандоль явно имеет в виду его «Философию ботаники» (Linnaeus, 1751, цит. по: Линней, 1989), где четко различаются «место произрастания» [Locus natalis] — Япония, мыс Доброй Надежды, Перу, и «среда обитания» [Solum] — лесной, болотный, полевой, горный. В подобной же трактовке ясно различает «станции» и «местонахождения» П.С. Паллас (Pallas, 1811-1814). Таким образом станции соответствуют вековой ступени пространственно-временной шкалы М. Удварди (Udvardy, 1981), а местонахождения — филогенетической ступени (см. **раздел 6.2**). Историю понятий «местонахождение» и «станция» в экологии и биогеографии рассматривает Ф. Эджертон (Egerton, 1968).

Для Декандоля-отца совершенно очевидно, что ботанические регионы являются продуктом не только экологии, но и, наверное, в большей степени, истории. «По этой идее, первоначальные части планеты должны были быть центрами регионов; но не только сложно обнаружить следы этого распространения, но также вызывает большие сомнения, что растения, которые растут сегодня, те же, что и те, которые должны были существовать до вторичного образования местности, следы и останки которых мы находим в этих местностях. Это любопытное исследование, начатое недавно господином Штернбергом и которое господин Броньяр, такой молодой, должен усовершенствовать, кажется, показывает, что наши растительные виды отличаются от исходных [допотопных] видов, и что, следовательно, после вторичного образования местности произошло развитие новой растительности» [«Dans cette idée, les parties primitives du globe devoient être les centres des régions; mais, outre qu'il est difficile de reconnoître des traces de cette dispersion, il est très-douteux que les espèces de plantes qui végètent aujourd'hui soient les mêmes que celles qui ont dû exister avant les terrains secondaires, et don't nous trouvons des empreintes ou des debris dans ces terrains. Cette étude curieuse, commence il y a peu de temps, au moins avec quelque exactitude, par M. de Sternberg, et que M. Adolphe Brongniart, tout jeune qu'il est, paroît déjà destiné à perfectionner; cette étude, dis-je, semble indiquer que nos espèces végétales sont différentes des espèces antédiluviennes, et que par conséquent il y a eu développement d'une nouvelle végétation depuis la formation des terrains secondaires» (Candolle, 1820, p. 416)]. Эти представления в последующем развивает А. Декандоль в небольшой, анонимно изданной работе (Candolle, 1875, рус.: Декандоль, 1876).

Выводы, совершенно аналогичные выводам Декандоля-отца, сформулировавшего учение о ботанических регионах, за сорок лет до последнего обосновал Ж. Бюффон (Buffon, 1776) (рис. 33) в отношении областей зоологических. Ч. Лайель (Lyell, 1832, p. 87) пишет по этому поводу: «Хотя Бюффон, опираясь на «философские возможности», допускает, что следовало бы ожидать, что равная температура и другие одинаковые условия существования должны были производить одинаковые существа в разных частях земного шара, все же остается бесспорным фактом, что, когда Америка была открыта, ее местные млекопитающие [четвероногие] животные оказались весьма отличными от тех, которые были известны в Старом Свете... Такие явления, хотя и немногочисленные относительно общего органического мира, были настолько поразительны и настолько устойчивы в своей природе, что французский натуралист [Бюффон] не замедлил тотчас же вывести *общий закон* в географическом распределении органических существ, *а именно, ограничение групп видов отдельными регионами*

<sup>154</sup> То, что мы назвали бы сейчас собственно геоботаникой, или фитоценологией. Четко различает понятия «станция» и «местонахождение» и Ч. Лайель Так, станции, по Ч. Лайелю (Ляйэлль, 1866а, т. 2, с. 385) «заклучают в себя все те условия как в органическом, так и в неограниченном мире, которые определяют, может ли данное растение или животное существовать в данном месте...».



Рис. 33. Жорж Луи Леклер де Бюффон (1707-1788).

[областями], отделенными от остальной части земного шара некоторыми естественными барьерами» (см.: Ляйэлль, 1866а, т. 2, с. 335) [«Although in speculating on «philosophical possibilities», said Buffon, the same temperature might have been expected, all other circumstances being equal, to produce the same beings in different parts of the globe, both in the animal and vegetable kingdoms, yet it is an undoubted fact, that when America was discovered, its indigenous quadrupeds were all dissimilar from those previously known in the old world... These phenomena, although few in number relatively to the whole animate creation, were so striking and so positive in their nature, that the French naturalist caught sight at once of a general law in the geographical distribution of organic beings, namely, the limitation of groups of distinct species to regions separated from the rest of the globe by certain natural barriers»].

Барьеры, разделяющие биогеографические регионы, могут быть в разной степени выражены: «Некоторые комбинации географических условий могут произвести, что области различных животных и растений отделяются друг от друга весьма узкими промежутками... В некоторых частях земного шара границы областей различных животных и растений современного периода весьма не ясны, особенно, где изменения определяются температурой, как например в морях, простирающихся от умеренного пояса к тропическому, или от умеренного к холодному. Здесь наблюдается постепенный переход от одной группы видов к другой» (Ляйэлль, 1866б, с. 130-131) [«There are... certain combinations of geographical circumstances which cause distinct provinces of animals and plants to be separated from each other by very narrow limits... In some parts of the globe, at the present period, the line of demarcation between distinct provinces of animals and plants is not very strongly marked, especially where the change is determined by temperature, as it is in seas extending from the temperate to the tropical zone, or from the temperate to the arctic regions. Here a gradual passage takes place from one set of species to another» (Lyell, 1865, p. 96-97)].

В то же время «...вся обитаемая поверхность моря и суши может быть разделена на значительное число различных областей, населенных своеобразными фауной и флорой. В «Основных началах геологии» я старался определить размеры и вероятное происхождение этих областей, причем я указал, что климат есть только одна из многих причин, от которых они зависят, и что различие *долготы и широты* обыкновенно сопровождается несходством видов» (Ляйэлль, 1866б, с. 128) [«...The habitable surface of the sea and land may be divided into a considerable number of distinct provinces, each peopled by a peculiar assemblage of animals and plants. In the «Principles of geology», I have endeavoured to point out the extent and probable origin of these separate divisions; and it was shown that climate is only one of many causes on which they depend, and that difference of longitude as well as latitude is generally accompanied by a dissimilarity of indigenous species» (Lyell, 1865, p. 95)]. Иными словами, Ч. Лайель, наряду с явлениями широтной зональности рассматривает здесь и явления меридиональной провинциальности.

В XXXVIII главе 9-го лондонского издания «Принципов геологии» Ч. Лайель дает достаточно подробное описание «зоологических областей», установленных Дж. Уотерхоузом (Waterhouse, 1846-1848) на основании распространения млекопитающих<sup>155</sup>. Сравнивая в 10-м лондонском издании «Принципов геологии» географическое распространение пресмыкающихся с маммологическими областями Дж. Уотерхоуза (l.c.) и орнитологическими областями Ф. Склейтера (Sclater, 1858), Ч. Лайель (Ляйэлль, 1866а, т. 2, с. 354) заключает, что «...план природы относительно их [пресмыкающихся] размещения на земном шаре совершенно согласуется с планом, уже объясненным примерами из других частей органического мира...». Более того, рассматривая закономерности географического распространения насекомых (Latreille, 1819) он полагает, что «Так как существование большей части этих мелких тварей [насекомых] главным образом зависит от известных видов растений, то энтомологические области должны в значительной степени совпадать с ботаническими» (Ляйэлль, 1866а, т. 2, с. 367).

<sup>155</sup> Дж. Уотерхоуз известен, в частности, обработкой маммологических сборов Ч. Дарвина на «Бигле» (Waterhouse, 1839).

Развивая представления Ж. Бюффона, Ч. Лайель признает существование крупных биогеографических регионов и в отдаленные от нас геологические времена: «...Земная фауна и флора в периоды, постепенно следовавшие друг за другом, от древнейших силурийских до новейших третичных, были так же разнообразны, как и теперь. Раковины, кораллы и другие классы органических остатков доказывают, что Земля тогда делилась на различные зоологические области точно так, как это замечается в географическом распределении ныне живущих видов» (Ляйэлль, 1866а, т. 1, с. 183).

Таким образом, Ч. Лайель не только обосновал закон Бюффона как общую биогеографическую закономерность, но и распространил ее на все группы органического мира, показав, что закономерности глобальной дифференциации биоты имеют сходные черты для разных крупных таксонов как животных, так и растений. Г. Нелсон (Nelson, 1987) полагает, что собственно биогеография начинается с закона Бюффона (закона аллопатрического видообразования: разные регионы имеют разные виды), а история биогеографии является историей закона Бюффона. «Для Дарвина было очевидно, что фауны не могли образовываться *in situ*, но должны были быть продуктом истории» [«It became evident to Darwin that faunas could not have been created *in situ* but must be a product of history»] (Mayr, 1965, p. 473)<sup>156</sup>.

### 6.5. Длительность существования видов. Закономерности фонового вымирания

Рядом с мыслью о сравнении организмов в пространстве возникает мысль о сравнении их во времени. Длительность процессов расселения видов и формирования биогеографических регионов прямо наталкивалась на вопрос о геологической длительности существования видов. Хотя временное существование видов не оспаривалось с библейских времен<sup>157</sup> и уже Ж.-Б. Ламарк «...предложил в определение вида ввести еще элемент времени...» (Ляйэлль, 1864, с. 374) [«He (Lamarck) therefore proposed that the element of time should enter into the definition of a species...» (Lyell, 1863, p. 390)], вопрос о геологической длительности существования видов в научном плане был впервые решен Ч. Лайелем<sup>158</sup>.

Ч. Лайель, строго придерживаясь своего актуалистического принципа, основной закономерностью распределения ископаемых останков в геологических отложениях считал закономерное увеличение вверх по разрезу доли видов, доживших до настоящего времени, и на этой основе предпринял расчленение «третичных» отложений Ж. Кювье и А. Броньяра (Cuvier, Brongniart, 1808) на ряд последовательных отделов, положив начало международной стратиграфической шкале кайнозоя (см.: Леонов, 1973, с. 389). Вот что сам Ч. Лайель пишет по этому поводу.

«В 1828 г., занимаясь моим сочинением «Основные начала геологии», я предположил разделить всю систему третичных слоев на четыре группы и старался найти для каждой из них отличительный характер, который, вместе с тем, определял степень ее сродства с современной фауной. С этой целью я пользовался сообщениями многих итальянских натуралистов — профессоров Бонелли, Педотти, Коста и др. — о видовом сходстве многих третичных и современных раковин. Познакомившись, в 1829 г., с г. Дэгэ из Парижа, конхиологические работы которого тогда уже пользовались известностью, я узнал, что, изучая богатые коллекции ископаемых и современных раковин, он тоже самостоятельно пришел к совершенно подобному взгляду на классификацию третичных формаций. По моей просьбе он составил список всех известных ему раковин, встречающихся в третичных формациях и в современ-

<sup>156</sup> Справедливость, однако, требует заметить, что биогеографические представления Ч. Дарвина во многом, если не во всем, повторяют воззрения Ч. Лайеля. Г. Нелсон (Nelson, 1978, p. 287), кроме того, замечает, что в биогеографическом плане имеются малые различия между креационизмом [раннего — А.К.] Ч. Лайеля и эволюцией, как мы понимаем ее сегодня [«...From the standpoint of biogeography, there is little difference between Lyell's creationism and evolution as we understand it today»].

<sup>157</sup> Папа Пий XII заявил в 1948 г. ex cathedra, что первую главу книги «Бытия» следует понимать в аллегорическом смысле (Бернал, 1956, с. 371).

<sup>158</sup> Для катастрофистов, например, А. д'Орбиньи (Orbigny, 1849-1850), этот вопрос вообще не стоял: 27 раз отдельные акты Творения последовательно заселяли всю землю все новыми и новыми существами, длительность существования которых определялась временем, отделявшим последовательные катастрофы. И.И. Канаев (1970б) полагает, что обсуждая вопрос о длительности образования осадочных пород, Ж. Бюффон (цит. по: Buffon in Piveteau., 1954) впервые поставил вопрос о геологическом времени, которое он исчислял десятками тысяч лет (от 50 до 500 тыс.). И. Кант в своей «Космогонии» (Кант, 1763; цит. по: 1914) увеличил возможный геологический возраст Земли до нескольких миллионов лет. Впрочем, представления о длительности геологического времени вполне последовательно проводит и М.В. Ломоносов в работе «О слоях земных», опубликованной в виде приложения к «Первым основаниям металлургии, или рудных дел» (1763, цит. по: 1949, §§ 165-167, 183).

ной фауне, — чтобы можно было вывести процентное число ископаемых видов, тождественных с ныне живущими, для каждой последовательной группы; этот список, задуманный нами вместе, я напечатал в 1833 г.<sup>159</sup> В коллекции, которой пользовался Ж.Дэгэ, было около 3000 ископаемых раковин и около 5000 ныне живущих. В результате оказалось, что нижняя третичная группа, а именно Лондонская и Парижская формации, содержат до 3,5% видов, тождественных с современными; средняя третичная, по Луаре и Жиронде, — до 17%; верхняя третичная, или Подапеннинская формация — от 35 [в русском переводе ошибочно указано — «25»] до 50%. В более новых образованиях, некоторые отделы которых я преимущественно изучал в Сицилии, где они достигают значительной мощности и лежат высоко над уровнем моря, число видов, тождественных с ныне живущими, простирается от 90 до 95%. Для ясности и удобства я предложил особенные краткие термины для этих четырех третичных групп, или тех периодов, к которым они принадлежат по времени образования. Первую, или древнейшую из них я назвал Эоценовой, вторую — Миоценовой, третью — Древней Плиоценовой и четвертую или последнюю — Новой Плиоценовой...

Относительно этой номенклатуры не раз возражали, что некоторые виды инфузорий, встречающиеся в мелу, живут до настоящего времени, а с другой стороны, в Миоценовых и Древне-Плиоценовых отложениях часто находят остатки млекопитающих, пресмыкающихся и рыб, которые принадлежат исключительно вымершим видам. Но читатель не должен забывать, что названия — «Эоценовая», «Миоценовая» и «Плиоценовая» были введены для классификации на чисто конхологических основаниях и в этом смысле употреблял я их до сих пор; в этом же смысле употребляю и теперь» (Ляйэлль, 1866б, с. 248-249). [«When engaged in 1828 in preparing my work on the Principles of Geology, I conceived the idea of classing the whole series of tertiary strata in four groups, and endeavouring to find characters for each, expressive of their different degrees of affinity to the living fauna. With this view, I obtained information respecting the species identity of many tertiary and recent shells from several Italian naturalists, and among others from Professors Bonelli, Guidotti, and Costa. Having in 1829 become acquainted with M. Deshayes, of Paris, already well known by his conchological works, I learnt from him that he had arrived, by independent researches, and by the study of a large collection of fossil and recent shells, at very similar views respecting the arrangement of tertiary formations. At my request he drew up, in tabular form, lists of all the shells known to him to occur both in some tertiary formation and in a living state, for the express purpose of ascertaining the proportional number of fossil species identical with the recent which characterised successive groups; and this table, planned by us in common, was published by me in 1833<sup>25</sup>. The number of tertiary fossil shells examined by M. Deshayes was about 3000; and the recent species with which they had been compared about 5000. The result then arrived at was, that in the lower tertiary strata, or those of London and Paris, there were about 3,5% of species identical with recent; in the middle tertiary of the Loire and Gironde about 17%; and in the upper tertiary or Subapennine beds, from 35 to 50%. In formations still more modern, some of which I had particularly studied in Sicily, where they attain a vast thickness and elevation above the sea, the number of species identical with those now living was believed to be from 90 to 95%. For the sake of clearness and brevity, I proposed to give short names to these four groups, or the periods to which they respectively belonged. I called the first or oldest of them Eocene, the second Miocene, the third Older Pliocene, and the last or fourth Newer Pliocene...

It has sometimes been objected to this nomenclature that certain species of infusoria found in the chalk are still existing, and, on the other hand, the Miocene and Older Pliocene deposits often contain the remains of mammalia, reptiles, and fish, exclusively of extinct species. But the reader must bear in mind that the terms Eocene, Miocene, and Pliocene were originally invented with reference purely to conchological data, and in that sense have always been and are still used by me» (Lyell, 1865, p. 186-188)].

Для одной и той же группы организмов лайелевы проценты могут несколько различаться в разных частях земного шара: «...Чем больше удаляемся мы от настоящих времен и чем меньше становится в третичных отложениях число видов ныне живущих видов в сравнении с вымершими, тем меньше доверия заслуживает этот принцип, в особенности при сличении формаций весьма отдаленных местностей: *нельзя предполагать, чтобы изменения органичес-*

<sup>159</sup> Приложение к первому изданию «Принципов геологии» содержит: I. Tables of fossil shells by Monsieur G. P. Deshayes. II. Lists of fossil shells chiefly collected by the author in Sicily and Italy, named by M. Deshayes. [примечание мое — А.К.]. Между тем, Ж. Дэгэ опубликовал «Tables of fossil shells» несколько ранее (Deshayes, 1831). Процентные соотношения между числом ныне живущих и вымерших моллюсков со времен Ч. Лайеля именуют «лайелевыми процентами».



кого мира, или постоянное исчезание и появление видов всюду совершались с одинаковой быстротой. Очертания суши и моря и характер климата могли, в данный промежуток времени, измениться для одной местности более, чем для другой, и следовательно обновление фауны и флоры могло совершаться быстрее в какой-либо одной части земного шара, чем в других» (Ляйэлль, 1866б, с. 245) [«...The farther we recede from the present times, and the smaller the relative number of recent as compared with extinct species in the tertiary deposits, the less confidence can we place in the exact value of such a test, especially when comparing the strata of very distant regions; for we cannot presume that the rate of former alterations in the animate world, or continual going out and coming in of species, has been everywhere exactly equal in equal quantities of time. The form of the land and sea, and the climate, may have changed more in one region than in another; and consequently there may have been a more rapid destruction and renovation of species in one part of the globe than elsewhere.» (Lyell, 1865, p. 185)]. Таким образом, в строгом смысле, лайелевы проценты, очевидно, характеризуют вымирание не видов, но демонов (в смысле: Gilmour, Gregor, 1939).

Фоновое вымирание, регистрируемое лайелевыми процентами, является необходимым атрибутом органической жизни: «...Вообще все виды, и мелкие и крупные, вымерли один за другим в течение неопределенного периода времени от таких процессов в органической и неорганической природе, которые действуют постоянно и способны, с течением времени, произвести важные изменения в физической географии, климате и других условиях, от которых зависит пребывание на земле всякого живого существа» (Ляйэлль, 1866б, с. 171) [«...All the species, small and great, have been annihilated one after the other, in the course of indefinite ages, by those changes of circumstances in the organic and inorganic world which are always in progress, and are capable in the course of time of greatly modifying the physical geography, climate, and all other conditions on which the continuance upon the earth of any living being must depend» (Lyell, 1865, p. 128)]. При этом, если в ранних изданиях «Принципов геологии» и «Элементов геологии» устанавливавшееся равновесие в числе вымирающих и появляющихся видов Ч. Лайель относит преимущественно за счет миграций новых видов из других регионов (см. Галл, 1991), то в более поздних изданиях, появившихся после «Происхождения видов», он, уже вполне в дарвиновом духе, объясняет фоновое вымирание следствием борьбы за существование, а появление новых видов — формирующей деятельностью естественного отбора.

Подробно останавливается Ч. Лайель на выборе моллюсков в качестве основы для расчленения третичных отложений: «Должно заметить, что для классификации формаций по окаменелостям твердопокровные, т.е. имеющие раковину моллюски, представляют собой самый удобный класс. Их остатки более распространены во всех формациях, чем остатки других организмов. Окаменелости форм редких, встречающихся только случайно, не имеют никакого значения для хронологической классификации; если б мы имели в одной группе слоев только растения, а в другой только кости млекопитающих, то не было бы возможности судить о сродстве, или несходстве организмов этих двух эпох; то же самое должно сказать в случае, если б в одном ярусе встречались растения и позвоночные животные, а в другом только раковины. ...Важность и удобство твердопокровных моллюсков возвышается еще тем обстоятельством, что между ними есть морские, пресноводные и наземные формы. Реки постоянно приносят в отложения своих дельт, вместе с озерными и речными раковинами, некоторые наземные; а это позволяет нам видеть, какие сухопутные, пресноводные и морские виды одновременно обитали в данной области; получив таким образом возможность сделать хронологическое сравнение между отложениями, образовавшимися в море и во внутренних озерах, мы делаем шаг дальше и узнаем, что такие-то четвероногие и такие-то водные растения, встречающиеся в озерных формациях, жили на земном шаре в тот же период, в который определенные виды рыб, пресмыкающихся и зоофитов населяли океан. Между другими свойствами моллюсков, сообщающими им большое значение для хронологической классификации в геологии, можно еще упомянуть: во-первых, обширное географическое распространение многих видов этого класса, во-вторых, — вероятно вследствие первого — их замечательное распространение во времени, так как *множество моллюсков переживают большинство млекопитающих и рыб*» (Ляйэлль, 1866б, с. 247) [«It will be observed that in the foregoing allusions to organic remains, the testacea or shell-bearing mollusca are selected as the most useful and convenient class for the purposes of general classification. In the first place, they are more universally distributed through strata of every age than any other organic bodies. Those families of fossils which are of rare and causal occurrence are absolutely of no avail in establishing a chronological

arrangement. If we have plants alone in one group of strata and the bones of mammalia in another, we can draw no conclusion respecting the affinity or discordance of the organic beings of the two epochs compared; and the same may be said if we have plants and vertebrated animals in one series and only shells in another. ...The utility of the testacea is, moreover, enhanced by the circumstance that some forms are proper to the sea, others to the land, and others to freshwater. Rivers scarcely ever fail to carry down into their deltas some land-shells, together with species which are at once fluviatile and lacustrine. By this means we learn what terrestrial, freshwater, and marine species coexisted at particular eras of the past: and having thus identified strata formed in seas with others which originated contemporaneously in inland lakes, we are then enabled to advance a step farther, and show that certain quadrupeds or aquatic plants, found fossil in lacustrine formations, inhabited the globe at the same period when certain fish, reptiles, and zoophytes lived in the ocean. Among other characters of the molluscous animals, which render them extremely valuable in settling chronological questions in geology, may be mentioned, first, the wide geographical range of many species; and, secondly, what is probably a consequence of the former, the great duration of species in this class, for they appear to have surpassed in longevity the greater number of the mammalia and fish» (Lyell, 1865, p. 186)].

Таким образом, в отличие от представлений классических катастрофистов, виды у Ч. Лайеля могут проходить несколько геологических формаций и имеют определенный геологический возраст. Последний при этом различается в разных группах органического мира. Важно, что современные и вымершие биоты составлены при этом видами разной геологической длительности существования, т. е. гетерохронны (Кафанов, 1987).

«В «Principles of Geology» в 1833 году, я утверждал, что долговечность видов в классе моллюсков гораздо значительнее, нежели в классе млекопитающих. С тех пор оказалось, что это обобщение можно провести гораздо дальше, и что, на самом деле, **закон, управляющий изменениями органических существ, состоит в том, что чем ниже их положение в постепенной лестнице созданий или чем проще их строение, тем постоянной их форма и организация.**» (Ляйэлль, 1864, с. 425). [«In the «Principles of Geology», in 1833, I stated that the longevity of species in the class mollusca exceeded that in the mammalia. It has been since found that generalisation can be carried much farther, and that, in fact, the law which governs the changes in organic beings is such, that the lower their place in a graduated scale, or the simpler their structure, the more persistent are they in form and organisation» (Lyell, 1863, p. 441)]. Далее Ч. Лайель приводит примеры видовой долговечности у фораминифер и наземных растений, у двустворчатых моллюсков в сравнении с брюхоногими.

Вид, по Ч. Лайелю, — это последовательность онтогенезов: «Аналогия заставила натуралистов принять, что каждая вполне взрослая особь из животного или растительного царства требовала известного числа месяцев или лет для достижения зрелого возраста и для упрочения своего вида с помощью размножения. Таким образом сделан первый шаг к определению общего мерилы времени, без которого было бы невозможно определить сравнительную скорость, с которой совершался какой-нибудь ряд событий в двух различных периодах. Это мерило состояло из средней суммы жизненных периодов таких неделимых, которые принадлежали к одним и тем же родам или семействам в животном и растительном царствах; а множество ископаемых, рассеянных в пластах, последовательно идущих друг за другом, вело к заключению о продолжительном существовании одного и того же вида в течение многих поколений. Из замеченного факта, что различные по возрасту группы пластов содержат ископаемых, принадлежащих к разным видам, возникла мысль, что время существования самих видов ограничено» (Ляйэлль, 1866а, т. 1, с. 175-176).

Более того, «...Продолжительность видов должна сокращаться или увеличиваться соответственно той скорости, с которой совершалось изменение температуры» (Ляйэлль, 1866а, т. 1, с. 137). Это заключение вполне подтверждается современными представлениями. В частности, если обратиться к популярной модели, описывающей температурную зависимость средней продолжительности жизни у пойкилотермных животных (Higurashi, Tauti, 1925; см. Кафанов, Суханов, 1983), то зависимость средней продолжительности вида (MSD) от средней температуры обитания ( $t$  °C) может быть представлена как (Кафанов, 1997):

$$MSD = Ae^{-nt},$$

где  $n$  — константа, слабо зависящая от  $t$ ;  $A$  — масштабный коэффициент, прямо пропорциональный числу отдельных онтогенезов. В этой связи становятся интересными статистически

установленные зависимости продолжительности индивидуальной жизни животных от геологического возраста различных таксономических групп (Мурадян, 1989) и соотношения между скоростью репродукции и временем жизни поколения в разных таксономических группах – от бактерий до человека (Heron, 1972). В то же время длительность существования в геологическом времени является основным критерием экологического успеха вида (Wilson, 1987).

«Долговечность видов, несомненно, так велика, что они должны переживать многие важные перемены в очертании земной поверхности; отсюда вытекает необходимость той бесконечной применяемости [приспособляемости] животных и растительных организмов, которая дает им возможность продолжать свое существование; часто, например, обитатели суши уносятся за море, а обитатели вод за значительные пространства материка. «Оно очевидно сообразнее, если наземные и пресноводные виды способны к обитанию не только тех рек, долин, равнин и гор, которые существуют в эпоху их создания, но и тех, которые должны быть образованы прежде, чем эти виды окончат свое существование. Таким же образом морские организмы приспособлены не только к обитанию пучин и отмелей океана, существовавших при их появлении, но также и других пространств, которые могли быть погружены под уровень моря, или просто изменить свою глубину в период существования этих организмов на земном шаре» (Ляйэлль, 1866б, с. 258-259). [«It is clear that the duration of species is so great, that they are destined to outlive many important revolutions in the configuration of the earth's surface; and hence those innumerable contrivances for enabling the subjects of the animal and vegetable creation to extend their range; the inhabitants of the land being often carried across the ocean, and the aquatic tribes over great continental spaces. «It is obviously expedient that the terrestrial and fluviatile species should not only be fitted for the rivers, valleys, plains, and mountains which exist at the era of their creation, but for others that are destined to be formed before the species shall become extinct; and, in like manner, the marine species are not only made for the deep and shallow tregions of the ocean existing at the time when they are called into being, but for tracts that may be submerged or variously altered in depth during the time that is allotted for their continuance on the globe» (Lyell, 1865, p. 194)].

Чрезвычайно примечательна подстрочная ссылка к этому абзацу: «Три последние страницы о «Новых Плиоценовых слоях Сицилии» суть буквальное повторение сказанного в первом издании Principles of Geology (т. 3, с. 115, 1833). Последние фразы, поставленные во вносных знаках [кавычках], написаны в духе тогда признаваемой мной теории, по которой каждый вид был первоначально создан таким, какой существует ныне, и не способен к той изменчивости, посредством которой из него мог бы выработаться новый вид. В моем последнем сочинении «О геологических доказательствах древности человека» я показал (главы XXI-XXIV), что теория Дарвина уничтожает многие из важных затруднений, которые представляло учение Ламарка. Если б в 1833 году я был настолько же склонен принять мнение Дарвина, как ныне, я выразился бы несколько иначе. Мне казалось однако лучше оставить без изменения строки, столько раз цитированные как приверженцами, так и противниками этой теории. Главнейшее положение, казавшееся в 1833 году столь поразительным, а именно, что *вообще виды могут быть древнее обитаемой ими суши или моря*, в настоящее время принимается почти всеми геологами – признают ли они, или отвергают теорию, по которой виды могут бесконечно изменяться под влиянием новых условий органического и неорганического мира» (Ляйэлль, 1866б, с. 259). [«The three last pages, on «The Newer Pliocene strata of Sicily», are given verbatim as they appeared thirty years ago in the first edition of the Principles of Geology (vol. iii, p. 115, 1833). The last sentence, marked with inverted commas, was couched in language implying my adherence to the theory that each species was originally created such as it now exists, and was incapable of varying so as to pass into a new and distinct species. In my recent work on the Geological evidences of the antiquity of man, I have shown (chaps. xxi. to xxiv.) that Mr. Darwin's theory of natural selection removes many of the principal difficulties which stood in the way of Lamarck's doctrine of transmutation; and had I inclined as much in 1833 towards embracing Mr. Darwin's view as I do now, I should have expressed myself some what differently. But I have thought it best not re-cast a passage which has been so often cited, both by writers who opposed and approved of it. The main proposition which seemed so startling in 1833, namely, that species in general may be older than the lands and seas they inhabit, is now the creed of almost every geologist, whether he adopt or reject the theory that species may be indefinitely modified in their organization under the influence of new conditions in the animate and inanimate world» (Lyell, 1865, p. 194-195)]. Это примечание иллюстрирует эволюцию взглядов Ч. Лайеля от антиэво-

люционизма (точнее, антиламаркизма) в первых изданиях «Принципов геологии» до полного принятия концепции Ч. Дарвина, к чему баронет Ч. Лайель с его викторианским менталитетом шел осторожно, и тщательно соизмеряя выводы, полученные его гениальным коллегой и последователем, с результатами собственных исследований.

«...Геологи, так неправильно истолковывавшие признаки последовательности событий, что считали столетиями там, где цифры означали тысячелетия, и тысячелетиями там, где язык природы означал миллионы, не могли придти, если бы даже логически рассуждали на столь ложных посылах, ни к какому иному заключению, как к тому, что система естественного мира претерпела полнейший переворот» (Ляйэлль, 1866а, т. 1, с. 73). Поскольку виды могут быть старше отдельных геологических формаций, это означает, что геологическая длительность существования видов может достигать миллионов лет.

Резюмируем основные положения этого раздела: как современные, так и вымершие виды имеют длительную геологическую историю, которая может исчисляться миллионами лет; в разных крупных таксонах средняя продолжительность существования видов различается, уменьшаясь с повышением степени организации группы; последовательные флоры и фауны происходят одни от других<sup>160</sup>; фоновое вымирание<sup>161</sup> является необходимым атрибутом органической жизни, оно различается в разных частях земного шара и зависит в том числе от температуры. В какой мере эти положения согласуются с современными данными?

Прежде всего, кривые вымирания, описываемые лайелевыми процентами, могут быть легко формализованы. Если относительное геологическое время (эпохи)  $\tau$  рассматривать в виде убывающих ранговых оценок, то отношение числа видов  $S_t$ , доживающих от времени  $\tau$  до данного временного отрезка  $\tau_0$ , к числу видов  $S_0$ , свойственных времени  $\tau_0$ ,

$$S_t = S_0 e^{-k\tau}, \text{ или } S_t/S_0 = 100e^{-k\tau}$$

соответствует лайелевым процентам  $S_t/S_0$ , которые могут быть рассчитаны не только для кайнозоя, но и для других подразделений фанерозоя. В приложении к кайнозою ранговое распределение может не учитывать плейстоцен из-за его принципиальной несоизмеримости с другими эпохами.

При полулогарифмических преобразованиях эта зависимость с высокой степенью надежности аппроксимируется уравнением прямой линии. Если среднюю продолжительность существования видов (mean species duration, MSD) определять по лайелевым 50%, то MSD и  $k$  становятся функционально зависимыми. Параметр  $k$  может интерпретироваться как «константа вымирания», в смысле, весьма близком к тому, который вкладывает в него Л. Ван-Вален (Van Valen, 1973), и оказывается связанным с мальтусовой моделью, предполагающей обратную зависимость между видовым богатством, скоростью вымирания  $q$  и пополнения видами<sup>162</sup>  $p$  (Raup, 1984):

$$S_t = S_0 e^{(p-q)\tau},$$

где  $S_t$  и  $S_0$  соответственно число видов в периоды времени  $\tau$  и 0.

Оцененная разными способами MSD для разных таксонов колеблется в очень больших пределах (табл. 6). Ф. Цойнер (Zeuner, 1952) и Б. Ренш (Rensch, 1954, 1960) полагают, что минимальная продолжительность существования видов для современной фауны составляет около 50 тыс. лет. MSD определяется в 2,75 млн л. с колебаниями этой величины от 0,5 до 5,0 (Simpson, 1952b) или до 12,0 млн л. (Teichert, 1956). Вместе с тем, Т. Шопф (Schopf, 1982), критически анализирующий концепцию «прерывистого равновесия» [«punctuated equilibria»] (Eldredge, Gould, 1972), допускает, что реальная длительность существования видов, возможно, не превышает 200 тыс. л.

Так или иначе, но *Homo sapiens*, очевидно, был свидетелем отдельных актов видообразования. В частности, пять эндемичных гавайских видов бабочек рода *Hedylepta* встречаются

<sup>160</sup> «Принятие одинаковых родовых, а в некоторых случаях даже и видовых имен для ископаемых животных и для их ныне живущих аналогий, было важным шагом к усвоению понятия о тождестве и единстве системы в отдаленных геологических эпохах» (Ляйэлль, 1866а, т. 1, с. 66). П. Таннери (1934) полагает, что именно это заключение не позволило многим палеонтологам, исповедовавшим преимущественно катастрофистские убеждения, сразу же и безоговорочно принять учение Ч. Лайеля

<sup>161</sup> Различают фоновое [background] и катастрофическое вымирание (Raup, 1988). Первое представляет естественный процесс вымирания таксонов в ходе геологической истории, второе – результат катастрофических событий, например, столкновения Земли с астероидом.

<sup>162</sup> В результате видообразования или миграции видов из других районов. Миграции, осуществляемые в геологических масштабах времени, именуют «прохорезами» (Termier, Termier, 1952).

исключительно на бананах, которые были завезены полинезийцами на Гавайские острова около 1 тыс. л. назад (Zimmerman, 1960). Считается (Stearns, 1983), что темпы эволюции карпозубообразной рыбки *Gambusia affinis*, интродуцированной в 1905 г. на Гавайские острова, могут достигать 0,1-0,8 % за поколение.

Максимальная продолжительность существования видов может достигать очень значительных величин. Э. Майр (Maup, 1963, рус.: 1968; см. также: Chen, 1985) полагает, что, брахиопода *Triops cancriformis* проходит до наших дней с позднего триаса, т. е. продолжительность существования этого вида составляет около 180 млн л. По сравнительно-биохимическим данным (Shishikura et al., 1982), допускается, что отделение современного мечехвоста *Tachypleus gigas* от других Tachypleinae могло произойти 106 млн. л. назад.

Таблица 6. Средняя продолжительность существования видов (MSD, млн. л.) в разных таксономических группах

Таксономическая группа	MSD	Источник
Морские беспозвоночные в целом	5-10; 11,1; 2,75-12,0	Valentine, 1970; Raup, 1978; Signor, 1982
Ордовикские беспозвоночные Канады	5,9-6,4	Rosenzweig, Duek, 1979
Диатомеи	1-100; 5,5; 25	Божич, 1971; Van Valen, 1973*; Stanley, 1982
Мохообразные	>20; до 5-50	Stanley, 1982; Schuster, 1983
Высшие растения	>20; >8; 10-20	Stebbins, 1982; Stanley, 1982; Криштофович, 1946, 1950
Планктонные Foraminifera в целом	5; >20	Van Valen, 1973*; Stanley, 1979
Кайнозойские планктонные Foraminifera	7,7	Emiliani, 1982
Бентосные Foraminifera в целом	20-30	Stanley, 1979
	>20	Buzas, Culver, 1984
Позднекайнозойские бентосные Foraminifera	18-24	Stanley, 1978
Неогеновые Foraminifera центрального Паратетиса	3-4	Cicha, 1980
Dinoflagellata	9	Van Valen, 1973*
Кайнозойские Cocolithophyceae	6,1	Emiliani, 1982
Кайнозойские Radiolaria	3; >20	Emiliani, 1982; Петрушевская, 1986
Кайнозойские Bivalvia	7; 6,5	Raup, 1978; Nicol, 1953
Поздне меловые Inoceramidae (Bivalvia) США	0,78	Kauffman, 1970, 1977
Меловые Bivalvia	1,25-5,63	Kauffman, 1978
Сеноманские Bivalvia США	1,82(1,2-2,2)	Koch, 1980
Поздне меловые Veneridae (Bivalvia) Карибского бассейна	5-7	Jackson, 1974
Неогеновые Bivalvia Калифорнии и Японии	14	Stanley et al., 1980
Миоценовые Bivalvia Польши	19,5 (10-23)	Hoffman, Szubzda-Studencka, 1982

Плиоценовые Gastropoda Испании	6,7-16,1	Martinell, Hoffman, 1983
Позднемиоценовые Gastropoda Мексиканского залива	3-6	Jablonski, 1980, 1982
Палеоценовые Volutidae (Gastropoda) Мексиканского залива	2,2-4,4	Hansen, 1978
Морские Gastropoda в целом	10	Stanley, 1979
Неогеновые Gastropoda Калифорнии и Японии	8	Stanley et al., 1980
Neogastropoda Мексиканского залива	1-5	Hansen, 1980
Мезозойские Ammonoidea	1,2-2,0	Kennedy, 1977
Позднемиоценовые Ammonoidea США	0,45	Kauffman, 1970
Echinodermata в целом	6	Durham, 1971
Среднеэоценовые Echinoidea Северной и Южной Каролины	2-6	Kier, 1980
Graptolites	1,3; 1,9	Raup, 1978; Rickards, 1977
Ostracoda	4,8	Lethiers, 1988
Trilobites	>1	Stanley, 1979
Insecta	3-7	Расницын, 1987
Coleoptera	>2	Stanley, 1982
Пресноводные рыбы	3	Stanley, 1979
Пресноводные позднекайнозойские Teleostei	3,5	Stanley, 1978
Птицы	0,7	Расницын, 1987
Млекопитающие в целом	0,7; >1,4	Stanley, 1976; Simpson, 1953b; Rensch, 1954
Неогеновые млекопитающие	5,2	Kurtén, 1959
Плейстоценовые млекопитающие	0,62	Kurtén, 1959
Миоценовые Rhizomyidae (Rodentia) Пакистана	1,2	Flynn, 1986
Миоценовые млекопитающие западной Кении	2,5-10,0	Piskford, 1981

*Примечание.* Данные Ван-Валена (Van Valen, 1973)\* получены пересчетом данных по скорости вымирания.

Видовой состав батинальных бентосных фораминифер в кайнозойских отложениях девяти DSDP-скважин из южной Атлантики, Тихого и Индийского океанов практически не изменяется начиная с олигоцена (Boltovskoy, 1980). Из всех жуков, встречающихся в позднеэоценовом балтийском янтаре, 1-2 вида (Lindroth, 1963), а также *Fannia scalaris* Fabricius (Hennig, 1966c) из двукрылых не отличимы от современных форм. В Северной Америке более 60% существующей ныне фауны пресноводных рыб имеет позднемиоценовый или раннеплиоценовый возраст, хотя многие виды заметно старше (Miller, 1965). Д. Аксельрод (Axelrod, 1968) показал, что уже в среднем и позднем эоцене (по радиометрическим датировкам лав, перекрывающих флороносные толщи) на возвышенностях Запада Северной Америки существовали лесные комплексы с господством темнохвойных пород, в составе которых содержатся близкие предки современных видов. Современные виды наземных растений появляются, вероятно, не ранее плиоцена: в плиоценовых флорах на их долю приходится до 27% общего числа видов древесных и 25% травянистых растений (Stebbins, 1949).

MSD в отдельных больших таксономических группах в общем соответствует степени совершенства их организации или их систематическому положению: с повышением уровня организации MSD в среднем уменьшается (рис. 34). Это может интерпретироваться как «эволюция повышающейся сложности» [evolution of increased complexity] (McShea, 1991; Boyajian, Lutz, 1992; см. также: Vermeij, 1987). Ныне на Земле сосуществуют филумы разного времени происхождения (от Cyanobacteria до Chordata), и объяснить одновременность их сосуществования можно, только предположив увеличение темпов эволюции на протяжении

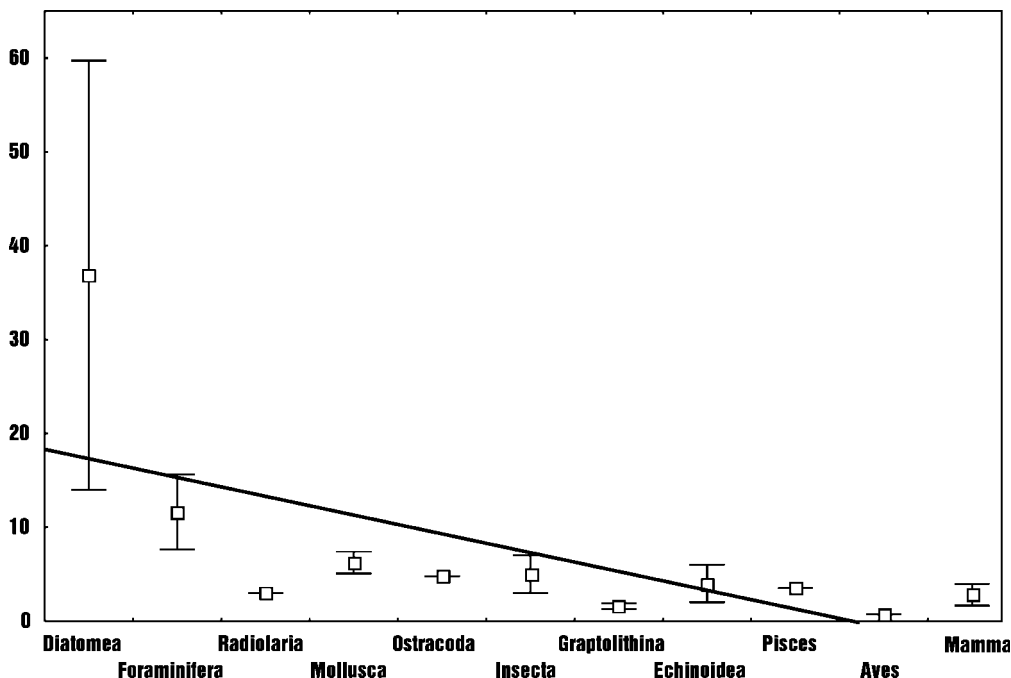


Рис. 34. Средняя продолжительность существования видов (MSD) в разных стратиграфически значимых группах морских организмов. по оси абсцисс расположены таксономические группы в порядке их эволюционной продвинутости (согласно: Кусакин, Дроздов, 1994), по оси ординат — средняя продолжительность существования видов, млн. л. Вертикальными линиями показаны пределы варьирования, ниспадающей жирной линией — линия регрессии.

фанерозоя. Значительная изменчивость MSD даже в пределах одной таксономической группы (например, млекопитающие в табл. 6), помимо общеизвестного факта неравномерности темпов эволюции (см. Stanley, 1985 — обзор), объясняется еще и различиями в способах определения MSD. Ныне чаще всего ее рассчитывают не на основе прямых данных по стратиграфическому распространению, а удвоением возраста таксона, для которого лайелевы проценты составляют 50% (Stanley, 1979, 1982; Stanley et al., 1980)<sup>163</sup>. Различия в MSD, естественно, сразу же отражаются в различиях кривых вымирания, построенных по «лайелевым процентам», что хорошо видно на примере кайнозойских диатомей и двустворчатых моллюсков северной Пацифики (рис. 35).

Темпы вымирания видов и надвидовых таксонов, оцененные с помощью лайелевых процентов, имеют выраженный широтный градиент, причем темпы вымирания увеличиваются в направлении от высоких широт к тропикам (Кафанов, 1987, 1997). Это заключение вполне подтверждает основные положения концепции «внетропического персистирования» (Matthew, 1915; Darlington, 1959b; Мейен, 1987), в частности увеличение возраста таксонов с увеличением географической широты<sup>164</sup>. Таким образом, представления Ч. Лайеля о длительном, исчисляемом миллионами лет, геологическом возрасте видов у животных и растений, об обратной зависимости длительности существования видов от степени эволюцион-

<sup>163</sup> С. Стэнли (Stanley, 1985) аргументированно отводит критические замечания Дж. Левинтона (Levinton, 1983) относительно этой процедуры.

<sup>164</sup> Разумеется, известны и альтернативные точки зрения. Согласно гипотезе «монобореальных реликтов» [monoboreal relict hypothesis] К. Шрётера (Schroter, 1913), например, панаустральная биота произошла от бореальной. Вполне понятно также неприятие гипотезы «оттесненных реликтов» сторонниками викарионистской школы, которых особенно много среди специалистов по группам, плохо документированным палеонтологически (Stoddart, 1978).

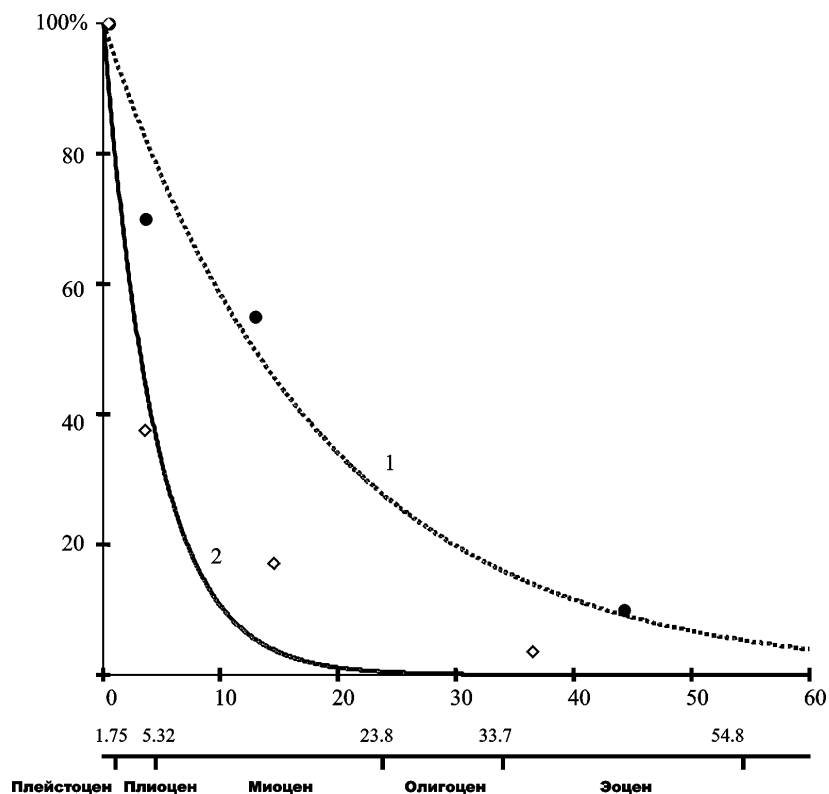


Рис. 35. Кривые вымирания для диатомей (1) и двустворчатых моллюсков (2) кайнозоя северной Пацифики. Данные по диатомеям: Koizumi, 1973; Диатомовые водоросли СССР, 1974; данные по Bivalvia: Кафанов, 1987. По осям абсцисс — , геологическое время, млн.л., рассчитанное по шкале Berggren et al., 1995; по шкале ординат —  $St/S_0$ , лайелевы проценты, %.

Уравнения зависимостей:

для диатомей:  $St/S_0 = 100 \cdot \exp((-0.054 \pm 0.011 \cdot t)$ .  $R = -0.995$  (коэффициент корреляции для зависимости, линеаризованной полулогарифмическими преобразованиями);

для двустворчатых моллюсков:  $St/S_0 = 100 \cdot \exp((-0.225 \pm 0.071 \cdot t)$ .  $R = -0.974$ .

ной продвинутой включающих их надвидовых таксонов, о последовательности смен биот, о географической обусловленности процессов фонового вымирания полностью подтверждаются современными данными и дают мощный инструмент для современных историко-биогеографических исследований.

## 6.6. Выводы

Актуализм Ч. Лайеля ознаменовал собой становление исторического метода в естествознании. Наряду с изучением распределения живых организмов в пространстве вставал вопрос об их распределении во времени и о преемственности биот, сменявших друг друга на протяжении истории Земли.

На основании распространения современных и вымерших организмов Ч. Лайель четко сформулировал и последовательно проводил в последующем концепцию о центрах происхождения видов и надвидовых таксонов.

Ч. Лайель обобщил для всех животных и растений закон Бюффона, согласно которому поверхность Земли подразделена на несколько биогеографических регионов, отделенных друг от друга узкими или широкими границами. Биогеографические регионы, существовавшие и в геологическом прошлом, в целом совпадают для разных таксономических групп. Исторические причины скорее, чем экологические, ответственны за существование этих регионов.

Геологическая длительность существования видов может исчисляться миллионами лет, причем она сокращается по мере повышения организации животных и растений.

Таким образом, именно Ч. Лайеля нужно считать основоположником современной исторической биогеографии в ее «дисперсионистском» и «викарионистском» вариантах, взаимодополняющих друг друга и отражающих разные аспекты единого историко-биогеографического исследования.



# Хорологические единицы в биогеографии и экологии. Экологическая и историческая биогеография

В предыдущих главах я попытался показать, как пространственно-временные различия в шкалировании природных процессов (Simberloff et al., 1981; Udvardy, 1981)<sup>165</sup> определяют многообразие предметной области биогеографии, обособляя ее основные ветви или направления, в том числе экологическую и историческую биогеографию<sup>166</sup>. Есть смысл остановиться на этом более подробно, особенно в плане соотношения биогеографии и экологии. Этот вопрос более или менее подробно разбирается почти во всех руководствах и в отдельных статьях по биогеографии и экологии (Гептнер, 1936; Зенкевич, 1947; Davies, 1961; Насимович, 1967; Illies, 1972; MacArthur, 1972; Poynton, 1972; Чернов, 1975; Donita, 1975; Воронов, 1976a, 1982a; Fosberg, 1976; Второв, Дроздов, 1978; Ghiselin, 1980; Endler, 1982a, b; Hengeveld, 1987; Jones, 1987; Ranta, Järvinen, 1987; Brooks, 1988; Berry, 1989; Gray, 1989; Cox, Moore, 2000; и мн. др.), чему в немалой степени способствовали, во-первых, не вполне ясные взгляды на взаимоотношение этих действительно близких дисциплин у «отца» экологии Э. Геккеля (см. ниже), а во-вторых, неоправданное стремление как биогеографов, так и экологов к «лидерству» в решении глобальной проблемы «человек и биосфера». Чего только стоит пафосное сожаление В.С. Жекулина (1987, с. 38) о том, что «...представители биологических наук **перехватили у географии** инициативу в решении экологических проблем человечества»<sup>167</sup>. На это В.Б. Сочава (1978, С. 172) резонно замечает, что «работы географов и экологов призваны дополнять друг друга, и некоторые перекрытия при этом неизбежны». Наконец, географы имеют в своем распоряжении вполне самостоятельную область исследований — геоэкологию, как раз и призванную решать экологические проблемы человечества (издательством Blackwell Sci. издается «Global Ecology and Biogeography» — международный журнал по проблемам геоэкологии, или макроэкологии).

## 7.1. «Хорология» у Э. Геккеля и последователей

Логическая структура этого понятия выглядит у автора термина не вполне явно. С одной стороны, хорология — «*Наука о пространственном распространении организмов*», включая «распространение... в горизонтальном и вертикальном направлении», «над и под уровнем моря» (Haeskel, 1866, Bd 2, S. 287-299; цит. по: Городков, 1991, с. 14). С другой стороны, «...хорология — наука *о географическом и топографическом* распространении организмов» (Haeskel, 1866, Bd 2, S. 235, подстр.; цит.

«Как в любой области знания, необходимо обосновать необходимые представления, специфические для данного предмета; особенно важно установить связь биологии среды с другими областями науки»

- 7.1. «Хорология» у Э. Геккеля и последователей
- 7.2. Хорологические единицы в экологии
- 7.3. Экологическая биогеография в планетарном и региональном масштабах
- 7.4. Экологическая и историческая биогеография
- 7.5. Биохоры и эндемизм
- 7.6. Выводы

<sup>165</sup> Разномасштабность собственного времени показана для систем различного рода — биологических (Вернадский, 1932; Lecomte Du Noüy, 1936; Backman, 1943; Мауринь, 1980, 1986; Winfree, 1980; Гофман-Кадошников, 1984), геологических (Вернадский, 1932; Круть, 1978; Симаков, 1992) и географических (Марков, 1965; Рычков, 1984).

<sup>166</sup> Поскольку историзм является неизменной составляющей любого естественно-исторического метода, пожалуй, более корректно говорить о фауногенетической, флорогенетической и биотогенетической биогеографии.

<sup>167</sup> Куда более дипломатичен П.Д. Ярошенко (1975, С. 8, 100), настойчиво именуемый «биогеографом» выдающегося американского эколога Ю. Одума. Вместе с тем некоторые биогеографы трактуют экологию непозволительно широко: «...К экологии относится любая отрасль биологии в той мере, в какой она имеет практическое значение» (Воронов, 1982a, с. 7). В этом случае весь цикл биологических (и не только!) наук следовало бы именовать «экологией».

по: Новиков, 1970, с. 26)<sup>168</sup>. Наконец, из разработанной Э. Геккелем (Haeckel, 1866, Bd 1) схемы подразделений зоологии, где впервые определено понятие «экологии», следует, что «...физиология животных состоит из «физиологии жизнедеятельности» (питание и размножение) и «физиологии взаимоотношений». Последняя, будучи по существу физиологией обеспечения взаимосвязи между животными, рассматривает, с одной стороны, взаимосвязь отдельных частей тела животного, а с другой — отношения организма животного к внешнему миру, или «*экологию и географию* животных» (Ушман, 1970, с. 13-14). В контексте всех этих определений элементарные хорологические единицы биогеографии и экологии становятся неразличимыми. Положение усложняется тем, что «иногда необходим анализ геосистем на уровне микроформ — в пределах квадратного метра или даже дециметра» (Сочава, 1986, с. 106). В этом случае понятия географической и экологической масштабности попросту теряются.

Между тем различия в масштабах экологической и географической дифференциации геомериды задолго до Э. Геккеля закрепились в различии понятий «станция» и «местонахождение» (см. **раздел 6.4**). Практически все без исключений авторы, вплоть до современных (например: Nelson, 1978; Cain, 1984), вкладывают в первое понятие экологический (местный, локальный)<sup>169</sup>, а во второе — географический смысл. Биогеографы прошлого вообще исключали из своей компетенции объекты топологической размерности. Уже Диоскорид (см. Aufmesser, 2000) и Феофраст (цит. по: Феофраст, 1951) при описании растений приводит указания на их местообитание (станцию) и географическое распространение. К. Фридерихс (Friederichs, 1930) приравнивает понятие «станция» [среда, Station, Standort] к понятию «биотоп», и именно в такой трактовке оно еще ранее было принято 3-м Международным ботаническим конгрессом, состоявшимся 14-22 мая 1910 г. в Брюсселе.

О.П. Декандоль (Candolle, 1820) изучение станций именует «ботанической топографией», а изучение местообитаний — «ботанической географией»; он же, в частности, первым указал на различия экологической и исторической биогеографии (Crisci, 2001). Преимущественно географическое содержание понятия «хорология» сохраняется вплоть до настоящего времени. В частности, хорология считается частью фитогеографии (Pignatti, 1988), а А. Болл (Ball, 1983, цит. по: Балл, 1988, с. 352) под хорологией понимает такой уровень обобщения, «при котором на планете выделяются фаунистические и флористические регионы». А.И. Толмачёв (1974) и В.Н. Семёнов (1986, 1988) называют хорологией ареало-типологическое направление географии, что в общем приводит к недоразумениям, поскольку нет никаких оснований сужать первоначальное определение понятия «хорология» и вкладывать в него только географическое, но не топографическое содержание. Однако очевидно, что последнее относится преимущественно к экологическим хорологическим понятиям.

## 7.2. Хорологические единицы в экологии

«Экосистемный подход» к проблемам биогеографии (см. **Глава 5**) хотя бы на словах декларирует необходимость обращения биогеографов к решению сугубо экологических проблем, при котором всегда существует опасность редукции биогеографических паттернов до экологических процессов. Даже в самых последних отечественных руководствах по биогеографии (например: Воронов и др., 1999, с. 13) предмет этой науки трактуется чрезмерно широко, поскольку «биогеоценоз и экосистема — понятия биоцентричные, исследования ориентированы на анализ взаимодействия с абиотическими условиями, раскрытие механизмов функциональной связи биотического компонента с другими»<sup>170</sup>. Такие исследования, без сомнения, составляют предмет экологии (или геоэкологии), и биологи вряд ли согласятся с включением экологии в раздел географических дисциплин (Кафанов, 2000). При самых разных пониманиях экологии (см., например: Шварц, 1970) никто из биологов не сомневается в том, что это главным образом наука о *функционировании* живых систем, о взаимодействиях, определяющих распространение и обилие организмов. Поэтому представление о том что изучение биоценологических связей является одной из задач современной биогеографии (Воронов, 1966; Дохман, 1966; Резолюция..., 1966; Злотин, 1982) явно оши-

<sup>168</sup> Известны и предельно расширительные понимания «хорологии». Так, Л.С. Берг (1921), классифицирует науки на систематические (о неживой и живой природе) и хорологические, куда он, наряду с географией, относит и... описательную астрономию.

<sup>169</sup> Проекция на среду, станцию — основная характеристика экологического изучения.

<sup>170</sup> К.М. Петров (1999, с. 7) вообще определяет биогеографию как науку, «изучающую состав, распределение и *жизнедеятельность* организмов на Земле», не оставляя собственного предмета всему комплексу биологических наук.

бочно, что, впрочем, позднее признает и сам А.Г. Воронов: «Структура биоценозов – предмет биоценологии, а географические различия этой структуры изучает биогеография» (Воронов, 1982б, с. 37). Напомню, что немногим ранее А.Г. Воронов (1976б) вполне сочувственно относился к идеям Ж. Леме (Lemée, 1967; рус.: Леме, 1976) о том, что экология составляет часть биогеографии<sup>171</sup>.

Хотя в различии понятий «станция» и «местонахождение» (см. раздел 6.4) уже классические авторы (например: Wallace, 1876) четко разделяли географическое и экологическое пространство, впервые формально этот вопрос был поставлен и решен Р. Брауном в его «Введении в австралийскую флору» (Brown, 1810) принципом типизации ареалов<sup>172</sup>: два или несколько пространственно разделенных «местонахождения», обособленных неподходящими для успешного существования «станциями», включаются в общий ареал. В последующем, географически разделенные местонахождения стали именовать «дизъюнктивными ареалами»<sup>173</sup>, а экологически разделенные (неподходящими для обитания станциями) – «кружевом ареала» (Промптов, 1934) или «топографией ареала» (Гептнер, 1936). Прекрасные примеры последнего дает характер распространения каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне – каспийские элементы приурочены здесь преимущественно к опресненным лиманам и приэстуарным участкам рек (Мордухай-Болтовской, 1960).

Повторюсь и напомню, что М. Удварди (Udvardy, 1981) устанавливает следующую пространственно-временную шкалу в биогеографии: 1) вековая [secular] ступень с пространственными размерами около 100 км и временными размерами около 100 лет («экологическое время» Д.Симберлоффа и др. – Simberloff et al., 1981); в пределах этой ступени динамика расселения и размещения изучается как сугубо биологический, точнее экологический феномен; 2) тысячелетняя [millennial] ступень с пространственными размерами до 1000 км и покрывающая пост-плейстоцен (около 12000 лет); в пределах этой ступени динамика расселения и размещения определяется в основном климатическими изменениями и гляциоэвстатическими колебаниями уровня моря; 3) филогенетическая ступень с пространственными и временными размерами соответственно до 40000 км и до 500 млн лет («эволюционное время»); в пределах этой ступени динамика расселения и размещения определяется крупномасштабными изменениями лика Земли, в том числе глобальной тектоникой плит и филогенетическими изменениями таксонов. В целом это разделение соответствует топологическому, региональному и планетарному масштабам геосистем у В.Б. Сочавы (1978) (табл. 5). Впрочем, происходящие в настоящее время преднамеренные и непреднамеренные интродукции животных и растений, а также локальные вымирания аборигенных видов вызывают столь значительные преобразования земной биоты, что различия между «экологическим» и «эволюционным» пространственно-временными масштабами, имеющими к тому же выраженный широтный градиент, в значительной мере стираются.

К.М. Петров (2004б) для Мирового океана различает пять иерархических уровней био-хор и отвечающих им подразделений географической оболочки – геохор:

– микрохоры и мезохоры топологического уровня, размером от  $10^{-1}$  до  $10^{-2}$  км<sup>2</sup> – конкретные биоценозы и их сочетания, входящие в состав морфологических единиц ландшафта;

– макрохоры размером  $10-10^2$  км<sup>2</sup> – биогеографические (бионические) районы, охватывающие акватории конкретных ландшафтов;

– мегахоры размером  $10^3-10^5$  км<sup>2</sup> – единицы биогеографического (бионического) районирования, охватывающие акватории морских областей и провинций;

<sup>171</sup> С.И. Лёвушкин (1982, с. 37) полагает, что «несводимость географического объяснения распределения организмов к экологическому вызвана несовпадением фактического ареала (биогеографическое понятие) и потенциального ареала (экологическое понятие)» [термины «фактический ареал» и «потенциальный ареал» введены Я.И. Старобогатовым (1970, с. 91)]. Такому объяснению в принципе соответствуют результаты описания пределов биогеографического распространения растений с помощью детерминистской модели эпидемии (Carter, Prince, 1981). Сходным образом К.В. Беклемишев (1969, 1982) полагает, что разграничение биотического и биоценологического направлений в биогеографии обуславливается различной трактовкой распространения одного и того же вида: в первом случае распространение ограничивается пределами видового ареала, во втором – пределами «кружева ареала».

<sup>172</sup> По-видимому, именно этот принцип имеет в виду М.К. Лаптев (1940. С. 33), раскрывая содержание «закона цельности площади распространения».

<sup>173</sup> Е.Ф. Гурьянова (1957, с. 20) «дисперсным ареалом» называет такой тип разорванного ареала, при котором вид сохраняется «не в двух, а во многих изолированных и часто весьма отдаленных друг от друга районах. Это характерно для реликтовых [термин Lovén, 1862] форм». Прекрасный пример «дисперсного ареала» дает морской таракан *Saduria entomon* (L.), широко распространенный по эстуариям и иным солоноватоводным биотопам от Балтийского моря через Арктику вплоть до Амурского лимана, Сахалина и средней Калифорнии, обитая, кроме того, в пресных водоемах Швеции и Аляски, а также в Каспийском море.

– гигахоры размером более  $10^6 \text{ км}^2$  – главнейшие элементы океаносферы: зональные типы биомов, отдельные моря, части океанов.

Экологическая география в ее классическом виде (см. **Главу 4**) представляет одну из ветвей ландшафтно-биономической биогеографии, и экологическим хорологическим единицам соответствует топологический масштаб геосистем (рис. 36), на котором, по мнению К.М. Петрова (2001, с. 68), лежит ключ к пониманию биогеографических и экологических проблем регионального и локального масштаба. Напомню, что А.Ф. Миддендорф (Middendorff, 1875) вообще называл «зоологической географией» экологические закономерности распространения животных.

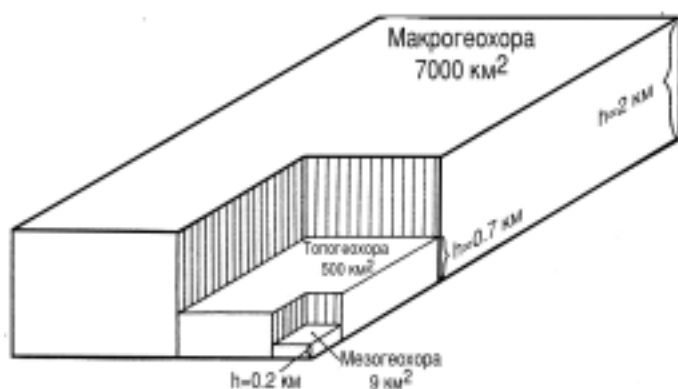


Рис. 36. Размерность топогеосистем различных рангов (из: Сочава, 1978, рис. 19).

Буквой  $h$  обозначена вертикальная протяженность топогеосистем.

В зависимости от экологических или биогеографических объектов исследования, вероятно, следует различать географическую экологию и топологическую биогеографию. Цель первой состоит в обосновании географического распространения организмов на языке главных принципов популяционной экологии и генетики и частично реализуется в так называемой «равновесной теории островной биогеографии» (MacArthur, 1972; MacArthur, Wilson, 1963, 1967). Сюда же можно отнести исследования пространственного распределения особей в пределах «кружева ареала» и индивидуального жизненного пространства (Мужчинкин, 1976 – обзор), в особенности в связи с временными масштабами популяционных исследований, обусловленных различиями в скорости размножения и динамике обилия<sup>174</sup> исследуемых популяций (см. Гиляров, 1990).

В отличие от географической экологии, экологическая география изучает распределение экологических факторов, лимитирующих распространение и обилие организмов, жизненных форм и сообществ. Топологическая экология<sup>175</sup> оперирует элементарными биоэкологическими объектами – синузиями (Gams, 1918), микрофитоценозами (Ярошенко, 1961), площадь которых измеряется квадратными дециметрами или немногими квадратными метрами, либо любыми иными частями биоценозов – «мероценозами» (Гиляров, 1965). Предмет топологической биогеографии составляют любые объекты биоценотической и биотической биогеографии (см. **Главу 2**), распределение которых изучают в топологическом масштабе геосистем. К.А. Лутаенко (2003) удачно иллюстрирует значительные различия зонально-географического состава фауны двустворчатых моллюсков в открытых участках побережья и в вершинной части Амурского залива Японского моря (рис. 37). Объект топологической биогеографии составляет также большая часть петерсеновских морских биоценозов, масштабы которых зачастую определяются лишь количеством отобранных дночерпательных проб бентоса.

Относительно высокое локальное, но низкое глобальное разнообразие мелких организмов по сравнению с более крупными (Азовский, 2003) создает дополнительные сложности в разграничении экологического и геологического распространения. Так, Г.А. Заварзин (1994) утверждает, что объектом микробной географии является не видовое разнообразие микроорганизмов и их географическая приуроченность, а соответствие ландшафта и микробного сообщества, развивающегося в нем в соответствии с климатическими и другими физико-географическими условиями. Для микроорганизмов отсутствует фактор географической изоляции и виды микроорганизмов могут развиваться в любой географической зоне, где имеется соответствующая экологическая ниша. Вместе с тем микробное сообщество и его геохимическая деятельность определяются тесным взаимодействием с географически определяемыми

<sup>174</sup> В экологии понятия «распределение» и «обилие» обычно неразделимы (Andrewartha, Birch, 1954). В любом случае особь вряд ли можно считать объектом собственно биогеографического исследования. Даже принимая во внимание субглобальные размеры индивидуальных участков отдельных особей, которые, например, у горбатого кита могут достигать 6000 км (Darling, Serchio, 1993), истинное освоение предмета биогеографических исследований начинается с представлений об устойчивом и повторяющемся, что никак нельзя отнести к распределению отдельной особи.

<sup>175</sup> Л.Г. Раменский (1938) называл экотопологией учение о внешней обусловленности различных местообитаний и жизненных сред. В таком смысле экотопология – синоним экологической географии.

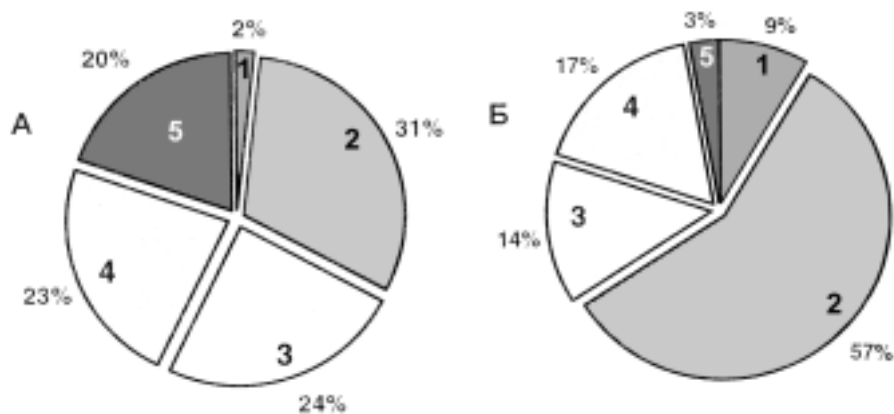


Рис. 37. Зонально-географический состав фауны двустворчатых моллюсков открытых участков побережья (А) и вершинной части (Б) Амурского залива Японского моря (из: Лутаенко, 2003, рис. 7).  
 Зонально-географические элементы: 1 – тропическо-субтропические, 2 – субтропические + субтропическо-бореальные, 3 – низкобореальные, 4 – широко распространенные бореальные + циркумбореальные, 5 – бореально-арктические

ми факторами среды. Ю.И. Чернов (1993) предлагает выделять адаптивные комплексы микроорганизмов на основе адаптационных особенностей доминирующих видов; набор и количественное соотношение адаптивных комплексов, не одинаковые в разных географических зонах, отражают особенности конкретных экосистем.

### 7.3. Экологическая биогеография в планетарном и региональном масштабах

Разумеется, нет никаких оснований ограничивать экологическую биогеографию только топологическим масштабом геосистем. Напротив, широтная зональность всех процессов, происходящих на поверхности Земли, обусловленных ее шарообразной формой и вращением вокруг своей оси при одном и том же наклоне по отношению к плоскости эклиптики<sup>176</sup> ставит определенные зоны, расположенные параллельно экватору, т. е. широтно, в разные условия нагрева и освещения Солнцем<sup>177</sup>. Широтные климатические (в первую очередь температурные) различия, наряду с вертикальной («зонарностью» – Сушкин, 1925; Ушаков, 1949) и циркумконтинентальной (Безруков, 1964) зональностью, выступают таким образом в качестве первичного фактора географической дифференциации биоты и сообществ; принципы экологической биогеографии достаточно подробно изложены А.Г. Вороновым и др. (2003, см. также предшествующие издания) и К.М. Петровым (2001, 2004а, б). Раздел экологической географии, изучающий распределение биоты и сообществ в зависимости от распределения физико-географических факторов в планетарном масштабе изучения геосистем, можно называть зональной биогеографией, в региональном и субглобальном масштабах – ландшафтно-биономической биогеографией<sup>178</sup>. Понятно, что распределением геосистем любого ранга

<sup>176</sup> Сечение небесной сферы плоскостью орбиты Земли.

<sup>177</sup> Идея широтной зональности – одна из самых старых в географии. Уже античные авторы делили земной шар тропиками и полярными кругами на пять широтных зон, как это принято и теперь. Посидоний (ок. 135 – 51 гг. до н. э.) приписывает установление этих зон Пармениду (ок. 540 – ок. 470 до н. э.) (Карра де Во, 1941).

<sup>178</sup> «Географический ландшафт воздействует на организм *принудительно*, заставляя все особи варьировать в *определённом направлении*, насколько это допускает организация вида. Здесь не место случайностям: следствия наступают с такой же фатальной необходимостью, как реакции в химии или явления в физике. ...Тундра, лес, степь, пустыня, горы, водная среда, жизнь на островах, на глубинах озёр и морей и т. д. – все это накладывает особый отпечаток на организмы. Те виды, которые в состоянии приспособиться, должны переселиться в другой географический ландшафт или вымереть» (Берг, 1922, с. 180-181; цит. по: 1977, с. 238-239). Подобным образом понимаемые «хорономические» внешние влияния занимают важное место в концепции номогенеза Л.С. Берга. Хотя в последние годы идеи номогенеза приобрели немало сторонников (см. Мейен, 1975; Красилов, 1986; Берг, 1993), в целом эта концепция противоречит эволюционному учению Ч. Дарвина (Darwin, 1859) в его современной форме – «синтетической теории эволюции» и в силу принятой ранее аксиоматики «хорономические принципы эволюции» (Гумилёв, 2001, с. 31) здесь не рассматриваются. Преимущественно физиономическое содержание понятия «географический ландшафт» (см. Главу 4) не позволяет также рассматривать его как фактор органической эволюции. Трудно не согласиться здесь с В.М. Шимкевичем (1922, с. 292-293): «...Проф. Берг рядом с понятием среды или внешних условий часто ставит еще «географический ландшафт», а иногда заменяет этим термином оба предыдущие общепринятые выражения. Конечно, в географе нежность к географическим терминам понятна, но по существу общепринятые выражения все же более широки и более удобны. Едва ли, например, удобно говорить о значении географического ландшафта для организма, паразитирующего в кишечнике другого животного».

(например, биомов в смысле Shelford, 1932) занимается собственно география геосистем как раздел физической географии.

Были разработаны формальные правила, определяющие характер влияния температуры на распространение наземных и морских организмов в умеренных широтах. Согласно «первому температурному закону» К. Мерриэма (Merriam, 1894), северная граница распространения наземных животных и растений определяется всей суммой тепла в период роста и размножения; согласно «второму закону», распространение животных и растений на юг ограничивает средняя температура короткого периода в самый жаркий период лета. Согласно «правилу Хатчинса» (Hutchins, 1947), разработанному для пойкилотермных морских животных северного полушария, выделяется четыре критических температурных уровня, определяющих сезонными температурными границами:



Рис. 38. Графическая иллюстрация правила Хатчинса (из: Голиков, Скарлато, 1972). Пояснения в тексте.

минимальные температуры выживания определяют северную границу ареала зимой; минимальные температуры размножения определяют северную границу ареала летом; максимальные температуры размножения определяют южную границу ареала зимой; максимальные температуры выживания определяют южную границу ареала летом (рис. 38). Впрочем, эти представления развивает уже Дж. Дана (Dana, 1853).

Процедура установления элементарных выделов при зонально-географическом или ландшафтно-биономическом подходе предельно проста<sup>179</sup>. Поясню ее на примере районирования Мирового океана, которое изначально (Forbes, 1844, 1851, 1859; Dana, 1852-1853, 1853; Ortmann, 1896; см. Кафанов, 1991) развивалось как зонально-географическое.

Так, на составленной в 1854 г. (Hall, 1964) «Карте распределения морской жизни преимущественно на примерах моллюсков, рыб и лучистых» для изданного А. Джонстоном второго издания «Физического атласа природных явлений» (Forbes, 1856; в первом издании атласа карта отсутствует) Э. Форбс разделяет всю поверхность суши и океана, кроме почти неизвестной в то время Антарктики, на девять субширотных «гомойозойных поясов» [homiozoic belts]: по два (северный и южный) полярных, циркумполярных, нейтральных и циркумцентральных и один центральный. Пересечение границ поясов с берегами океанов отсекает границы 26 зоогеографических провинций. Дж. Дана (Dana, 1852-1853, 1853) для определения границ широтных поясов исследует распределение «изокрим» — линий, соединяющих точки на поверхности Мирового океана, где средние температуры в течение 30 последовательных дней не опускаются ниже одной определенной величины. Пересечение границ выделенных таким образом зональных регионов с материковым побережьем на зоогеографических картах отсекает границы 64 зоологических провинций, составляющих пять фаунистических царств.

Таким образом, предварительно выделяются геосистемы планетарного или регионального (при ландшафтно-биономическом районировании) уровня, для которых устанавливается состав населяющих их биоты или сообществ. Эти составляющие впоследствии сравниваются между собой теми или иными способами (включая и самые изощренные математические методы: см. Песенко, 1982 — обзор; Кафанов и др., 2004), что позволяет «уточнить» первоначально обозначенные биогеографические границы. Проблема «порочного круга» здесь налицо (процесс доказательства априорно предзадан уже известным конечным результатом), тем не менее, такой подход остается одним из наиболее распространенных, по крайней мере в отечественной морской биогеографии (см. Семёнов, 1982). Так, «начало серьезному изучению закономерностей географического распространения [морских] водорослей, т. е. в сущности современной альгогеографии, было положено работами У. Сетчела (Setchell, 1915, 1920). Обобщив известные в то время данные по флоре различных регионов океана, Сетчелл выделил наиболее крупные флористические районы (regions) и определил географическое положение границ между ними. Считая основным фактором, определяющим распространение

<sup>179</sup> Для выделения геосистем в последнее время все чаще используют аэро-космические методы (см. например: Панфилов, 1985).

водорослей, температуру и найдя соответствие между положением флористических границ и изотермами, Сетчелл разделил прибрежную часть океана на 9 зон, ограниченных летними (августовскими в северном полушарии и февральскими в южном) изотермами воды на поверхности океана 0-10°, 10-15°, 15-20°, 20-25°, 25-30°. Идеи и положения Сетчелла оказали большое влияние на флористов, работающих с морскими водорослями, и определили дальнейшее развитие морской альгофлористики. Основным и единственно разработанным направлением морской фитогеографии стало зонально-географическое» (Виноградова, 1984, с. 3; см. также: Longhurst, 1998) (рис. 39). Зонально-географическое направление неявно доминирует также в отечественной морской зоогеографии (например: Кусакин, 1979; см. Кафанов, 2004в). Между тем, соотношение зонально-географических элементов биоты изменяется даже по сезонам в течение года (см., например: Кафанов, Федотов, 1997).

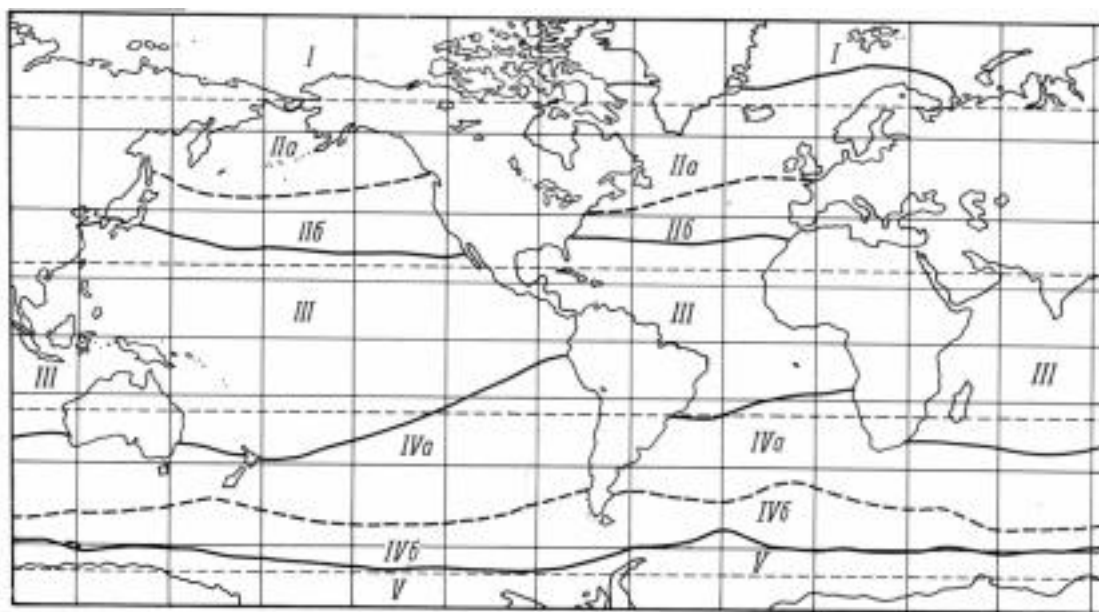


Рис. 39. Схема зонального фитогеографического районирования Мирового океана (по Зиновой, 1962, с изменениями, из: Виноградова, 1984, рис. 3).

Фитогеографические зоны: I – Арктическая, II – Бореальная с а) высокобореальной и б) низкобореальной подзонами, III – Тропическая с тропической и субтропической подзонами, IV – Нотальная с а) низконотальной и б) высоконотальной подзонами, V – Антарктическая.

Подмену биотического принципа районирования зонально-географическим хорошо иллюстрирует анализ географического распространения фауны двустворчатых моллюсков российских дальневосточных морей (Скарлато, 1981). Предварительно установленные 19 групп видовых ареалов типизируются затем с зонально-географическими регионами и «на выходе» получается схема, эклектично соединяющая в себе как биотический, так и зонально-географический принципы районирования.

При зонально-географическом (температурно-поясном) принципе районирования всегда существует опасность отождествления биотических границ с температурными и биогеографическими особенностями видов с особенностями их термотипии, усугубляющаяся отсутствием общепринятой классификации организмов по термотипии<sup>180</sup>, а следовательно и по широтным зонам (см. Несис, 1982). Так, температурный оптимум обычной комнатной мухи *Musca domestica* L. близок к 25°C (Thomsen, 1938), и по этому признаку ее следовало бы считать тропическо-субтропическим видом, хотя ареал этого вида в северном полушарии доходит вплоть до полярного круга. Собственно биогеографическая характеристика «арктический» практически всегда синонимизируется с экологическим понятием «холодноводный». Вот что, например, пишет по этому поводу К.В. Беклемишев (1982, с. 9): «...Во время 29-го рейса «Витязя» в 1959 г. З.А. Филатова обратила мое внимание на то, что моллюски, обитающие

<sup>180</sup> Ранее я (Кафанов, 1991, с. 28) предпринял попытку соотнесения фаунистических (флористических) и температурно-поясных характеристик для морской биоты северного полушария. В предложенной схеме ультратермотропными именуется тропические виды, эвтермотропными – субтропические, субтермотропными – низкобореальные, субпсихротропными – широкобореальные, эпсихротропными – высокобореальные и бореально-арктические, ультрасихротропными – высокоарктические. Понятно, что эта схема вполне применима и для морской биоты южного полушария.

на ложе океана близ Гавайских островов при температуре около 2°, должны были бы на этом основании считаться низкоарктическими, хотя, судя по карте, они живут в тропиках. Это рассуждение очень поучительно, и я предлагаю называть его «парадоксом Филатовой». Действительно, если всерьез положить в основу оценки биогеографической природы вида температуру, возникают излишние сложности. На самом деле надо исходить из точек нахождения вида. Тогда вопрос об арктической природе в данном случае и не встанет, а холодноводность вида, живущего под тропиками, экологически объяснится тем, что он обитает в глубоководных однородных холодных водах<sup>181</sup>». Хотя это было написано более 20 лет назад, смешение собственно биогеографических и экологических характеристик поныне остается обычной практикой. В частности, С.Д. Степаньянц и др. (2004), наряду с классическими взглядами на биполярные ареалы как на исключительно биогеографический феномен, предлагают идею подхода к этому понятию как к эколого-географическому, чем окончательно запутывают концепцию происхождения амфитропических дизъюнкций и сущность самого понятия «биполярное распространение».

С позиций биогеографа географического направления не вызывает сомнений утверждение, что биогеографический анализ должен начинаться с анализа распределения физико-географических факторов, и Л. Дайс (Dice, 1922) вводит понятие «биотическая область» для классификации условий среды, ограничивающих распространение животных и растений. В.Г. Гептнер (1936) считает экологическую зоогеографию частью зоогеографии каузальной, а В.И. Блануца (1993) предпринимает попытку обобщить отечественный и зарубежный опыт экологического районирования территорий. Классический пример экологической географии дает А. Декандоль (Candolle, 1855), который во второй книге 1-го тома своей «Ботанической географии» подробно, с приложением карт ареалов, прослеживает границы распространения европейских растений в связи с температурными условиями их обитания. В соответствии с подобной установкой первичные эколого-географические выделы определяются контурами соответствующих геосистем. Они затем «охарактеризовываются» биотой, биоценозами, растительностью или животным населением. Сравнение биологических характеристик изначально установленных геосистем с помощью различных индексов сходства и других биостатистических методов результируются далее в схемы «биогеографического» районирования, в которых выделенным геохорам вполне соответствуют определенные биохоры.

Впрочем, в понятие «экологической биогеографии» иногда вкладывается более глубокий смысл. Р. Гессе (Hesse, 1924, S. 6), например, пишет по этому поводу: «...Историческая (генетическая) зоогеография пытается объяснить сегодняшнее распространение животных событиями, происходившими в истории Земли; она исследует *гомологии* в распространении животных<sup>182</sup>. ... *Аналогии* в животном населении сходных местообитаний требуют, напротив, не

<sup>181</sup> Глубину обитания и связанное с ней понижение температуры в этом случае, очевидно, нужно рассматривать как комплекс экологических факторов, действующих на топологическом уровне экологической географии. З.И. Кобякова (1956), например, полагает, что фаунистические (по десятиногим ракам) и гидрологические различия прибрежной (до глубины 30-40 м) и глубоководной зон зал. Анива (южный Сахалин, Охотское море) дают основания для отнесения их к двум разным зоогеографическим провинциям. Наряду с ослаблением температурной поясности резкий вертикальный градиент видового богатства и значительная доля эврибатных видов с широкими ареалами приводят к «упрощению широтной зональности» с увеличением глубины (подробнее см. Зезина, 1985). Вместе с тем наблюдается существенное совпадение границ зоогеографических областей и провинций, установленных по распределению литоральной, сублиторальной и батимальной фаун (Кафанов, 1991). В частности, А.Н. Миронов (1985) предложил аргументированную схему общего фаунистического членения шельфа и склона Атлантического океана: океаническое дно на глубинах до 3000 м разделено им на 13 провинций, из которых 11 состоят из приконтинентальных и океанических регионов меньшего ранга — округов; в 6 провинциях содержится по одному, в 5 — по два океанических округа. Все это указывает на то, что для населения шельфа и континентального склона, вопреки широко распространенному мнению (Гурьянова, 1972), раздельное фаунистическое районирование оказывается излишним. Данный вопрос имеет принципиальное значение при создании единой схемы флоро-фаунистического районирования для океанической бентали и пелагиали. «Упрощение широтной зональности» наблюдается и в последней, что обусловлено большой пассивной или активной вагиальностью представителей планктона и нектона. В то же время большинство донных организмов в индивидуальном развитии проходит пелагическую стадию, и закономерности пространственной дифференциации обитающих на дне видов в значительной степени обусловлены распространением личинок (пропагул), периодически появляющихся в водной толще. Так или иначе, но границы основных единиц (областей и провинций) биогеографического районирования Мирового океана, принимаемых для бентоса, нектона, фито- и зоопланктона, в целом совпадают (см. Беклемишев, 1969; Сёмина, 1974; Беклемишев и др., 1977; Несис, 1982; Парин, Несис, 1986; Парин, 1988). Создание единой схемы биотического районирования Мирового океана в таком случае может базироваться на подходе, предложенном А.Н. Мироновым (1985) (рис. 40). Разумеется, это не препятствует установлению самостоятельных областей для абиссальной, ультраабиссальной и гидротермальной фаун. Для последней (Гидротермальная область) уже предпринимаются попытки биогеографического районирования (Newman, 1985; Миронов и др., 2002a).

<sup>182</sup> Подобный же смысл в историческую биогеографию вкладывают и некоторые современные авторы (например: Моггоне, 2001).



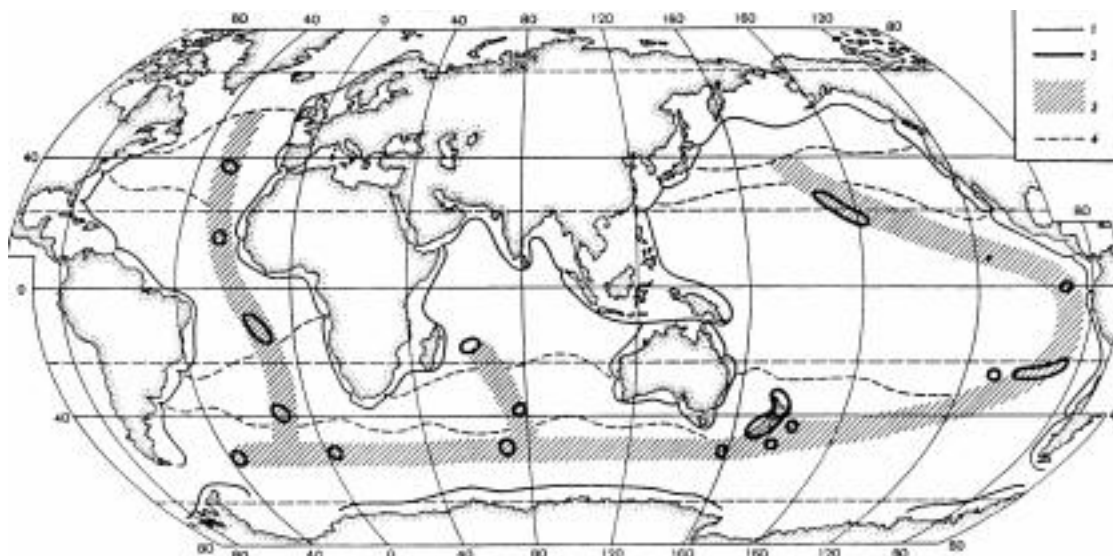


Рис. 40. Гипотетическая схема фаунистического районирования сублиторали и верхней батиали Мирового океана (из: Миронов и др., 2002а, рис. 11, сноска<sup>181</sup>).

1 – фаунистические границы между субконтинентальными и океаническими субординатными регионами (по Миронову, 1989); 2 – границы океанических экзотических регионов; 3 – зона расположения океанических экзотических регионов, которая одновременно служит пределом распространения для западных и восточных панталассных таксонов; 4 – зимние (февраль и август) изотермы поверхностных вод 10 и 20° С (по Степанову, 1974); предполагается, что к этим изотермам приурочены фаунистические границы между океаническими субординатными регионами.

исторического объяснения, но экологического способа рассмотрения. *Экологическая зоогеография* рассматривает животных в зависимости от условий их области жизни, от их приспособлений к окружающей среде, безотносительно к географическому положению этих областей жизни, расположены ли они в Америке или в Африке, на северном или на южном полушарии» [«So versucht die *historische* (genetische) *Tiergeographie* die Entstehung der heutigen Tierverbreitung im Laufe der Erdgeschichte zu ergründen; sie verfolgt die *Homologien* innerhalb der Tierverbreitung. ...Die *Analogien* in der tierischen Bewohnerschaft ähnlicher Lebensstätten finden dagegen ihre Erklärung nicht durch die historische, sondern durch die ökologische Betrachtungsweise. ...Die *ökologische Tiergeographie* betrachtet die Tiere in ihrer Abhängigkeit von den Bedingungen ihres Lebensgebiets, in ihrem «Angepaätsein» an ihre Umwelt, ohne Rücksicht auf die geographische Lage dieses Lebensgebiets, mag es in Amerika oder Afrika, auf der Nord- oder auf der Südhalbkugel gelegen sein»]. Поскольку под гомологией нужно понимать закономерности преемственного развития, а под аналогией – закономерности общности функций, зависящие не от преемственного развития, а от общих требований среды, ясно, что экологическая география у Р. Гессе – это география жизненных форм, являющаяся частью ландшафтно-биономической биогеографии (см. **Главу 4**). Далее Р. Гессе вводит понятие географического викариата: «Соответствующие виды одного рода или подвиды одного вида представляют друг друга в обеих [сравниваемых] фаунах, тем что они живут в сходных местообитаниях, но никогда не встречаются вместе в достаточно большой, хорошо ограниченной области: они «*викарируют*»» [«Die entsprechenden Arten einer Gattung oder Unterarten einer Art vertreten einander in den beiden Faunen, indem sie an ähnlichen Örtlichkeiten in gleicher Weise leben, kommen aber nie in einem größeren, gut begrenzten Gebiet nebeneinander: sie «*vikariieren*»»] (Hesse, 1924, S. 73). Географический викариат ярко проявляют и надвидовые таксоны (вспомним хотя бы австралийских сумчатых и их голарктических аналогов, относящихся к совершенно разным филогенетическим группам)<sup>183</sup>. Хорошо известно, что экологически сходные типы растительности и животного населения могут формироваться на совершенно различной флористической и фаунистической основе.

<sup>183</sup> Здесь следует критически откомментировать характеристики надорганизменных биологических систем, относящихся к разным иерархическим последовательностям (Миронов, 2004). Так, к числу «совмещаемых в пространстве» биосистем А.Н. Миронов (l. c., табл. 1) относит популяции, виды и надвидовые таксоны, а к числу «не совмещаемых в пространстве» – биоценозы и биотические комплексы. На самом деле, пелагические биоценозы и биоты вполне совмещаемы в пространстве (Беклемишев, 1969), и единственно «не совмещаемыми в пространстве» нужно, пожалуй, считать, разумеется, за исключением всей биостромы (геомериды), лишь географически викарирующие жизненные формы.

#### 7.4. Экологическая и историческая биогеография

Хотя ведущая роль экологических факторов в биогеографической дифференциации геомериды не подвергается сомнению, уже классики экологической биогеографии отмечали, что без рассмотрения исторических причин невозможно понять особенности географического распространения растений и животных. «Распределение организованных существ по планете зависит не только от очень сложных климатических условий, но также от геологических причин, которые нам полностью неизвестны, так как они имеют отношение к первичному состоянию нашей планеты» [«La distribution des êtres organisés sur le globe dépend non-seulement de circonstances climatiques très-compliqués; mais aussi de causes géologiques qui nous sont entièrement inconnues, parce qu'elles ont rapport au premier état de notre planète»] (Humboldt, 1820, p. 429). Й. Скоу (Schouw, 1822; цит. по: 1823а) четко различал «географию растений» и «историю растений», К. Вильденов (Willdenow, 1792; цит. по: 1798) – флористическую, экологическую и историческую географию растений, а К.Ф. Рулье (1852) – экологическую и эволюционную зоогеографию<sup>184</sup>.

Аналогичный подход характерен и для начальных этапов становления морской биогеографии: «Причины, которые, вероятно, определяют особенности горизонтального распределения видов на западном побережье Великобритании. Главными из них являются, – во-первых, влияние и распределение существующих океанических течений; и во-вторых, геологические изменения, которым регион подвергался со времени, предшествовавшего третичной эпохе, и в течении ее. Первая [причина] – климатическое влияние, действующее в соответствии с его регулированием температуры моря; вторая, геологическое влияние, действие которой проявляется вплоть до существующей эпохи» [*Causes which seem to determine or to have determined the peculiarities of the horizontal distribution of species on the western coast of Great Britain. These seem to be mainly, – first, the influence and distribution of existing oceanic currents; and secondly, the geological changes which the region has undergone since tertiary epoch, and during the last term of that epoch. The first is the climatal influence, acting by its regulation of the temperature of the sea; the second, a geological influence, the action of which, so far as the present epoch is concerned whilst under review, has passed away*] (Forbes, 1851, p. 261).

Вместе с тем биогеографии, как и географии в целом (см. Марков, 1947), не удалось избежать противопоставления друг другу экологического и исторического направлений. Во многом это было обусловлено авторитетом известного немецкого географа А. Геттнера (Hettner, 1903, 1927; рус.: Геттнер, 1930), резко разграничивавшего географические и исторические науки и считавшего что предмет географии составляют собственно пространственные характеристики. В зоогеографии одним из наиболее последовательных сторонников этой точки зрения был П.П. Сушкин (1925), считавший, что единственно последовательным и применимым всюду методом должно считаться построение зоогеографических делений на основе современного распространения организмов<sup>185</sup>. Сходные взгляды позднее высказывает И.П. Лаптев (1960), считающий, что разнообразие видов определяется разнообразием природных условий и роль исторических факторов в современном распространении видов, особенно на ограниченной территории, не велика. Попытки «изгнания историзма из биогеографии» достаточно подробно критически рассматривает О.Л. Крыжановский (1976б).

В.Б. Сочава (1944б) подчеркивает искусственность деления географии растений на историческую и экологическую. С этим, пожалуй, можно согласиться, имея лишь в виду, что современные исторические факторы тоже имеют свою историю, и оппозиция «экологическое-историческое» сводится в конечном счете к подчеркиванию двух различных аспектов единого целого: процесса развития сообществ и биоты, детерминированного экологически, но развертывающегося во времени (Gray, 1989), причем в разных масштабах пространственно-

<sup>184</sup> Д.Н. Кашкаров (1938, с. 24) считает, что «зоо- или фитогеография начинаются там, где кончается экология».

<sup>185</sup> Впрочем, П.П. Сушкин не был вполне последователен в этой позиции. Несколькими годами ранее он пишет: «В пределах своей старой родины животное удерживается не только географическими и климатическими преградами, но и всею жизненной обстановкой. Долгими веками, в ряде поколений, приспособился к этому комплексу условий существования и организм животного, и та совокупность его проявлений, которые мы называем инстинктами. За пределами своей области животное встречает и другую обстановку, и других врагов и – что может быть самое главное – встречает конкурентов в лице видов, которые здесь занимают то же самое место в экономике природы, в ее установившемся равновесии. Благодаря этому лишь медленно совершается взаимное проникание, как бы просачивание двух фаун, столкнувшихся после того, как пали географические преграды, их разделявшие» (Сушкин, 1921. с. 11). Таким образом, полностью исключить влияние исторических факторов П.П. Сушкину все же не удается.

временных изменений (рис. 41). Эту идею прекрасно резюмирует Э. Пианка (Pianka, 1973; цит. по: Пианка, 1981, с. 25): «Почему перелетные птицы летят на юг осенью? ...Ответ физиолога касается *механизма*, с помощью которого факторы внешней среды *непосредственно* воздействуют на миграционное поведение, тогда как ответ эволюциониста касается *стратегии*, позволяющей отдельным птицам оставлять наибольшее число потомков в условиях *долгосрочных* повторяющихся изменений внешней среды (например, в соответствии с высокой смертностью зимой). Различие данных ответов — это различие во взглядах исследователей, мыслящих в разных масштабах времени: в «экологическом» (сегодняшнего дня) или в «эволюционном» (геологического времени). Ответ физиолога на уровне его научного подхода является в такой же степени полным, как на другом уровне ответ эволюциониста.» Э. Майр (Mayr, 1961) назвал эти два подхода в биологии подходами «Как?» и «Почему?». Их именуют также «функциональными» и «эволюционными» объяснениями или «непосредственными» и «конечными» факторами, оказывающими влияние на то или иное событие. Ни один из этих подходов, по мнению Э. Майра, нельзя считать правильным; по-настоящему полный ответ на любой вопрос должен включать оба подхода, хотя часто только первый может быть подвергнут непосредственной проверке. Эти два взгляда на биологические явления не исключают друг друга; экологические проблемы часто бывает выгодно рассмотреть в эволюционном аспекте, точно так же эволюционные проблемы оказывается полезным проанализировать с точки зрения экологии.

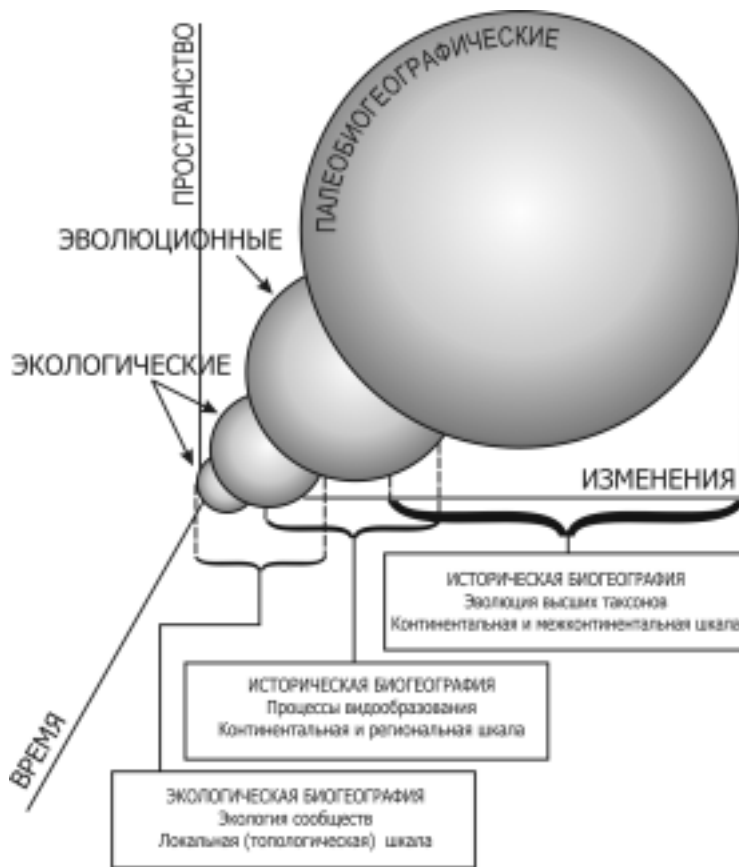


Рис. 41. «Биогеографические процессы могут изучаться в отношении трех главных направлений, тесно взаимосвязанных в шкалах пространства, времени и изменений» (no Blondel, 1986 из: Blondel, 1987, fig. 1).

Несмотря на очевидную связь экологической и исторической биогеографии<sup>186</sup>, унифицированный подход к биогеографическому исследованию возможен только при условии отказа от чисто хронологических представлений, всегда в той или иной мере связанных с идеей «абсолютного пространства», в пользу структуралистских моделей, опирающихся на филогенетическую трактовку детерминизма (Smith, 1989). Поэтому в методологическом отношении выделение экологической и исторической биогеографии в качестве относительно самостоятельных направлений общей биогеографии вполне оправдано. Каждое из этих направлений обладает собственными объектами, предметом и методами исследований и оперирует в разных пространственно-временных шкалах, причем с увеличением пространственно-временной шкалы увеличивается роль исторического при объяснении распределения биоты и таксонов. Большинство современных англоязычных авторов понимает под биогеографией именно историческую ее составляющую, особенно, если иметь в виду современную викариантную парадигму биогеографии (см. Главу 6). В биогеографии выделяются по крайней мере 9 основных исторических подходов, оперирующих по меньшей мере 30 более или менее самостоятельными методическими приемами (Crisci, 2001).

Самостоятельный раздел исторической биогеографии составляет биогеография филогенетическая или география видообразования. Становление последней Э. Майр и др. (Mayr et

<sup>186</sup> Э. Коннор (Connor, 1980, title), рецензируя «Биогеографию» Э. Пилу (Pielou, 1979), вообще образно определяет эту науку как «брачный союз» [марьяж, хотя точнее — мезальянс] между экологией и историей Земли.

al, 1953, рус.: 1956) связывают с именем Л. фон Буха (Buch, 1825): «Особи одного рода, расселяясь по континенту, движутся к отдельным местам, образуют (вследствие различий в местности, пище и почве) варианты, которые благодаря своей разобщенности (географической изоляции) не могут скрещиваться с другими вариантами и вернуться, таким образом, к исходному типу. В конце концов эти варианты становятся постоянными и превращаются в самостоятельные виды» (цит. по: Майр и др., 1956, с. 24). Весьма сходные взгляды были высказаны А.А. Каверзневом полстолетием ранее (Kawersniew, 1775; рус. Каверзнев, 1778, 1952; см.: Райков, 1946, 1952).

Последовательная разработка учения о роли географической изоляции для видообразования принадлежит М. Вагнеру (Wagner, 1868, 1870, 1889). Она завершилась стройной концепцией аллопатрического видообразования (Cain, 1954, рус.: Кэйн, 1958; Мауг, 1963; рус.: Майр, 1968; Завадский, 1968), хотя, вероятнее всего, признание последнего единственным способом изоляции является чрезмерной идеализацией. Признание изоляции одним из ведущих механизмов видообразования приводит к нескольким альтернативным хронологическим моделям видообразования. Согласно наиболее популярной перипатрической [peripatric] модели (Maug, 1951, 1954), которую У. Браун (Brown, 1987) называет также «центростремительной» [centrifugal speciation], наиболее отчетливые изоляты обнаруживаются обычно на периферии видового ареала и дают начало подвидам (Семёнов-Тян-Шанский, 1910). Максимумы видового богатства в этом случае определяются преимущественно экологически благоприятными местообитаниями, где концентрируется большинство дивергировавших видов. Однако в последние годы важное значение придается так называемому «центробежному видообразованию» [centrifugal speciation]<sup>187</sup> (Briggs, 1999a,b, 2000; Chan, Moore, 1999; Gavrilets et al., 2000a, b; Vilenkin, Chukatunov, 2000; Grant, Leslie, 2001; Rosenzweig, 2001; Abegg, Thierry, 2002; Glazier, Eckert, 2002), согласно которому наиболее отчетливые изоляты формируются в центральных частях видового ареала, определяющих максимумы видового богатства. В целом же «центробежная» и «центростремительная» модели видообразования не исключают одна другую. В частности, это убедительно показывает простая двумерная компьютерная модель, согласно которой концентрация видов-потомков не обязательно оказывается максимальной в центрах происхождения (Dragomirescu, Bănărescu, 1992).

Наиболее отчетливо альтернатива двух хронологических моделей видообразования проявляется при попытке объяснения причин исключительно высокого видового богатства континентальной и морской биоты в Индо-Полинезийской провинции Индо-Вестпацифической [Индо-Малайской – по М. Udvardy, 1975] биогеографической области (рис. 42): модель аллопатрического видообразования, кажется, не может объяснить этот феномен. Возможно, противоречие снимается, если Индо-Полинезийскую провинцию, а именно треугольник, ограниченный п-овом Малакка, Филиппинскими островами и Новой Гвинеей, рассматривать не как первичный центр эволюционной радиации (см. Briggs, 1995), но как реликт палеогеновой Индо-Средиземноморской провинции Тетиса (Arambourg, 1927; Ekman, 1932, 1934, 1935, 1953; см. Kafanov, 2001).

Продолжая традиции «генеогеографии» А.С. Серебровского (1928), бурно развивается «филогеография», новое междисциплинарное направление исследований на стыке генетики, молекулярной биологии, классической популяционной биологии и биогеографии. Удобный рабочий термин «внутривидовая филогеография» [intraspecific phylogeography] был предложен для замены многословных описаний при наблюдении географического распределения генных филогений по ареалу вида (см. Avise, 2000).

Согласно Р. Гессе (Hesse, 1924, S. 7), «результаты исторический и экологической зоогеографии взаимно друг друга ограничивают; однако надежность высказываний обеспечивается различием постановки вопросов и разными методиками этих двух отраслей каузальной зоогеографии» [«Die Ergebnisse der historischen und der ökologischen Tiergeographie ergänzen sich gegenseitig; aber mit der Verschiedenheit ihrer Fragestellung ist auch die Methodik dieser beiden Zweige der kausalen Tiergeographie und die Sicherheit ihrer Aussagen ungleich»]. Далее Р. Гессе отмечает, что

<sup>187</sup> (Brown, 1957). Представления о «центростремительном» и «центробежном» отборе, которые ныне именуют соответственно более привычными терминами «стабилизирующий» и «дестабилизирующий отбор», развивал Дж. Симпсон (Simpson, 1944, рус.: 1948).

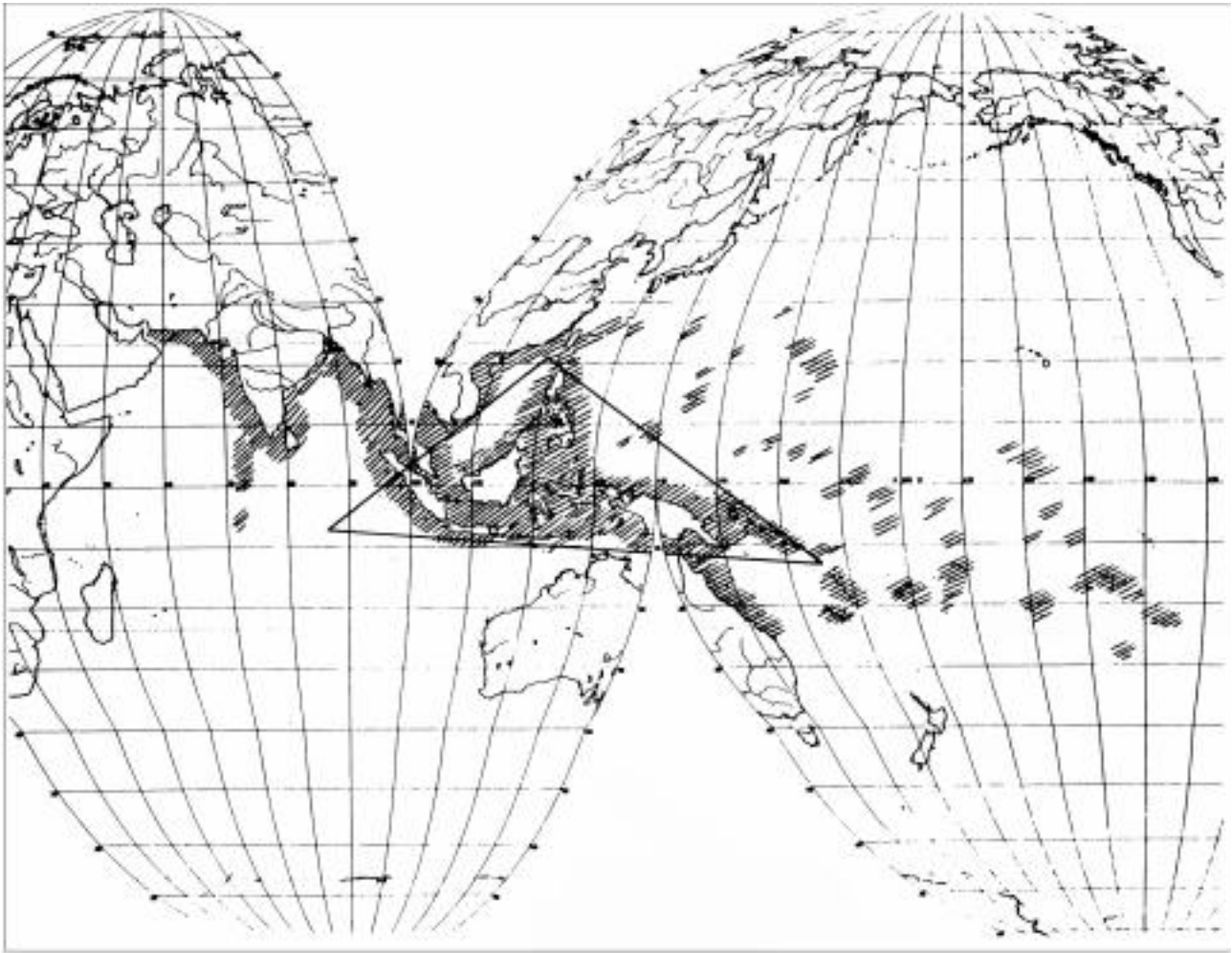


Рис. 42. «Восточноиндийский центр эволюционной радиации, показанный как треугольник в пределах Индо-Полинезийской провинции (заштрихована) Индо-Вестпацифической области»  
(из: Briggs, 1995, fig. 56).

историческая зоогеография вынуждена обращаться ко многим прямо не проверяемым гипотезам, тогда как экологическая зоогеография может оперировать точными данными<sup>188</sup>.

Невозможность объяснения современного распространения растений и животных только современными экологическими факторами явно подтверждается отсутствием корреляции между степенью вагильности организмов (способности к преодолению экологических барьеров) и границами биогеографических выделов разного ранга. Принятые А. Уоллесом (Wallace, 1876) и сохраняющие свое значение до сих пор зоологические области Ф. Склейтепа<sup>189</sup>, установленные на основании распределения птиц (Sclater, 1858) и млекопитающих (Sclater, 1874; Sclater, Sclater, 1899), двух групп, существенно различающихся по степени вагильности, совпадают. Границы биогеографических выделов разного ранга, установленные для бентосной биоты тихоокеанского побережья Северной Америки, также совпадают для представителей таксономических групп, резко различающихся по степени вагильности (см. Кафанов, 1991, табл. 5). Наконец, мхи и папоротники, мельчайшие споры которых способны переноситься ветром на громадные расстояния, отличаются не большей космополитностью, чем цветковые растения (Christ, 1910; Herzog, 1926). Поэтому вряд ли справедливо заключение о том, что с позиций исторической биогеографии наиболее интересны организмы, обладающие наименьшей вагильностью (Беклемишев, 1970, с. 181), хотя оно кажется очевидным для биогеографии экологической.

<sup>188</sup> «Историк может похвалиться важностью и разнообразием описываемых им событий; но, сознавая несовершенства своего труда, он нередко должен в этом винить неполноту самих источников» (Гиббон, 1824, с. 264). Однако исторические реконструкции могут быть не разовым построением, а повторяющейся (рекурсивной, итеративной) процедурой, последовательно приближающей к согласованию доступные факты и эмпирические обобщения (Мейен, 1984, с. 24).

<sup>189</sup> Попытки их пересмотра (например: Grehan, 1988b) пока не выглядят достаточно убедительными.

Здесь естественным образом встает вопрос о возможности единого биотического районирования для представителей разных таксонов. С одной стороны, история и закономерности расселения каждого достаточно крупного таксона специфичны, поэтому схемы биогеографического районирования для разных таких таксонов должны существенно различаться (Лаптев, 1940; Бельшев, 1969, 1985; Старобогатов, 1970; Несис, 1982; Песенко, 1991а; и др.). С другой стороны, орнитогеографическое членение земного шара Ф. Склейтиера (Sclater, 1858) в последующем было подтверждено данными по распространению млекопитающих (Sclater, Sclater, 1899) и почти в неизменном виде сохранилось в схеме зоогеографического районирования суши А. Уоллеса (Wallace, 1876), сохраняющей свое значение и поныне. Математические методы анализа распространения бабочек, птиц и летучих мышей показали возможность единого зоогеографического районирования Индо-Австралийской области (Halloway, Jardine, 1968).

«Необходимо понять, что система фаунистических областей отражает осредненный результат распространения, это наиболее удачное среднее из всех разнообразных сочетаний распространения различных животных, которое могло быть разработано зоогеографами. Фаунистическая область не является каким-то единым образом, которому бы точно соответствовали многие различные группы животных. Уоллес знал это. Правда, он преувеличивал четкость границ некоторых областей, но он понимал, что фаунистические области это результат разного распространения разных животных» (Darlington, 1957; цит. по: Дарлингтон, 1966, с. 351). Разумеется, сопоставление схем биогеографического распространения разных таксонов может составить предмет частного биогеографического исследования, однако совершенно понятно, что тезис Ф. Дарлингтона вполне вытекает из природы биотических комплексов и биотических границ (см. **Главу 2**). Пока мне трудно привести пример, касающийся конкретных биот, хотя здесь достаточно ограничиться и примером конкретных флор, каждая из которых включает виды разного геологического возраста, разной филетической судьбы и разных способностей к распространению. Все конкретные флоры, однако, четко разграничены хронологически и маркированы синператами. В качестве очевидного возражения здесь напрашивается несопоставимость схем фаунистического и флористического районирования Земли, особенно выраженные на территории Африки (см. например: Воронов и др., 2003). Одной из причин такого несоответствия может служить то, что флористическое районирование изначально основывалось преимущественно на распространении сосудистых, главным образом покрытосемянных растений, хотя совершенно очевидно, что географическое распространение таксонов явно коррелирует с их филогенетическим уровнем (Чернов, 1988). Эта закономерность вполне принималась уже А. Декандалем: «Средний ареал видов тем меньше, чем более высокую, более развитую, или, как часто говорят, более совершенную организацию имеет класс, к которому относятся эти виды» (Candolle, 1855, p. 499; цит. по: Микулинский и др., 1973, с. 115). С привлечением для более широкого анализа и других групп растений (моховидных, лишайников и водорослей), отличающихся в целом большей вагиальностью, расхождения между флористическим и фаунистическим районированием суши могут оказаться менее впечатляющими. Как отмечено Л.Н. Васильевой (1973) и позднее поддержано другими микологами, видовые ареалы высших грибов-базидиомицетов, подобно ареалам мхов и лишайников (Лазаренко, 1939; Окснер, 1974), обычно соответствуют ареалам не видов, а родов семенных растений.

«Распространение отдельных групп растений показывает нередко больше сходства с распространением известных животных, чем с распространением других растений; следовательно, если вообще возможно установление естественных областей, пригодных для всех групп животных, то они должны быть пригодны и для растений» (Пузанов, 1938, с. 9). Так или иначе, но в последние годы, особенно в связи с разработкой схемы размещения природных резерватов, четко наметилась тенденция к единому флоро-фаунистическому районированию (Dasmann, 1972, 1973а, b; Biotic..., 1974; Udvardy, 1975; Второв, Дроздов, 1978), и М. Удварди (Udvardy, 1975) устанавливает 8 единых флоро-фаунистических царств [realm, вместо kingdom флористов] для суши и континентальных вод: Палеарктическое, Неоарктическое, Афротропическое, Восточное (Индо-Малайское), Австралийское, Неотропическое, Антарктическое и Океанийское (рис. 43), включающих 227 биогеографических провинций (Udvardy, 1984)

Объекты биотической биогеографии, таксоны и биоты, в любом случае являются продуктом прошлой истории всего комплекса изменявшихся экологических условий и адаптаций к ним<sup>190</sup>. Эта история обеспечивает существование «биологических комплексов»

<sup>190</sup> «Термогеография, развертывавшаяся во времени, создает биогеографические регионы» [*Thermogeography over time creates biogeographic regions*] (Adey, Steneck, 2001, title).

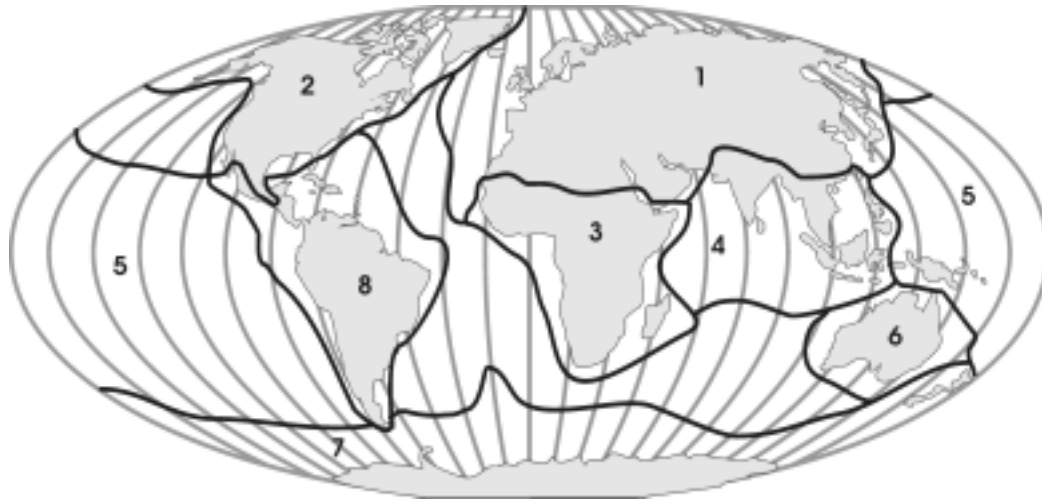


Рис. 43. Биogeографические царства [realms] суши (из: *Udvardy, 1975*): 1 – Палеарктическое, 2 – Неоарктическое, 3 – Афротропическое, 4 – Индо-Малайское, 5 – Океанийское, 6 – Австралийское, 7 – Антарктическое, 8 – Неотропическое.

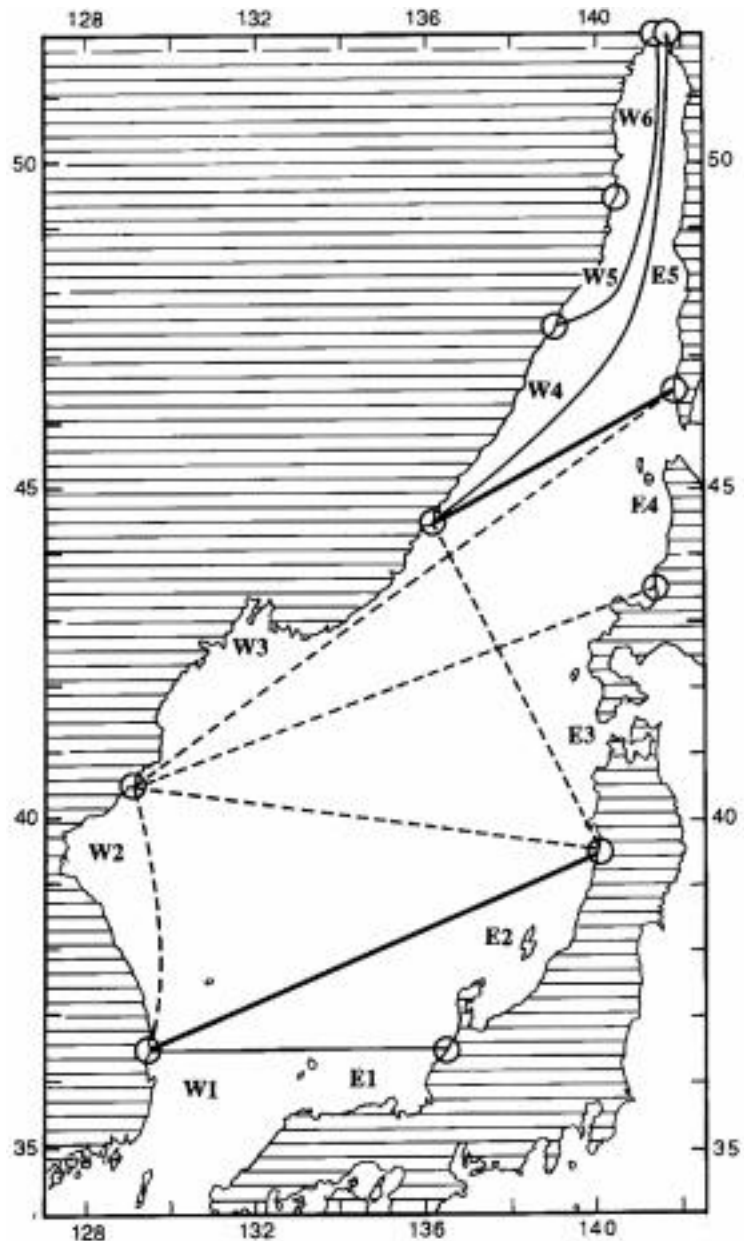


Рис. 44. Принципиальная схема икhtiофаунистического районирования Японского моря, построенная по распределению синперат и асинперат (из: *Kafanov et al., 2000, fig. 8*). Светлыми кружками обозначены границы фаунистических выделов. Везде, где это возможно, границы выделов соединены прямыми линиями, толщина которых соответствует степени фаунистической обособленности выделов. Фаунистически наиболее сходные выделы на крайнем севере и юге моря не разграничены. Пунктирными линиями в центральной части моря нанесены все возможные альтернативные варианты членения акватории на отдельные участки.

Провинции:

- W<sub>1</sub> – Южнокорейская,
- W<sub>2</sub> – Восточнокорейская,
- W<sub>3</sub> – Приморская, W<sub>4</sub> – Североприморская,
- W<sub>5</sub> + W<sub>6</sub> – Северояпономорская,
- E<sub>1</sub> – Среднехонсуская, E<sub>2</sub> – Уецунская,
- E<sub>3</sub> – Сангарская, E<sub>4</sub> – Сояская,
- E<sub>5</sub> – Западносахалинская.

А.Н.Бекетова (1896)<sup>191</sup>, «закон относительного постоянства местообитаний» (Drude, 1876)<sup>192</sup> и вообще «ригидность» (консерватизм) ареалов (Hultén, 1937). Именно поэтому схемы биотического районирования (рис. 44), как правило, отличаются большей дробностью в сравнении со схемами современного экологического (биоклиматического) районирования (рис. 45).

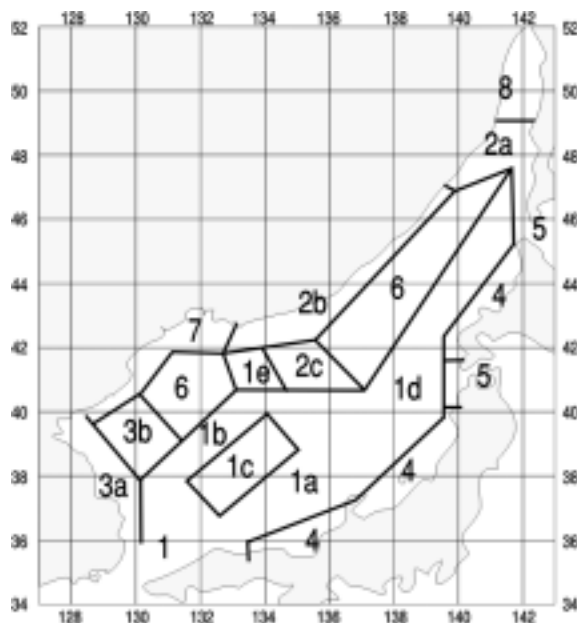


Рис. 45. Биоокеанографические зоны Японского моря (из: Bobkov, 2001, fig. 1): 1 – система Цусимского течения (1a – главный поток Цусимского течения; 1b – Восточнокорейское течение; 1c – воды, образованные внутренним потоком Цусимского течения в результате динамической нестабильности последнего; 1d – растягивание главного потока Цусимского течения на ветви – Цугару, Лаперуза, или Соя, и Татарского пролива; 1e – западная ветвь Цусимского течения, отклоняющаяся от Восточнокорейского течения), 2 – система Приморского течения (2a – Лиманное, или Шренка, течение; 2b – главный поток Приморского течения; 2c – Южноприморское течение), 3 – прибрежные воды Кореи (3a – Северокорейское течение; 3b – трансформированные воды), 4 – прибрежные Японии (вторичные водные массы), 5 – воды проливного режима, определяемые преимущественно интенсивностью водообмена между Японским морем и прилежащими акваториями Охотского моря и северо-западной Пацифики, 6 – зона смешения, 7 – воды зал. Петра Великого, 8 – воды северной части Татарского пролива.

## 7.5. Биохоры и эндемизм

Закон Бюффона, согласно которому поверхность Земли подразделена на несколько биогеографических регионов, отделенных друг от друга узкими или широкими границами (см. Главу 6)<sup>193</sup>, прямо опирается на концепцию «центров происхождения», где должны были возникать таксоны, свойственные только этим регионам. Каждый такой регион рассматривался А. Уоллесом (Wallace, 1876) как арена для эволюции под воздействием естественного отбора. Таким образом в биогеографию был введен филогенетический принцип. В соответствии с ним Р. Лидеккер (Lydekker, 1896) на основании распространения млекопитающих выделил

<sup>191</sup> Группа растений, распространение которых определяется суммой внешних условий, к которым тот или иной вид растения приспособился в процессе своего исторического развития.

<sup>192</sup> Й. Шмитхюзен (Schmithüsen, 1961; цит. по: Шмитхюзен, 1966, с. 74), цитируя О. Друде, следующим образом интерпретирует этот закон: «Многие растения, особенно вблизи границ своего ареала, путем перемены местообитания выдают причину прекращения своего распространения в определенном направлении. Так, северные растения или растения высокогорных районов ищут в теплых пограничных районах своего ареала влажную тень лесов, что указывает на то, что увеличение инсоляции и возрастающая в связи с этим транспирация препятствуют их произрастанию; с другой стороны, можно наблюдать, как, например, растения, которые в северо-западной Германии имеют северо-западную границу произрастания, стремятся в самых крайних, выдвинутых к северо-западу пограничных точках найти сухие и жаркие, открытые солнечным лучам местообитания, благодаря чему попадают в условия, близкие к привычным им условиям континентального климата. Так в каждой области в условиях локальной конфигурации местности повторяются виды климата, имеющие широкое распространение в другой области». К проявлениям этого закона нужно отнести хорошо известные морским биогеографам явления «вертикальной субмергенции» – увеличения нижних пределов вертикального распределения таксонов на южных оконечностях ареалов (Ekman, 1935, 1953).

<sup>193</sup> Дж. Бриггс (Briggs, 1995, p. 3), на мой взгляд без достаточных оснований, приписывает авторство концепции естественных биотических регионов Й. Форстеру (Forster, 1778).



на поверхности Земли три «геи»: Нотогею – центр развития сумчатых и однопроходных, Неогейю – центр развития неполнозубых и Арктогею – центр развития большей части плацентарных. В российской литературе аналогичный подход последовательно развивал В.Л. Бианки (1918) и, позднее, менее успешно, Ю.А. Мекаев (1987).

Появлению закона Бюффона предшествовал весь опыт классической географии, главной задачей которой было описание новых территорий. Непременной частью такого описания было также описание неизвестных форм растений и животных. При этом оказывалось, что некоторые формы характерны только для определенных местонахождений [habitation, patria], которые могли сильно различаться по размерам (например, Австралия и о-в Св. Елены). Такие формы впоследствии стали называть «эндемиками» (или, что этимологически более правильно, «эндемами»).

Г. Нелсон (Nelson, 1978, p. 284) приписывает авторство термина «эндемичный» О.П. Декандолю (Candolle, 1820). Однако, Ж. Бернарди (Bernardi, 1982) подробно разбирающий историю понятий «эндем» и «эндемичный», показал, что дело обстоит не так просто. Согласно К. Фаварже (Favarger, 1969) и Р. Шнеллю (Schnell, 1970. P. 99), термин «эндемичный» заимствован О.П. Декандолем (Candolle, 1820) из медицинского лексикона<sup>194</sup> и обозначает рода и семейства растений, ограниченные в своем распространении единственной территорией. В то же время, согласно М. Рикли (Rikli, 1949. S. 1029) и К. Фаварже (Favarger, 1969), А. Декандоль (Candolle, 1855) употреблял понятие «эндемичный» в отношении видов, имеющих малые ареалы<sup>195</sup>. Авторитет отца и сына Декандолей послужил тому, что двойственность понятий «эндем» и «эндемичный» сохраняется вплоть до настоящего времени.

Употребление понятий «эндем» и «эндемичный» в отношении таксонов, занимающих небольшие ареалы (например: Крыжановский, Старобогатов, 1974), наталкивается на существенные логические сложности. Во флоре России, например, известно значительное число узколокальных эндемов, ареалы которых лишь немногим превышают площади типовых местонахождений или же вообще совпадают с последними: *Artemisia senjavinensis* Bess., *Cancrinia krasnoborovii* V. Khan., *Centaurea dubjanskyi* Iljin, *C. pineticola* Iljin, *Saussurea jadrinzevii* Kryl., *Tanacetum akinfiewii* (Alexeenko) Tzvel. (для последнего известно около 10 экз.), *Taraxacum leucoglossum* Brenn., *Tridactylina kirilowii* (Turcz.) Sch. Bip. из Asteraceae; *Arabidopsis tschuktschorum* (Jurtz.) Jurtz., *Megadenia bardunovii* M. Pop. (растение было уничтожено при реконструкции проселочной дороги), *M. speluncarum* Vorobiev, Worosch. et Gorovoi из Brassicaceae; *Campanula autraniana* Albov, *C. komarovii* Maleev из Campanulaceae; *Gastrolychnis soczaviana* (Schischk.) Tolm. et Kozhanczиков из Caryophyllaceae; *Helianthemum arcticum* (Grosser) Janch. из Cistaceae; *Astragalus aksaicus* Schischk., *A. kungurensis* Boriss. (по состоянию на 1975 г. в популяции вида насчитывалось свыше 400 особей разного возраста), *A. luxurians* Bunge (известен только по гербарным сборам XIX в.), *A. olchonensis* Gontsch., *Oxytropis sublongipes* Jurtz., *O. todomoshiriensis* Miyabe et Miyake из Fabaceae; *Swertia baicalensis* M. Pop. ex Pissjauk. из Gentianaceae; *Thymus pulchellus* C.A. Mey. из Lamiaceae; *Limoniopsis owerinii* (Boiss.) Lincz. из Plumbaginaceae; *Festuca bargusinensis* Malysch., *Koeleria karavajevii* Govor., *Psathyrostachys daghestanica* (Alexeenko) Nevski из Poaceae; *Polygonum amgense* V. Michaleva et V. Perfiljeva из Polygonaceae; *Primula darialica* Rupr., *P. renifolia* Volgun. из Primulaceae; *Delphinium ukokense* Serg. из Ranunculaceae; *Potentilla beringensis* Jurtz. (известны три крайне малочисленные, по несколько десятков особей, популяции, удаленные одна от другой на расстояние 1-3 км), *P. vulgarica* Juz. (единственное местонахождение, очевидно, уничтожено при расширении городской черты), *Sanguisorba magnifica* Schischk. et Kom. из Rosaceae; *Veronica bogosensis* Tumadzhанov из Scrophulariaceae (Красная книга СССР, 1975). В российской фауне (Красная книга СССР, 1984) таких видов, по крайней мере, намного больше, причем многие из них известны только по единичным коллекционным экземплярам. В таксономически плохо исследованных группах (например морских клещей, свободноживущих Nematoda) десятки новых видов описываются по результатам изучения единственной бентосной или почвенной пробы.

Даже среди наиболее хорошо исследованных групп животных, таких, как млекопитающие и птицы, имеются и надвидовые таксоны с очень ограниченными ареалами. Монотипический род прометеевых мышей, представленный *Prometheomys schaposchnikovi* Satunin, обитает лишь в западной части Главного Кавказского хребта. Занимающий промежуточное положение между зайцами и пищухами монотипический род *Romerolagus* (*R. diazi* Diaz) извест-

<sup>194</sup> Сходным образом этимологию термина толкует энциклопедический словарь Мерриэма-Уэбстера (Merriam-Webster Dictionary, 2001, CD-Deluxe edition).

<sup>195</sup> Для таких видов предложен специальный ботанический термин «микроареалофит» [microarealophyte] (Holub, Jirasek, 1967).

тен лишь со склонов мексиканского вулкана Попокатепетль. Ареал семейства баялычных сонь *Seleviniidae* с двумя видами (*Selevinia betpakdalensis* Belosludov et Bashanov и *S. paradoxa* Argypulo et Vinogradov) ограничен пустыней Голодная Степь (Бетпакдала) в Казахстане. Представители отряда бескрылых птиц (Apterygiformes) обитают только в Новой Зеландии, только там же обитали вымершие в историческое время моа – представители эндемичного отряда моаобразных Dinornithiformes. Число примеров подобного рода можно продолжить, хотя среди представителей хуже изученной морской фауны известен даже эндемичный класс ракообразных Remipedia, представители которого описаны только из нескольких морских пещер (см. Миронов, Москалёв, 2003).

Если принимать во внимание широко распространенный и восходящий к Й. Скоу (Schouw, 1822, датск. изд., цит. по: Schouw, 1823a) и А. Декандолю (Candolle, 1830) тезис о том, что степень и ранг эндемизма<sup>196</sup> определяют ранг биогеографических подразделений, то принятие «эндемизма» в смысле А. Декандоля (Candolle, 1855) обусловит появление очень большого числа биогеографических выделов с неясным отношением их между собой (неопределенностью ранга). Здесь не спасает предложение А.Л. Тахтаджяна (1978, с. 21) относить узколокальный эндемизм не столько за счет округа, сколько за счет той провинции, в которую данный округ входит: узколокальный эндемизм характерен также для многих монотипических таксонов родового и семейственного рангов. Среди многих групп растений и животных не являются исключительной редкостью даже монотипические отряды, представленные единственным «эндемичным» видом. Кроме того, своеобразие биогеографических выделов, конечно, определяется не только эндемизмом, но и оригинальностью композиции таксонов. Это заставляет понимать эндемизм в его первоначальном значении (Candolle, 1820): эндем – таксон, свойственный определенному биогеографическому выделу. «Любой вид [вообще таксон] является эндемиком какого-то района и может быть неэндемичным только относительно другого района» (Миронов, 2002, с. 96)<sup>197</sup>. Именно такой подход был характерен для становления региональной фито- (начиная с О.Р. Candolle, 1820 и Schouw, 1822, датск. изд., цит. по: Schouw, 1823a) и зоогеографии (начиная с Zimmermann, 1777, 1778-1783, 1783 и Fabricius, 1778).

Принимаемые здесь значения понятий «эндем» и «эндемичность», на мой взгляд, хорошо иллюстрируют принципиальные различия между экологической и исторической (в общем случае – биотической) биогеографией, различия между «экологически» и «таксономически» мыслящими биогеографами [*ecologically-minded and systematically-minded biogeographers*] (Brooks, 1988)]. Процедуры биогеографического членения геомерида обуславливаются в первом случае преимущественно географическими, во втором – преимущественно биологическими методами исследования. Во втором случае изначально должны быть выделены элементарные биотические выделы, что осуществляется путем анализа изменений видового богатства (см. Главу 4) или сравнением таксономического состава равномерно распределенных учетных площадей с применением различных показателей сходства или различия (см. Песенко, 1982)<sup>198</sup>. Лишь после этого определяется набор таксонов, свойственных каждому из установленных выделов, степень и ранг эндемизма и соподчиненность выделов в системе биотического районирования. Собственно географические методы в биотической биогеографии практически не используются, за исключением, пожалуй, лишь картографического метода для лаконичной и содержательной интерпретации полученных результатов (см. Тупикова, 1976).

Идеологию биотической биогеографии полностью воспринимает и палеобиогеография (Durden, 1974; Макридин, Месежников, 1987; Westermann, 2000; Сесца, Westermann, 2003), что акцентировал уже А.Уоллес (Wallace, 1855, p. 186): «Распространение органического мира во времени очень сходно с его современным распространением в пространстве» [*The distribution of the organic world in time is very similar to its present distribution in space*]. Био-

<sup>196</sup> Учитывая очевидную связь между рангом и объемом таксонов (см. Кафанов, Суханов, 1981a, б; Kafanov, Sukhanov, 1995), видим, что ранг эндемизма в значительной степени зависит от степени эндемизма (большинство родов монотипично). Поэтому вряд ли оправданы попытки установить конвенциональные величины степени и ранга эндемизма для биогеографических выделов определенного ранга. К. Паттерсон (Patterson, 1983; рус.: 1988, с. 23), например, считает, что наиболее мелкой единицей биогеографической модели является район, населенный по крайней мере одним эндемичным видом. Однако этот вид может представлять монотипичный род, а соответствующий район, следовательно, заслуживать неминимального биогеографического ранга.

<sup>197</sup> В этом смысле можно говорить как об эндемах Голарктической области, так и об эндемах Среднекурильского округа Курильской провинции.

<sup>198</sup> Выделы на биогеографических картах в этом случае определяются по распределению изометобаз [isometabase] (Huheey, 1965) – линий, соединяющих близкие оценки биотического сходства.

стратиграфические подразделения, понимаемые как объемные тела, охарактеризованные совокупностью таксонов древней фауны и флоры, являются отражением объемных палеобиогеографических подразделений. В качестве аналога биохоры здесь выступает биомера [biomege] (Palmer, 1965) — хронологический эквивалент биотической провинции. Примечательно при этом, что палеобиотические комплексы достаточно четко разграничиваются изменением числа таксонов<sup>199</sup> на границах биомер аналогично тому, как изменения видового богатства разграничивают биотические комплексы (см. **Главу 4**).

## 7.6. Выводы

Пространственно-временные различия в распределении биоразнообразия определяют многообразие предметной области биогеографии, обособляя ее основные ветви или направления, в том числе экологическую и историческую биогеографию. Различия в масштабах экологической и географической дифференциации геомериды определяются различиями понятий «станция» и «местонахождение» (см. **Главу 6**), в первое из которых вкладывается экологический (местный, локальный), а во второе — географический смысл. Впрочем, все возрастающий масштаб преднамеренных и непреднамеренных антропогенных интродукций животных и растений затрудняет достаточно четкое различение экологического и биогеографического пространственно-временного шкалирования.

Экологическая география представляет собой одну из ветвей ландшафтно-биономической биогеографии, и экологическим хорологическим единицам соответствует топологический масштаб геосистем. В зависимости от экологических (структурно-функциональных) или собственно хорологических объектов исследования следует различать географическую экологию и топологическую биогеографию. Цель первой состоит в обосновании географического распространения организмов на языке главных принципов популяционной экологии и генетики, в исследовании пространственного распределения особей в пределах «кружева ареала» и индивидуального жизненного пространства. В отличие от географической экологии, экологическая география изучает распределение экологических факторов, лимитирующих распространение и обилие организмов и их сообществ. Предмет топологической биогеографии составляют любые объекты биоценотической и биотической биогеографии (см. **Главу 2**), распределение которых изучают в топологическом масштабе геосистем.

При эколого-географическом (ландшафтно-биономическом) подходе предварительно теми или иными географическими методами выделяются геосистемы определенного масштабного уровня, для которых устанавливается состав населяющих их биоты или сообществ. Эти составляющие впоследствии сравниваются между собой, что позволяет «уточнить» первоначально обозначенные «биогеографические» границы. Подобное смешение эколого-географического и биотического или биоценотического принципов районирования создает логическую ошибку «порочного круга», поскольку процесс доказательства априорно предзадан уже известным конечным результатом<sup>200</sup>. В методологическом отношении выделение экологической и исторической биогеографии в качестве относительно самостоятельных направлений общей биогеографии вполне оправдано. Каждое из этих направлений обладает собственными объектами, предметом и методами исследований и оперирует в разных пространственно-временных шкалах, причем с увеличением пространственно-временной шкалы увеличивается роль исторического при объяснении распределения биоты и таксонов.

Объекты биотической биогеографии, таксоны и биоты, в любом случае являются продуктом прошлой истории всего комплекса изменявшихся экологических условий и адаптаций к ним. Именно поэтому схемы биотического районирования, как правило, отличаются большей дробностью в сравнении со схемами современного экологического (биоклиматического) районирования.

Экологическая и историческая биогеография представляют собой соответственно географический и биологический аспекты биогеографических исследований, каждый из которых оперирует преимущественно географическими или биологическими методами. Объектами исторической биогеографии выступают при этом биосистемы генезисной природы (см. **Главу 2**).

<sup>199</sup> Для временных отрезков отдельных филумов В.Г. Гептнер (1968) предлагает термин «фратрия», использованный ранее В.Б. Сочавой (1944, 1945) в ином смысле.

<sup>200</sup> «Нет смысла судить о степени совпадения границ водных масс или любых других границ с фаунистическими границами, если границы водных масс изначально считаются фаунистическими» (Миронов, 1990, с. 1008).

## Глава 8

# Вместо заключения. Многоаспектность биогеографии. Положение биогеографии в системе наук

*«Я пришел не для того,  
Чтобы навязать свое решение.  
Я пришел, чтобы наши голоса  
Слились в одной песне».*

Жоржи Амаду

Биогеография является важнейшей составной частью учения о глобальном биоразнообразии. Хотя в принятой 6 июня 1002 г. конференцией ЮНЕСКО Конвенции о биологическом разнообразии (Convention..., 1994), которую к январю 2000 г. ратифицировали 176 стран, и не содержится достаточно ясного определения «биологического разнообразия», под которым обычно понимают генетическое разнообразие, видовое разнообразие и разнообразие экосистем (например: Lasserre, 1992)<sup>201</sup>, в биогеографическом отношении речь идет все же в первую очередь о видовом (или таксономическом) разнообразии. Напомню, что впервые понятие «биологическое разнообразие» введено в науку Г. Бейтсом (Bates, 1863; цит. по: 1864, рус.: 1958), который, путешествуя по Амазонке, указал на встречу более 700 различных видов бабочек за время часовой экскурсии. Таким образом, «биологическое разнообразие» в биогеографическом смысле можно определить как число видов (таксонов), отнесенное к определенной обследованной площади или фиксированному времени наблюдений. А.Г. Воронов и др. (2003) полагают, что число биогеографических провинций — главный показатель уровня глобального биоразнообразия. Учитывая многогранную структуру глобального биоразнообразия и разное ее понимание специалистами географических и биологических специальностей отношение этой структуры к структуре биогеографических подразделений Земли выглядит довольно сложно (рис. 46). Вместе с тем именно биогеография в ее биологическом аспекте может претендовать на статус науки о биологическом разнообразии.

Резюмируя все изложенное ранее, можно заключить, что биогеография оперирует двумя классами принципиально различных объектов. В одном случае, это — геокомплексы, биохоры Э. Геккеля (Haesckel, 1866), группы территорий (акваторий) со сходным населением, во втором — биокомплексы, группы таксонов или биоценозов со сходным географическим распространением. В соответствии с этим зоогеографию, начиная с Ж. Бюффона (Buffon, 1776) и Э. Циммерманна (Zimmermann, 1777, 1778-1783, 1783), и фитогеографию, начиная со Й. Скоу (Schouw, 1822, датск. изд., цит. по: Schouw, 1823a, b) и А. Декандоля (Candolle, 1855), подразделяют соответственно на биологическую (зоологическую, ботаническую) географию<sup>202</sup> и географическую биологию (зоологию, ботанику) (Мензбир, 1882; Бобринский и др., 1946; Бобринский, 1951; Павловский, 1953; Кузякин, 1962; Пузанов, 1967; Lattin, 1967; Bănărescu, 1970, румынск. изд., цит. по: 1975; Udvardi, 1975). Подобные представления о структуре биогеографии четко выражены в трудах других классиков (Forbes, 1856; Wallace, 1876). В соответствии с этим следует различать географический и биологический аспек-

<sup>201</sup> На 30-й рабочей сессии Международного союза охраны природы дано следующее определение видового разнообразия: изменение и изменчивость всех живых организмов, включая изменчивость внутри видов, их популяций и жизненных форм, разнообразие сообществ и экологических процессов, с которыми они связаны (New challenges..., 1988).

<sup>202</sup> Согласно А.Ф. Кони (Петр Великий и народное просвещение // Отрывной православный календарь Зарубежного Союза русских военных инвалидов на 1980 г., Париж. 2-4 февраля), первой русскоязычной книгой по зоологической географии явился вышедший в 1719 г. перевод книги Й. Хюбнера (Гюбнер, 1719) с одного из немецких изданий 1711-1716 гг. (цит. по: Hübner, 1743).



Рис. 46. Положение единиц биогеографического районирования в глобальной классификационной системе биоразнообразия (из: United Nations..., 1995).

ты биогеографии<sup>203</sup> (Бобринский, 1951; Raušer, 1969; Smarda, 1969; Тахтаджян, 1978; Ретюм, Серебрянный, 1985; Virks, 1987; Jones, 1987; Удра, 1990; Кафанов, 1991; Briggs, 1995; Кафанов, Кудряшов, 2000). Это вполне подтверждается тем неперменным фактом, что часть учебников и руководств по биогеографии адресуется преимущественно биологам (например: Бобринский, 1927, 1951; Гептнер, 1936; Бобринский и др., 1946; Darlington, 1957, рус.: Дарлингтон, 1966; Brown, Gibson, 1983; Кафанов, Кудряшов, 2000<sup>204</sup>), другая часть — преимущественно географам (например, Chevalier, Cuénot, 1927, рус.: Мартонн, 1940; Пузанов, 1938; Biogeography, 1984; Петров, 1999, 2001; Воронов и др., 2003).

А.Г. Воронов определяет биогеографию как науку «...о закономерностях распределения и сочетания сообществ организмов и их компонентов — растений, животных и микроорганизмов. Иначе говоря, биогеография — наука о растительном покрове и животном населении и населении микроорганизмов различных регионов земного шара, а также о закономерностях распространения видов и других таксонов животных растений и микроорганизмов... При этом наиболее существенной задачей этой науки является изучение законов распространения и сочетания сообществ в целом. Из сказанного следует, что биогеография — пограничная наука между биологией и географией». Далее категорически заявляется, что «не следует подразделять биогеографию на биологический и географический разделы...» (Воронов, 1976а, с. 9-10).

Безосновательность последнего заключения легко подтверждается следующими соображениями. Определяя биогеографию как «науку о растительном покрове и животном населении», А.Г. Воронов по сути отождествляет общую биогеографию с ландшафтно-биономической биогеографией (см. Главу 4), не оставляя места биогеографии исторической (см. Кафанов, 2000). Считая «наиболее существенной задачей» биогеографии «изучение законов распространения и сочетания сообществ», А.Г. Воронов, по-видимому, забывает, что в биоценологии также различают биологический и географический аспекты. «Уже более 50 лет назад возникла проблема: что должны отражать геоботанические карты — условия мест обитания или признаки самой растительности? Решая этот вопрос сейчас, мы должны считаться с тем, что наряду с геоботанической развивается и картография дробных подразделений ландшафта, выявляемых по всей совокупности присущих им признаков (Исаченко, 1959). Гео-

<sup>203</sup> Де-Латтин (Lattin, 1967) обозначает систематической зоогеографией географическую зоологию, а сравнительной фаунистикой — зоологическую географию. Широко распространено также представление о географическом и таксономическом подходах в биогеографии.

<sup>204</sup> См. Кафанов, 2002.

ботанические классификации и построенные на их основе карты не должны подменять ландшафтные классификации и комплексные карты» (Сочава, 1961, цит. по: Сочава, 1986, с. 225; см. также: Бекетов, 1861; Шенников, 1948; Ellenberg, 1968; Василевич, 1983). Об этом же, в частности, пишет Н.Е. Денисов (1974, с. 37): «...Возможны два подхода к выделению сообществ. В одном случае выделяется ряд дискретных единиц живого покрова и полученный результат проверяется путем сопоставления соответствующих им биотопов (Беклемишев, 1969). В другом случае решается обратная задача — исследуемая территория делится на ряд биотопов, после чего проводится сравнительный анализ их населения (Зернов, 1949)». Наконец, даже принимая положение о том, что «биогеография — пограничная наука между биологией и географией», необходимо установить, где именно проходит эта граница.

Исходно развиваясь как часть общего землеописания, биогеография использует физиономический и физико-географический методы выделения биохор (см. **Главу 4**). Основным объектом биогеографии в географическом аспекте является биосфера и ее биономически или физико-географически однородные подразделения (жизненные формы, биогеоценозы, биомы). Основными направлениями биогеографии в ее географическом аспекте, в зависимости от принятого масштаба исследования, являются ландшафтно-биономическая и зональная (температурно-поясная) биогеография. Отдельное направление представляет экологическая биогеография, изучающая физико-географические основы дифференциации биохор в экологическом временном масштабе. Биогеография в ее географическом аспекте является частью физической географии и относится к циклу наук о Земле. Возможно, имеет смысл возродить давнюю традицию и в этом аспекте, во избежание недоразумений, говорить о *географии растительности, географии животного мира, флористической и фаунистической (в общем случае — биотической) географии*.

Сравнительный флоро-фаунистический метод определяет биологический аспект биогеографии. Основным его объектом является живой покров Земли, геомерида, и ее относительно дискретные генезисные подсистемы — таксоны, биотические комплексы и биоценозы. Основными направлениями биогеографии в ее биологическом аспекте являются *таксономическая и биотическая (флористическая и фаунистическая) биогеография*. Каждая из этих дисциплин изучает биологические основы дифференциации живого покрова Земли в эволюционном временном масштабе. На экологическом пространственно-временном масштабе выделяется *биоценотическая биогеография*. Биогеография в ее биологическом аспекте является частью биологического цикла наук и может рассматриваться как составная часть или даже как основа учения о биоразнообразии.

Историческая биогеография, исследующая процессы пространственно-филогенетической дифференциации таксонов и биот, наряду с биологическим составляет также и геологический аспект биогеографии. Главное содержание последнего заключается в анализе распространения биот и таксонов в определенные этапы геологической истории (палеобиогеография) в зонально-географическом, таксономическом или биотическом отношениях.

В зависимости от соотношения объектов и предметов исследования возможно выделение множества частных биогеографических дисциплин, каждая из которых, обладая собственными методами, целями и задачами, выступает равноправной, равноценной и не сводимой к другим областью знания. Разработка метатеории общей биогеографии позволит в дальнейшем осуществить их интеграцию.

## Summary

Biogeography deals with two distinct classes of entities: geocomplexes, referred to as a group of terrestrial (aquatic) regions – biochores by E. Haeckel (1866), and biocomplexes. The first term can be defined as a group of terrestrial (aquatic) areas with similar animals and/or plants; while the second term refers to a group of taxa or biocenoses that show similar patterns of geographic distribution. Therefore, zoogeography, since G. Buffon (1776) and E. Zimmermann (1777, 1778-1783, 1783), and phytogeography, since Schouw's (1822, Danish edition, cited after Schouw, 1823a,b) A. de Candolle's (1855) time, have been subdivided into biological (zoological and botanical, respectively) geography and geographic biology (zoology and botany, respectively) (Bobrinskii et al., 1946; Bobrinskii, 1951; Pavlovskii, 1953; Kuzyakin, 1962; Puzanov, 1967; Lattin, 1967; Bănărescu, 1970, Romanian edition, cited after 1975). Consequently, one should clearly distinguish between the geographic and biological aspects of biogeography (Bobrinskii, 1951; Raušer, 1969; Smarda, 1969; Takhtadzhyan, 1978; Reteyum, Serebryanny, 1985; Birks, 1987; Jones, 1987; Udra, 1990; Kafanov, 1991; Briggs, 1995; Kafanov, Kudryashov, 2000). This is consistent with the fact that some of biogeography textbooks and manuals are addressed mainly to biologists (for instance, Bobrinskii, 1927, 1951; Geptner, 1936; Bobrinskii et al., 1946; Darlington, 1957, Darlington, 1966 (Russian edition); Brown, Gibson, 1983; Kafanov, Kudryashov, 2000), while others are especially essential for geographers (for example, Chevalier, Cuénot, 1927, Russian edition – Martonn, 1940); Puzanov, 1938; Biogeography, 1984; Petrov, 1999, 2001; Voronov et al., 2003).

Having stemmed from general geography, biogeography uses the physiognomic approach and methods of physical geography to distinguish among biochores (See **Chapter 4**). In the geographic aspect, biogeography has as its major objects the biosphere and its constituents that are uniform in terms of bionomy and physical geography (life-forms, biogeocenoses, and biomes). In geographic sense, the major fields of biogeography are, depending on the scope of the study, landscape bionomic biogeography and zonal (temperature) biogeography. A distinct discipline is ecological biogeography, which deals mainly with physical geography principles underlying the spatial and temporal differentiation of biochores. In the geographic aspect, biogeography is a part of physical geography and therefore should be referred to as one of the Earth sciences.

Comparative floral and faunal studies constitute the biological aspect of biogeography. In this case, attention is primarily paid to the geomeride (term of V. Berlemishev, 1928) – the portion of the Earth that contains living beings – and its discrete subsystems (taxa, biotic complexes, and biocenoses). In the biological aspect, biogeography comprises two branches, i.e., *taxonomic biogeography* and *biotic (floristic and faunal) biogeography*. Each of the two disciplines studies biological principles underlying the differentiation of life on the Earth in the course of evolution. A distinct field, *biocenotic biogeography*, deals with temporal and spatial issues in ecology. In the biological aspect, biogeography is a biological science and should be regarded as a component or even as a basis of the science of biodiversity.

Historical biogeography deals with spatial phylogenetic differentiation of taxa and biota and contributes both to the biological and geological components of biogeography. The latter focuses on distribution of biotas and taxa in past geologic time (paleobiogeography) with regard to geographic zonation, taxonomy, and biotic issues.

Depending on the relationships between the objects and the subjects of study, one can distinguish a variety of distinct special disciplines of equal status with their own methods, aims, and objectives. The development of a metatheory in general biogeography will promote integration of these fields.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абдылдаев Б.Т.* Методологические вопросы учения В.И. Вернадского о биосфере. – Фрунзе : Илим, 1989. – 111 с.
- Аболин Р.И.* Опыт эпигенетической классификации болот // Болотоведение. 1914. № 3–4. С. 231–285.
- Абрамова Н.Т.* Уровни активности биологических систем // Философские проблемы биологии / под ред. М.Э. Омеляновского. М. : Наука, 1973. С. 152–156.
- Агафонов Н.Т., Жекулин В.С.* О традиции комплексного подхода к проблемам природопользования в советской географии // География в системе наук / под ред. В.С. Жекулина, С.Б. Лаврова. Л. : Наука, 1987. С. 89–101.
- Азовский А.И.* Пространственно-временные масштабы организации морских донных сообществ : дисс. ... д-ра биол. наук. – М. : МГУ, 2003. – 291 с.
- Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д.* Прикладная статистика : основы моделирования и первичная обработка данных. – М. : Финансы и статистика, 1983. – 471 с.
- Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д.* Прикладная статистика : исследование зависимостей. – М. : Финансы и статистика, 1985. – 487 с.
- Акимова Т.А., Хаскин В.В.* Экология : природа, человек, техника. – М. : ЮНИТИ, 1998. – 455 с.
- Аксёнов Г.П.* О научном одиночестве Вернадского // Вопр. философии. 1993. № 16. С. 74–87.
- Александрова Т.Д., Преображенский В.С.* О содержании термина «геосистема» // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1978. № 5. С. 112–120.
- Алексеев В.А.* Взаимосвязь исторического и системно-структурного подходов к исследованию сущности и уровней биологической организации // Развитие концепции структурных уровней в биологии / под ред. Б.Е. Быховского и др. М. : Наука, 1972. С. 183–193.
- Альсведе Р., Вегенер И.* Задачи поиска. – М. : Мир, 1982. – 368 с.
- Амлинский И.Е.* Эволюционное учение // Развитие биологии в СССР / под ред. Б.Е. Быховского, С.Р. Микулинского и др. М. : Наука, 1967. С. 656–684.
- Андерсон Дж.М.* Экология и науки об окружающей среде : биосфера, экосистемы, человек / пер. с англ. А.Г. Лапениса под ред. Э.К. Бютнер, К.И. Кобак. – Л. : Гидрометеиздат, 1985. – 166 с.
- Андреев В.Л.* Классификационные построения в экологии и систематике. – М. : Наука, 1980. – 143 с.
- Анохин П.К.* Философские аспекты теории функциональной системы // Философские проблемы биологии / под ред. М.Э. Омеляновского. М. : Наука, 1973. С. 78–104.
- Анучин Д.Н.* Конспект лекций проф. Д.Н. Анучина по физической географии / сост. В.В. Пиотровский, Б. фон-Дитмар. – М. : типо-лит., Ю. Венер, 1904. – 168 с.
- Арманд Д.Л.* Наука о ландшафте. – М. : Наука, 1975. – 276 с.
- Арнольди К.В., Арнольди Л.В.* О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 2. С. 161–185.
- Аррениус С.* Образование миров / пер. с нем. А.И. Колмогорова под ред. Д.Н. Анучина. – М. : типо-лит. т-ва И.Н. Кушнерова и К°, 1908. – 180 с.
- Базилевич Н.И., Гребенищikov О.С., Тишков А.А.* Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. – М. : Наука, 1962. – 272 с.
- Балл И.Р.* Планарии, множественность и биогеографические объяснения // Биосфера. Эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки / под ред. Р.У. Симса., Дж. Прайса., П.Э.С. Уэлли. М. : Прогресс, 1988. С. 351–367.
- Банников А.Г., Второв П.П.* Значение заповедных и непреобразованных территорий в зоогеографических исследованиях // Сб. науч. тр. Моск. вет. акад., 1976. Вып. 84. С. 26–40.
- Банников В.М., Гуськов В.С., Мягков И.Ф.* Медицинская психология. – М. : Медицина, 1967. – 239 с.
- Баранцев Р.Г.* Системная структура классификации // Классификация в современной науке / под ред. А.Н. Кочергина, С.С. Митрофанова. Новосибирск : Наука, 1989. С. 73–86.
- Безруков П.Л.* Зональность и неравномерность осадконакопления в океанах // Современные проблемы географии : Науч. сообщ. сов. географов по программе XX междунар. геол. конгр., (Лондон, 1964). М. : Наука, 1964. С. 246–248.
- Бейли Н.* Математика в биологии и медицине. – М. : Мир, 1970. – 326 с.
- Бейтс Г.У.* Натуралист на реке Амазонке : рассказ о тропических картинах природы, о нравах животных, о жизни бразильцев и индейцев и о путевых приключениях автора во время его одиннадцатилетних странствий / пер. с англ., под ред. и с вступ. статьей С.Л. Соболя. – М. : Географгиз, 1958. – 430 с.
- Бекетов А.Н.* Предисловие составителя // Рудольф Л. Картины растительности земного шара / по нем. подлиннику сост. А. Бекетов. М., 1861. С. i–xiv.



- Бекетов А.* География растений : очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности : с особым прибавлением о Европейской России. — СПб. : б.и., 1896. — 358 с.
- Беклемишев В.Н.* Организм и сообщество : (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии) // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та, Пермь. 1928. Т. 1, вып. 2–3. С. 128–143.
- Беклемишев В.Н.* Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Тр. по защите растений. 1931. Т. 1, вып. 2. С. 277–358.
- Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Сер. биол. 1951. Т. 56, вып. 5. С. 3–30.
- Беклемишев В.Н.* Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, № 2. С. 22–38.
- Беклемишев В.Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. — М. : Наука, 1970. — 502 с.
- Беклемишев В.Н.* Методология систематики. — М. : КМК Scientific Press, Ltd., 1994. — 251 с.
- Беклемишев В.Н., Игошина К.Н.* О статистическом характере распределения индивидов разного порядка внутри сообщества (в частности в ассоциациях *Filipenduletum hexapetalae* и *Deschampsietum*) // Тр. Биол. науч.-иссл. ин-та и Биол. станции при Пермском гос. ун-те. 1928. Т. 1, вып. 2–3. С. 171–183.
- Беклемишев К.В.* Экология и биогеография пелагиали. — М. : Наука, 1969. — 292 с.
- Беклемишев К.В.* О природе биогеографических доказательств // Морская биогеография : предмет, методы, принципы районирования / под ред. О.Г. Кусакина. М. : Наука, 1982. С. 5–11.
- Беклемишев К.В., Парин Н.В., Сёмина Г.И.* Пелагиаль // Биология океана. М. : Наука, 1977. Т. 1 : Биологическая структура океана / под ред. М.Е. Виноградова. С. 219–261.
- Бельшев Б.Ф.* Фаунистические связи Чилийской зоогеографической провинции Неотропической области с другими фаунистическими областями мировой суши // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1969. Т. 101, № 6. С. 555–557.
- Бельшев Б.Ф.* Об основных биогеографических подразделениях мировой суши на основании распространения растений, позвоночных животных и стрекоз (*Odonata*) // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1985. Т. 117, № 1. С. 31–34.
- Берг Л.С.* Наука, ее содержание, смысл и классификация // Изв. Геогр. ин-та. 1921. Вып. 2. С. 1–65.
- Берг Л.С.* Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. — Пг. : Гос. изд-во, 1922. — viii, 316 с. — (Тр. Геогр. ин-та ; т. 1).
- Берг Л.С.* Фации, географические аспекты и географические зоны // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1945. Т. 77, № 3. С. 162–163.
- Берг Л.С.* Климат и жизнь. — 2-е доп. и перераб. изд. — М. : Географгиз, 1947а. — 356 с.
- Берг Л.С.* Географические зоны Советского Союза. — 3-е изд. — М. : Географгиз, 1947б. — 398 с.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — С. 929–1382.
- Берг Л.С.* Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр. труды. М. : Изд-во АН СССР, 1962. Т. 5. С. 320–360.
- Берг Л.С.* Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922–1930 / под ред. Г.У. Линдберга., П.М. Жуковского. Л. : Наука, 1977. С. 94–311.
- Берг Р.Л.* Генетика и эволюция : Избр. труды. — Новосибирск : Наука, 1993. — 283 с.
- Бернал Дж.* Наука в истории общества / пер. с англ. А.М. Вязьминой и др., под ред. Б.М. Кедрова, И.В. Кузнецова. — М. : ИЛ, 1956. — 736 с.
- Бернал Д.Д.* Возникновение жизни / пер. с англ. И.Б. Бухвалова, под ред. и с предисл. А.И. Опарина. — М. : Мир, 1969. — 391 с.
- Бернштейн С.Н.* Теория вероятностей. — 4-е, доп. изд. — М. : Гостехтеориздат, 1946. — 556 с.
- Берталанфи Л. фон.* История и статус общей теории систем // Системные исследования : ежегодник, 1973 / под ред. И.В. Блауберга и др. М. : Наука, 1973. С. 20–37.
- Бешел Р.* Флористические соотношения на островах Неоарктики // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 6. С. 872–891.
- Бианки В.Л.* Пересмотр положений и взглядов, высказанных в моей статье «Основные понятия о зоогеографических единицах вообще и о внетропических частях Старого Света в частности» // Изв. Акад. наук. 1918. Т. 11, № 1. С. 29–56.
- Биологический энциклопедический словарь / под ред. М.С. Гилярова. — М. : Сов. энциклопедия, 1989. — 864 с.
- Биосфера // Большая советская энциклопедия. Изд. 3. М. : Сов. энциклопедия, 1970. Т. 3. С. 364.

- Биосфера. Эволюция, пространство, время : биогеографические очерки / под ред. Р.У. Симса, Дж. Прайса, П.Э.С. Уэлли. — М. : Прогресс, 1988. — 464 с.
- Благуш П.* Факторный анализ с обобщениями. — М. : Финансы и статистика, 1989. — 248 с.
- Блануца В.И.* Интегральное экологическое районирование : концепция и методы. — Новосибирск : Наука, 1993. — 158 с.
- Блауберг И.В.* Системный подход как предмет историко-научной рефлексии // Системные исследования : ежегодник, 1973 / под ред. И.В. Блауберга и др. М. : Наука, 1973. С. 7–19.
- Блауберг И.В., Юдин Э.Г.* Становление и сущность системного подхода. — М. : Наука, 1973. — 271 с.
- Бобринский Н.А.* Зоогеография и эволюция. — М. ; Л. : Гос. изд-во, 1927. — 150 с.
- Бобринский Н.А.* География животных (Курс зоогеографии). — М. : Учпедгиз, 1951. — 384 с.
- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бириштейн Я.А.* География животных. — М. : Сов. наука, 1946. — 456 с.
- Бобров В.В., Неронов В.М.* Проблема экотон в зоогеографии // Изв. АН. Сер. биол. 1993. № 6. С. 896–902.
- Богатов В.В.* Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 211 с.
- Богданов А.* Очерки всеобщей организационной науки. — Самара : Гос. изд-во, 1921. — xxiv, 332 с.
- Богданов А.А.* Всеобщая организационная наука (тектология). — Изд. 3-е, заново перераб. и доп. — Л. ; М. : Книга, 1925 — . — Ч. 1. — 1925. — ; 300 с. ; Ч. 2. — 1927. — 268 с.; Ч. 3. — 1929. — 220 с.
- Богоград В.В., Нехлюдова А.С.* Краткий словарь биологических терминов. — М. : Учпедгиз, 1963. — 236 с.
- Божич С.П.* О вымирании видов (попытка математического анализа) // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 1. С. 45–55.
- Бокань Ю.И.* Витасофия (Новый гуманизм или введение в витасофию). — М. : Универсум, 1993. — 208 с.
- Бонгард М.М.* Проблемы узнавания. — М. : Наука, 1967. — 320 с.
- Боровиков В.* STATISTICA : искусство анализа данных на компьютере : для профессионалов. — СПб. : Питер, 2001. — 656 с.
- Боровиков В.П., Боровиков И.П.* STATISTICA : статистический анализ и обработка данных в среде Windows. — М. : Феликс, 1997. — 608 с.
- Борщов И.Г.* Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края // Приложение к 7-му тому Зап. Импер. Акад. наук. 1865. № 1. 190 с.
- Бронский Н., Резников А., Яковлев В. В.И. Вернадский.* К столетию со дня рождения. — Ростов н/Д : Изд-во Рост. гос. ун-та. 1963. — 104 с.
- Броунов П.И.* Курс физической географии. — СПб. : К.Л. Риккер, 1910. — viii, 534 с.
- Броунов П.И.* Курс физической географии : общие сведения о земле, морфология суши, воды суши, океаны и моря. — 2-е испр. и доп. изд. — Пг. : К.Л. Риккер, 1917. — viii, 579 с.
- Бубырева В.А.* Флористическое районирование : его принципы // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1993. № 1. С. 37–45.
- Будыко М.И.* Глобальная экология. — М. : Мысль, 1977. — 327 с.
- Быков Б.А.* Геоботанический словарь. — Изд. 2-е, перераб. и доп. — Алма-Ата : Наука, 1973. — 214 с.
- Бэкон Ф.* Новый Органон / пер. С. Красильщикова под ред. и с вступ. статьей Г. Тымянского. — Л. : Соцэкгиз, 1935. — 384 с.
- Бэр К.М.* [Об искусственной и естественной классификациях животных и растений] // Анналы биологии. М. : МОИП. 1959. Т. 1. С. 367–380.
- Бялович Ю.П.* К теории фитокультурных ландшафтов // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1938. № 4–5. С. 559–587.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теоретические основы селекции растений / под ред. Н.И. Вавилова. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1935. Т. 1 : Общая селекция растений. С. 75–128.
- Вайскопф В.Ф.* Физика в двадцатом столетии / пер. с англ. А.Г. Беды, А.В. Давыдова с предисл. Ю.В. Сачкова, Г. Бете. — М. : Атомиздат, 1977. — 269 с.
- Вальтер Г., Алёхин В.* Основы ботанической географии. — М. ; Л. : Биомедгиз, 1936. — 716 с.
- Варга З.* Зоогеографическое расчленение палеарктической ореальной фауны // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 5. С. 660–678.
- Варминг Е.* Ойкологическая география растений : Введение в изучение растительных сообществ / пер. с нем. изд., изм. и доп. автором, под ред. М. Голенина, В. Арнольди с доп. по русской флоре. — М. : И.А. Баландин, 1901. — xxii, 542 с.
- Варминг Е.* Распределение растений в зависимости от внешних условий : (ойкологическая география растений) / пер. с 2-го нем. изд. А.Г. Генкеля, с доп., касающимися растительности России

- Г.И. Танфильева. — СПб. : Брокгауз-Ефрон, 1902. — .— Вып. 1.— 1902. — 160 с. ; Вып. 2. — 1903. — С. vii, 161—312 ; Вып. 3. Главнейшие черты растительности России Г.И. Танфильева. — 1903. — С. 315—474.
- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. — Л. : Наука, 1983. — 248 с.
- Василевич В.И., Ипатов В.С.* Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30, № 6. С. 643—651.
- Васильева Л.Н.* Агариковые шляпочные грибы Приморского края. — Л. : Наука, 1973. — 331 с.
- Васильева Л.Н.* Иерархическая модель эволюции // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, № 1. С. 5—23.
- Вассоевич Н.Б.* Всесоюзное совещание по вопросам терминологии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1974. № 10. С. 161—154.
- Вассоевич Н.Б.* Различное толкование понятия биосфера // Исследования органического вещества современных и ископаемых осадков / под ред. Н.Б. Вассоевича, П.П. Тимофеева М. : Наука, 1976. С. 391—399.
- Вассоевич Н.Б., Иванов А.Н.* Учение о биосфере. К 50-летию выхода основополагающего труда В.И. Вернадского «Биосфера» // Органическое вещество в современных и ископаемых осадках : Тез. докл. 5-го Всесоюз. семинара. М. : Изд-во МГУ, 1976. С. 15—16.
- Вассоевич Н.Б., Иванов А.Н.* К истории учения о биосфере // Методология и история геологических наук / под ред. А.И. Равикович. М. : Наука, 1977. С. 57—94.
- Веденов М.Ф., Кремьянский В.И., Шаталов А.Т.* Концепция структурных уровней в биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии / под ред. Б.Е. Быховского и др. М. : Наука, 1972. С. 7—70.
- Веклич М.Ф.* Основы палеоландшафтоведения. — Киев : Наук. думка, 1990. — 182 с.
- Верещагин Г.Ю.* К вопросу о биоценозах и стациях в водоемах // Рус. гидробиол. журн. 1923. Т. 2, № 3—4. С. 53—63.
- Верещака Т.В.* Топографические карты : научные основы содержания. — М. : МАИК Наука / Интерпериодика, 2002. — 319 с.
- Вернадский В.И.* Начало и вечность жизни. — Петроград : Время, 1922а. — 58 с.
- Вернадский В.И.* Кант и естествознание // Вернадский В.И. Очерки и речи. Петроград: Науч. хим.-техн. изд-во, 1922б. II. С. 57—76.
- Вернадский В.И.* Очерки по истории естествознания в России в XVIII столетии // Вернадский В.И. Очерки и речи. Петроград : Науч. хим.-техн. изд-во, 1922в. II. С. 40—57.
- Вернадский В.И.* Биосфера. I—II. — Л. : Научн. хим.-техн. изд-во, 1926а. — 147 с.
- Вернадский В.И.* О размножении организмов и его значении в строении биосферы // Изв. АН СССР. Сер. 6. 1926б. Т. 20, № 9. С. 697—726 ; № 12. С. 1053—1060.
- Вернадский В.И.* Очерки геохимии. — М. ; Л. : Гос. изд-во им. Н. Бухарина, 1927. — 368 с.
- Вернадский В.И.* Эволюция видов и живое вещество // Природа. 1928. № 3. С. 227—250.
- Вернадский В.И.* Изучение явлений жизни и новая физика // Изв. АН СССР. 7 сер., отд. мат. и естеств. наук. 1931. № 3. С. 403—437.
- Вернадский В.И.* Проблема времени в современной науке // Изв. АН СССР. Сер. VII. 1932. № 4. С. 511—541.
- Вернадский В.И.* По поводу критических замечаний акад. А.И. Деборина // Изв. АН СССР. 7 сер., отд. мат. и естеств. наук. 1933. № 3. С. 395—407.
- Вернадский В.И.* Проблемы биогеохимии. I. Значение биогеохимии для познания биосферы. — Л. : Изд-во АН СССР, 1934. — 47 с.
- Вернадский В.И.* Проблемы биогеохимии. I. Значение биогеохимии для познания биосферы. — 2 изд. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1935. — 47 с.
- Вернадский В.И.* О пределах биосферы // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1937. № 1. С. 3—34.
- Вернадский В.И.* Проблемы биогеохимии. II. О коренном материально-энергетическом отличии живых и косных естественных тел биосферы. — 2 изд. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. — 34 с.
- Вернадский В.И.* Биогеохимические очерки. 1922—1932 гг. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. — 250 с.
- Вернадский В.И.* О геологических оболочках Земли как планеты // Изв. АН СССР. Сер. геогр. и геофиз. 1942. № 6. С. 251—262.
- Вернадский В.И.* Несколько слов о ноосфере // Усп. совр. биологии. 1944. Т. 18, вып. 2. С. 113—120.
- Вернадский В.И.* Гёте как натуралист // Бюлл. МОИП. 1946. Т. 51. Отд. геол. Т. 21, вып. 1. С. 5—52.
- Вернадский В.И.* Избр. соч. Т. 1. Очерки геохимии : статьи по геохимии / под ред. А.П. Виноградова. — 6-е [3-е рус.] изд. — М. : Изд-во АН СССР, 1960а. — 696 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера. I—II // Вернадский В.И. Избр. соч. Т. 5 / под ред. А.П. Виноградова. М. : Изд-во АН СССР. 1960б. С. 5—102. [Вернадский, 1926а с добавл. и изм. франц. изд.: Vernadsky, 1929].

- Вернадский В.И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. — М. : Наука, 1965. — 374 с.
- Вернадский В.И.* Живое вещество. — М. : Наука, 1978. — 358 с.
- Вильденов К.Л.* Ботаника Вильденова, заключающая в себе терминологию, разные системы, ботанические правила, названия растений, естествознание, болезни и историю прозябаемых, и, наконец, историю самого травопознания / пер. с посл. изд., испр. и знатно умноженного штаблекарем Ив. Рейпольским. — М. : Театр. тип., 1819. — 244, 43, 716 с.
- Вильямс В.Р.* Почвоведение. — М. ; Л. : Гос. изд-во, 1926; Ч. 1. — 323 с. ; Ч. 2. — 448 с.
- Виноградов А.П.* От редактора // Вернадский В.И. Избр. соч. / под ред. А.П. Виноградова. М. : Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. С. 3–4.
- Виноградова К.Л.* К истории формирования морской флоры Chlorophyta. — Л. : Наука, 1984. — 66 с. — (Комаровские чтения, XXXIV).
- Виноградова Н.Г.* Географическое распространение глубоководной донной фауны // Глубоководная донная фауна : Плейстон / под ред. Л.А. Зенкевича. М. : Наука, 1969. С. 154–181. (Тихий океан. Биология Тихого океана ; кн. 2.)
- Войткевич Г.В.* Происхождение и химическая эволюция Земли. — М. : Наука, 1973. — 168 с.
- Волгин А.М.* Междисциплинарные связи в биогеографии // Формирование географических понятий в системе междисциплинарных связей / под ред. М.А. Андреевой. Челябинск : Челябинск. гос. пед. ин-т, 1985. С. 84–86.
- Воробьев В.П.* Бентос Азовского моря // Тр. Азовско-Черноморск. НИИ морск. рыб. хоз-ва и океаногр. 1949. Вып. 13. С. 1–193.
- Воронин Ю.А.* Теория классифицирования и её приложения. — Новосибирск : Наука, 1985. — 232 с.
- Воронин Ю.А.* Начала теории сходства. — Новосибирск : Наука, 1991. — 128 с.
- Воронов А.Г.* О положении биогеографии в системе наук // Вестн. МГУ. Сер. 5, География. 1964. № 5. С. 3–8.
- Воронов А.Г.* Изучение биоценологических связей — одна из задач современной биогеографии // Вопр. географии. 1966. Сб. 69. С. 3–10.
- Воронов А.Г.* Некоторые итоги и перспективы работы советских зоогеографов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, № 3. С. 157–160.
- Воронов А.Г.* Развитие учения о фитоценозах // Очерки по истории экологии / под ред. Г.А. Новикова, С.С. Шварца, Л.В. Чесновой. М. : Наука, 1970. С. 195–222.
- Воронов А.Г.* Геоботаника. — Изд. 2-е, испр. и доп. — М. : Высш. школа, 1973. — 384 с.
- Воронов А.Г.* Общие вопросы биогеографии и ее основные направления на современном этапе // Общие вопросы и основные направления исследований современной биогеографии / под ред. В.М. Неронова. М. : ВИНТИ, 1976а. С. 8–97. (Итоги науки и техники. Биогеография ; т. 1).
- Воронов А.Г.* Послесловие // Леме Ж. Основы биогеографии. М. : Прогресс, 1976б. С. 287–300.
- Воронов А.Г.* Биогеографические принципы районирования и типологии в сопоставлении с физико-географическими // XXIII Междунар. геогр. конгр. Москва, 1976. Секц. 4. М. : Ин-т географии АН СССР, 1976в. С. 133–136.
- Воронов А.Г.* Фауна // Большая Советская Энциклопедия. 3-е изд. М. : Сов. энциклопедия, 1977. Т. 27. С. 645–646.
- Воронов А.Г.* Некоторые направления развития современной биогеографии // Современные проблемы зоогеографии / под ред. А.Г. Воронова, Н.Н. Дроздова. М. : Наука, 1980. С. 6–20.
- Воронов А.Г.* Место биогеографии в системе наук и ее будущее // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии / под ред. Н.Н. Дроздова и др. М. : Наука, 1982а. С. 4–10.
- Воронов А.Г.* Корни и ветви биогеографии // Современные проблемы биогеографии / под ред. Н.Н. Дроздова, Е.Г. Мяло. М. : Изд-во МГУ, 1982б. С. 19–40.
- Воронов А.Г.* Чарлз Дарвин как биогеограф // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, № 5. С. 16–25.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н.* Предисловие // Современные проблемы зоогеографии / под ред. А.Г. Воронова, Н.Н. Дроздова. М. : Наука, 1980. С. 3–5.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Кривошук Д.А., Мяло Е.Г.* Биогеография с основами экологии. — Изд. 3-е, перераб. и доп. — М. : Изд-во МГУ, 1999. — 392 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Кривошук Д.А., Мяло Е.Г.* Биогеография с основами экологии. — Изд. 5-е, перераб. и доп. — М. : ИКЦ Академкнига, 2003. — 408 с.
- Воронов А.Г., Кучерук В.В.* Биотическое разнообразие Палеарктики: проблемы изучения и охраны // Биосферные заповедники : Тр. 1-го сов.-амер. симпоз. / под ред. В.Е. Соколова. Л. : Гидрометеоиздат, 1977. С. 7–20.
- Воронцов Н.Н.* Географическое распространение хомяков (Cricetinae) в Америке и некоторые вопросы зоогеографии Нового света // Вопросы зоологической картографии : Тез. докл. совещ. по вопр. зоол. картографии, 11–15 марта 1963 г. / под ред. Ю.А. Исакова. М. : МОИП, 1963. С. 72–76.

- Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. — М. : Изд. отдел УНЦ ДО МГУ ; Прогресс—Традиция ; АБФ, 1999. — 640 с.
- Второв П.П.* Экосистемный аспект развития биогеографии // Биотические компоненты наземных экосистем Тянь-Шаня / под ред. Н.Д. Кожевниковой. Фрунзе : Илим, 1974. С. 3–20.
- Второв П.П.* Подходы и методы современной синтетической биогеографии // Современные проблемы зоогеографии / под ред. А.Г. Воронова, Н.Н. Дроздова. М. : Наука, 1980. С. 31–60.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биогеография. — М. : Просвещение, 1978. — 271 с.
- Вульф Е.В.* Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 1. 1934. Вып. 2. С. 3–67.
- Высоцкий Б.П.* Возникновение актуализма как научного метода геологии (Карл фон Гофф) // Очерки по истории геологических знаний. М. : Углетехиздат, 1959. Вып. 8. С. 64–103.
- Высоцкий Б.П.* Возникновение униформизма и соотношение его с актуализмом // Очерки по истории геологических знаний. М. : Углетехиздат, 1961. Вып. 9. С. 84–125.
- Высоцкий Б.П.* Иоганнес Вальтер и его роль в развитии геологии. — М. : Наука, 1965. — 176 с. — (Тр. Геол. ин-та АН СССР ; т. 128).
- Высоцкий Б.П.* Классификация форм движения материи и наук : Система методов геологии // Пути познания Земли / под ред. В.И. Баранова и др. М. : Наука, 1971. С. 284–306.
- Высоцкий Г.Н.* Покрововедение. — Минск ; Л. : Тип. Гл. ботан. сада, 1925. — 9 с.
- Галл Я.М.* Борьба за существование как фактор эволюции : (историко-критический анализ отечественных ботанических исследований). — Л. : Наука, 1976. — 156 с.
- Галл Я.М.* К истории создания «Происхождения видов» // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6 изд. (Лондон, 1872) / под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб. : Наука, 1991. С. 457–488.
- География в системе наук / под ред. В.С. Жекулина, С.Б. Лаврова. — Л. : Наука, 1987. — 212 с.
- Гегамян Г.В.* О биосферологии В.И.Вернадского // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 9. С. 581–595.
- Геологический словарь : в 2-х т. / под ред. К.Н. Паффенгольца. — 2-е испр. изд. — М. : Недра, 1978. — Т. 1. — 486 с.
- Геоэкология Мирового океана : Материалы к IX съезду Геогр. о-ва СССР / под ред. А.П. Алхименко и др. — Л. : Геогр. о-во СССР, 1990. — 159 с.
- Гептнер В.Г.* Общая зоогеография. — М. ; Л. : Биомедгиз. 1936. — 548 с.
- Гептнер В.Г.* Некоторые теоретические стороны вопроса о подвиде, подвидовых признаках и границах подвидовых ареалов на примере географической изменчивости двух палеарктических видов млекопитающих // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1968. Т. 10. С. 3–36.
- Герасимов И.П.* Географическое значение учения В.Р. Вильямса о едином почвообразовательном процессе // Пробл. физ. географии. 1951. Вып. 16. С. 7–15.
- Герасимов И.П.* Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии мира. — М. : Наука, 1985. — 248 с.
- Гептнер А.* География, ее история, сущность и методы / пер. с нем. Е.А. Торнеус под ред. Н. Баранского. — М. ; Л. : Гос. изд-во, 1930. — 416 с.
- Гиббон Э.* История упадка и разрушения Римской империи / сокр. пер. с франц. П.Д. Черевина. — М. : Тип. Решетникова, 1824. — vii, 264, xiii с.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. — М. : Изд-во МГУ, 1990. — 192 с.
- Гиляров М.С.* Почвенные животные как компоненты биоценоза // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 3. С. 276–289.
- Гладков Н.А.* Предисловие // Дарлингтон Ф. Зоогеография : географическое распространение животных. М. : Прогресс, 1966. С. 5–8.
- Глинка Н.Л.* Общая химия. — Л. : Химия, 1985. — 702 с.
- Голиков А.Н.* Моллюски Vescininae Мирового океана. — Л. : Наука, 1980. — 465 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А.* Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203, № 5. С. 1190–1192.
- Голубец М.А.* Актуальные вопросы экологии. — Киев : Наук. думка, 1982. — 158 с.
- Голубец М.А.* Эволюция экосистем — определяющее условие прогрессивного развития органического мира // Экосистемные исследования : историко-методологические аспекты / под ред. А.И. Кафанова, Э.И. Колчинского. Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. С. 40–59.
- Городков К.Б.* Ареалы насекомых Европейской части СССР. — Л. : Наука, 1984. — 60 карт.
- Городков К.Б.* Проблема симметрии в хорологии // Теоретические аспекты зоогеографии и систематики / под ред. Ю.А. Песенко. Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1991. С. 3–47 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР ; т. 234).

- Горшков С.П.* Динамические аспекты физической географии // География в системе наук / под ред. В.С. Жекулина, С.Б. Лаврова. Л. : Наука, 1987. С. 102–116.
- Гофман-Кадошников П.Б.* Системный анализ иерархии уровней жизни // Системные исследования : ежегодник, 1983. М. : Наука, 1984. С. 322–328.
- Гребнер П.* География растений / пер. с нем. с многочисл. переработками и доп. М. Голенкина. – М. : Изд-во Сабашниковых, 1914. – viii, 423 с.
- Грейг-Смит П.* Количественная экология растений / пер. с англ. В.Д. Утехина под ред. и с предисл. Т.А. Работнова, А.А. Уранова. – М. : Мир, 1967. – 360 с.
- Григорьев А.А.* Предмет и задачи физической географии : (Общие принципы изучения структуры физико-географического процесса) // На методологическом фронте географии и экономической географии. М. ; Л. : Соцэкгиз, 1932. С. 45–59.
- Григорьев А.А.* Опыт аналитической характеристики состава и строения физико-географической оболочки земного шара. – Л. ; М. : Гл. ред. горно-топл. и геол.-развед. лит.-ры, 1937. – 68 с.
- Григорьев А.А.* Опыт характеристики основных типов физико-географической среды // Пробл. физ. географии. 1938а. Вып. 5. С. 3–45.
- Григорьев А.А.* Опыт характеристики основных типов физико-географической среды. Ч. 2 // Пробл. физ. географии. 1938б. Вып. 6. С. 3–65.
- Григорьев А.А.* Некоторые итоги разработки новых идей в физической географии : (о предмете географии, физ.-геогр. процессе, физ.-геогр. районировании и о законе интенсивности физ.-геогр. процесса) // Изв. АН СССР. Сер. геогр. и геофиз. 1946. Т. 10, № 2. С. 139–167.
- Григорьев А.А.* Развитие физико-географической мысли в России (XIX– начало XX в.) : краткий очерк. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – 92 с.
- Григорьев А.А.* Теоретические проблемы современной физической географии // Григорьев А.А. Закономерности строения и развития географической среды : Избр. теорет. работы. М. : Мысль, 1966. С. 116–131.
- Гризебах А.* Растительность Земного шара согласно климатическому ее распределению : очерк сравнительной географии растений / пер. с нем. с примеч. А. Бекетова. – СПб. : Изд-во т-ва «Общественная польза», 1874– . – Т. 1. – 1874. – 575 с. ; Т. 2. – 1877. – 593 с.
- Гроссгейм А.А.* Флора Кавказа. – 2-е перераб. и доп. изд. – Баку ; М. ; Л., 1939 – . – Т. 1. Polypodiaceae-Gramineae. – Баку : Изд-во Азерб. фил. АН СССР, 1939. – xxii, 402 с. ; Т. 2. Superaceae-Orchidaceae. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – 450 с. ; Т. 3. Saururaceae-Cariophyllaceae, 1945, 516 с. ; Т. 4. Nymphaeaceae-Platanaceae. – 1950.– 312, xxiii, 178 с. ; Т. 5. Rosaceae-Leguminosae, 1952, 455, xxi с. ; Т. 6. Geraniaceae-Araliaceae. – Л. : Наука, 1962. – 424 с. ; Т. 7. Umbelliferae-Scrophulariaceae. – 1967. – 894 с.
- Гуд И.Дж.* Ботриология ботриологии // Классификация и кластер / под ред. Дж. Вэн Райзина. М. : Мир, 1980. С. 20–41.
- Гумбольдт А. фон.* О физиогномике растений / пер. с нем. А.Ф. Севастьянова. – СПб. : Имп. Акад. наук, 1823. – 42 с.
- Гумбольдт А. фон.* Космос : Опыт физического мирописания / пер. с нем. Н. Фролова. – Изд. 2-е. – М. : Тип. А. Семена, 1862– . – Ч. 1. – 1862.– viii, 410 с. ; Ч. 2. – 1862. – viii, 488 с. ; Ч. 3. – 1863. – xi, 564 с.
- Гумбольдт А.* Идеи о географии растений // Гумбольдт А. География растений. М. ; Л. : ОГИЗ–Сельхозгиз, 1936. С. 51–74.
- Гумбольдт А.* Картины природы / пер. с нем. Т.И. Коншиной под ред. С.В. Обручева. – [4-е рус. изд.] – М. : Географгиз, 1959. – 270 с.
- Гумбольдт А.* Путешествие в равноденственные области Нового Света в 1799–1804 гг. – М. : Географгиз, 1963–. – Т. 1. Остров Tenerife и Восточная Венесуэла. – 1963. – 502 с. ; Т. 2. Плавание по Ориноко. – 1964. – 655 с. ; Т. 3. Страны Центральной и Южной Америки. Остров Куба. – 1969. – 438 с.
- Гумилёв Л.Н.* Этногенез и биосфера Земли. – М. : Рольф, 2001. – 560 с.
- Гурьянова Е.Ф.* Закономерности распределения современной морской фауны и принцип районирования Мирового океана // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии : тр. I сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва / под ред. Д.Л. Степанова. М. : Госгеолтехиздат, 1957. С. 15–24.
- Гурьянова Е.Ф.* Зоогеографическое районирование моря // Фауна Тонкинского залива и условия ее существования / под ред. А.П. Андрияшева и др. Л. : Наука, 1972. С. 8–21 (Исслед. фауны морей; X(XVIII)).
- Гусейн-Заде С.М., Тикунов В.С.* Состояние, проблемы и перспективы классификаций в географии // Классификация в современной науке / под ред. А.Н. Кочергина, С.С. Митрофановой. Новосибирск : Наука, 1989. С. 119–129.
- Гюбнер И.* Земноводного круга краткое описание из старые и новые географии по вопросам и ответам чрез Ягана Гибнера собранное и на немецком диалекте в Лейпциге отпечатано, а ныне повеле-

нием великого Государя Царя и Великого князя Петра Первого, всероссийского Императора, при наследственном благороднейшем Государе Царевиче Петре Петровиче — на российском отпечатано в Москве. — М., 1719. — 426 с.

*Давитая Ф.Ф.* Атмосфера и биосфера — прошлое, настоящее, будущее. — Л. : Гидрометеоздат, 1975. — 37 с.

*Даниленко А.К., Голубева Е.И., Даниленко Е.А., Кривоуцкий Д.А., Куприна А.В., Маркелов А.В., Минеева Н.Я., Петров А.С., Пузаченко Ю.Г., Румянцев В.Ю., Соболев И.А., Дмитриев С.А., Польский О.Г.* Биогеографическая концепция и методология прогноза состояния экосистем // Биоиндикаторы и биомониторинг : Материалы междунар. симпоз. : Тез. докл. Загорск, 1991. С. 309–332.

*Дарвин Ч.* Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль» / под ред. С.Л. Соболя. — М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. — 587 с. — (Сочинения ; т. 1)

*Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора // Собр. соч. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3. С. 253–680.

*Дарвин Ч.* Избранные письма / Сост., пер. и примеч. А.Е. Гайсиновича под ред. и с предисл. Н.И. Фейгинсона. — М. : ИЛ, 1950. — 392 с.

*Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь / пер. с 6 изд. (Лондон, 1872), под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб. : Наука, 1991. С. 8–419.

*Дарлингтон Ф.* Зоогеография. Географическое распространение животных / пер. с англ. М.М. Мержеевской, К.П. Филонова; предисл. и ред. Н.А. Гладкова. — М. : Прогресс, 1966. — 520 с.

*Де ла Вега И.Г.* История государства инков. — Л. : Наука, 1974. — 748 с.

*Дегтярев А.А.* Основы политической теории. — М. : Высшая школа, 1998. — 238 с.

*Декандоль А.* [в титуле значится *Бекетов А.Н.*] География растений / пер. с франц. А.Н. Бекетова // Вестн. Имп. Рус. геогр. о-ва. 1856. Ч. 16. Ст. первая и вторая. С. 45–92, 161–208 ; ч. 17. Ст. третья. Ст. четвертая и последняя. С. 121–166, 184–221.

*Декандоль А.* Есть ли в нынешней растительности общие и вместе с тем отличительные свойства, которые позволили бы узнать ее во всех странах, если бы она сделалась ископаемой? // Зап. Уральск. о-ва любителей естествознания : Материалы к климатологии Уральского края. Екатеринбург. 1876. Т. 3, вып. 2. С. 130–133.

*Декандоль О.П.* Ботаническая география г. Де-Кандоля // Указатель открытий по физике, химии, естественной истории и технологии, изд. Н. Щегловым. СПб. : Тип. Мин-ва внутр. Дел, 1828. Т. 5, ч. 2, № 4. С. 609–643 ; Т. 5, ч. 2, № 6. С. 933–989.

*Дементьев Г.П.* Николай Алексеевич Северцов, зоолог и путешественник (1827–1885). — Изд. 2-е, доп. — М. : Тип. Трудрезервиздата, 1948. — 72 с.

*Дементьев Г.П., Рустамов А.К., Успенский С. М.* В стуже и зное. Животное и ландшафт. — Изд. 2-е, доп. и перераб. — М. : Мысль, 1976. — 143 с.

*Денисов Н.Е.* Проблема выделения донных сообществ в сублиторали // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана : Тез. докл. симпоз., Ленинград, 18–21 ноября 1974 г. / под ред. А.Н. Голикова. Л. : Наука, 1974. С. 37–38.

*Депенчук Н.П.* Проблема взаимосвязи уровней исследования в биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии / под ред. Б.Е. Быховского и др. М. : Наука, 1972. С. 146–156.

*Дерюгин К.М.* Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. наук. Сер. 8, Физ.-мат. отд. 1915. Т. 34, № 1. С. 1–929.

*Дерюгин К.М.* Фауна Белого моря и условия ее существования. — Л. : Гос. гидрологич. ин-т, 1928. — хii, 511 с.

*Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша / пер. с англ. Н.О. Фоминой под ред. и с предисл. Б.М. Медникова. — М. : Мир, 1988. — 184 с.

Диатомовые водоросли СССР : Ископаемые и современные. Т. 1 / под ред. А.И. Прошкиной-Лавренко. — Л. : Наука, 1974. — 403 с.

*Дильс Л.* Ботаническая география / пер. с нем. под ред. П.И. Мищенко. — Пг. : Типогр. К. Матисена, 1916. — 138 с.

*Догель В.А.* Количественный анализ фауны лугов в Петергофе // Рус. зоол. журн. 1924. Т. 4, вып. 1–2. С. 117–154.

*Дохман Г.И.* Проявление внутривидовых и межвидовых отношений в биоценозе (к постановке вопроса) // Вопр. географии. 1966. Сб. 69. С. 18–31.

*Дохман Г.И.* История геоботаники в России. — М. : Наука, 1973. — 286 с.

*Дружинин В.В., Конторов Д.С.* Проблемы системологии. — М. : Сов. радио, 1976. — 296 с.

*Дубров А.М., Мхитарян В.С., Трошин Л.И.* Многомерные статистические методы. — М. : Финансы и статистика, 1998. — 352 с.

*Дубровский С.А.* Прикладной многомерный статистический анализ. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 216 с.

- Дубровский Ю.А., Кулик И.Л.* Эволюционно-экологический анализ современных ареалов // Общие методы изучения истории современных экосистем / под ред. В.Е. Соколова, Л.Г. Динесмана. М. : Наука, 1979. С. 237–274.
- Дуда Р.О., Харт П.* Распознавание образов и анализ сцен. — М. : Мир, 1976. — 511 с.
- Дэйвисон М.* Многомерное шкалирование : методы наглядного представления данных. — М. : Финансы и статистика, 1988. — 254 с.
- Дювиньо П., Танг М.* Биосфера и место в ней человека : (Экологические системы и биосфера) / пер. с франц. П.М. Рафеса под ред. А.Н. Формозова — М. : Прогресс, 1973. — 269 с.
- Дюран Б., Оддел П.* Кластерный анализ. — М. : Статистика, 1977. — 128 с.
- Еганов Э.А.* О выделении объектов исследования в геологии // Пути познания Земли / под ред. В.И. Баранова и др. М. : Наука, 1971. С. 263–273.
- Елисеев Э.Н.* Структура развития сложных систем. — Л. : Наука, 1983. — 264 с.
- Елисеева И.И., Рукавишников В.О.* Логика прикладного статистического анализа. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 192 с.
- Еськов К.Ю.* Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез / под ред. Ю.И. Чернова. М. : Наука, 1984. С. 24–92.
- Еськов К.Ю.* История Земли и жизни на ней. — М. : МИРОС : Наука/Интерпериодика, 2000. — 350 с.
- Жадин В.И.* Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии // Жизнь пресных вод СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3 / под ред. Е.Н. Павловского, В.И. Жадина. С. 7–112.
- Жекулин В.С.* О структурных уровнях организации географической науки // География в системе наук / под ред. В.С. Жекулина, С.Б. Лаврова. Л. : Наука, 1987. С. 32–52.
- Жирков И.А.* О методике проведения биогеографических границ // Общие вопросы морской биогеографии : памяти академика О.Г. Кусакина / под ред. А.И. Кафанова. Владивосток : Дальнаука, 2004. С. 98–111.
- Жиров А.И., Игнатенко И.В., Ласточкин А.Н., Соломин В.П.* Геоэкология. Ч. 1. История становления и структура геоэкологии. — СПб. : Образование, 1995. — 263 с.
- Жмур С.И., Розанов А.Ю., Горленко В.М.* Следы древнейшей жизни в космических телах Солнечной системы // Природа. 1997. № 8. С. 3–10.
- Жуковская В.М., Мучник И.Б.* Факторный анализ в социально-экономических исследованиях. — М. : Статистика, 1976. — 151 с.
- Забелин И.М.* Физическая география и наука будущего. — М. : Географгиз, 1963. — 112 с.
- Завадский К.М.* Предмет и задачи современного дарвинизма // Бот. журн. 1957. Т. 42. С. 583–595.
- Завадский К.М.* Учение о виде. — Л. : Изд-во ЛГУ, 1961. — 254 с.
- Завадский К.М.* Основные формы организации живого и их подразделения // Философские проблемы современной биологии / под ред. А.С. Мамзина. М. ; Л. : Наука, 1966. С. 29–47.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. — Л. : Наука, 1968. — 404 с.
- Завадский К.М., Колчинский Э.И.* О значении метода актуализма для эволюционной теории // История и теория эволюционного учения. Л. : Наука, 1975. Вып. 3 / под ред. К.М. Завадского. С. 120–151.
- Завадский К.М., Колчинский Э.И.* Эволюция эволюции : Историко-критические очерки проблемы. — Л. : Наука, 1977. — 236 с.
- Заварзин Г.А.* Микробная биогеография // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55, № 1. С. 5–12.
- Заренков Н.А.* О представлениях Я.А. Бирштейна относительно структуры биогеографии // Докл. МОИП. Зоология и ботаника. 1981. Теоретические и прикладные аспекты результатов изучения растений и животных. М. : МОИП, 1983. С. 16–17.
- Заренков Н.А.* Теоретическая биология : (введение). — М. : Изд-во МГУ, 1988. — 214 с.
- Зверев В.Л., Экзарьянц В.Н.* Концепция биосферы как основа природопользования и экологического образования // Минералогия и жизнь : Материалы к Межгос. минерал. семинару. Сыктывкар : Коми науч. центр УрО РАН, 1993. С. 100.
- Зезина О.Н.* Экология и распространение современных брахиопод. — М. : Наука, 1976. — 138 с.
- Зезина О.Н.* Современные брахиоподы и проблемы батинальной зоны океана. — М. : Наука, 1985. — 248 с.
- Зенкевич Л.А.* О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 201–220.
- Зернов С.А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. Акад. наук по Физ.-мат. отд-нию. 1913. Т. 32, № 1. 299 с.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. — 2-е изд. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — 588 с.
- Зинова А.Д.* К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана // Комиссия по рыбохозяйственному исследованию западной части Тихого океана : Конф. по совместному исслед. флоры и фауны : Тез. докл. Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1962. 11 с.



- Злотин Р.И.* О принципах и методах изучения гетеротрофов в исследованиях организации наземных экосистем // Современные проблемы биогеографии / под ред. Н.Н. Дроздова, Е.Г. Мяло. М. : Изд-во МГУ, 1982. С. 41–50.
- Зозулин Г.М.* Исторические свиты растительности лесостепи Среднерусской возвышенности // Делегат. съезд Всесоюз. бот. о-ва : Тез. докл. Л. : Всесоюз. бот. о-во, 1957. Вып. 3 : Секция флоры и растительности, 1. С. 14–22.
- Иберла К.* Факторный анализ. – М. : Статистика. 1980. – 398 с.
- Иванов А.Н.* Биосфера и географическая оболочка в аспекте школьного преподавания // Вопросы геологии в школьном курсе физической географии. Ярославль, 1973. С. 33–41.
- Иванов О.А., Суханов В.В.* Структура нектонных сообществ прикурильских вод. – Владивосток : ТИПРО-Центр, 2002. – 155 с.
- Ивлев В.С.* О структурных особенностях биоценозов // Изв. АН Латв. ССР. 1954. № 10 (87). С. 53–68.
- Иоганзен Б.Г.* К изучению надорганизменных систем // Развитие концепции структурных уровней в биологии / под ред. Б.Е. Быховского и др. М. : Наука, 1972. С. 357–361.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Панфилов Д.В.* Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. – М. : Наука, 1980. – 226 с.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А.* Зональные закономерности динамики экосистем. – М. : Наука, 1986. – 151 с.
- Исаченко А.Г.* Ландшафтное картирование : (значение, состояние, задачи). – Л. : Геогр. о-во СССР, 1959. – 18 с.
- Исаченко А.Г.* Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. – М. : Высш. школа, 1965. – 327 с.
- Каверзнев А.А.* Философическое рассуждение о перерождении животных / пер. с нем. И. Морозова. – СПб. : [Тип. Арт. корпуса], 1778. – 29 с. [воспроизведено: Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина : материалы к истории эволюционной идеи в России. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. Т. 1. С. 434–441.]
- Каверзнев А.А.* О перерождении животных / пер. с нем. Б.Е. Райкова, С.Л. Соболя // Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина : материалы к истории эволюционной идеи в России. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. Т. 1. С. 423–433.
- Каганова З.В.* Концепция структурных уровней и принципы интегратизма в современной биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии / под ред. Б.Е. Быховского и др. М. : Наука, 1972. С. 112–121.
- Казначеев В.П.* Учение о биосфере : этюды о научном творчестве В.И. Вернадского (1863–1845). – М. : Знание. 1985. – 79 с.
- Казначеев В.П.* Учение В.И.Вернадского о биосфере и ноосфере. – Новосибирск : Наука, 1989. – 245 с.
- Калесник С.В.* Современное состояние учения о ландшафтах // Материалы к III съезду Географического общества Союза ССР. М. : Геогр. о-во СССР, 1959. 17 с.
- Калесник С.В.* О классификации географических наук // XIX Международный географический конгресс в Стокгольме. М. : Изд-во АН СССР, 1961. С. 265–267.
- Камшилов М.М.* Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. – М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. – 135 с.
- Камшилов М.М.* Биотический круговорот. – М. : Наука, 1970. – 160 с.
- Камшилов М.М.* Эволюция биосферы. – Изд. 2-е, доп. – М. : Наука, 1979. – 256 с.
- Канаев И.И.* Жорж Луи Леклер де Бюффон. 1707–1788. – М. ; Л. : Наука, 1966. – 267 с.
- Канаев И.И.* Гёте как естествоиспытатель. – Л. : Наука, 1970а. – 468 с.
- Канаев И.И.* Гёте и Бюффон // Из истории биологии. М. : Наука, 1970б. Вып. 2. С. 71–89.
- Кант И.* Критика чистого разума. – М. : Мысль, 1994. – 592 с.
- Карзинкин Г.С.* Попытка практического разрешения понятия «биоценоз» // Рус. зоол. журн. 1926. Т. 4, вып. 4. С. 97–133.
- Карпинская Р.С., Никольский С.А.* Социобиология : критический анализ. – М. : Мысль, 1988. – 205 с.
- Карра де Во Б.* Арабские географы / пер. с франц. О. Крауш под ред. И.Ю. Крачковского. – Л. : Геогр.-эконом. науч.-исслед. ин-т ЛГУ, 1941. – 40 с.
- Кафанов А.И.* К вопросу об использовании палеоэкологического метода при эволюционных построениях // Биология моря. 1981. № 1. С. 75–84.
- Кафанов А.И.* Правило «age and area» Дж. Виллиса и широтная гетерохронность морской биоты // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 105–114.
- Кафанов А.И.* Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография северной Пацифики. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. – 196 с.

- Кафанов А.И.* Влияние видового богатства и обилия на меры включения при теоретико-графовом анализе // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 3. С. 428–434.
- Кафанов А.И.* Лайелевы проценты и широтные закономерности вымирания кайнозойской морской биоты // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58, № 6. С. 46–63.
- Кафанов А.И.* О книге А.Г. Воронова, Н.Н. Дроздова, Д.А. Криволуцкого, Е.Г. Мяло «Биогеография с основами экологии». — Изд. 3-е, перераб. и доп. — М. : Изд-во МГУ, 1999. — 392 с. // Вестн. ДВО РАН. 2000. № 5(93). С. 140–142.
- Кафанов А.И.* Письмо в редакцию : О книге: Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография. — М. : Наука, 2000. — 176 с. // Биология моря. 2002. Т. 28, № 5. С. 390.
- Кафанов А.И.* Чарлз Лайель и становление исторической биогеографии // Общие вопросы морской биогеографии : памяти академика О.Г. Кусакина / под ред. А.И. Кафанова. Владивосток : Дальнаука, 2004а. С. 8–48.
- Кафанов А.И.* О.Г. Кусакин как биогеограф // Биология моря. 2004б. Т. 31, № 2. С. 148–153.
- Кафанов А.И.* Континуальность и дискретность геомериды : биономический и биотический аспекты // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66, № 1. С. 28–54.
- Кафанов А.И., Борисовец Е.Э., Волвенко И.В.* О применении кластерного анализа в биогеографических классификациях // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 3. С. 250–265.
- Кафанов А.И., Жуков В.Е.* Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посъета (Японское море) : сезонная изменчивость и пространственная структура. — Владивосток : Дальнаука, 1993. — 155 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.* Морская биогеография. — М. : Наука, 2000. — 178 с.
- Кафанов А.И., Кусакин О.Г., Несис К.Н., Скарлато О.А., Старобогатов Я.И.* Проект Кодекса терминологии и номенклатуры единиц районирования в морской биогеографии : Препринт. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. — 24 с.
- Кафанов А.И., Суханов В.В.* О зависимости между числом и объемом таксонов // Журн. общ. биологии. 1981а. Т. 42, № 3. С. 345–350.
- Кафанов А.И., Суханов В.В.* Почему так мало крупных родов? : Препринт. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981б. — 17 с.
- Кафанов А.И., Суханов В.В.* Метод оценки минимум-ареала и потенциального видового обилия сообществ // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по мор. биологии / под ред. А.И. Кафанова. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. Ч. 1. С. 28–30.
- Кафанов А.И., Суханов В.В.* Температурная зависимость продолжительности развития и жизни у пойкилотермных животных: эколого-физиологическая интерпретация // Биология моря. 1983. № 5. С. 21–27
- Кафанов А.И., Федотов П.А.* Связь демографических и продукционных показателей с зонально-биогеографическими характеристиками прибрежных видов амфипод залива Посъета (Японское море) // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58, № 1. С. 102–120.
- Каешкаров Д.Н.* Среда и сообщество : (основы синэкологии) : Курс, читанный в Средне-Азиатском гос. ун-те. — М. : Медгиз, 1933. — 244 С.
- Каешкаров Д.К.* Основы экологии животных. — М. ; Л. : Медгиз, 1938. — 602 с.
- Кедров Б.М.* О соотношении форм движения материи в природе // Философские проблемы современного естествознания : Тр. Всесоюз. совещ. по философским вопросам естествознания / под ред. П.Н.Федосеева и др. М. : Изд-во АН СССР, 1959. С. 137–211.
- Кедров Б.М.* Классификация наук. 1. Энгельс и его предшественники. — М. : Изд-во ВПШ и АОН при ЦК КПСС, 1961. — 472 с.
- Кедров Б.М.* Предмет и взаимосвязь естественных наук. — М. : Изд-во АН СССР, 1962. — 411 с.
- Кедров Б.М.* Структурные уровни материальных систем и пути их познания : (опыт моделирования познавательного процесса) // Развитие концепции структурных уровней в биологии / под ред. Б.Е. Быховского и др. М. : Наука, 1972. С. 71–95.
- Киселёв А.Н.* Прогнозное биогеографическое картографирование : региональный аспект. — М. : Наука, 1985. — 104 с.
- Клубов С.В., Прозоров Л.Л.* Геоэкология : история, понятия, современное состояние. — М. : ВНИ-Изарубежгеология, 1993. — 162 с.
- Кнут Д.* Искусство программирования для ЭВМ. Т. 3. Сортировка и поиск. — М. : Мир, 1978. — 844 с.
- Кобякова З.И.* Закономерности распределения десятиногих раков (Decapoda) в районе южного Сахалина // Труды проблемных и тематических совещаний / под ред. Н.Б. Ломакиной. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. Вып. VI : Третья конф. по исследованию фауны дальневосточных морей. С. 47–64.
- Ковда В.А.* Современное учение о биосфере // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30, № 1. С. 3–17.
- Ковда В.А.* Основы учения о почвах. Кн. 1. — М. : Наука, 1973. — 447 с.

- Ковда В.А., Якушевская И.В., Тюрюканов А.Н.* Микроэлементы в почвах Советского Союза. – М. : Изд-во МГУ, 1959. – 67 с.
- Кожеевников Ю.П.* Философские и методологические аспекты фитогеографии. – СПб. : Рус. Геогр. о-во, 1993. – 267 с. Деп. в ВИНТИ 19.03.93..№ 654–В93.
- Козиков И.А.* Философские воззрения В.И. Вернадского : (к столетию со дня рождения). – М. : Изд-во МГУ, 1963. – 78 с.
- Колодяжный В.И.* О гносеологических основаниях ошибок в процессе научного познания // Логика научного поиска / под ред. О.Н. Жеманова. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1977. С. 27–30.
- Колчинский Э.И.* Идеи В.И. Вернадского об эволюции биосферы : к 125-летию со дня рождения. – Л. : Знание, 1987. – 15 с.
- Колчинский Э.И.* О выделении основных тенденций в эволюции биосферы : историко-научные и методологические аспекты проблемы // Экосистемные исследования : историко-методологические аспекты / под ред. А.И. Кафанова, Э.И. Колчинского. Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. С. 5–39.
- Колчинский Э.И.* Эволюция биосферы : историко-критические очерки исследований в СССР. – Л. : Наука, 1990. – 237 с.
- Колчинский Э.И.* В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-х – начале 30-х гг.). – СПб. : Дмитрий Буланин, 1999. – 274 с.
- Колчинский Э.И.* Неокатастрофизм и селекционизм : Вечная дилемма или возможность синтеза? : (историко-критические очерки). – СПб. : Наука, 2002. – 554 с.
- Кондаков Н.И.* Логический словарь. – М. : Наука, 1971. – 656 с.
- Конт О.* Курс положительной философии. Т. 1. Философия математики / Полн. пер. с посл. 5-го франц. изд., с предисл. С.Е. Савича. – СПб. : Посредник, 1900. – xvi, 302 с.
- Копнин П.В.* Введение в марксистскую гносеологию. – Киев : Наук. думка, 1966. – 288 с.
- Коржинский С.И.* Северная граница черноземной области восточной полосы европейской России в ботаникогеографическом и почвенном отношении. I. Введение. Ботанический очерк Казанской губернии // Тр. О-ва Естествоиспытателей. при Имп. Казан. Ун-те. 1888. Т. 18, вып. 5. 201 с.
- Коровицын В.П.* Картографирование населения // Вопросы зоологической картографии : Тез. докл. Совещ. по вопр. зоол. картографии, 11–15 марта 1963 г. / под ред. Ю.А. Исакова. М. : МОИП, 1963. С. 13–15.
- Корсунская В.М., Верзилин Н.М.* В.И. Вернадский. – М. : Просвещение, 1975. – 127 с.
- Костычев С.П.* Натурфилософия и точные науки. – Пг. : Мысль, 1922. – 42 с.
- Красилов В.А.* Эволюция и биостратиграфия. – М. : Наука, 1977. – 256 с.
- Красилов В.А.* Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – 138 с.
- Краскэл [Краскел] Дж. Б.* Многомерное шкалирование и другие методы поиска структуры. // Статистические методы для ЭВМ. М. : Наука, 1986. С. 301–347.
- Красная книга СССР. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / под ред. А.Л. Тахтаджяна. – Л. : Наука, 1975. – 202 с.
- Красная книга СССР : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 1. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – М. : Лесная пром-сть, 1984. – 392 с.
- Краснощечков Г.П., Розенберг Г.С.* Экология в цитатах и афоризмах // <http://www.tolcom.ru/kiril/Rosenberg/Ea1.htm>. 2001.
- Креднер Г.* Руководство к геологии / пер. с нем. (с доп.). – СПб. : Тип. П.П. Меркульева, 1875. – Т. 1. – х, 371 с. ; Т. 2. [вып. 1.] – 96 с.
- Кремьянский В.И.* Структурные уровни живой материи. – М. : Наука, 1969. – 295 с.
- Криштофович А.Н.* Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР / под ред. В.Н. Сукачёва. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. С. 21–86.
- Криштофович А.Н.* Эволюция растений по данным палеоботаники // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 5–27.
- Кротов П.И.* Задачи научной географии и постановка ее преподавания в Императорском Казанском университете. – СПб. : Тип. А.С. Суворина, 1892. – 28 с.
- Крускал [Краскел] Дж.* Взаимосвязь между многомерным шкалированием и кластер-анализом // Классификация и кластер / под ред. Дж. Вэн Райзина. М. : Мир, 1980. С. 20–41.
- Круть И.В.* Исследование оснований теоретической геологии. – М. : Наука, 1973. – 207 с.
- Круть И.В.* Из истории принципов геонии // Методология и история геологических наук / под ред. А.И. Равикович. М. : Наука, 1977. С. 47–57.
- Круть И.В.* Введение в общую теорию Земли : Уровни организации геосистем / послесл. Б.С. Соколова, С.В. Мейена. – М. : Мысль, 1978. – 367 с.
- Круть И.В., Забелин И.М.* Очерки истории представлений о взаимоотношении природы и общества : Общенаучные и геолого-географические аспекты. – М. : Наука, 1988. – 414 с.

- Крыжановский О.Л.* О принципах зоогеографического районирования суши // Зоол. журн. 1976а. Т. 55, вып. 7. С. 965–975.
- Крыжановский О.Л.* К вопросу о предмете зоогеографии и методах зоогеографических исследований // Журн. общ. биологии. 1976б. Т. 37, № 5. С. 762–769.
- Крыжановский О.Л.* Принципы единого зоогеографического районирования суши на основе распространения наземных беспозвоночных // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 66–71.
- Крыжановский О.Л.* Состав и распространение энтомофаун земного шара. – М. : Товарищество научн. изд. КМК, 2002. – 237 с.
- Крыжановский О.Л., Старобогатов Я.И.* Современное состояние учения об ареале и фаунистических комплексах и задачи исследования // Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Зоология / под ред. А.А. Стрелкова. Л. : Наука, 1974. Вып. 1. С. 44–52.
- Крылов В.В.* К вопросу о критерии сопряженности пары видов и выделении повторяющихся групп // Океанология. 1969. Т. 9, вып. 1. С. 172–174.
- Крылов В.В., Семёнов В.Н.* Метод оценки сопряженности видов по степени совпадения их ареалов // Океанология. 1977. Т. 17, вып. 2. С. 333–337.
- Кузнецов А.П.* К вопросу о взаимоотношениях видов в биоценозах // Докл. АН СССР. 1960. Т. 131, № 4. С. 954–956.
- Кузнецов Б.А.* О некоторых закономерностях распространения млекопитающих по европейской части СССР // Зоол. журн. 1936. Т. 15, вып. 1. С. 96–127.
- Кузьмин П.П.* Периодическая система живых организмов : Препринт. – Л. : Ленингр. фил. Ин-та машиноведения АН СССР, 1990. – 37 с.
- Кузякин А.П.* К теории вида и видообразования : (Близкие виды рукокрылых в аспекте их исторического развития) // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской, 1958. Т. 65. С. 21–98.
- Кузякин А.П.* Ландшафтные районы СССР как основа для зоогеографических обследований // Материалы к конференции по вопросам зоогеографии суши. Алма-Ата, 1960. С. 75–76.
- Кузякин А.П.* Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской, 1962. Т. 109 : Биогеография, вып. 1. С. 3–182.
- Кузякин А.П.* Вклад зоогеографии в зонально-ландшафтное районирование // Актуальные вопросы зоогеографии : Тез. докл. VI Всесоюз. зоогеогр. конф. Кишинев, 1975. С. 130–132.
- Кулик И.Л.* Сравнительный анализ фаунистических комплексов млекопитающих лесной части Северной Евразии // Териология. Новосибирск : Наука, 1974. Т. 2. С. 151–162.
- Кулик И.Л.* Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Северной Америки в сравнении с Евразийским таежным комплексом // Вестн. зоологии. 1975. № 2. С. 28–33.
- Кун Т.С.* Структура научных революций. Вып. VI. Третья конференция по исследованию фауны дальневосточных морей / пер. с англ. И.З. Налетова; общ. ред. и послесл. С.Р. Микулинского, Л.А. Марковой. – М. : Прогресс, 1975. – 288 с.
- Куприянова Т.П.* Принципы и методы физико-географического районирования с применением ЭВМ. – М. : Наука, 1977. – 125 с.
- Кусакин О.Г.* Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные Isopoda холодных и умеренных вод северного полушария. Подотр. Flabellifera. – Л. : Наука, 1979. – 472 с.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.* Филема органического мира. Ч.1. Прологомены к построению филемы. – СПб. : Наука, 1994. – 283 с.
- Кучерук В.В.* Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // География населения наземных животных и методы его изучения. М. : Изд-во АН СССР, 1959. С. 45–87.
- Кэйп А. Дж.* Вид и его эволюция / пер. с англ. М.Л. Бельговского под ред. и с предисл. В.Г. Гептнера. М. : ИЛ, 1958. 244 с.
- Кювье Ж.* Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара / пер. с франц. Д.Е. Жуковского под ред. и с вступ. статьей А.А. Борисяка. – М. ; Л. : Биомедгиз, 1937. – 368 с.
- Лавренко Е.М.* О фитогосфере // Вопросы географии. Физическая география. М. : Географгиз, 1949. Сб. 15. С. 53–66.
- Лавренко Е.М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1964. № 1. С. 32–46.
- Лавренко Е.М.* Основные проблемы биогеоценологии и задачи биогеоценологических исследований в СССР // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 4. С. 395–408.
- Лавренко Е.М.* Биосфера в понимании В.И. Вернадского и растительный покров Земли // В.И. Вернадский и современность / под ред. А.Г. Назарова. М. : Наука, 1986. С. 147–154.
- Лавренко Е.М., Свешникова В.М.* Ботаническая география и фитоценология (геоботаника) // Развитие биологии в СССР / под ред. Б.Е. Быховского, С.Р. Микулинского и др. М. : Наука, 1967. С. 41–64.

*Лазаренко А.С.* Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока // Президенту АН СССР акад. В.Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и 40-летию научной деятельности. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. С. 73–89.

*Лапо А.В.* Следы былых биосфер или рассказ о том, как устроена биосфера и что осталось от биосфер геологического прошлого. – М. : Знание, 1979. – 176 с.

*Лаптев И.П.* О методике зоогеографических исследований // Тр. Томск. ун-та. 1960. Вып. 148. С. 155–162.

*Лаптев М.К.* Элементы зоогеографии. – Ашхабад : Туркменск. науч.-исслед. зоол. станция, 1940. – 152 с.

*Ларина Н.И., Гурьлёва Г.М.* Эколого-фаунистические комплексы млекопитающих // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов, 1968. С. 133–140.

*Ларина Н.И., Гурьлёва Г.М.* Некоторые методические вопросы зоогеографического районирования // Териология. Новосибирск : Наука, 1972. Вып. 1. С. 186–191.

*Лебедев Д.Б.* Готфрид Рейнхольдт Тревиранус и начало географии растений : (об одном забытом приоритете) // Вопр. истории естествознания и техники. М. : Наука, 1981. Вып. 1. С. 116–120.

*Левич А.П.* Структура экологических сообществ. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – 181 с.

*Лёвушкин С.И.* К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 5. С. 692–709.

*Лёвушкин С.И.* Об экологических фаунистических комплексах : (на примере подземных фаун) // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 6. С. 814–828.

*Лёвушкин С.И.* Проблема островных фаун в свете отношения биогеографии и экологии // Морская биогеография : предмет, методы, принципы районирования / под ред. О.Г. Кусакина. М. : Наука, 1982. С. 26–52.

*Леме Ж.* Основы биогеографии / сокр. пер. с франц. Л.Г. Вольфензон и др., под ред. и с послесл. А.Г. Воронова. – М. : Прогресс, 1976. – 310 с.

*Ленин В.И.* Материализм и эмпириокритицизм : критические заметки об одной реакционной философии. – М. : Политиздат, 1977. – 392 с.

*Леонов Г.П.* Основы стратиграфии. – М. : Изд-во МГУ, 1973–. – Т. 1. – 1973. – 530 с.; Т. 2. – 1974. – 486 с.

*Лепёхин И.И.* Размышления о нужде испытывать лекарственную силу собственных произрастений... – М. : Имп. Акад. наук, 1783. – 30 с.

*Линдберг Г.У.* Четвертичный период в свете биогеографических данных. – Л. : Изд-во АН СССР, 1955. – 334 с.

*Линдберг Г.У.* Картирование подводных ландшафтов с целью изучения закономерностей распределения животных // Вопросы биостратиграфии континентальных толщ : Тр. III сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва / под ред. Д.Л. Степанова. М. : Госгеолтехиздат, 1959. С. 49–52.

*Линдберг Г.У.* Крупные колебания уровня океана в четвертичный период : биогеографические обоснования гипотезы. – Л. : Наука, 1972. – 548 с.

*Линдберг Г.У.* Современные организмы как источник информации о закономерностях развития Земли и ее биосферы в недавнем прошлом : (перспективы развития гипотезы о крупных колебаниях уровня океана) // Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Зоология / под ред. А.А. Стрелкова. Л. : Наука, 1974. Вып. 1. С. 52–70.

*Линдеман Р.Л.* Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании // Усп. совр. биологии. 1943. Т. 16, № 5. С. 552–570.

*Линней К.* Философия ботаники / пер. с лат. Н.Н. Забинковой и др.; издание подготовил И.Е. Амлинский под ред. П.А. Генкеля, Б.А. Старостина. – М. : Наука, 1989. – 453 с.

*Личков Б.Л.* В.И. Вернадский как биолог // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 5. С. 285–304.

*Личков Б.Л.* Владимир Иванович Вернадский. 1863–1945. – М. : Изд-во МОИП, 1948. – 103 с.

*Ломоносов М.В.* О слоях земных и другие работы по геологии / пред. и поясн. Г.Г. Леммлейна. – М. ; Л. : Госгеолиздат, 1949. – 212 с.

*Ломоносов М.В.* О качествах стихотворца рассуждение // Избранные философские произведения / общ. ред. и предисл. Г.С. Васецкого. М. : Госполитиздат, 1950. С. 517–532.

*Лукин Е.И.* Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – 310 с.

*Лутаенко К.А.* Фауна двустворчатых моллюсков Амурского залива (Японское море) и прилегающих районов. Ч. 2. Семейства Trapezidae – Periplomatidae : эколого-биогеографическая характеристика // Бюлл. Дальневост. малакол. о-ва, 2003. вып. 7. С. 5–84.

*Лэк Д.* Численность животных и ее регуляция в природе / пер. с англ. Б.Н. Сидорова; ред. и предисл. Н.П. Наумова. – М. : ИЛ, 1957. – 404 с.

*Любщев А.А.* О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. 1923. Т. 2, вып. 3. С. 99–110.

- Любичев А.А.* Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и эволюция : Тр. Всесоюз. совещ. / под ред. С.С. Шварца. Свердловск, 1965. С. 45–57.
- Любичев А.А.* О критериях реальности в таксономии // Информационные вопросы семиотики, лингвистики и автоматического перевода. М. : ВИНТИ, 1971. С. 67–81.
- Любичев А.А.* Проблемы формы[,] систематики и эволюции организмов : Сб. статей. – М. : Наука, 1982. – 279 с.
- Ляйэ́ль [Лайель] Ч.* Геологические доказательства древности человека с некоторыми замечаниями о теориях происхождения видов / пер. с 3-го англ. изд. А. Ковалевского. – СПб. : Тип. О.И. Бакста, 1864. – xii, 512 с.
- Ляйэ́ль [Лайель] Ч.* Основные начала геологии или новейшие изменения Земли и ее обитателей / пер. с послед. англ. изд. А. Мина. – М. : А.И. Глазунов, 1866а. – Т. 1. – 399 с. ; Т. 2. – 462 с.
- Ляйэ́ль [Лайель] Ч.* Руководство к геологии или древние изменения Земли и ее обитателей, по свидетельству геологических памятников. [Т. 1] / пер. Н.А. Головкинского с 6-го англ. изд. 1865 г., значит. доп. – СПб. : Тип. Н. Тиблена и комп. (Н. Неклюдова), 1866б. – ii, 495 с.
- Ляйэ́ль [Лайель] Ч.* Руководство к геологии. Т. 2 / с 6-го изд., под ред. В.О. Ковалевского. – СПб. : Тип. А.Е. Ландау, 1878. – iv, 563 с.
- Лямин В.С.* Философские вопросы географии. – М. : Изд-во МГУ, 1989. – 96 с.
- Ляпунов А.А.* Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов // Проблемы кибернетики. 1963. Вып. 10. С. 179–193.
- Ляпунов А.А.* В чем состоит системный подход к изучению реальных объектов сложной природы? // Системные исследования : ежегодник, 1971 / под ред. И.В. Блауберга и др. М. : Наука, 1972. С. 5–17.
- Мазинг В.В.* К вопросу об эволюции биоценологических систем // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М. : Наука, 1970. С. 95–106.
- Майорова Л.А., Чавтур Н.А., Петропавловский Б.С., Суханов В.В.* О методе сравнения видовых списков в растительных сообществах // Эмпирические методы исследования и моделирование растительных сообществ / под ред. Б.И. Сёмкина, Б.С. Петропавловского. Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. С. 89–102.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция / пер. с англ. под ред. В.Г. Гептнера, В.Н. Орлова. – М. : Мир, 1968. – 598 с.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р.* Методы и принципы зоологической систематики / пер. с англ. М.Л. Бельговского под ред. и с предисл. В.Г. Гептнера. – М. : ИЛ, 1956. – 352 с.
- Макарова С.И.* Сравнение моделей описания зависимости числа видов во флоре от размера площади // Бот. журн. 1983. Т. 68. С. 376–381.
- Макридин В.П., Месежников М.С.* Палеобиогеографическое районирование и его значение для био-стратиграфии // Сов. геология. 1987. № 1. С. 59–65.
- Макфедьен Э.* Экология животных : цели и методы / пер. со 2-го, доп. англ. изд. П.М. Рафеса под ред. и с предисл. В.В. Алпатова. – М. : Мир, 1965. – 376 с.
- Малиновский А.А.* Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации // Развитие концепции структурных уровней в биологии / под ред. Б.Е. Быховского и др. М. : Наука, 1972. С. 271–277.
- Мальшев Л.И.* Современные подходы к количественному анализу в сравнении флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики : Материалы II рабочего совещ. по сравнит. флористике. Неринга, 1983. Л. : Наука, 1987а. С. 142–148.
- Мальшев Л.И.* Основные вопросы ботанико-географического районирования // География и природные ресурсы. 1987б. № 1. С. 157–162.
- Мальшев Л.И.* Площадь выявления флоры // Экология. 1991. № 2. С. 3–14.
- Мальшев Л.И.* Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор : Материалы III рабочего совещ. по сравнит. флористике. Кунгур, 1988. СПб. : Наука, 1994. С. 34–87.
- Мандель И.Д.* Кластерный анализ. – М. : Финансы и статистика, 1988. – 176 с.
- Маргалев Р.* Облик биосферы. – М. : Наука, 1992. – 215 с.
- Марков А.В., Наймарк Е.* Линии выживания как доказательство реальности высших таксонов // Палеонтол. журн. 1994. № 2. С. 3–11.
- Марков А.В., Наймарк Е.* Взаимосвязь уровня разнообразия старших таксонов со степенью специализированности видов и родов : (на примере некоторых групп палеозойских беспозвоночных) // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56, № 1. С. 97–107.
- Марков А.В., Наймарк Е.* Количественные закономерности эволюции : Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. – М. : ГЕОС, 1998. – 318 с.
- Марков К.К.* К вопросу о значении исторического метода в географии : (география, палеогеография, историческая география) // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1947. Т. 79, № 2. С. 115–126.

- Марков К.К.* Пространство и время в географии // *Природа*. 1965. № 5. С. 56–61.
- Марков К.К.* О единстве природы океана и материков : (Физическая география Земли) // *Изв. Всесоюз. геогр. о-ва*. 1968. № 6. С. 481–487.
- Марков К.К.* Избранные труды. Проблемы общей физической географии и геоморфологии. – М. : Наука, 1986. – 288 с.
- Марков К.К., Добродеев О.П., Симонов Ю.Г., Суетова И.А.* Введение в физическую географию. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – М. : Высш. школа, 1978. – 191 с.
- Мартонн Э.* Основы физической географии. 3. Биогеография / пер. М.П. Потемкина под ред. В.В. Алехина, В.Г. Гептнера. – М. : Учпедгиз, 1940. – 379 с.
- Марусик Ю.М.* Паукообразные : Пауки и сенокосцы побережья Тауйской губы и прилежащих участков северного Охотоморья // *Природа Тауйской губы Охотского моря* / под ред. И.А. Черешнева. Владивосток : Дальнаука (в печати).
- Матвеев С.Д.* Биогеографическое районирование, его этапы и критерии // *Изв. АН СССР. Сер. геогр.* 1971. № 5. С. 22–28.
- Матис Э.Г.* Общегеографические понятия полисистемной концепции биогеографии и их содержательное моделирование // *Пространственная структура экосистем* / под ред. Ю.П. Кожевникова. Л. : Геогр. о-во СССР, 1982. С. 33–49.
- Мауринь А.М.* Проблема биологического времени и функция Бакмана // *Моделирование и прогнозирование в экологии*. Рига, 1980. С. 3–22.
- Мауринь А.М.* Становление концепции биологического времени // *Методологические аспекты эволюционного учения* / под ред. Н.П. Депенчук, В.С. Крисаченко. Киев : Наук. думка, 1986. С. 86–100.
- Мейен С.В.* Проблемы направленности эволюции // *Зоология позвоночных*. М. : ВИНТИ, 1975. Т. 7 : Проблемы теории эволюции. с. 66–119. (Итоги науки и техники.)
- Мейен С.В.* Принципы палеобиогеографического районирования // *Международный геологический конгресс, 25 сессия : Докл. сов. геологов. Палеонтология. Морская геология*. М. : Наука, 1976. С. 18–24.
- Мейен С.В.* Таксономия и мерономия // *Вопросы методологии в геологических науках*. Киев : Наук. думка, 1977. С. 25–33.
- Мейен С.В.* Принципы исторических реконструкций в биологии // *Системность и эволюция* / под ред. Ю.А. Шрейдера. М. : Наука, 1984. С. 7–32.
- Мейен С.В.* География макроэволюции у высших растений // *Журн. общ. биологии*. 1987. Т. 48, № 3. С. 291–309.
- Мейен С.В.* Введение в теорию стратиграфии. – М. : Наука, 1989. – 216 с.
- Мекаев Ю.А.* Зоогеографические комплексы Евразии. – Л. : Наука, 1987. – 127 с.
- Мендельсон Э.* Введение в математическую логику / пер. с англ. Ф.А. Кабакова под ред. С.И. Адяна. – 3-е изд. – М. : Наука, 1984. – 319 с.
- Мензбир М.А.* 1882. Орнитологическая география Европейской России. Ч. 1 – М. : Университетск. тип. (М. Катков), 524 с.
- Меркулов И.П.* Метод гипотез в истории научного познания. – М. : Наука, 1984. – 189 с.
- Микулинский С.Р.* Альфонс Декандоль и его работа «История науки и ученых за два века» // *Из истории биологии*. М. : Наука, 1973а. Вып. 4. С. 112–147.
- Микулинский С.Р.* Альфонс Декандоль как историк науки // *Вопр. истории естествознания и техники*. М. : Наука, 1973б. Вып. 2(43). С. 11–20.
- Микулинский С.Р., Маркова Л.А., Старостин Б.А.* Альфонс Декандоль: 1806–1893. – М. : Наука, 1973. – 296 с.
- Мильков Ф.Н.* Основные проблемы физической географии. – М. : Высш. школа, 1967. – 251 с.
- Мирзоян Э.Н.* Теория эволюции и концепция Геомериды : (к 100-летию со дня рождения В.Н. Беклемишева) // *Бюлл. МОИП. Отд. Биол.* 1990. Т. 95, вып. 5. С. 3–15.
- Миркин Б.Г.* Анализ качественных признаков. – М. : Статистика, 1976. – 166 с.
- Миркин Б.Г.* Анализ качественных признаков и структур. – М. : Статистика, 1980. – 319 с.
- Миркин Б.Г.* Факторный анализ : концептуальные схемы : вступ. ст. // *Благуш П. Факторный анализ с обобщениями*. М. : Финансы и статистика, 1989. С. 5–13.
- Миркин Б.М.* // *Журн. общ. биологии*. 1983. Т. 44, № 1. С. 132–134. – Рец. на кн. : Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М. : Наука, 1981.
- Миркин Б.М.* О парадигмах в фитоценологии // *Журн. общ. биологии*. 1984. Т. 45, № 6. С. 749–758.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. – М. : Наука, 1985а. – 137 с.
- Миркин Б.М.* // *Бот. журн.* 1985б. Т. 70, № 3. С. 430–433. – Рец. на кн. : J.W. Silvertown. Introduction to plant population ecology. – L. ; N.Y. : Longman, 1992. – 209 p. (= Дж.В. Сильвертаун. Введение в популяционную экологию растений. 1982.)

- Миркин Б.М.* О растительных континуумах // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 3. С. 316–326.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* О «нише» сравнительной флористики в современной науке о растительности // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57, № 3. С. 399–409.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Концепция фитоценоза : история дискуссий и современное состояние // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58, № 2. С. 106–116.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности : (история и современное состояние основных концепций). – Уфа : Гилем, 1998. – 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Значение теоретического наследия С.М. Разумовского для науки о растительности // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, № 6. С. 662–669.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М. : Наука, 1989. – 224 с.
- Миронов А.Н.* Циркумконтинентальная зональность в распространении морских ежей Атлантического океана // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1985. Т. 120. С. 70–95.
- Миронов А.Н.* Эхиноидеи Мирового океана и формирование современных фаунистических комплексов : Дисс. ... докт. биол. наук / Ин-т океанологии АН СССР. – М., 1987. – 243 с.
- Миронов А.Н.* Меридиональная асимметрия и пограничный эффект в распространении морских ежей в открыто-океанических районах // Океанология. 1989. Т. 29, вып. 5. С. 845–854.
- Миронов А.Н.* Фаунистический подход к изучению современных экосистем // Океанология. 1990. Т. 30, вып. 6. С. 1006–1012.
- Миронов А.Н.* Проблемы «чистой» биогеографии и разграничения биотического и биоценологического подходов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 2. С. 213–228.
- Миронов А.Н.* Адаптации и преграды расселению видов // Адаптационные аспекты формирования морской фауны / под ред. А.П. Кузнецова, О.Н. Зезиной. М. : Изд-во ВНИРО, 2002. С. 95–111.
- Миронов А.Н.* Природа биотических границ // Общие вопросы морской биогеографии : памяти академика О.Г. Кусакина / под ред. А.И. Кафанова. Владивосток : Дальнаука, 2004. С. 67–97.
- Миронов А.Н., Гебрук А.В., Москалёв Л.И.* География гидротермальных сообществ и облигатных гидротермальных таксонов // Биология гидротермальных систем / под ред. А.В. Гебрука М. : КМК Press, 2002а. С. 410–455.
- Миронов А.Н., Крылова Е.М., Москалёв Л.И.* Зональные изменения размеров тела морских ежей и моллюсков // Адаптационные аспекты формирования морской фауны / под ред. А.П. Кузнецова, О.Н. Зезиной. М. : Изд-во ВНИРО, 2002б. С. 112–134.
- Миронов А.Н., Москалёв Л.И.* Морские пещеры и их обитатели // Природа. 2003. № 2. С. 50–55.
- Митрофанова С.С.* Взаимодействие наук в классификационной проблеме // Классификация в современной науке / под ред. А.Н. Кочергина, С.С. Митрофановой. Новосибирск : Наука, 1989. С. 5–18.
- Михеев В.С., Кочуров Б.И.* Структура и динамика геосистем. – Новосибирск: Наука, 1979. – 136 с.
- Молчанов А.М.* Время и эволюция // Системные исследования : ежегодник, 1970 / под ред. И.В. Блауберга и др. М. : Наука, 1970. С. 69–79.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д.* Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. – 288 с.
- Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. Вып. 1. Введение в биологию леса. – СПб. : б.и., 1912. – 83 с.
- Моуди Р.* Последний смех. Обязательное дополнение к «Жизнь после жизни». – М. : София, 2003. – 349 с.
- Мочалов И.И.* Владимир Иванович Вернадский (1863–1945). – М. : Наука, 1982. – 488 с.
- Мошковский Ш.Д.* Экология – двуликий Янус : две дисциплины под одной крышей // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии / под ред. Н.Н. Дроздова и др. М. : Наука, 1982. С. 10–22.
- Мужчинкин В.Ф.* Пространственное распределение особей и индивидуальное пространство животных // Общие вопросы и основные направления исследований современной биогеографии / под ред. В.М. Неронова. М. : ВИНТИ. 1976. С. 219–247. (Итоги науки и техники. Биогеография ; т. 1.)
- Мурадян Х.К.* Распределение видовой продолжительности жизни в различных таксономических группах животных // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50, № 1. С. 22–26.
- Муромцев А.М., Гершанович Д.Е.* Естественные районы Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов / под ред. П.А. Моисеева. М. : Наука, 1986. С. 90–108.
- Мушкетов И.В.* Физическая геология. Ч. 1. Общие свойства земли, вулканические, сейсмические и дислокационные явления (тектонические процессы). – СПб. : Тип. М.М. Стасюлевича, 1891. – xxxviii, 708 с.
- Насимович А.А.* Зоогеография // Советская наука и техника за 50 лет. Развитие наук о Земле в СССР / под ред. А.П. Виноградова. М. : Наука, 1967. С. 431–440.
- Наумов Г.В.* Краткая история биогеографии. – М. : Наука, 1969. – 201 с.



- Наумов Н.П.* О методологических проблемах биологии // *Философские науки.* 1964. № 1. С. 136–145.
- Нельсон Г.* Викарианс и кладистика : историческая ретроспектива и выводы на будущее // *Биосфера. Эволюция, пространство, время : биогеографические очерки / под ред. Р.У. Симса., Дж. Прайса, П.Э.С. Уэлли.* М. : Прогресс, 1988. С. 400–422.
- Немченко В.А., Суханов В.В.* Определение площади минимального ареала сообщества // *Исследования по математической популяционной биологии / под ред. Е.Я. Фрисмана.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 106–122.
- Неронов В.М.* Зоогеографический анализ фауны грызунов Ирана // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1976. Вып. 2. С. 32–47.
- Неронов В.М.* Количественные методы в биогеографии // *Количественные методы и региональная биогеография / под ред. В.М. Неронова.* М. : ВИНТИ. 1980. С. 6–40. (Итоги науки и техники. Биогеография ; Т. 2.)
- Несис К.Н.* Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // *Биология океана.* М. : Наука, 1977. Т. 2 : Биологическая продуктивность океана / под ред. М.Е. Виноградова. С. 5–13.
- Несис К.Н.* Зоогеография Мирового океана : сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // *Морская биогеография : предмет, методы, принципы районирования / под ред. О.Г. Кусакина.* М. : Наука, 1982. С. 114–134.
- Никитин С.Н., Чернышев Ф.Н.* Международный геологический конгресс и его последние сессии в Берлине и Лондоне // *Горн. журн.* 1889. Т. 1. С. 115–150.
- Николаев И.И.* Таксоцены как экологическая категория // *Экология.* 1977. № 5. С. 50–55.
- Никольский Г.В.* О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // *Зоол. журн.* 1947. Т. 26, вып. 3. С. 221–232.
- Никольский Г.В.* О методике зоогеографических исследований // *Вопр. географии.* 1961. Сб. 24. С. 263–275.
- Никольский Г.В.* О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // *Очерки по общим вопросам ихтиологии / под ред. Г.У. Линдберга.* М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. С. 65–76.
- Новиков Г.А.* Сто лет экологии Эрнста Геккеля // *Очерки по истории экологии / под ред. Г.А. Новикова, С.С. Шварца, Л.В. Чесновой.* М. : Наука, 1970. С. 22–76.
- Новиков Г.А.* Очерк истории экологии животных. – Л. : Наука, 1980. – 288 с.
- Номоконов Л.И.* Экология, биогеоценология и место их в системе наук // *Журн. общ. биологии.* 1981. Т. 42, № 6. С. 805–813.
- Одум Е.* Экология / пер. с англ. и предисл. В.В. Алпатова. – М. : Просвещение, 1968. – 168 с.
- Окснер А.Н.* Определитель лишайников СССР. Вып. 2. – Л. : Наука, 1974. – 283 с.
- Оленин С.Н.* О новой трактовке понятия «биотоп» в морской экологии // *Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии : Материалы I и II международных чтений, посвященных памяти и 85-летию со дня рождения С.С.Шульмана (март 2002 и февраль 2003 г., г. Калининград).* Калининград : Изд-во КГТУ, 2004. С. 305–216.
- Опарин А.И.* О сущности жизни // *Вопр. философии.* 1979. № 4. С. 35–46.
- Ордуханян А.А., Мартиросян А.З.* Оценка возможностей кластер-анализа на основе идей теории графов // *Многомерный статистический анализ и вероятностное моделирование реальных процессов.* М. : Наука, 1990. С. 161–163.
- Орлов С.А.* Постановка проблемы необратимости эволюции в трудах Ч. Дарвина // *Проблемы новейшей истории эволюционного учения / под ред. Я.М. Галла.* Л. : Наука, 1981. С. 148–155.
- Основы лесной биогеоценологии / под ред. В.Н. Сукачёва, Н.В. Дылиса.* – М. : Наука, 1964. – 574 с.
- Охрана ландшафтов : толковый словарь / под ред. В.С. Преображенского.* – М. : Прогресс, 1982. – 272 с.
- Павлинов И.Я.* Кладистический анализ : (методологические проблемы). – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 160 с.
- Павлинов И.Я.* Есть ли биологический вид, или в чем вред систематики? // *Журн. общ. биологии.* 1992. Т. 53, № 5. С. 757–767.
- Павловский Е.Н.* Организм как среда обитания // *Природа.* 1934. № 1. С. 80–91.
- Павловский Е.Н.* Содержание ихтиологии и положение ее среди сопредельных наук // *Очерки по общим вопросам ихтиологии / под ред. Г.У. Линдберга.* М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. С. 3–6.
- Пайлоу Е.С.* Каковы пространственные и временные изменения в биогеографии: постепенные или скачкообразные? // *Биосфера. Эволюция, пространство, время : биогеографические очерки / под ред. Р.У. Симса, Дж. Прайса, П.Э.С. Уэлли.* М. : Прогресс, 1988. С. 36–59.
- Панфилов Д.В.* Биогеографическая структура территории СССР и задачи космического мониторинга // *Космический мониторинг биосферы.* Л. : Гидрометеиздат, 1985. № 1. С. 33–41.

- Парин Н.В.* Рыбы открытого океана. — М. : Наука, 1988. — 272 с.
- Парин Н.В., Несис К.Н.* Биогеография Тихого океана // Биологические ресурсы Тихого океана / под ред. М.Е. Виноградова, Н.В. Парина, К.Н. Несиса. М. : Наука, 1986. С. 61–75.
- Пармон В.Н.* Пребиотическая фаза зарождения жизни // Вестн. РАН. 2002. Т. 72, № 11. С. 976–983.
- Паттерсон К.* Задачи и методы биогеографии // Биосфера. Эволюция, пространство, время : биогеографические очерки / под ред. Р.У. Симса, Дж. Прайса., П.Э.С. Уэлли. М. : Прогресс, 1988. С. 12–35.
- Пачоский И.К.* Описание растительности Херсонской губернии. Херсон : паровая типо-лит. С.Н. Ольховикова и С.А. Ходушина, 1915– .— Т. 1 : Леса. — 1915. — lxxvi, 203 с. ; Т. 2 : Степи. — 1917. — 366 с. ; Т. 3 : Плавни, пески, солончаки, сорные растения. — 1927. — 228 с.
- Перельман А.И.* Геохимия ландшафта. — М. : Высш. школа, 1961. — 496 с.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М. : Наука, 1982. — 288 с.
- Песенко Ю.А.* Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы // Принципы и методы зоологической систематики / под ред. Л.Я. Боркина. Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1989. С. 8–119 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 206).
- Песенко Ю.А.* Методологические аспекты частного зоогеографического районирования как способа изучения закономерностей распространения животных и истории формирования фаун // Теоретические аспекты зоогеографии и систематики / под ред. Ю.А. Песенко. Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1991а. С. 48–60 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР ; т. 234).
- Песенко Ю.А.* Методологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции как научные гипотезы // Теоретические аспекты зоогеографии и систематики / под ред. Ю.А. Песенко. Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1991б. С. 61–155. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР ; т. 234).
- Петри Э.Ю.* Задачи научной географии. — СПб. : Тип. А.С. Суворина, 1887. — 28 с.
- Петров К.М.* Подводные ландшафты : теория, методы исследования. — Л. : Наука, 1989. — 128 с.
- Петров К.М.* Ботанико-географические основы геоэкологии. — СПб. : Изд-во СПб. гос. ун-та, 1993. — 150 с.
- Петров К.М.* Геоэкология : основы природопользования. — СПб. : Изд-во СПб. гос. ун-та, 1994. — 216 с.
- Петров К.М.* Биогеография океана : Биологическая структура океана глазами географа. — СПб. : Изд-во СПб. гос. ун-та, 1999. — 230 с.
- Петров К.М.* Биогеография с основами охраны биосферы. — СПб. : Изд-во СПб. гос. ун-та, 2001. — 376 с.
- Петров К.М.* Бионмия океана. — СПб. : Изд-во СПб. гос. ун-та, 2004а. — 242 с.
- Петров К.М.* Ландшафтно-бионмический принцип биогеографического районирования океана // Общие вопросы морской биогеографии : памяти академика О.Г. Кусакина / под ред. А.И. Кафанова. Владивосток : Дальнаука, 2004б. С. 49–66.
557. *Петровский В.В.* Синузии как формы совместного существования растений // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 11. С. 1615–1626.
- Петрушевская М.Г.* Радиоляриевый анализ. — Л. : Наука, 1986. — 200 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология / пер. с англ. А.М. Гилярова, В.Ф. Матвеева под ред. М.С. Гилярова. — М. : Мир, 1981. — 400 с.
- Планк М.* Единство физической картины мира. — М. : Наука, 1966. — 287 с.
- Попов М.Г.* Филогения, флорогенетика, флорография, систематика // Избр. труды. Киев: Наук. думка, 1983. Ч. 1. С. 132 – 137.
- Поппер К.Р.* Логика и рост научного знания : Избр. работы / пер. с англ. под ред. В.Н. Садовского. — М. : Прогресс, 1983. — 605 с.
- Поспелов Г.Л.* О характере геологии как науки и ее месте в естествознании // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1960. № 11. С. 3–19.
- Преображенский Б.В., Жариков В.В., Дубейковский Л.В.* Основы подводного ландшафтоведения. — Владивосток : Дальнаука, 2000. — 351 с.
- Преображенский В.С.* Суть и формы проявления геоэкологических представлений в отечественной науке // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1978. № 4. С 5–10.
- Приваловская Г.А., Рунова Т.Г.* Природопользование в системе географических исследований // География в системе наук / под ред. В.С. Жекулина, С.Б. Лаврова. Л. : Наука, 1987. С. 117–131.
- Прикладная статистика : классификация и снижение размерности / С.А. Айвазян, В.Н. Бухштабер, Е.С. Енюков, Л.Д. Мешалкин. — М. : Финансы и статистика, 1989. — 607 с.
- Промитов А.Н.* Эволюционное значение миграций птиц // Зоол. журн. 1934. Т. 13, вып. 3. С. 409–436.
- Пузанов И.И.* Зоогеография. — М. : Учпедгиз, 1938. — 360 с.

- Пузанов И.И.* // Вестн. зоологии. 1967. № 4. С. 82–90. — Рец. на кн. : Дарлингтон Ф. Зоогеография : (Географическое распространение животных). — М. : Прогресс, 1966. — 520 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Принципы информационного анализа // Статистические методы исследования гео-систем / под ред. Ю.Г. Пузаченко. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 5–37.
- Пузаченко Ю.Г.* Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование // Проблемы устойчивости биологических систем / под ред. Ю.Г. Пузаченко М. : Наука, 1992. С. 5–32.
- Пэнгл Р.* Методы системного анализа окружающей среды / пер. с англ. Н.Н. Моисеева. — М. : Мир, 1979. — 213 с.
- Равикович А.И.* Развитие основных теоретических направлений в геологии XIX века // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1969. Вып. 189. С. 1–248.
- Равикович А.И.* Чарлз Лайель. 1797–1875. — М. : Наука, 1976. — 200 с.
- Равикович А.И.* Вероятностный образ мышления в естественноисторических науках XIX в. // Методология и история геологических наук / под ред. А.И. Равикович. — М. : Наука, 1977. — С. 38–47.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. — М. : Наука, 1981. — 231 с.
- Разумовский С.М.* Избранные труды / сост. К.В. Киселева, О.Г. Чертов, Е.М. Веселова. Под ред. и с предисл. К.В. Киселевой, О.Г. Чертова. — М. : КМК Scientific Press, 1999. — 560 с.
- Райков Б.Е.* Афанасий Каверзнев, неизвестный биолог-эволюционист XVIII века // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1946. Т. 51, № 4–5. С. 156–167.
- Райков Б.Е.* Русские биологи-эволюционисты до Дарвина : материалы к истории эволюционной идеи в России. Т. 1. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 472 с.
- Раменский Л.Г.* О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб., 1910. Вып. 7. С. 389–390.
- Раменский Л.Г.* Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения // Вестник опытного дела Средне-Черноземной области. Январь–февраль. Воронеж : Обл. ред. изд. комитета НКЗ, 1924. С. 37–73.
- Раменский Л.Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–42.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М. : Сельхозгиз, 1938. — 620 с.
- Расницын А.П.* Темпы эволюции и эволюционная теория : (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы / под ред. Л.П. Татарина, А.П. Расницына. — М. : Наука, 1987. — С. 46–64.
- Расс Т.С.* Географические комплексы мирового промысла водных животных // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1950. Т. 82, вып. 3. С. 312–317.
- Ребристая О.В.* Опыт применения метода конкретных флор в западносибирской Арктике : (полуостров Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики / под ред. Б.А. Юрцева. — Л. : Наука, 1987. С. 67–90.
- Резвой П.Д.* К определению понятия «биоценоз» // Рус. гидробиол. журн. 1924. Т. 3, № 8–10. С. 204–209.
- Резолюция Совещания по вопросам взаимоотношений растений и животных в биоценозе, состоявшегося в Москве по инициативе Комиссии биогеографии Московского филиала Географического общества СССР совместно с Московским обществом испытателей природы 9–11 марта 1962 г. // Вопр. географии. 1966. Сб. 69. С. 162.
- Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В.* Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. — М. : Наука, 1982. — 145 с.
- Рейнгольд Э., Нивергельт Ю., Део Н.* Комбинаторные алгоритмы : теория и практика. — М. : Мир, 1980. — 476 с.
- Ретеюм А.Ю.* Деятельность человека в организованной среде // Достижения и перспективы. 1978. Вып. 2. С. 33–43.
- Ретеюм А.Ю., Серебрянный Л.Р.* География в системе наук о Земле // География в системе наук о Земле. М. : ВИНТИ. 1985. 206 с. (Итоги науки и техники. Теоретические и общие вопросы географии ; Т. 4.)
- Решение Совещания по осадочным породам. — М. : Изд-во АН СССР, 1953. — 32 с.
- Розов М.А.* Проблемы эмпирического анализа научных знаний. — Новосибирск : Наука, 1977. — 220 с.
- Розов М.А.* Информационно-семиотические исследования : Процессы-эстафеты и принцип дополненности // Науч.-техн. информация. Сер. 22. 1984а. № 2. С. 1–7.
- Розов М.А.* Знание и механизмы социальной памяти // На пути к теории научного знания / под ред. В.И. Корюкина. М. : Наука, 1984б. С. 175–197.
- Ротшильд Е.В.* Проблема метода исследования в зоогеографии // Современные проблемы зоогеографии / под ред. А.Г. Воронова, Н.Н. Дроздова. М. : Наука, 1980. С. 21–31.

- Рубайлова Н.Г.* Формирование и развитие теории естественного отбора : Исторический очерк. — М. : Наука, 1981. — 198 с.
- Рубцов И.А.* Интегральные климатические индексы для целей районирования и прогнозов массовых размножений вредных насекомых // Защита растений. 1938. Вып. 16. С. 3–20.
- Рулье К.Ф.* Жизнь животных по отношению к внешним условиям : Три публичные лекции, читанные ординарным профессором К. Рулье в 1851 г. — М. : Моск. ун-т, 1852. — 121 с.
- Рюз М.* Философия биологии / под ред. И.Т. Фролова с предисл. И.Т. Фролова, Б.Г. Юдина. — М. : Прогресс, 1977. — 320 с.
- Рывкин А.Б.* Проблема комплексного биогеографического районирования // Докл. МОИП. 1984. Зоология и ботаника. М. : МОИП, 1986. С. 103–105.
- Рычков Ю.Г.* Пространство и время в генгеографии // Вестн. АМН СССР. 1984. № 7. С. 11–16.
- Рябко Б.Я., Кудрин Б.И., Завалишин Н.Н., Кудрин А.И.* Модель формирования статистической структуры биоценозов // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1978. Вып. 1. С. 121–127.
- Садовский В.Н.* Некоторые принципиальные проблемы построения общей теории систем // Системные исследования : ежегодник, 1971 / под ред. И.В. Блауберга и др. М. : Наука, 1972. С. 35–54.
- Садовский В.Н.* Основания общей теории систем : логико-методологический анализ. — М. : Наука, 1974. — 280 с.
- Саускан В.И.* Ихтиогеографическое районирование приконтинентальной зоны Атлантического океана и краткая характеристика выделенных районов и группировок рыб // Биологические ресурсы Атлантического океана / под ред. Д.Е. Гершановича и др. М. : Наука, 1986. С. 176–198.
- Саушкин Ю.Г.* От метагеографии к теоретической географии // География в системе наук / под ред. В.С. Жекулина., С.Б. Лаврова. Л. : Наука, 1987. С. 11–20.
- Сафронов В.Н.* Всеобщий периодический закон в биологии и других, гомологичных объект-системах в системе объектов эволюции Вселенной. — Пушкино, 2001. — 85 с. — Деп. в ВНИИТЭИ № 18437.
- Северцов Н.А.* Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии : рассуждение, написанное для получения степени магистра зоологии Николаем Северцовым : по наблюдениям, сделанным в 1844–53 годах. — М. : тип. А. Евреинова, 1855. — xxxvi, 430 с.
- Семёнов В.Н.* Типы ареалов беспозвоночных и биогеография южноамериканских умеренных вод // Тр. ВНИРО. 1972. Т. 77. С. 120–152.
- Семёнов В.Н.* Пограничный эффект в биогеографии, его роль в эволюции фаун и возможное хозяйственное значение // Советско-американский симпозиум по реакции водных экосистем на введение новых видов : (Таллин, 24–28 окт. 1977 г.) : Тез. докл. М, 1977. С. 117–121.
- Семёнов В.Н.* Хорология бентоса южноамериканского шельфа в зависимости от распределения прибрежных водных масс // Океанология. 1978. Т. 18, вып. 1. С. 118–136.
- Семёнов В.Н.* Биогеографическое районирование шельфа Южной Америки на основе классификации видовых ареалов донных беспозвоночных // Морская биогеография : предмет, методы, принципы районирования / под ред. О.Г. Кусакина. М. : Наука, 1982. С. 184–269.
- Семёнов В.Н.* О фауне, фаунистическом комплексе и логической структуре понятия «элемент биоты» // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1986. Т. 27. С. 76–90.
- Семёнов В.Н.* Хорологические понятия биогеографии // Количественное и качественное распределение бентоса : кормовая база бентосоядных рыб / под ред. М.Г. Карпинского. М. : ВНИРО, 1988. С. 112–129
- Семёнов-Тян-Шанский А.П.* Таксономические границы вида и его подразделений // Зап. Импер. Акад. наук. Сер. 8. 1910. Т. 25, вып. 1. С. 1–29.
- Семёнов-Тян-Шанский В.П.* Район и страна. — М. ; Л. : Гос. изд-во, 1928. — 311 с.
- Сёмина Г.И.* Фитопланктон Тихого океана. — М. : Наука, 1974. — 239 с.
- Серебровский А.С.* Генофонд и геногеография сельскохозяйственных животных СССР // Науч. слово. 1928. № 9. С. 3–22.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений : Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. — М. : Высш. школа, 1962. — 378 с.
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Ботаника. М. : ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169. (Итоги науки и техники).
- Сержантов В.Ф.* Введение в методологию современной биологии. — Л. : Наука, 1972. — 283 с.
- Сетров М.И.* Основы функциональной теории организации : философский очерк. — Л. : Наука, 1972а. — 164 с.
- Сетров М.И.* Взаимосвязь основных иерархических рядов организации живого // Развитие концепции структурных уровней в биологии / под ред. Б.Е. Быховского и др. М. : Наука, 1972б. С. 311–321.
- Сибирцев Н.М.* Почвоведение : лекции, читанные студентам Института сельского хозяйства и лесоводства в Ново-Александрии. — СПб. : А. Скворцов, 1899. — viii, 360 с.

- Сидоренко А.В.* Новое в учении о биосфере : двадцать второе чтение им. В.И. Вернадского 12 марта 1980 г. — М. : Наука, 1984. — 16 с.
- Симаков К.В.* К истории развития представлений о геологическом времени. Статья первая // Тихоокеан. геология. 1992. № 6. С. 90—106.
- Симберлофф Д.С.* Теория островной биогеографии и организация охраняемых территорий // Экология. 1982. № 4. С. 3—13.
- Симберлофф Д.* Биогеографические модели, распространение видов и организация сообществ // Биосфера. Эволюция, пространство, время : биогеографические очерки / под ред. Р.У. Симса., Дж. Прайса, П.Э.С. Уэлли. М. : Прогресс, 1988. С. 60—81.
- Симпсон Дж. Г.* Темпы и формы эволюции / пер. с англ. М.Л. Бельговского, В.В. Хвостовой со вступ. статьей А.А. Парамонова. — М. : ИЛ, 1948. — 358 с.
- Симпсон Дж. Г.* Великолепная изоляция : История млекопитающих Южной Америки / пер. с англ. А.В. Шера под ред. Л.П. Татарина. — М. : Мир, 1983. — 256 с.
- Скарлато О.А.* Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. — Л. : Наука, 1981. — 480 с.
- Соболев Л.Н.* О классификации растительности как части биоценозов // Вопр. геогр. 1966. Сб. 69. С. 11—17.
- Сокол Р.Р.* Кластер-анализ и классификация: предпосылки и основные направления // Классификация и кластер / под ред. Дж. Вэн Райзина. М. : Мир, 1980. С. 7—19.
- Соколов Б.С.* Биосфера : понятие, структура, эволюция // В.И. Вернадский и современность / под ред. А.Г. Назарова. М. : Наука, 1986. С. 98—122.
- Соловьев В.С.* Критика отвлеченных начал. — М. : Университет. тип., 1880. — xiv, 135 с.
- Соломон Г.* Зависящие от данных методы кластер-анализа // Классификация и кластер / под ред. Дж. Вэн Райзина. М. : Мир, 1980. С. 129—148.
- Сочава В.Б.* Высокогорная флора Дуссэ-Алиня // Бот. журн. 1932. Т. 17, № 2. С. 185—202.
- Сочава В.Б.* Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. ботаника. 1944а. № 1. С. 3—18.
- Сочава В.Б.* Проблемы геоботаники и географическое познание Земли // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1944б. Т. 76, вып. 4. С. 169—177.
- Сочава В.Б.* Фратрии растительных формаций СССР и их филоценогения // Докл. АН СССР. 1945. Т. 47, №1. С. 60—64.
- Сочава В.Б.* Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Вопросы классификации растительности. Свердловск : УФ АН СССР, 1961. С. 5—22.
- Сочава В.Б.* Исходные положения типизации таежных земель на ландшафтно-географической основе // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1962. Вып. 2. С. 14—23.
- Сочава В.Б.* Определение некоторых понятий и терминов физической географии // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1963а. Вып. 3. С. 50—59.
- Сочава В.Б.* Биотика ландшафта и пути ее картографирования // Вопросы зоологической картографии : Тез. докл. совещ. по вопр. зоол. картографии, 11—15 марта 1963 г. / под ред. Ю.А. Исакова. М. : МОИП, 1963б. С. 113—116.
- Сочава В.Б.* География и экология. — Л. : Геогр. о-во СССР, 1970. — 22 с.
- Сочава В.Б.* К развитию представлений о геосистеме во Франции // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1972а. Вып. 36. С. 72—76.
- Сочава В.Б.* К теории классификации геосистем с наземной жизнью // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1972б. Вып. 34. С. 3—14.
- Сочава В.Б.* Теоретические предпосылки картографирования среды обитания // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1973. Вып. 40. С. 3—15.
- Сочава В.Б.* Введение в учение о геосистемах. — Новосибирск : Наука, 1978. — 320 с.
- Сочава В.Б.* Районирования природные: комплексные и геоботанические // Геоботаническое картографирование. Л. : Наука, 1979. С. 3—7.
- Сочава В.Б.* Проблемы физической географии и геоботаники : Избр. труды. — Новосибирск : Наука, 1986. — 345 с.
- Справочник по прикладной статистике. Т. 2 / под ред. Э. Ллойда, У. Ледермана. — М. : Финансы и статистика, 1990. — 526 с.
- Станчинский В.В.* Последледниковые изменения Европейской России по данным современного распространения птиц : (предварит. сообщ.) // Изв. Геогр. ин-та. 1922. Вып. 3. С. 3—43.
- Станчинский В.В.* К пониманию биоценоза // Тр. Зоолого-биол. ин-та Харьк. ун-та. 1933. Т. 1, вып. 1 : Проблемы биоценологии. С. 20—37.
- Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л. : Наука, 1970. — 372 с.

*Старобогатов Я.И.* Крабы литорали Тонкинского залива // Фауна Тонкинского залива и условия ее существования / под ред. А.П. Андрияшева и др. Л. : Наука, 1972. С. 333–358. (Исслед. фауны морей; X(XVIII)).

*Старобогатов Я.И.* Проблема минимального выдела в биогеографии и ее приложение к фаунистической (фауногенетической) зоогеографии моря // Морская биогеография : предмет, методы, принципы районирования / под ред. О.Г. Кусакина. М. : Наука, 1982. С. 12–18.

*Степанов В.Н.* Мировой океан : динамика и свойства вод. — М. : Знание, 1974. — 255 с.

*Степаньянц С.Д., Кругликова С.Б., Бьёрклунд К.Р., Кортеше Дж.* Биполярное распространение морских организмов на примере радиолярий и книдарий : новый этап изучения проблемы // Общие вопросы морской биогеографии : памяти академика О.Г. Кусакина / под ред. А.И. Кафанова. Владивосток : Дальнаука, 2004. С. 132–181.

*Сукачёв В.Н.* Введение в учение о растительных сообществах. — Пг. : Изд-во А.С. Панафидиной, 1915. — 128 с.

*Сукачёв В.Н.* О терминологии в учении о растительных сообществах // Журн. Рус. бот. о-ва. 1918. Т. 2, № 1–2. Приложение. С. 1–19.

*Сукачёв В.Н.* Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. № 1–3. С. 5–17.

*Сукачёв В.Н.* О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биологии. 1944. Т. 5, № 4. С. 213–227.

*Сукачёв В.Н.* Биогеоценология и фитоценология // Докл. АН СССР. 1945. Т. 47, № 6. С. 447–449.

*Сукачёв В.Н.* О соотношении понятий «географический ландшафт» и «биогеоценоз» // Вопросы географии. М. : Географгиз, 1949. Вып. 16. С. 45–60.

*Сукачёв В.Н.* Общие принципы и программа изучения типов леса // Сукачёв В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд. М. : Изд-во АН СССР, 1961. С. 9–75.

*Сукачёв В.Н.* Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли : соотношение понятий «биогеоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фация» // Основы лесной биогеоценологии / под ред. В.Н. Сукачёва, Н.В. Дылиса. М. : Наука, 1964. С. 5–49.

*Сукачёв В.Н.* Избранные труды в трех томах. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. — Л. : Наука, 1972. — 419 с.

*Суханов В.В.* Метод выявления статистически значимых ветвей на дендрограмме сходства видовых списков // Теоретико-графовые методы в биогеографических исследованиях / под ред. Б.И. Семкина, В.В. Суханова. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 13–19.

*Суханов В.В., Жуков В.Е.* Закономерности в изменчивости видовой структуры прибрежного сообщества водорослей макрофитов : модельный анализ // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64, № 3. С. 248–262.

*Суханов В.В., Иванов О.А.* Об изломе на кривой «виды-численность» в эпипелагическом нектоне прикурильских вод Тихого океана // Зоол. журн. 2001. Т. 80, вып. 9. С. 1105–1110.

*Суханов В.В., Кушнарев Е.Л.* Об оценивании параметров в логарифмической связи между площадью и числом видов птиц : (на примере орнитофауны лесов среднего Сихотэ-Алиня) // Биол. науки. 1989. № 6. С. 101–107.

*Суханов В.В., Немченко В.А.* Двухпараметрические модели «виды-площадь» // Экосистемные исследования : историко-методологические аспекты / под ред. А.И. Кафанова, Э.И. Колчинского. Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. С. 160–183.

*Суханов В.В., Петропавловский Б.С., Чавтур Н.А.* Структура растительных сообществ Сихотэ-Алинского заповедника. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 220 с.

*Сухова Н.Г.* Развитие представлений о природном территориальном комплексе в русской географии. — Л. : Наука, 1981. — 211 с.

*Сушкин П.П.* Облик фауны Восточной Сибири и связанные с ним проблемы истории земли // Природа. 1921. № 4–6. С. 6–23.

*Сушкин П.П.* Зоологические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюлл. МОИП. Отд.биол. 1925. Т. 34. С. 7–86.

*Сычевская Е.К.* Пресноводная икhtiофауна неогена Монголии. — М. : Наука, 1989. — 144 с. — (Тр. Совмест. Сов.-Монгольск. экспедиции; Вып. 39).

*Таннери П.* Исторический очерк развития естествознания в Европе : (с 1300 по 1900 гг.) / пер. с франц. под ред. и с предисл. С.Ф. Васильева. С приложением статьи Тимирязева К.А. «Основные черты истории развития биологии в XIX столетии». — М. ; Л. : Гос. техн.-теор. изд-во, 1934. — 310 с.

*Татаринов Ю.Б.* Оценка научного уровня фундаментальных исследований : (методологические принципы) // Весн. АН СССР. 1977. № 12. С. 57–69.

*Тахтаджян А.Л.* Тектология : история и проблемы // Системные исследования : ежегодник, 1971 / под ред. И.В. Блауберга и др. М. : Наука, 1972. С. 200–277.

- Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. — Л. : Наука, 1978. — 248 с.
- Терехина А.Ю.* Анализ данных методами многомерного шкалирования. — М. : Наука, 1986. — 168 с.
- Тимирязев К.* Факторы органической эволюции // *Философия науки : Естественно-научные основы материализма.* М. ; Пг. : Гос. изд-во, 1923. Ч. 2. Биология / под ред. М. и Б. Завадовских. С. 79–105.
- Тимирязев К.А.* Исторический метод в биологии : общедоступные чтения // *Тимирязев К.А. Чарлз Дарвин и его учение.* М. ; Л. : ОГИЗ-Сельхозгиз, 1937. С. 122–252.
- Тимонин А.К.* Пытаясь биологизировать систематику... // *Журн. общ. биологии.* 1993. Т. 54, № 3. С. 369–372.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* О некоторых принципах классификации биохорологических единиц // *Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР.* 1961. Вып. 27. С. 23–28.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии. — Свердловск : Ин-т биологии УФ АН СССР, 1962. — 53 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* Структурные уровни биологических систем // *Системные исследования : ежегодник, 1970 / под ред. И.В. Блауберга и др.* М. : Наука, 1970а. С. 80–91.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* [Дискуссия по докладу А.А. Малиновского] // *Системные исследования : Ежегодник, 1970 / под ред. И.В. Блауберга и др.* М. : Наука, 1970б. С. 41–43.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. — Изд. 2-е, перераб. — М. : Наука, 1977. — 302 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н.* О биохорологических подразделениях биосферы // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1966. Т. 71, № 1. С. 123–132.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерк учения о популяции. — М. : Наука, 1973. — 278 с.
- Титов И.А.* Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. — М. : Сов. наука, 1952. — 470 с.
- Тишков А.А.* Современные проблемы биогеографии : конспект лекций. — М. : Рос. откр. ун-т, 1993. — 60 с.
- Толмачёв А.И.* К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // *Журн. Рус. бот. о-ва.* 1931. Т. 16, № 1. С. 111–124.
- Толмачёв А.И.* Флора центральной части Восточного Таймыра // *Тр. Поляр. комис.* 1932. Вып. 8. С. 1–126.
- Толмачёв А.И.* Богатство флор как объект сравнительного изучения // *Вестн. ЛГУ.* 1970. № 9. С. 71–83.
- Толмачёв А.И.* Введение в географию растений : (лекции, читанные студентам Ленингр. ун-та в 1958–1971 гг.). — Л. : Изд-во ЛГУ, 1974. — 244 с.
- Толмачёв А.И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. — Новосибирск : Наука, 1986. — 197 с.
- Трусов Ю.П.* О классификации современного ландшафтоведения // *Вопр. философии.* 1961. № 7. С. 167–170.
- Ту Дж., Гонсалес Р.* Принципы распознавания образов. — М. : Мир, 1978. — 416 с.
- Тушикова Н.В.* Картографирование животного мира // *Общие вопросы и основные направления исследований современной биогеографии / под ред. В.М. Неронова.* М. : ВИНТИ, 1976. С. 98–218. (Итоги науки и техники. Биогеография ; т. 1.)
- Тушикова Н.В., Кучерук В.В., Кулик И.Л.* Териогеография // *Териология в СССР / под ред. В.Е. Соколова, В.В. Кучерука.* М. : Наука, 1984. С. 74–107.
- Тюрин Ю. Н., Макаров А.А.* Статистический анализ данных на компьютере / под ред. В.А. Фигурнова. — М. : ИНФРА-М, 1998. — 528 с.
- Тюрюканов А.Н.* Некоторые аспекты учения о биосфере и биогеоценозах // *Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.* 1970. № 4. С. 46–52.
- Тюрюканов А.Н., Александрова В.Д.* Витасфера Земли // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1969. Т. 74, вып. 4. С. 14–26.
- Тюрюканов А.Н., Федоров В.М.* «Биосфера и человечество» и биосферное естествознание // *Онтогенез. Эволюция. Биосфера / под ред. А.В. Яблокова.* М. : Наука, 1989. С. 265–280.
- Уатт К.Е.* Экология и управление природными ресурсами : количественный подход / пер. с англ. А.И. Козленкова под ред. и с предисл. Н.П. Наумова. — М. : Мир, 1971. — 463 с.
- Уголев А.М.* Трофология — новая междисциплинарная наука // *Вестн. АН СССР.* 1980. № 1. С. 50–61.
- Уголев А.М.* Биосфера и ее трофосфера // *В.И. Вернадский и современность / под ред. А.Г. Назарова.* М. : Наука, 1986. С. 170–180.
- Удра П.Ф.* О становлении биогеографии и ее дальнейшем развитии // *География и природные ресурсы.* 1990. № 2. С. 138–143.

- Уиллиамс У.Т., Ланс Дж.Н. Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ. М. : Наука, 1986. С. 269–300.
- Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы / сокр. пер. с англ. Б.М. Миркина, Г.С. Розенберга под ред. и с предисл. Т.А. Работнова. — М. : Прогресс, 1980. — 327 с.
- Уранов А.А. Число видов и площадь // Тр. МОИП. 1966. Т. 27. С. 183–204.
- Урманцев Ю.А. Изомерия в живой природе. IV. Исследование свойств биологических изомеров : (на примере венчиков льна) // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 6. С. 769–783.
- Учение об органических формах, основанное на теории превращения видов / сост. по соч. Э. Геккеля «Generelle Morphologie» под ред. И.И. Мечникова. — СПб. : А. Заленский, 1869. — 179 с.
- Ушаков П.В. Системы вертикальных зон Охотского моря // Докл. АН СССР. 1949. Т. 68, № 4. С. 769–772.
- Ушман Г. Определение Эрнстом Геккелем понятия «экология» // Очерки по истории экологии / под ред. Г.А. Новикова, С.С. Шварца, Л.В.Чесновой. М. : Наука, 1970. С. 10–21.
- Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / под ред. И.С. Енюкова. — М. : Финансы и статистика, 1989. — 215 с.
- Фёдоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. — М. : Изд-во МГУ, 1980. — 464 с.
- Феофраст. Исследование о растениях / пер. с древнегреч. и примеч. М.Е. Сергеенко; под ред. И.И. Толстого, Б.К. Шишкина. — М. : Изд-во АН СССР, 1951. — 591 с.
- Философский энциклопедический словарь / под ред. С.С. Аверинцева и др. — 2 изд. — М. : Сов. энциклопедия, 1989. — 816 с.
- Фламмарин К. Жители небесных миров с точки зрения строго научной, философской и фантастической. I. Учено-живописное путешествие в небесные миры. II. Критический обзор древних и новых теорий о жителях небесных сфер. — СПб. : Тип. А. Траншеля, 1876. — х, 486 с.
- Флёров А., Федченко Б. Пособие к изучению растительных сообществ Средней России. — М. : Типолит. Т-ва И.Н. Кушнерев и К°, 1902. — 184 с.
- Флоренский К.П. Предисловие // Вернадский В.И. Живое вещество. М. : Наука, 1978. С. 1–10.
- Флоренский К.П. Предисловие к книге : В.И. Вернадский. Живое вещество // В.И. Вернадский и современность / под ред. А.Г. Назарова. М. : Наука, 1986. С. 216–224.
- Формозов А.Н. Количественный метод в зоогеографии наземных позвоночных животных и задачи преобразования природы СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1951. № 2. С. 62–70.
- Фукунага К. Введение в статистическую теорию распознавания образов. — М. : Наука, 1979. — 368 с.
- Хаин В.Е. Актуализм и тектоника // Методология и история геологических наук / под ред. А.И. Равикович. М. : Наука, 1977. С. 20–27.
- Хайлов К.М. К эволюции теоретического мышления в биологии: от моноцентризма к полицентризму // Системные исследования : ежегодник, 1973 / под ред. И.В. Блауберга и др. М. : Наука, 1973. С. 239–250.
- Хартиган Дж. А. Задачи, связанные с функциями распределения в кластер-анализе // Классификация и кластер / под ред. Дж. Вэн Райзина. М. : Мир, 1980. С. 42–65.
- Хозацкий Л.И. Учение о жизненных формах вымерших и современных организмов // Вопросы палеобиологии и биостратиграфии : Тр. II сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва / под ред. Д.Л. Степанова. М. : Госгеолтехиздат, 1959. С. 145–157.
- Холл Д.Д., Ханна Д.К. ISODATA: метод анализа сходств и различий в сложных реальных данных // Статистические методы для ЭВМ. М. : Наука, 1986. С. 348–373.
- Хорев Б.С. Некоторые методологические вопросы науковедения и развитие теории географической науки // География в системе наук / под ред. В.С. Жекулина, С.Б. Лаврова. Л. : Наука, 1987. С. 53–61.
- Хорева М.Г., Беркутенко А.Н., Мочалова О.А., Андриянова Е.А. Сосудистые растения побережья Тауйской губы // Природа Тауйской губы Охотского моря / под ред. И.А.Черешнева. Владивосток : Дальнаука (в печати).
- Хохряков А.П. Принципы классификации жизненных форм растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 4. С. 586–598.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. — М. : Наука, 1981. — 168 с.
- Чемберс Р. Естественная история мироздания / пер. с нем. К. Фогта с доп. примеч. А. Пальховского. — М. : А. Черенин и А. Ушаков, 1863. — xvi, 367 с.
- Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. — Владивосток : Дальнаука, 1998. — 131 с.
- Чернов Ю.И. Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 4. С. 425–438.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. — М. : Мысль, 1975. — 222 с.



- Чернов Ю.И.* Флора и фауна, растительность и животное население // Журн. общ. биологии. 1984а. Т. 45, № 6. С. 732–748.
- Чернов Ю.И.* Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез / Под ред. Ю.И. Чернова М. : Наука, 1984б. С. 5–23.
- Чернов Ю.И.* Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. ж. 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1445–1457.
- Чернов Ю.И.* Тепловые условия и биота Арктики // Экология. 1989. № 2. С. 49–57.
- Чернов Ю.И.* География микроорганизмов и структура экосистем // Изв. РАН. Сер. геогр. 1993. № 6. С. 49–58.
- Чернопруд М.В., Азовский А.И.* Размещение макробентоса беломорской литорали в различных масштабах пространства // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, № 1. С. 47–63.
- Черных В.В.* Степень целостности как показатель ранга высшего таксона // Новые данные по геологии, биостратиграфии и палеонтологии Урала : Инф. материалы. Свердловск, 1985. С. 60–86.
- Черных В.В.* Проблема целостности высших таксонов : точка зрения палеонтолога. – М. : Наука, 1986. – 144 с.
- Чеснова Л.В.* Развитие учения о биоценозах и его практическое применение в трудах советских паразитологов // Очерки по истории экологии / под ред. Г.А. Новикова, С.С. Шварца, Л.В. Чесновой. М. : Наука, 1970. С. 223–252.
- Чеснова Л.В.* Эволюция взглядов В.Н. Беклемишева в определении понятий структурных уровней живого // Наука и техника : вопросы истории и теории. Л., 1972. Вып. 7, ч. 2. С. 56–58.
- Чеснова Л.В.* Преемственность идей В.И. Вернадского в творчестве В.Н. Беклемишева и М.С. Гилярова // Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоиспытателей. 1994. Т. 90, вып. 1 : Эволюционная биология. С. 108–114.
- Численко Л.Л.* Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. – М. : Изд-во МГУ, 1981. – 208 с.
- Шафер В.* Основы общей географии растений / пер. с польск. Г.И. Поплавской под ред. и с предисл. В.Н. Сукачёва. – М. : ИЛ, 1956. – 380 с.
- Шварц С.С.* К истории основных понятий современной экологии // Очерки по истории экологии / под ред. Г.А. Новикова, С.С. Шварца, Л.В. Чесновой. М. : Наука, 1970. С. 89–105.
- Шварц С.С.* О типах биогеографических границ // Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев : Штиинца, 1975. С. 258–259.
- Шварц С.С.* Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976. № 2. С. 61–72.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. – М. : Наука, 1980. – 278 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р.* Проблема фитоценозов // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 977–988.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П.* Системный подход к изучению флоры // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики / под ред. Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1987. С. 43–46.
- Шенников А.П.* Географический и биологический методы в геоботанике // Бот. журн. СССР. 1948. Т. 33, № 1. С. 3–12.
- Шенников А.П.* Введение в геоботанику. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1964. – 447 с.
- Шимкевич В.* Новая фаза в развитии российского антидарвинизма // Экскурсионное дело. 1922. № 4–6. С. 287–300.
- Шипунов Ф.Я.* Организованность биосферы. – М. : Наука, 1980. – 292 с.
- Шмальгаузен И.И.* Контроль и регуляция в эволюции // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, № 5. С. 93–121.
- Шмальгаузен И.И.* Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, № 2. С. 104–135.
- Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск : Наука, 1968. – 224 с.
- Шмидт В.М.* О площади конкретной флоры // Вестн. ЛГУ. Биология. 1972. Вып. 1. С. 57–66.
- Шмидт В.М.* О двух направлениях развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 12. С. 1657–1668.
- Шмидт В.М.* Статистические методы в сравнительной флористике. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1980. – 176 с.
- Шмидт В.М.* О роли А.И.Толмачева в развитии сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики / под ред. Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1987. С. 43–46.
- Шмидт В.М., Ильинских Н.Г.* О роли К.К. Клауса в разработке методов сравнительной флористики // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 4. С. 462–470.
- Шмидт П.Ю.* Рыбы Охотского моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. – 370 с., 20 табл.
- Шмитхюзен И.* Общая география растительности / пер. с нем. В.А. Шермушенко под ред. и с предисл. Т.Б. Вернандер. – М. : Прогресс, 1966. – 311 с.

- Шорыгин А.А.* О биоценозах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, № 6. С. 87–98.
- Шредингер Э.* Что такое жизнь? С точки зрения физика / пер. с англ. А.А. Малиновского, Г.Г. Порошенко. – Изд. 2 – М. : Атомиздат, 1972. – 88 с.
- Шрейдер Ю.* Предисловие // Системность и эволюция / под ред. Ю.А. Шрейдера. М. : Наука, 1984а. С. 3–6.
- Шрейдер Ю.А.* Многоуровневость и системность реальности, изучаемой наукой // Системность и эволюция / под ред. Ю.А. Шрейдера. М. : Наука, 1984б. С. 69–82.
- Штегман Б.К.* Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. № 2/3. С. 523 – 563.
- Штегман Б.К.* Основы орнитографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Нов. сер. Птицы. Т. 1, вып. 2. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. – 156 с.
- Эверсман Э.А.* Естественная история Оренбургского края. Ч. 1. Вступление в подробную естественную историю Оренбургской губернии, или Общий взгляд на край Оренбургский, в отношении к произведениям природы. – Оренбург : Тип. Штаба Отдельн. Оренбургск. корпуса, 1840. – vi, 99 с.
- Эволюция материи и ее структурные уровни. Вып. 1 : Тез. выступлений к III Всесоюз. совещ. по филос. вопр. соврем. естествознания, (Москва, 22–24 апр. 1981 г.) / под ред. Л.Б. Баженова. – М., 1981. – 125 с.
- Элтон Ч.С.* Экология животных / пер. с англ. и предисл. Д.Н. Кашкарова. – М. ; Л. : Биомедгиз, 1934. – 83 с.
- Энгельгардт М.А.* Чарльз Ляйелль, его жизнь и научная деятельность – СПб. : Тип. товарищества «Общественная польза», 1892. – 80 с.
- Энгельгардт М.А.* Л. Пастер, А. Лавуазье, Ч. Ляйель, Ч. Дарвин. Биографические очерки. – Б.м. : Elibron Classics, 2001. – 338 с.
- Эшби У.Р.* Введение в кибернетику. – М. : ИЛ, 1959. – 432 с.
- Юрцев Б.А.* Флора Сунтар-Хаята. – Л. : Наука, 1968. – 234 с.
- Юрцев Б.А.* Дискуссия на тему «метод конкретных флор в сравнительной флористике» // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 9. С. 1399–1407.
- Юрцев Б.А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 69–83.
- Юрцев Б.А.* Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, № 4. С. 3–22.
- Юрцев Б.А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики / под ред. Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1987а. С. 13–28.
- Юрцев Б.А.* Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики / под ред. Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1987б. С. 47–66.
- Юрцев Б.А.* Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 3. С. 306–313.
- Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М., Разживин В.Ю.* Обзор географического распространения растений Чукотской тундры. Сообщ. 1, 2 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 111–122 ; Т. 84, вып. 6. С. 74–83.
- Юрцев Б.А., Сёмкин Б.И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1706–1718.
- Юрцев Б.А., Толмачёв А.И., Ребристая О.В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область / под ред. Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1978. С. 9–104.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.* Эволюционное учение. – М. : Высш. школа, 1976. – 336 с.
- Янишин А.Л.* Н.К. Рёрих и В.И. Вернадский // Мир огненный. 1998. № 1(16). С. 12–16.
- Янишина Ф.Т.* Эволюция взглядов В.И. Вернадского на биосферу и развитие учения о ноосфере. – М. : Наука, 1996. – 220 с.
- Ярвекюльг А.* Донная фауна восточной части Балтийского моря : состав и экология распределения. – Таллин : Валгус, 1979. – 382 с.
- Ярошенко П.Д.* Геоботаника : основные понятия, направления и методы. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. – 474 с.
- Ярошенко П.Д.* Общая биогеография. – М. : Мысль, 1975. – 190 с.
- Abbott I.* Theories dealing with the ecology of landbirds on islands // Adv. Ecol. Res. 1980. Vol. 11. P. 329–371.
- Abegg C., Thierry B.* Macaque evolution and dispersal in insular south-east Asia // Biol. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 75, N 4. P. 555–576.
- Abramenko B.* On dimensionality and continuity of physical space and time // Brit. J. Philos. Sci. 1958. Vol. 9. P. 89–100.
- Adams Ch.C.* Southeastern United States as a center of geographical distribution of flora and fauna // Biol. Bull. 1902. Vol. 3. P. 115–131.

- Adams Ch.C.* Guide to the study of animal ecology. – N. Y. : Macmillan, 1913. – xii, 183 p.
- Adey W.H., Steneck R.S.* Thermogeography over time creates biogeographic regions: temperature/space/time-integrated model and an abundance weighted test for benthic marine algae // *J. Phycol.* 2001. Vol. 37, N 5. P. 677–698.
- Adickes E.* Untersuchungen zu Kants Physischer Geographie. – Tübingen : Mohr, 1911. – viii, 344 S.
- Agassiz L.* Geographical distribution of animals // *Edinburgh New Philos. J. New ser.* 1850. Vol. 49. P. 1–33.
- Agassiz L.* Prof. Agassiz on the origin of species // *Amer. J. Sci. Arts.* 1860. Vol. 30. P. 142–154.
- Alexeev V.V.* Model of the number of species in an ecosystem in dependence on geographical latitude // *Ecol. Modell.* 1982. Vol. 17, N 2. P. 107–112.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P.* Principles of animal ecology. – Philadelphia : Saunders Co., 1949. – xii, 837 p.
- Allen T.F.H., Starr T.B.* Hierarchy: perspectives for ecological complexity. – Chicago : Univ. Chicago Press, 1982. – xvi, 310 p.
- Andrewartha H.G., Birch L.C.* The distribution and abundance of animals. – Chicago : Univ. Chicago Press, 1954. – xv, 782 p.
- Anderson J.M.* Ecology for environmental sciences. Biosphere, ecosystems and man. – L. : E. Arnold, 1981. – 175 p.
- Arambourg C.* Les poissons fossiles d'Oran // *Matér. Carte géol. de l'Algérie. Sér. 1. Paléontologie.* 1927. N 6. P. 1–298.
- Arbogast B.S., Kenagy G.J.* Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 7. P. 819–825.
- Archibald E.E.A.* The specific character of plant communities. 2. A quantitative approach // *J. Ecol.* 1949. Vol. 37. P. 274–288.
- Arlt Th.* Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte. – Leipzig : W. Engelmann, 1907. – xvii, 729 S.
- Armitage R.P., Weaver R.E., Kent M.* Remote sensing of semi-natural upland vegetation: the relationship between species composition and spectral response // *Vegetation mapping: patch to planet / eds R. Alexander, A. Millington.* Chichester : John Wiley and Sons, 2000. P. 83–102.
- Arrhenius O.* Species and area // *J. Ecol.* 1921. Vol. 9. P. 95–99.
- Arrhenius S.* Das Werden der Welten / Aus dem Schwed. übers. von L. Bamberger. – Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft, 1907. – vi, 208 S.
- Astronomical origins of life. Steps towards panspermia / eds F. Hoyle, N.C. Wickramasinghe.* – Dordrecht ; L. : Kluwer, 2000. – viii, 381 p.
- Aufmesser M.* Etymologische und wortgeschichtliche Erläuterungen zu De materia medica des Pedanius Dioscurides Anazarbeus. – Hildesheim; N. Y. : Olms-Weidmann, 2000. – 517 p.
- Avise J.C.* Phylogeography: the history and formation of species. – Cambridge, Mass. : Harvard Univ. Press, 2000. – viii, 447 p.
- Axelrod D.I.* Variables affecting the probabilities of dispersal in geologic time // *Bull. Amer. Mus. Nat. Sci.* 1952. Vol. 99. P. 177–188.
- Axelrod D.I.* Tertiary floras and topographic history of the Snake River basin, Idaho // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1968. Vol. 79, N 6. P. 713–734.
- Backer E.* Computer-assisted reasoning in cluster analysis. – N. Y. : Prentice Hall, 1995. – xviii, 367 p.
- Backman G.* Wachstum und organische Zeit. – Leipzig : J.A. Barth, 1943. – vi, 195 S.
- Baer K.E. von.* Bericht über die neuesten Entdeckungen an der Küste von Nowaja-Semlja // *Bull. Sci. l'Acad. Sci. St. Ptsbg.* 1837. T. 2. S. 137–172.
- Bailey E.B.* Charles Lyell. – L. : T. Nelson and Sons, 1962. – x., 214 p.
- Bailey R.G.* Ecosystem geography. – Heidelberg : Springer, 1996. – 204 p.
- Bailey R.G.* Ecoregions : the ecosystem geography of the oceans and continents. – N. Y. : Springer, 1998. – ix, 176 p.
- Baldwin S.A.* Charles Lyell's publishing history // *Geology today.* 1998. Vol. 14, N 3. P. 113–114.
- Ball I.R.* Nature and formulation of biogeographical hypotheses // *Syst. Zool.* 1975. Vol. 24, N 4. P. 407–430.
- Ball I.R.* Planarians, plurality and biogeographical explanations // *Evolution, time and space : the emergence of the biosphere / eds R.W. Sims, J.H. Price, P.E.S. Whalley.* – L., etc. : Acad. Press, Inc. 1983. P. 409–430.
- Balogh J.* Lebensgemeinschaften der Landtiere, ihre Erforschung unter besonderer Berücksichtigung der zoozoologischen Arbeitsmethoden. – 2 verb. und erweiterte Ausg. – Budapest : Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, 1958. – 560 S.
- Bănărescu P.* Principles and problems of zoogeography (Principii și probleme de zoogeografie). S. 1. : Edit. Acad. Republ. Soc. România [Transl. and publ. for U.S. Dept. of Commerce and the Natl. Sci. Foundation by the NOLIT Publ. House, Belgrade] [1970 – ], 1975. – 214 p.

*Bănărescu P.M.* Direcții moderne în zoogeografie și întrepătrunderile lor cu problemele speciabilei și evoluției // Evolution and adaptation = Evoluție și adaptare. Cluj-Napoca, Roumania : Universitatea «Babes-Bolyai», Facultatea de biologie, geografie și geologie, 1983. P. 239–246.

*Bănărescu P.M.* Darlington's legacy in historical and evolutionary zoogeography // Evolution and adaptation = Evoluție și adaptare. Vol. 2 / eds N. Coman et al. – Cluj-Napoca, Roumania : Universitatea «Babes-Bolyai», Facultatea de biologie, geografie și geologie, 1985. P. 315–322.

*Bănărescu P.M.* The need for a systhetical viewpoint in historical and evolutionary biogeography // Evolution and adaptation = Evoluție și adaptare. Vol. 3 / eds N. Coman et al. Cluj-Napoca, Roumania : Universitatea «Babes-Bolyai», Facultatea de biologie, geografie și geologie, 1988. P. 19–29.

*Bates H.W.* The naturalist on the river Amazons: a record of adventures, habits of animals, sketches of Brazilian and Indian life and aspects of nature under the equator, during eleven years of travel. – 2nd ed. – L. : J. Murray, 1864. – xii, 466 p.

*Bendmann A.L. von.* Bertalanffy's organismische Auffassung des Lebens in ihren philosophischen Konsequenzen. – Jena: G. Fischer, 1967. – 93 S.

*Berggren W.A., Kent D.V., Swisher C.C. III, Aubry, M.-P.* A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. // Soc. Sediment. Geol., Spec. Publ. 1995. N 54. Tulsa, Oklahoma. P. 129–212.

*Bergmann G.* Realism; a critique of Brentano and Meinong. – Madison : Univ. Wisconsin Press, 1967. – viii, 458 p.

*Bernal J.D.* The origin of life. – L. : Weidenfeld and Nicolson, 1967. – xvi, 345 p.

*Bernard F.R.* Catalogue of the living Bivalvia of the Eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn // Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1983. N 61. 102 p.

*Bernardi G.* L'endemisme. I. Generalites // C.R. Soc. Biogéogr. 1982. T. 58, N 2. P. 61–74.

*Berry R.J.* Ecology : where genes and geography meet // J. Anim. Ecol. 1989. Vol. 58, N 3. P. 733–759.

*Bertalanffy L. von.* Das Gefüge des Lebens. – Leipzig : B.G. Teubner, 1937. – iv, 197 S.

*Bertalanffy L. von.* Auf den Pfaden des Lebens; ein biologisches Skizzenbuch. – Frankfurt am Main : Umschau Verlag, 1951. – 252 S.

*Bertalanffy L. von.* Problems of Life. An evaluation of modern biological thought. – L. : Watts and Co., 1952. – xi, 216 p.

*Bertrand G.* Paysage et géographie physique globale // Rev. géogr. des Pyrénées et Sud-Ouest. 1968. T. 39, Fasc. 3. P. 249–272.

*Beschel R.E., Webber P.J.* Bemerkungen zur log-normalen Struktur der Vegetation // Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck. 1963. Bd 53. S. 9–22.

Biogeography : recent advances and future directions / ed. J.A. Taylor. – Totowa, N. J. : Barnes and Noble Books, 1984. – xxvii, 404 p.

Biotic provinces of the world : further development of a system for defining and classifying natural regions for purposes of conservation / Prepared by the Secretariat of IUCN as a contribution to Unesco's Man and the Biosphere Programme, Project no. 8 // International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Occas. Paps. 1974. N 9. P. 1–57.

*Birks H.J.B.* Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography // Ann. zool. fenn. 1987. Vol. 24, N 3. P. 165–178.

*Blondel J.* Biogéographie évolutive. – Paris; N. Y. : Masson, 1986. – 221 p.

*Blondel J.* From biogeography to life history theory : a multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates // J. Biogeogr. 1987. Vol. 14, N 5. P. 405–422.

*Bobkov A.A.* Biooceanographic zoning of the Sea of Japan // Oceanography of the Japan Sea : Proc. CREAMS'2000 Intern. Symp. / ed. M.A. Danchenkov. Vladivostok : Dalnauka, 2001. P. 216–219.

*Boesen G.* Danish museums. – Copenhagen : Committee for Danish Cultural Activities Abroad, 1966. – 247 p.

*Bolles E.B.* The ice finders : how a poet, a professor, and a politician discovered the Ice Age. – Washington, D. C. : Counterpoint, 1999. – 257 p.

*Boltovskoy E.* On the benthonic bathyal-zone Foraminifera as stratigraphic guide fossils // J. Foraminiferal Res. 1980. Vol. 10, N 3. P. 163–172.

*Bonney T.G.* Charles Lyell and modern geology. – L. ; N. Y. ; etc. : Cassell and Co., 1901. – vi, 224 p.

*Bormann F.H., Likens G.E.* The watershed-ecosystem concept and studies in nutrient cycles // The ecosystem concept in natural resource management / ed. G.M. van Dyne. N.Y. : Acad. Press, 1969. P. 49–76.

*Bosanquet S.R.* «Vestiges of the natural history of creation»: its argument examined and exposed. – 2d ed. – L. : J. Hatchard and Son, 1845. – 56 p.

*Botting D.* Humboldt and the Cosmos. – L. : Joseph, 1973. – 295 p.

*Boudouresque Ch.-F.* Recherches sur les concepts de biocoenose et de continuum au niveau de peuplements benthiques sciaphiles // Vie et milieu. Sér. B: Océanographie. 1970. T. 21, Fasc. 1. P. 103–136.

- Boudouresque Ch.-F.* Le concept de nodum en bionomie et sa généralisation // C. r. Acad. Sci. Sér. D. 1971. T. 272, N 9. P. 1260–1263.
- Boyajian G., Lutz T.* Evolution of biological complexity and its relation to taxonomic longevity in the Ammonoidea // *Geology*. 1992. Vol. 20. P. 983–986.
- Braun-Blanquet J.* Essai sur les notions d'élément et de territoire phytogéographiques // *Arch. Sci. Phys. Nat.* Ser. 5. 1919. T. 1. P. 497–512.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde. – Berlin : Julius Springer, 1928. – x, 330 S.
- Brian M.V.* Species frequencies in random samples from animal populations // *J. Anim. Ecol.* 1953. Vol. 22. P. 57–64.
- Briggs J.C.* Centres of origin in biogeography. – Leeds : The Biogeography Study Group, Univ. Leeds, 1984. – 106 p.
- Briggs J.C.* Global biogeography. – Amsterdam, etc. : Elsevier, 1995. – xvii, 454 pp.
- Briggs J.C.* Extinction and replacement in the Indo-West Pacific Ocean // *J. Biogeogr.* 1999a. Vol. 26, N 4. P. 777–783.
- Briggs J.C.* Coincident biogeographic patterns: Indo-West Pacific Ocean // *Evolution*. 1999b. Vol. 53, N 2. P. 326–335.
- Briggs J.C.* Centrifugal speciation and centres of origin // *J. Biogeogr.* 2000. Vol. 27, N 5. P. 1183–1188.
- Brockmann-Jerosch M.C.* Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Eine Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Frage. – Leipzig : W. Engelmann, 1903. – vi, 253 S.
- Brooks D.R.* Scaling effects in historical biogeography: a new view of space, time, and form // *Syst. Zool.* 1988. Vol. 37, N 3. P. 237–244.
- Brooks D.R., McLennan D.A.* A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 6. P. 757–767.
- Brooks D.R., Van Veller M.G.P.* Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography // *J. Biogeogr.* 2003. Vol. 30, N 6. P. 819–825.
- Brooks D.R., Van Veller M.G.P., McLennan D.A.* How to do BPA, really // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 3. P. 345–358.
- Brown D., Chang K.-C.* Pattern, learning, observation, and paradigm in biogeography // *J. Minn. Acad. Sci.* 1993. Vol. 57, N 2. P. 20.
- Brown H.C.* Structural levels in the scientist's world // *J. Philosophy, Psychology and Scientific Methods*. 1916. Vol. 13. P. 337–345.
- Brown H.C.* The materialist's view on the concept of levels // *J. Philosophy*. 1926. Vol. 23, N 5. P. 113–120.
- Brown J.H.* Macroecology. – Chicago : Univ. Chicago Press, 1995. – xiii, 269 p.
- Brown J.H., Gibson A.C.* Biogeography. – St. Louis : Mosby, 1983. – xi, 643 p.
- Brown J.H., Lomolino M.V.* Biogeography. – 2nd ed. – Sunderland, Mass. : Sinauer Associates, 1998. – xii, 691 p.
- Brown J.H., Lomolino M.V.* Concluding remarks : historical perspective and the future of island biogeography theory // *Global Ecology and Biogeography*. 2000. Vol. 9. P. 87–92.
- Brown R.* Prodromus floræ novæ Hollandiæ et insulæ Van-Diemen, exhibens characteres plantarum quas annis 1802–1805 ... collegit et descripsit R. Brown; insertis passim aliis speciebus ... præsertim Banksianis, in primo itinere Navarchi Cook detectis. Vol. 1. – Londini: J. Johnson et Socios, 1810. – viii, 145–590 (pp. 1–144 не обнаружены).
- Brown W.L. jr.* Centrifugal speciation // *Quart. Rev. Biol.* 1957. Vol. 32. P. 247–277.
- Brown W.L. jr.* Punctuation equilibrium excused: the original examples fail to support it // *Biol. J. Linn. Soc.* 1987. Vol. 31. P. 383–404.
- Bruhns K.* Alexander von Humboldt. Eine Wissenschaftliche Biographie im verein mit R. Ave-Lallemant, J.V. Carus, A. Dove, H.W. Ewald, A.H.R. Grisebauch, J. Lowenberg, O. Peschel, G.H. Wiedemann, W. Wundt. – Leipzig : F.A. Brockhaus, 1872. – Bd 1. – xx, 480 S. ; Bd 2. – vii, 552 S. ; Bd 3. – 314 S.
- Brundin L.Z.* Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. – Stockholm : Almqvist and Wiksell, 1966. – 472 p.
- Brundin L.* Phylogenetics and biogeography // *Syst. Zool.* 1972. Vol. 21, N 1. P. 69–79.
- Brundin L.* Methods and principles of phylogenetic biogeography // *Chironomidae : ecology, systematics, cytology, and physiology : Proc. 7th Intern. Symp. on Chironomidae, Dublin, August 1979 / ed. D.A. Murray.* Oxford; N. Y. : Pergamon Press, 1980. P. 91–92.
- Buch L. von.* Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln. – Berlin : Kaiserl. Akad. Wissensch., 1825. – 407 S.
- Buffon G.-L. L. de.* Histoire naturelle, générale et particulière, etc. Supplément. T. 3. – Paris : De l'Impr. royale, 1776. – xxi, 330 p.

- Buffon G-L. L. de.* Œuvres philosophiques / ed. J. Piveteau. – Paris : Presses universitaires de France, 1954. – xxxvii, 616 p.
- Buzas M.A., Culver S.J.* Species duration and evolution : benthic Foraminifera on the Atlantic continental margin of North America // *Science*. 1984. Vol. 225. P. 829–830.
- Cain A.J.* Animal species and their evolution. – L. ; N. Y. : Hutchinson's Univ. Library, 1954. – 190 p.
- Cain A.J.* Islands and evolution: theory and opinion in Darwin's earlier years // *Biol. J. Linn. Soc.* 1984. Vol. 21, N 1–2. P. 5–27.
- Cain S.A.* Foundations of plant geography. – N. Y. ; L. : Harper and Brothers, 1944. – xiv, 556 p.
- Camardi G.* Charles Lyell and the uniformity principle // *Biology and Philosophy*. 1999. Vol. 14, N 4. P. 537–560.
- Candolle A.P. de.* Théorie élémentaire de la botanique, ou Exposition des principes de la classification naturelle, et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux. Paris, 1813. – viii, 500 p.
- Candolle A.P. de.* Géographie botanique // *Dictionnaire des sciences naturelles*. Strasbourg ; Paris : F.G. Levrault, imprimeur du Roi, 1820. T. 18. P. 359–422 [Separate: *Essai élémentaire de géographie botanique*. – Strasbourg : F.G. Levrault, imprimeur du Roi, 1820. – 64 p.].
- Candolle A. de.* Monographie des campanulées. – Paris : Veuve Desray, 1830. – viii, 384 p.
- Candolle A. de.* Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle. – Paris : V. Masson ; Genève : J. Kessman, 1855. – Vol. 1. – xxxii, 606 p. ; V. 2. P. 607–1365.
- [*Candolle A.L.P.P. de.*] Existe-t-il dans la végétation actuelle des caractères généraux et distinctifs qui permettraient de la reconnaître en tous pays si elle devenait fossile? – [Paris, 1875] – 7 p.
- Candolle A. de.* La phytographie; ou, L'art de décrire les végétaux considérés sous différents points de vue. – Paris: G. Masson, 1880. – xxiv, 484 p.
- Candolle A. de.* Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles : précédée et suivie d'autres études sur les sujets scientifiques, en particulier sur l'hérédité et la sélection dans l'espèce humaine. – 2. éd. considérabl. augment. – Genève ; Bale : H. Georg., 1885. – xvi, 594 p.
- Carlquist S.* Chance dispersal. Long-distance dispersal of organisms widely accepted as a major cause of distribution patterns, poses challenging problems of analysis // *Amer. Sci.* 1981. Vol. 69, N 5. P. 509–516.
- Carter R.N., Prince S.D.* Epidemic models used to explain biogeographical distribution limits // *Nature*. 1981. Vol. 293, N 5834. P. 644–645.
- Caspers H.* Der Biozönose und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie // *Biol. Zentralbl.* 1950. Bd 69. S. 43–63.
- Cecca F., Westermann G.E.G.* Towards a guide to palaeobiogeographic classification // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2003. Vol. 201, N 1–2. P. 179–181.
- [*Chambers R.*] Vestiges of the natural history of creation. – 10th ed., with extensive additions and emendations... – L. : J. Churchill, 1853. – xii, 325 p.
- Chan K.M.A., Moore B.R.* Accounting for mode of speciation increases power and realism of tests of phylogenetic asymmetry // *Amer. Nat.* 1999. Vol. 153, N 3. P. 332–346.
- Charles Lyell Centenary Symposium : Programme and abstracts. – L. : Intern. Union Geol. Sci., Intern. Com. on the Hist. of Geol. Sci., 1975. – 40 p.
- Chemical ecology of plants: allelopathy in aquatic and terrestrial ecosystems / ed. Inderjit and Azim U. Mallik. – Basel ; Boston : Birkhäuser, 2002. – x, 272 p.
- Chen P.-ji.* Jurassic *Triops* from South China – with a discussion on the distribution of Notostraca // *Acta Palaeontol. Sin.* 1985. Vol. 24, N 3. P. 285–292. (In Chinese).
- Chevalier A., Cuénot L.* Biogéographie // *Martonne E. de. Traité de géographie physique*. Paris : Armand Colin, 1927. T. 3. 460 p.
- Chodorowski A.* Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // *Polsk. Arch. Hydrobiol.* 1959. Vol. 6(19), N 3. P. 33–75.
- Chodorowski A.* Taxoceny wirków (Turbellaria) i metodyka ich badania // *Ekol. Polsk. Ser. B.* 1960. T. 6, N 2. Str. 95–114.
- Christ H.* Die Geographie der Farne. – Jena: G. Fischer, 1910. – 357 S.
- Christiansen F.B., Fenchel T.* Theories of populations in biological communities. – Berlin ; Heidelberg ; N. Y. : Springer, 1977. – 144 p.
- Cicha J.* Pøispìvek k poznání vzniku nových druhu v mladším terciéru. // *Script. Facult. Scient. Natur. Univ. Purkynianae Brunnensis*, 1980. T. 10, N 7. S. 339–341.
- Clayton K.M.* The state of geography // *Transact. Inst. Brit. Geographers. New Ser.* 1985. Vol. 10. P. 5–16.
- Clements F.E.* Research methods in ecology. – Lincoln, Neb. : Univ. Publ., 1905.– xvii, 334 p.

- Clements F.E.* Plant succession; an analysis of the development of vegetation. – Washington : Carnegie Institution of Washington, 1916. – xiii, 512 p.
- Clements F.E.* Experimental ecology in the public service // *Ecology*. 1935. Vol. 16. P. 342–363.
- Clements F.E.* Nature and structure of the climax // *J. Ecol.* 1936. Vol. 24, N 1. P. 252–284.
- Coan E.V., Scott P.V., Bernard F.R.* Bivalve Seashells of Western North America. Marine Bivalve Mollusks from Arctic Alaska to Baja California. – Santa Barbara, CA: Santa Barbara Mus. Nat. Hist., 2000. – vii, 766 p.
- Cohen C.* Charles Lyell and the evidences of the antiquity of man // Lyell : the past is the key to the present – Lyell meeting and bicentennial conference. *Spec. Publ. Geol. Soc. London*. 1998. Vol. 143. P. 83–94.
- Coleman W.* Lyell and the reality of species: 1830–1833 // *Isis*. 1962. Vol. 53. P. 335–336.
- Coleman W.* Evolution into ecology? The strategy of Warming's ecological plant geography // *J. Hist. Biol.* 1986. Vol. 19, N 2. P. 181–196.
- Computers in biogeography / hrsg. E.R. Reichl. – Linz, Austria : Trauner Verlag, 1986. – 224 p.
- Convention on biological diversity. Text and annexes. – Genève : UNEP, 1994. – 34 p.
- Connell J.H.* Diversity in tropical rain forests and coral reefs // *Science*. 1978. Vol. 199. P. 1302–1310.
- Connor E.F.* Biogeography : The marriage of ecology and earth history (Review of «Biogeography» by E.C. Pielou) // *J. Biogeogr.* 1980. Vol. 7. P. 411–413.
- Connor E.F., Bowers M.A.* The spatial consequences of interspecific competition // *Ann. Zool. Fennici*. 1987. Vol. 24. P. 213–226.
- Connor E.F., McCoy E.D.* The statistics and biology of the species-area relationship // *Amer. Nat.* 1979. Vol. 113. P. 791–833.
- Constantinescu P.* A method of cluster analysis // *Brith. J. Math. Stat. Psych.* 1967. Vol. 20, N 1. P. 93–106.
- Cooper W.S.* Fundamentals of vegetational change // *Ecology*. 1926. Vol. 7, N 4. P. 391–414.
- Cox C.B., Moore P.D.* Biogeography: an ecological and evolutionary approach. – 6th ed. – Malden, Ma. : Blackwell Sci., 2000. – ix, 298 p.
- Craw R.C.* Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different? // *Syst. Zool.* 1983. Vol. 32, N 4. P. 431–438.
- Craw R.C.* Biogeography and biogeographical principles // *N. Z. Entomologist*. 1984. Vol. 8. P. 49–52.
- Craw R.* Panbiogeography and structuralist biology // *Biol. Forum*. 1987. Vol. 80, N 2. P. 226–229.
- Craw R.* Quantitative panbiogeography: introduction to methods // *N.Z. J. Zool.* 1989. Vol. 16, N 4. P. 485–494.
- Craw R.C., Grehan J.R., Heads M.J.* Panbiogeography : tracking the history of life. – Oxford ; N.Y. : Oxford Univ. Press, 1999. – xi, 187 p.
- Craw R.C., Weston P.* Panbiogeography: a progressive research program? // *Syst. Zool.* 1984. Vol. 33, N 1. P. 1–13.
- Crick F.* Life itself : its origin and nature. – N. Y. : Simon and Schuster, 1982. – 192 p.
- Crisci J.V.* The voice of historical biogeography // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 2. P. 157–168.
- Croizat L.* Manual of phytogeography; or, An account of plant-dispersal throughout the world. – The Hague : W. Junk, 1952. – viii, 587 p.
- Croizat L.* Panbiogeography; or an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography and geology; with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc. – Caracas, Venezuela: Publ. by the author, 1958a. Vol. 1. – The New World. – xxxii, 1018 p. ; Vol. 2a. – The Old World, Chapt. 9–13. – iii, 771 p. ; Vol. 2b. – The Old World, Continuation. Chapt. 14 to General addenda and Indices. – iii, 772–1731 p.
- Croizat L.* An essay on the biogeographic thinking of J.C. Willis // *Arch. Bot. Biogeogr. Ital.* 1958b. Vol. 34. P. 90–116.
- Croizat L.* Space, time, form: the biological synthesis. – Caracas, Venezuela: Publ. by the author., 1962. – xix, 881 p.
- Croizat L.* Ologenismo, darwinismo e panbiogeografia // *Atti Acad. Naz. Lincei Rendiconti. Cl. Sci. Fis. Mat. e Natur.* 1964. Vol. 36, N 5. P. 723–728.
- Croizat L.* La «panbiogeografia» in breve // *Webbia*. 1973. Vol. 28. P. 189–226.
- Croizat L.* Biogeography: past, present, and future // *Vicariance biogeography : A critique* / eds G. Nelson, D.E. Rosen. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1981. P. 501–523.
- Croizat (-Chaley) L.* Vicariance/vicariism, panbiogeography, «vicariance biogeography», etc.: a clarification / *Syst. Zool.* 1982. Vol. 31. P. 291–304.
- Croizat L., Nelson G., Rosen D.E.* Centers of origin and related concepts // *Syst. Zool.* 1974. Vol. 23, N 2. P. 265–287.
- Crovello T.J.* Numerical phytogeography // *ICSEB-II: 2<sup>nd</sup> Intern. Congr. Syst. and Evol. Biol.*, Vancouver, July 17–24 : Abstr. 1980. P. 91.
- Crovello T.J.* Quantitative biogeography: an overview // *Taxon*. 1981. Vol. 30, N 3. P. 563–575.

- Currie D.J. What shape is the relationship between body size and population density // *Oikos*. 1993. Vol. 66, N 2. P. 353–358.
- Cuvier G. Discours sur les révolutions de la surface du globe, et sur les changemens qu'elles ont produits dans le règne animal. – 5. éd. – Paris ; Amsterdam : G. Dufour et E. d'Ocagne, 1828. – vi, 400 p.
- Cuvier G., Brongniart A. Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris, avec une carte géognostique, et des coupes de terrain // *Annal. Mus. d'Hist. Natur. Paris*. 1808. T. 11. P. 293–326.
- Dahl F. Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung // *Zool. Anz*. 1908. Bd 33, N 11. S. 349–353.
- Dahl F. Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. 1. Teil. – Jena: Gustav Fischer, 1921. – viii, 106 S.
- Dana J.D. A general review of the geological effects of the earth's cooling from a state of igneous fusion // *Amer. J. Sci. Arts. Ser. 2*. 1847. Vol. 4. P. 88–92.
- Dana J.D. Cruatacea. – Philadelphia : Lea and Blanchard, 1852–1853. – 1618 p. – (U.S. Explor. Exped. 1838–1842 ; vol. 13, 14).
- Dana J.D. On an isothermal oceanic chart illustrating the geographical distribution of marine animals // *Amer. J. Sci. Arts. Ser. 2*. 1853. Vol. 16, N 47. P. 153–167 ; Vol. 16, N 48. P. 314–327.
- Dana J.D. Manual of geology, treating of the principles of the science, with special reference to American geological history. – Philadelphia : T. Bliss and Co. ; L. : Trübner and Co., 1863. – xvi, 798 p.
- Dansereau P.M. The scope of biogeography and its integrative levels // *Rev. Canad. Biol.* 1951. Vol. 10, N 1. P. 8–32.
- Darling J.D., Cerchio S. Movement of a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) between Japan and Hawaii // *Mar. Mammal Sci.* 1993. Vol. 9, N 1. P. 84–89.
- Darlington P.J., jr. Zoogeography : The geographical distribution of animals. – L. : Chapman and Hall, 1957. – xiv, 675 p.
- Darlington P.J., jr. Darwin and zoogeography // *Proc. Amer. Phil. Soc.* 1959a. Vol. 103. P. 307–319.
- Darlington P.J., jr. Area, climate, and evolution // *Evolution*. 1959b. Vol. 13. P. 488–510.
- Darlington P.J., jr. Biogeography of the southern end of the world. – Cambridge : Harvard Univ. Press, 1965. – x, 236 p.
- Darwin Ch. Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world: under the command of Capt. Fitz Roy, R.N. – 2nd ed., corr., with additions. – L. : J. Murray, 1845. – viii, 519 p.
- Darwin Ch. On the origin of species by means of natural selection, or the Preservation of favoured races in the struggle for life. – L. : J. Murray, 1859. – ix, 502 p.
- Darwin Ch. More letters of Charles Darwin. A record of his work in a series of hitherto unpublished letters / eds F. Darwin, A.C. Seward. – L. : J. Murray, 1903. – Vol. 1. – xxxiv, 494 p. ; – Vol. 2, viii, 508 pp.
- Dasmann R.F. Towards a system for classifying natural regions of the world and their representation by national parks and reserves // *Biol. Conserv.* 1972. Vol. 4. P. 247–255.
- Dasmann R.F. Classification and use of protected natural and cultural areas : a report prepared within the IUCN Secretariat... // *International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Occas. Paps.* 1973a. N 4. P. 1–24.
- Dasmann R.F. A system for defining and classifying natural regions for purposes of conservation: a progress report // *International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Occas. Paps.* 1973b. N 7. P. 1–47.
- Davies J.L. Aim and method in zoogeography // *Geogr. Rev.* 1961. Vol. 51, N 3. P. 412–417.
- De Beer G. (ed.). Darwin's notebooks on transmutation of species. Part 1. First notebook (July 1837 – February 1838) // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Hist. Ser.* 1960. Vol. 2, N 2. P. 27–73.
- Deshayes G.P. Tableau comparatif des especes de coquilles vivantes, etc. // *Bull. Soc. Geol. France*. 1831. T. 1, N 8. P. 185–187.
- Diamond J.M. Assembly of species communities // *Ecology and evolution of communities* / eds M.L. Cody, J.M. Diamond. – Cambridge, Mass. : Harvard Univ. Press, 1975. P. 342–444.
- Dice L.R. Biotic areas and ecological habitats as units for the statement of animal and plant distribution // *Science*. N.S. 1922. Vol. 55, N 1422. P. 335–338.
- Diels L. Pflanzengeographie. – Leipzig : G. J. Göschen. 1908. – 163 S.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1937. – xvi, 364 p.
- Döderlein L. Über die Beziehungen naher verwandter «Thierformen» zu einander // *Zschr. für Morphologie und Anthropologie*. 1902. Bd 4. S. 394–442.
- Donita N. Ökologische und geographische Ebene // *Phytocoenologia*. 1975. Bd 2, H. 3–4. S. 438–441.
- Dragomirescu L., Bănărescu P. A mathematical model for the evolution of the ranges of species originating from a mother species by geographic isolation // *Trav. Mus. Hist Nat. «Gr. Antipa»*. 1992. Vol. 32. P. 387–397.
- Drude O. Die Anwendung physiologischer Gesetze zur Erklärung der Vegetationslinien. – Göttingen : A. Breithaupt, 1876. – 33 S.



- Drude O.* Die Florenreiche der Erde. – Gotha, 1884. – 74 S.
- Drude O.* Über die Prinzipien in der Unterscheidung von Vegetationsformationen, erläutert an der erläutern an der zentraleuropäischen Flora // *Bot. Jahrb.* 1890a. Bd 11. S. 21–51.
- Drude O.* Handbuch der Pflanzengeographie. – Stuttgart : J. Engelhorn, 1890b. – xvi, 582 S.
- Duckworth J.C., Kent M., Ramsay P.M.* Plant functional types : an alternative to taxonomic plant community description in biogeography // *Progr. Phys. Geogr.* 2000. Vol. 24, N. 4. P. 515–542.
- Duda R.O., Hart P.E.* Pattern classification and scene analysis. – N. Y. : Wiley, 1973. – xvii, 482 p.
- Duran B.S., Odell P.L.* Cluster analysis; a survey. – Berlin ; N. Y. : Springer, 1974. – vi, 137 p.
- Durden Ch.J.* Biomerization: an ecologic theory of provincial differentiation // *Soc. Econ. Paleontol. and Miner. Spec. Publ.* 1974. N 21. P. 18–53.
- Durham J.W.* The fossil record and the origin of the Deuterostomata // *Proc. North Amer. Paleontol. Convent.* 1971. H. P. 1104–1132.
- Duvigneaud P.* La synthèse écologique: populations, communautés, écosystèmes, biosphère, noosphère. – Paris : Doin, 1974. – 296 p.
- Ebach M.C., Humphries C.J.* Cladistic biogeography and the art of discovery // *J. Biogeogr.* 2002. Vol. 29, N 4. P. 427–444.
- Eck S.* Die Entwicklung superspezifische Begriffe in der zoologische Taxonomie seit der Jahrhundertwende // *Biol. Rdsch.* 1978. Bd 16. S. 98–103.
- Egerton F.N.* Studies of animal populations from Lamarck to Darwin // *J. Hist. Biol.* 1968. Vol. 1, N 2. P. 225–259.
- Ekman S.* Prinzipien über die Wanderungen und die tiergeographische Stellung des europäischen Aales, *Anguilla anguilla* (L.) // *Zoogeographica.* 1932. Bd 1, N 2. S. 85–106.
- Ekman S.* Indo-Westpazifik und Atlanto-Ostpazifik, eine tiergeographische Studie // *Zoogeographica.* 1934. Bd 2, N 3. S. 320–374.
- Ekman S.* Tiergeographie des Meeres. – Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft, 1935. – xii, 542 S.
- Ekman S.* Zoogeography of the sea / transl. from the Swed. by E. Palmer. – L. : Sidgwick and Jackson, 1953. – xiv, 417 p.
- Eldredge N., Gould S.J.* Punctuated equilibria : An alternative to phyletic gradualism // *Models in Paleobiology* / ed. T.J.M. Schopf. San Francisco : Freeman, Cooper and Co., 1972. P. 82–115.
- Ellenberg H.* Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke // *Naturwissenschaften.* 1968. Bd 55, N 10. S. 462–470.
- Elton Ch.S.* Animal Ecology. – L. : Sidgwick and Jackson, 1927. – xx, 207 p.
- Emiliani C.* Extinctive evolution. Extinctive and competitive evolution combine into a unified model of evolution // *J. Theor. Biol.* 1982. Vol. 97, N 1. P. 13–33.
- Endler J.A.* Alternative hypotheses in biogeography: Introduction and synopsis of the Symposium // *Amer. Zool.* 1982a. Vol. 22, N 2. P. 349–354.
- Endler J.A.* Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography // *Amer. Zool.* 1982b. Vol. 22, N 2. P. 441–452.
- Engler A.* Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. – Leipzig : Engelmann, 1879 – . – Bd. 1 : Die extratropischen Geberge der nördlichen Hemisphäre, 1879, 202 S; Bd. 2. Die extratropischen Geberge der südlichen Hemisphäre. – 1882. – 347 S.
- Environmental evolution : effects of the origin and evolution of life on planet earth.* / eds L. Margulis, C. Matthews, A. Haselton. – 2nd ed.– Cambridge, Mass. : MIT-Press, 2000. – xvi, 338 p.
- Evans F.C.* Ecosystem as the basic unit of ecology // *Science.* 1956. Vol. 123. P. 1127–1128.
- Everitt B.S., Landau S., Leese M.* Cluster analysis. – 4th ed. – L. : Arnold ; N. Y. : Oxford Univ. Press, 2001. – viii, 237 p.
- Evolution, time and space : the emergence of the biosphere* / eds R.W. Sims, J.H. Price, P.E.S. Whalley. – L., etc. : Acad. Press, Inc., 1983. – xiv, 492 p.
- Eyre S.R.* Determinism and the ecological approach to geography // *Geography.* 1964. Vol. 49. P. 369–376.
- Fabricius J.Ch.* ...Philosophia entomologica sistens scientiae fundamenta adiectis definitionibus, exemplis, observationibus, adumbrationibus. – Hamburgi ; Kilonii : Impensis C.E. Bohnii, 1778. – [12], 178 p.
- Fa-hsien.* Travels of Fah-Hian and Sung-Yun, Buddhist pilgrims from China to India (400 A.D. and 518 A.D.) / transl. from Chin. by S. Beal. – New Delhi : Asian Education Services, 1993. – lxxiii, 208 p.
- Favarger C.* L'endémisme en géographie botanique // *Scientia.* Sér. 7. 1969. T. 104. P. 33–48.
- Faith D.P.* Consensus applications in the biological sciences // *Classification and related methods of data analysis : proceedings of the First Conference of the International Federation of Classification Societies (IFCS)* / ed. H.H. Bock. Amsterdam ; N. Y. : North-Holland, 1988. P. 325–332.
- Feoli E., Ganis P.* On the application of numerical and computer methods in plant taxonomy and plant geography : an integrated information system for data banking and numerical classifications and ordinations // *Webbia.* 1984. Vol. 38. P. 165–184.

- Fisher R.A., Corbet A.S., Williams C.B.* The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population // *J. Anim. Ecol.* 1943. Vol. 12. P. 42–58.
- Flahault C.M.H., Schröter C.* Phytogeographical nomenclature, reports and propositions // 3e Congrès international de botanique, Bruxelles, 14–22 mai 1910. – Zurich : Zurcher und Furrer, 1910. – 28 p.
- Fleischaker G.R.* The myth of the putative «organism» // *Uroboros, Revista internacional de filosofía de la biología.* 1991. Vol. 1, N 2. P. 23–43.
- Flynn L.J.* Species longevity, stasis, and stairsteps in rhizomyid rodents // *Contrib. Geol., Univ. Wyoming.* 1986. Spec. Paper 3. P. 273–285.
- Forbes E.* Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and on their distribution, considered as bearing on geology // *Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci.* 1844. (for 1843). P. 130–193.
- Forbes E.* On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles and the geological changes which have affected their area, especially during the epoch of the northern drift // *Geol. Surv. Mem. G.B.* 1846. Vol. 1. P. 336–432.
- Forbes E.* Report on the investigation of British marine zoology by means of the dredge. Pt. 1. The infralittoral distribution of marine Invertebrata on the southern, western, and northern coasts of Great Britain // *Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci.* 1851. (for 1850). P. 192–263.
- Forbes E.* Zoological geography : distribution of marine life // A.K. Johnston's *The physical atlas of natural phenomena.* 2nd ed. Edinburgh; L. : W. Blackwood. 1856 [1854]. P. 99–102, pl. 31.
- Forbes E.* The natural history of European seas / ed. and contin. by R. Goodwin-Austen. – L. : J. van Voorst, 1859. – viii, 306 p.
- Forster J.R.* Observations made during a voyage round the world, on physical geography, natural history, and ethic philosophy. 1. The earth and its strata; 2. Water and the ocean; 3. The atmosphere; 4. The changes of the globe; 5. Organic bodies; and 6. The human species. – L. : Printed for G. Robinson, 1778. – iv, 649 p.
- Fosberg F.R.* Geography, ecology, and biogeography // *Ann. Assoc. Amer. Geogr.* 1976. Vol. 66, N 1. P. 117–128.
- Francé R.H.* Das Edaphon; Untersuchungen zur Ökologie der bodenbewohnenden Mikroorganismen. – München : Verlag der Deutschen Mikrobiologischen Gesellschaft, 1913. – 99 S.
- Frenkel R.E., Harrison C.M.* An assessment of the usefulness of phytosociological and numerical classificatory methods for the community biogeographer // *J. Biogeogr.* 1974. Vol. 1, N 1. P. 27–56.
- Friederichs K.* Grundsätzliches über die Lebensseinheiten höherer Ordnung und den ökologisches Einheitsfactor // *Naturwissenschaften.* 1927. Bd 15, H. 7–8. S. 153–157, 182–186.
- Friederichs K.* Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land und forstwissenschaftlichen Zoologie, insbesondere Entomologie. – Berlin : P. Parey, 1930. – Bd. 1 : Ökologischer Teil. – 480 S.
- Gadow H.F.* Geographical distribution of animals // *Darwin and modern science* / ed. A.C. Seward. Cambridge : Cambridge Univ. Press., 1909. P. 319–336.
- Gallois L.L.J.* Régions naturelles et noms de pays : étude sur la région parisienne. – Paris : A. Colin, 1908. – 356 p.
- Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // *Vierteljahrsh. Naturforsch. Gess. in Zurich.* 1918. Bd 63. S. 293–493.
- Gauch H.G.* Multivariate analysis in community ecology. – Cambridge [Engl.] ; N. Y. : Cambridge Univ. Press, 1982. – x, 298 p.
- Gavrilets S., Li H., Vose M.D.* Patterns of parapatric speciation // *Evolution.* 2000a. Vol. 54, N 4. P. 1126–1134.
- Gavrilets S., Acton R., Gravner J.* Dynamics of speciation and diversification in a metapopulation // *Evolution.* 2000b. Vol. 54, N 5. P. 1493–1501.
- Geocology of Antarctic ice-free coastal landscapes / eds L. Beyer, M. Bölter. – Berlin ; N. Y. : Springer, 2002. – xxiii, 427 p.
- Ghiselin M.T.* The triumph of the Darwinian method. – Berkeley : Univ. California Press, 1969. – 287 p.
- Ghiselin M.T.* Biogeographical units: more on radical solutions // *Syst. Zool.* 1980. Vol. 29. N 1. P. 80–85.
- Gilbert F.S.* The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? // *J. Biogeogr.* 1980. Vol. 7. P. 209–235.
- Giller P.S.* Community structure and the niche. – L. ; N. Y. : Chapman and Hall, 1984. – x, 176 p.
- Gilmour J.S.L., Gregor J.W.* Demes: a suggested new terminology // *Nature.* 1939. Vol. 144. P. 333–334.
- Gittenberger E.* Frustrating facts about area cladistics and species individuality // *Bijdr. dierk.* 1990. Vol. 60, N 3–4. P. 151–154.
- Glazier D.S., Eckert S.E.* Competitive ability, body size and geographical range size in small mammals // *J. Biogeogr.* 2002. Vol. 29, N 1. P. 81–92.
- Gleason H.A.* The structure and development of the plant associations // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1917. Vol. 44, N 10. P. 463–481.

- Gleason H.A.* On the relation between species and area // *Ecology*. 1922. Vol. 3. P. 158–162.
- Gleason H.A.* The individualistic concept of the plant association // *Bull. Torrey Bot. Club*. 1926. Vol. 53, N 1. P. 7–26.
- Gleason H.A.* The individualistic concept of the plant association // *Amer. Midl. Nat.* 1939. Vol. 21. P. 92–110.
- Golikov A.N., Dolgolenko M.A., Maximovich N.V., Scarlato O.A.* Theoretical approaches to marine biogeography // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1990. Vol. 63, N 2. P. 289–301.
- Golikov A.N., Tzvetkova N.L.* The ecological principle of evolutionary reconstruction as illustrated by marine animals // *Mar. Biol.* 1972. Vol. 14, N 1. P. 1–9.
- Golley F.B.* The ecosystem concept: A search for order // *Ecol. Res. (Ecol. Soc. Japan)*. 1991. Vol. 6. P. 129–138.
- Goodall D.W.* Quantitative aspects of plant distribution // *Biol. Rev.* 1952. Vol. 27. P. 194–245.
- Göthe J.W. von.* Höhen der alten und neuen Welt bildlich verglichen // *Allgem. geogr. Ephemeriden*. 1813. Bd 41, 1. Stück. S. 1–8.
- Gould S.J.* Time's arrow, time's cycle: myth and metaphor in the discovery of geological time. – Cambridge, Mass. : Harvard Univ. Press., 1987. – xiii, 222 p.
- Graebner P.* Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie nach entwicklungsgeschichtlichen und physiologisch-ökologischen Gesichtspunkten mit Beiträgen von Paul Ascherson... – Leipzig : Quelle u. Meyer, 1910. – viii, 303 S.
- Grant P.R.* Experimental studies of competitive interaction in a two-species system. 1. *Microtus* and *Clethrionomys* species in enclosures // *Can. J. Zool.* 1969. Vol. 47. P. 1059–1082.
- Grant W.S., Leslie R.W.* Inter-ocean dispersal is an important mechanism in the zoogeography of hakes (Pisces: *Merluccius* spp.) // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 6. P. 699–721.
- Gray R.* Oppositions in panbiogeography: can the conflicts between selection, constraint, ecology, and history be resolved? // *N. Z. J. Zool.* 1989. Vol. 16, N 4. P. 787–806.
- Grehan J.R.* Panbiogeography: evolution in space and time // *Biol. Forum*. 1988a. Vol. 81, N 4. P. 469–498.
- Grehan J.R.* The natural biogeographic regions // *Biol. Forum*. 1988b. Vol. 81, N 4. P. 569–575.
- Grehan J.R.* Panbiogeography 1981–91: development of an earth/life synthesis // *Prog. Phys. Geogr.* 1991. Vol. 15, N 4. P. 331–363.
- Grehan J.R.* Panbiogeography from tracks to ocean basins: evolving perspectives // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 4. P. 413–430.
- Greig-Smith P.* Quantitative plant ecology. – 2nd ed. – Washington : Butterworths, 1964. – xii, 256 p.
- Grisebach A.* Über den Einfluss des Klimas auf die Begrenzung der natürlichen Floren // *Linnaea*. 1838. Bd 12. S. 159–200.
- Grisebach A.H.R.* Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen. – Leipzig : Wilhelm Engelmann, 1872. – Bd 1. – xii, 603 S. ; Bd 2. – x, 635 S.
- Guerriat H.* Quelques aspects importants de la biogéographie, avec des exemples pris dans le groupe des oiseaux // *Les Naturalistes Belges*. 1981. T. 62, N 11–12. P. 246–263.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. – Berlin : Georg Reimer, 1866. – 1. Bd. Allgemeine Anatomie der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entwickelten Formen der Organismen, begründet durch die Descendenz-Theorie. – xxxii, 574 S. ; 2. Bd. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entstehenden Formen der Organismen, begründet durch die Descendenz-Theorie. – clx, 462 S. [ – Photomechanischer Nachdruck Walter de Gruyter. Berlin; N. Y. 1988.]
- Haeckel E.* Über Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie (Rede gehalten beim Eintritt in die philosophische Fakultät zu Jena am 12 Januar 1869) // *Jenaische Z. Medizin u. Naturwiss.* 1870. Bd 5. S. 353–370.
- Haeckel E.* Anthropologie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. – Leipzig : Engelmann, 1874. – 732 S.
- Haeckel E.* Plankton Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora. – Jena: Fischer, 1890. – 105 S.
- Hagmeier E.M.* A numerical analysis of the distributional patterns of North American mammals. 2. Re-evaluation of the provinces // *Syst. Zool.* 1966. Vol. 15. P. 279–299.
- Hagmeier E.M., Stults C.D.* A numerical analysis of the distributional patterns of North American mammals // *Syst. Zool.* 1964. Vol. 13. P. 125–155.
- Hall C.A.* Shallow-water marine climates and molluscan provinces // *Ecology*. 1964. Vol. 45, N 2. P. 226–234.
- Hallam A.* Lyell's views on organic progression, evolution and extinction // *Lyell : the past is the key to the present – Lyell meeting and bicentennial conference. Spec. Publ. Geol. Soc. London*. 1998. Vol. 143. P. 133–136.

- Halloway J.D., Jardine N.* Two approaches to zoogeography: a study based on the distributions of butterflies, birds and bats in the Indo-Australian area // Proc. Linn. Soc. London. 1968. Vol. 179, N 2. P. 153–188.
- Hansen T.A.* Larval dispersal and species longevity in lower Tertiary gastropods // Science. 1978. Vol. 199, N 4331. P. 885–887.
- Hansen T.A.* Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropods // Paleobiology. 1980. Vol. 6, N 2. P. 193–207.
- Hanski I.* Coexistence of competitors in patchy environment // Ecology. 1983. Vol. 64. P. 493–500.
- Hayden B.P., Dolan R.* Coastal marine fauna and marine climates of the Americas // J. Biogeogr. 1976. Vol. 3, N 1. P. 71–81.
- Hayek A.* Allgemeine Pflanzengeographie. – Berlin : Gebrüder Borntraeger, 1926. – vii, 409 S.
- Haynes-Young R.* Biogeography // Progr. Phys. Geogr. 1990. Vol. 14, N 1. P. 71–79.
- Heberer G.* Der gerechtfertigte Haeckel. Einblicke in seine Schriften aus Anlaß des Erscheinens seines Hauptwerkes «Generelle Morphologie der Organismen» vor 100 Jahren. – Stuttgart : Gustav Fischer, 1968. – 588 S.
- Heilprin A.* The geographical and geological distribution of animals. – N. Y. : D. Appleton and Co., 1887. – xii, 435 p.
- Hengeveld R.* Ecologie en biogeografie in de praktijk // Vakbl. biol. 1987. Vol. 67, N 3. P. 47–61.
- Hennig W.* Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Berlin : Deutscher Zentralverlag, 1950. – 370 S.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics / transl. from Germ. by D.D. Davis and R. Zangerl. – Urbana : Univ. Illinois Press, 1966a. – 263 p.
- Hennig W.* The Diptera fauna of New Zealand as a problem in systematics and zoogeography / transl. from Germ. by P. Wygodzinsky. – Honolulu : Entomology Dept., Bernice P. Bishop Museum, 1966b. – 81 p.
- Hennig W.* *Fannia scalaris* Fabricius, eine rezente Art im Baltischen Bernstein? (Diptera: Muscidae) // Stuttg. Beitr. Naturk. 1966c. N 150. S. 12.
- Heron A.C.* Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I. Individual growth rate and generation time // Oecologia. 1972. Vol. 10, N 4. P. 269–293.
- Herzog Th.C.J.* Geographie der Moose. – Jena : G. Fischer, 1926. – xi, 439 S.
- Hesse R.* Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. – Jena : Gustav Fischer, 1924. – xii, 613 S.
- Hesse R., Allee W.C., Schmidt K.P.* Ecological animal geography / 2d ed., An authorised ed., rewritten and rev. based on Tiergeographie auf oekologischer Grundlage by Richard Hesse. – N. Y. : Wiley, L. : Chapman and Hall, 1951. – xiv, 715 p.
- Hettner A.* Über Grundbegriffe und Grundsätze der physischen Geographie // Geogr. Z. 1903. Bd 9, H. 4. S. 193–213.
- Hettner A.* Die Geographie; ihre Geschichte, ihr Wesen und ihre Methoden. – Breslau : F. Hirt, 1927. – viii, 463 S.
- Higurashi T., Tauti M.* On the relation between temperature and the rate of development of fish-eggs // J. Imp. Fish. Inst. 1925. Vol. 21. P. 1–16.
- Hill A.R.* Ecosystem stability and man : a research focus in biogeography // Int. Geogr. 1972. Vol. 1. P. 256–257.
- Hoffman A., Szubzda-Studencka B.* Bivalve species duration and ecologic characteristics in the Badenian (Miocene) marine sandy facies of Poland // N. Jahrb. Geol. Paläontol., Abhandl. 1982. Bd 163, H. 1. S. 122–135.
- Hofsten N. von.* Zur älteren Geschichte des Diskontinuitätsproblems in der Biogeographie // Zool. Ann. 1916. Bd 7. S. 197–353.
- Holdridge L.R.* Life zone ecology. – Rev. ed. – San José, Costa Rica : Tropical Science Center, 1967. – 124, 59, vi p.
- Holling C.S.* Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems // Ecol. Monogr. 1992. Vol. 62, N 4. P. 447–502.
- Holub J., Jirasek V.* Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie // Fol. Géobot. et Phytotax. 1967. T. 2, N 1–2. P. 69–113.
- Hübner J.* Kurtze Fragen aus der neuen und alten Geographie : bis auf gegenwärtige Zeit forgesetzt und vermehret, mit einer nützlichen Einleitung von Anfänger. – Leipzig : J. F. Gleditschens, 1743. – 120, 1032, [120] S.
- Huheey J.E.* A mathematical method of analysing biogeographical data 1. Herpetofauna of Illinois // Amer. Midl. Nat. 1965. Vol. 73, N 2. P. 490–500.
- Hultén E.* Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period; their evolution during and after the glacial period as indicated by the equiformal progressive areas of present plant species. – Stockholm : Thule, 1937. – 168 p.
- Humboldt A. von.* Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. – Tübingen : J.G. Cotta, 1806. – 28 S.

*Humboldt A. von.* Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der der Tropenländer, auf Beobachtungen und Messungen gegründet welche nom 10 ten Grade nördlicher bis zum 10 ten Grade südlicher Breite, in den Jahren 1799, 1800–1803 angestellt worden sind, von Al. von Humboldt und A. Bonpland. – Tübingen : F.G. Cotta ; Paris : F. Schoell, 1807. – xii, 182 S.

*Humboldt A. von.* Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen. Bd 1. Über die Steppen und Wüsten. Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Über Wasserfälle des Orinoco, bei Atures und Maypures. – Tübingen : J.G. Cotta, 1808. – viii, 334 S.

*Humboldt A. von.* De distributione geographica plantarum : secundum cœli temperiem et altitudinem montium, prolegomena. – Lutetiæ Parisiorum : Libraria Græco-Latino-Germanica, 1817a. – 249 p.

*Humboldt A. von.* Die lignes isothermes et de la distribution de la chaleur sur le globe // Mém. Physique et de Chimie de la Soc. d'Arcueil. 1817b. T. 3. P. 462–602.

*Humboldt A. de.* Sur les lois que l'on observe dans la distribution des formes végétales // Dictionnaire des sciences naturelles. Strasbourg ; Paris : F.G. Levrault, imprimeur du Roi, 1820. T. 18. P. 359–436.

*Humboldt A. von.* Kosmos. Entwurf einer physischen Welbeschreibung. Bd. 1. – Stuttgart ; Tübingen : G. Gotta, 1845. – xiv, 493 S.

*Humboldt A. von.* Ansichten der Natur, mit wissenschaftlichen Erläuterungen. Bd 2. Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Über den Bau und die Wirkungsart der Vulkane in den verschiedenen Erdstrichen. Die Lebenskraft, oder Der rhodische Genius, eine Erzählung. Das Hochland von Caxamarea, der alten Residenzstadt des Inca Atahuallpa, und erster Anblick der Südsee von dem Rücken der Andeskette. – Stuttgart : J. G. Cotta, 1849. – 294 S.

*Humphries C.J., Parenti L.R.* Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions. – 2nd ed. – Oxford ; N. Y. : Oxford Univ. Press, 1999. – xi, 187 p.

*Hutchins L.W.* The bases for temperature zonation in geographical distribution // Ecol. Monogr. 1947. Vol. 17, N 3. P. 325–335.

*Hutchinson G.E.* The concept of pattern of ecology // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 1953. Vol. 105. P. 1–12.

*Huxley T.H.* Physiography; an introduction to the study of nature. – L. ; N.Y. : Macmillan, 1877. – xix, 384 p.

*Illies J.* Tiergeographie. – 2. Verf. Aufl. – Braunschweig : Georg Westermann, 1972. – 118 S.

*Illies J.* Changing concepts in biogeography // Annu. Rev. Entomol. (Palo Alto). 1983. Vol. 28. P. 391–406.

*Illiger J.K.W.* Prodrum systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eoromique versione germanica. – Beroline : C. Salfeld, 1811. – xviii, 302 S.

*Inglis W.G.* The purpose and judgements of biological classification // Syst. Zool. 1970. Vol. 19, N 3. P. 240–250.

*Jablonski D.* Apparent versus real biotic effects of transgressions and regressions // Paleobiology. 1980. Vol. 6, N 4. P. 397–407.

*Jablonski D.* Evolutionary rates and modes in late Cretaceous gastropods: role of larval ecology // Proc. 3rd North Amer. Paleontol. Convent. 1982. 1. P. 257–262.

*Jackson J.B.C.* Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance // Amer. Nat. 1974. Vol. 108, N 962. P. 541–560.

*Jäger G.* Deutschlands Thierwelt nach ihren Standorten eingetheilt : als Leitfaden zur Naturbeobachtung und Führer auf Ausflügen und Sammel-Exkursionen. – Stuttgart : A. Kröner, 1874. – Bd 1. – 400 S. ; Bd 2. – 367 S.

*Janvier P.* La biogéographie phylogénétique et la vicariance: historique et perspectives d'avenir // Bull. Soc. géol. France. Ser. 7. 1982. T. 29, N 5–6. P. 917–925.

*Järvinen O.* Species-to-genus ratios in biogeography: a historical note // J. Biogeogr. 1982. Vol. 9, N 4. P. 363–370.

*Johnson D.A., Nigrini C.A.* Synchronous and time-transgressive Neogene radiolarian datum levels in the equatorial Indian and Pacific oceans // Mar. Micropaleont. 1985. Vol. 9, N 6. P. 489–524.

*Johnson R.K., Spoel S. van der.* Summary report and recommendations // UNESCO Techn. Pap. Mar. Sci. 1986. N 49. P. 285–291.

*Jokimäki J., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L.* Spatial similarity of urban bird communities: a multiscale approach // J. Biogeogr. 2003. Vol. 30, N 8. P. 1183–1193.

*Jones R.L.* Biogeography // Progr. Phys. Geogr. 1987. Vol. 11, N 1. P. 133–145.

*Jones R.L.* Biogeography // Progr. Phys. Geogr. 1989. Vol. 13, N 1. P. 133–146.

*Jong R. de.* Systematics and geographic history of the genus *Pyrgus* in the Palearctic Region // Tijdschr. Entomol. 1972. Vol. 115, N 1. P. 1–121.

*Jong R. de.* Systematics and evolution of the palearctic *Spialia* species // Tijdschr. Entomol. 1974. Vol. 117, N 6. P. 225–272.

*Juhász-Nagy P.* Some theoretical problems of synbotany. 2. Preliminaries of an axiomatic model-building // Acta Biol. Debrec. 1966. Vol. 4. P. 67–81.

- Kafanov A.I.* The unity of the empirical and rational in cognition of biodiversity: a reply to I.Ya. Pavlinov et al. (1995) // . . . 1997. . 58, 4. . 77–91.
- Kafanov A.I.* Cenozoic *Papyridea* (Bivalvia, Cardiidae) and the problem of diversification of the epicontinental tropical marine biotas // . . . - . 2001. . 5. . 5–38.
- Kafanov A.I., Sukhanov V.V.* Why there are so few large genera? // . . . . 1995. . 56, 1. . 141–51.
- Kafanov A.I., Volvenko I.V.* Ichthyofaunistic biogeography of the Japan (East) Sea: the comparison of various rank taxa for zoning // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 10. P. 1255–1269.
- Kafanov A.I., Volvenko I.V., Fedorov V.V., Pitruk D.L.* Ichthyofaunistic biogeography of the Japan (East) Sea // *J. Biogeogr.* 2000. Vol. 27, N 4. P. 915–933.
- Kafanov A.I., Volvenko I.V., Pitruk D.L.* Ichthyofaunistic biogeography of the East Sea: Comparison between benthic and pelagic zonalities // *Ocean and Polar Research.* 2001. Vol. 23, N 1. P. 35–49.
- Kaminski W.* Über Immanuel Kants Schriften zur physischen Geographie. Ein Beitrag zur Methodik der Erdkunde. – Königsberg : H. Jaeger, 1905. – 77 S.
- Kant I.* Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels, oder Versuch von der Verfassung und dem mechanischen Ursprunge des ganzen Weltgebäudes nach Newtonischen Grundsätzen abgehandelt. – Königsberg ; Leipzig : Johann Friedrich Petersen, 1755. – 158 S.
- Kant I.* Immanuel Kant's physische Geographie / auf Verlangen des Verfassers, aus seiner Handschrift herausgegeben und zum Theil bearbeitet von F.Th. Rink. –Königsberg : Göbbels und Unzer, 1801 – . – Bd 1. – 1801. – xvi, 312 S. ; Bd 2. – 1802. – 248 S.
- Kant I.* Kritik der reinen Vernunft. Nach der 2. Aufl. hrsg. von J.H. Kirchmann.– Berlin, 1870. – 720 S.
- Kant I.* Trois opuscules scientifiques : I. Cosmogonie. 1763. II. À propos des volcans lunaires. 1785. III. Post-Scriptum. 1791 / traduits pour la première fois en français et annotés par F. Bertrand, É. Laclavère. – Cavaillon : Mistral, 1914. – 82 p.
- Kauffman E.G.* Population systematics, radiometrics and zonation – a new biostratigraphy // *Proc. North Amer. Paleontol. Convent.* 1970. F. P. 612–665.
- Kauffman E.G.* Systematic, biostratigraphic, and biogeographic relationships between middle Cretaceous Euramerican and North Pacific Inoceramidae // *Palaeontol. Soc. Jap., Spec. Pap.* 1977. N 21. P. 169–212.
- Kauffman E.G.* Evolutionary rates and patterns among Cretaceous Bivalvia // *Phil. Transact. Roy. Soc. London.* 1978. Vol. B284, N 8357. P. 277–304.
- Kawersniew A.* Von der Abartung der Thiere abgefaßt von Affanasey Kawersniew aus Rußland. – Leipzig : W.G. Sommer, 1775. – 24 S.
- Kennedy W.J.* Ammonite evolution // *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record / ed. A. Hallam. – Amsterdam : Elsevier, 1977. – P. 251–304.*
- Kent M., Coker P.* Vegetation description and analysis : a practical approach. – Boca Raton : CRC Press ; L. : Belhaven Press, 1992. – x, 363 p.
- Kent M., Gill W.J., Weaver R.E., Armitage R.* Landscape and plant community boundaries in biogeography // *Progr. Phys. Geogr.* 1997. Vol. 21, N 3. P. 315–354.
- Kerner von Marilaun A.* Das Pflanzenleben der Donauländer. – Innsbruck, 1863. – xii, 348 S.
- Kerner von Marilaun A.* Die Vegetationsverhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. Lief. 1, 2. – Innsbruck, 1875. – 408 S.
- Kier P.M.* The echinoids of the middle Eocene Warley Hill Formation, Santee limestone, and Castle Hayne limestone of North and South Carolina // *Smiths. Contrib. Paleobiol.* 1980. N 39. P. 1–102.
- Kinch M.P.* Geographical distribution and the origin of life: the development of early nineteenth century British explanations // *Hist. Biol.* 1980. Vol. 13. P. 91–119.
- King A.W.* Hierarchy theory: A guide to system structure for wildlife biologists // *Wildlife and landscape ecology. Effects of pattern and scale / ed. J.A. Bissonette. – N.Y. ; Berlin : Springer, 1997. – P. 185 – 214.*
- Klaver J.M.I.* Geology and religious sentiment: the effect of geological discoveries on English society and literature between 1829 and 1859. – Leiden ; N. Y. : Brill, 1997. – xvi, 215 p.
- Kobayashi S.* The species-area relation. 2. A second model for continuous sampling // *Res. Popul. Ecol.* 1975. Vol. 16. P. 265–280.
- Kobayashi S.* The species-area relation. 3. A third model for a delimited community // *Res. Popul. Ecol.* 1976. Vol. 17. P. 243–254.
- Kobayashi S.* The species-area relation for archipelago biotas: islands as samples from a species pool // *Res. Popul. Ecol.* 1983. Vol. 25. P. 221–237.
- Koch C.F.* Bivalve species duration, areal extent and population size in a Cretaceous sea // *Paleobiology.* 1980. Vol. 6, N 2. P. 184–192.
- Koizumi I.* The stratigraphic ranges of marine planktonic diatoms and diatom biostratigraphy in Japan // *Mems. Geol. Soc. Jap.* 1973. N 8. P. 35–44.

- Kölmel R.* Zwischen Universalismus und Empirie – die Begründung der modernen Ökologie– und Biozönose-Konzeption durch Karl Möbius // *Mitteil. Zool. Mus. Univ. Kiel.* 1981. Bd 1, H. 7. S. 17–34.
- Köppen W.P., Wegener A.* Die Klimate der geologischen Vorzeit. – Berlin : Gebrüder Borntraeger, 1924. – iv, 255 S.
- Kuhn T.S.* The Structure of scientific revolutions. – Chicago : Univ. Chicago Press, 1962. – xv, 172 p.
- Kühnelt W.* Die Leitformen-Methode in der Ökologie der Landwirbeltiere // *Biologia generalis.* 1943. Bd 17. S. 106–146.
- Kuntze J.E.* Gustav Theodor Fechner; ein deutsches Gelehrtenleben. – Leipzig : Breitkopf und Härtel, 1892. – x, 372 S.
- Kurtén B.* On the longevity of mammalian species in the Tertiary // *Commentat. Biol. Soc. Sci. Fenn.* 1959. Vol. 21, N 4. P. 1–14.
- Lack D.* Ecological aspects of species formation in passerine birds // *Ibis.* 1944. Vol. 86. P. 260–286.
- Lack D.L.* The natural regulation of animal numbers. – Oxford : Clarendon Press, 1954. – viii, 343 p.
- La Greca M.* La caratterizzazione degli elementi faunistici e le categorie corologiche nella ricerca zoogeografica // *Animalia.* 1976. Vol. 2, N 1–3. P. 101–129.
- Lamarck J.B.* Hydrogéologie, ou recherches sur l'influence qu'ont les eaux sur la surface du globe terrestre; sur les causes de l'existence du bassin des mers, de son déplacement et de son transport successif sur les différents points de la surface de ce globe; enfin sur les changemens que les corps vivans exercent sur la nature et l'état de cette surface. – Paris, 1802. – 268 p.
- Langdon K.R.* Biogeography: The Challenge // *Geogr. Surv.* 1979. Vol. 8, N 4. P. 18–22.
- Lasserre P.* Marine biodiversity, sustainable development and global change // *UNESCO Repts. Mar. Sci.* 1992. N 64. P. 38–55.
- Latreille P.-A.* Mémoires sur divers sujets de l'histoire naturelle des insectes, de géographie ancienne et de chronologie. – Paris : Deterville, 1819. – vii, 264 p.
- Lattin G. de.* Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt // *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg.* 1957. (1956). S. 380–410.
- Lattin G. de.* Grundriss der Zoogeographie. – Stuttgart : G. Fischer, 1967. – 602 S.
- Lawrence E.J.* Gaia: the growth of an idea. – L. : Arkana ; N. Y. : Viking Penguin, 1991. – ix, 276 p.
- Lecomte Du Noüy P.* Biological time. – L. : Methuen and Co., 1936. – x, 180 p.
- Legée G.* Antiquité gréco-romaine // *Hist. et nature.* 1974–1975a. N 5–6. P. 37–45.
- Legée G.* La Renaissance // *Hist. et nature.* 1974–1975b. N 5–6. P. 55–59.
- Legendre L.* Scientific research and discovery: process, consequences and practice / ed. O. Kinne, with Introduction by O. Kinne and A laudation by R.T. Barber. – Oldendorf/Luhe, Germany : Intern. Ecol. Ins., 2004. – 235 p.
- Legendre P., He F.* On species-area relations // *Amer. Nat.* 1996. Vol. 148. P. 719–737.
- Lemée G.* Précis de biogéographie. – Paris : Masson, 1967. – 358 p.
- Lethiers F.* La moyenne des durees des espèces (MDE) : une approche nouvelle de l'évolution. Application aux ostracodes // *C. r. l'Acad. Sci. Paris. Ser. 2.* 1988. T. 307. P. 871–877.
- Levin S.A.* The problem of pattern and scale in ecology : the Robert H. MacArthur award lecture // *Ecology.* 1992. Vol. 73, N 6. P. 1943–1967.
- Levinton J.S.* Stasis in progress : the empirical basis of macroevolution // *Amer. Rev. Ecol. Syst.* 1983. Vol. 14. P. 103–137.
- Levit G.S.* Biogeochemistry – biosphere – noosphere : the growth of the theoretical system of Vladimir Ivanovich Vernadsky. – Berlin : Verlag für Wissenschaft und Bildung, 2001. – 116 p.
- Levit G.S., Krumbein W.E.* The biosphere-theory of V.I. Vernadsky and the Gaia-theory of James Lovelock : a comparative analysis of the two theories and traditions // . . . . . 2000. T. 61, № 2. C. 133–144.
- Lindeman R.L.* The trophic-dynamic aspects of ecology // *Ecology.* 1942. Vol. 23. P. 399–418.
- Lindroth A.* Die Assoziationen der marinen Weichböden. Eine Kritik auf Grund von Untersuchungen im Gullmar-Fjord, Westschweden // *Zool. Bidrag Uppsala.* 1935. Bd 15. S. 331–368.
- Lindroth A.* On biocoenoses; coenotypes and coenoclines // *Thalassia Jugosl.* 1973 (1971). Vol. 7, N 1. P. 185–194.
- Lindroth C.H.* The problem of late land connections in the North Atlantic area // *North Atlantic biota and their history* / eds A. Love, D. Love. Oxford, etc. : Pergamon Press, 1963. P. 73–85.
- Linnaeus C.* Philosophia botanica in qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum. –Stockholmiae : G. Kiesewetter, 1751. – 362 p.
- Linnaeus C.* Oratio de Telluris habitabilis incremento // *Amoenitates academicae* (Upsala). 1791. T. 5. P. 430–459.
- Llorente J., Morrone J., Bueno A., Vilorio A., Espinosa D.* Historia del desarrollo y la recepción de las ideas panbiogeográficas de Léon Croizat // *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 2000. Vol. 24. P. 549–577.

- Lodge D.M.* Biological invasions: Lessons for ecology // *Trends Ecol. and Evol.* 1993. Vol. 8, N 4. P. 133–137.
- Lomolino M.V.* Ecology's most general, yet protean pattern : the species-area relationship // *J. Biogeogr.* 2000. Vol. 27, N 1. P. 17–26.
- Lomolino M.V.* The species-area relationship: new challenges for an old pattern // *Progr. Phys. Geogr.* 2001. Vol. 25, N 1. P. 1–21.
- Lomolino M.V., Weiser, M.D.* Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 4. P. 431–446.
- Long G.* Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie // *Ann. géogr.* 1969. T. 78, N 427. P. 257–285.
- Longhurst A.R.* Ecological geography of the sea. – San Diego; L. : Acad. Press, 1998. – x, 398 p.
- Loope L.L., Mueller-Dombois D.* Characteristics of invaded islands // *Biological invasions : a global perspective* / ed. J.A. Drake et al. Chichester. U.K. : John Wiley and Sons, 1989. P. 257–280.
- Lorenz J.R.* *Physikalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen im Quarnerischen Golfe.* – Wien : K.K. Hof- und Staatsdruckerei, 1863. – xii, 379 S.
- Lovelock J.E.* Gaia as seen through the atmosphere // *Atmos. Environ.* 1972. Vol. 6. P. 579–580.
- Lovelock J.E.* Gaia, a new look at life on earth. – Oxford ; N. Y. : Oxford Univ. Press, 1979. – xi, 157 p.
- Lovelock J.E.* The ages of Gaia : a biography of our living earth. – 1st ed. – N. Y. : Norton, 1988. – xx, 252 p.
- Lovelock J.E.* Geophysiology – the science of Gaia // *Scientists on Gaia* / eds S.H. Schneider, P.J. Boston. Cambridge, MA : MIT Press, 1991. P. 3–10.
- Lovén S.* Om crustaceer i Venern och Vettern // *Öfv. Kngl. Vet.-Akad. Föhrhandel.* 1862. Bd 18. S. 285–314.
- Lydekker R.* A Geographical History of Mammals. – Cambridge : The Univ. Press, 1896. – xii, 400 p.
- Lyell Ch.* Principles of geology, or, The modern changes of the earth and its inhabitants considered as illustrative of geology. – L. : J. Murray, 1830. – Vol. 1. – 1830. – 511 p.; Vol. 2. – 1832. – 330 p. ; Vol. 3. – 1833. – 398, 109 p.
- Lyell Ch.* Elements of geology; or, The ancient changes of the earth and its inhabitants as illustrated by geological monuments. – L. : J. Murray, 1838. – xix, 543 p.
- Lyell Ch.* The geological evidences of the antiquity of man, with remarks on theories of the origin of species by variation. – L. : J. Murray, 1863a. – xvi, 528 p.
- Lyell Ch.* The geological evidences of the antiquity of man, with remarks on theories of the origin of species by variation. – Philadelphia : G.W. Childs, 1863b. – x, 518 p.
- Lyell Ch.* Elements of geology; or, The ancient changes of the earth and its inhabitants as illustrated by geological monuments. 6th ed., greatly enlarged and illustrated with 770 woodcuts. – L. : J. Murray, 1865. – xvi, 794 p.
- Lyell Ch.* Principles of geology; or, The modern changes of the earth and its inhabitants considered as illustrative of geology. – 10th and entirely rev. ed. – L. : J. Murray, 1867– . – Vol. 1. – 1867. – xvi, 671 p. ; Vol. 2. – 1868. – xvii, 649 p.
- Lyell Ch.* The student's elements of geology. – 2d ed., rev. and cor. – L. : J. Murray, 1874. – xix, 672 p.
- Lyell Ch.* Principles of geology; Being an inquiry how far the former changes of the Earth's surface are referable to causes now in operation. – S.l. : Elibron Classics, 2001a. – Vol. 1. – 517 p. ; Vol. 2. – 449 p. ; Vol. 3. – 455 p. ; Vol. 4. – 455 p.
- Lyell Ch.* The geological evidences of the antiquity of man, with remarks on theories of the origin of species by variation. – S.l. : Elibron Classics, 2001b. – 538 p.
- MacArthur R.H.* On the relative abundance of bird species // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1957. Vol. 45, N 3. P. 293–295.
- MacArthur R.H.* Geographical ecology : Patterns in the distribution of species. – N. Y. : Harper and Row, 1972. – xviii, 269 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution.* 1963. Vol. 17. P. 373–387.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. – Princeton, N. J. : Princeton Univ. Press, 1967. – xi, 203 p.
- Macfadyen A.* Animal ecology: aims and methods. – 2nd ed. – N. Y. : Pitman Pub. Corp., 1963. – 344 p.
- Manceñido M.* Paleobiogeography of Mesozoic brachiopod faunas from Andean-Patagonian areas in a global context // *Geobios Mém.* 2002. Spéc. Vol. 24. P. 176–192.
- Marcus L.F., Vandermeer J.H.* Regional trends in geographic variation // *Syst. Zool.* 1966. Vol. 15, N 1. P. 1–13.
- Margalef R.* Information theory in biology // *Trans. Soc. Gen. Syst. Res.* 1958. Vol. 3. P. 36–71.
- Margalef R.* Perspectives in ecological theory. – Chicago : Univ. Chicago Press, 1968. – viii, 111 p.



- Margalef R.* Dynamic aspects of diversity // *J. Veget. Sci.* 1994. Vol. 5, N 4. P. 451–456.
- Martinell J., Hoffman A.* Species duration patterns in the Pliocene gastropod fauna of Empordà (Northeast Spain) // *N. Jahrb. Geol. Paläontol.* 1983. H. 11. S. 698–701.
- Matthew W.D.* Climate and evolution // *Ann. New York Acad. Sci.* 1915. Vol. 24. P. 171–318.
- Matthew W.D.* Affinities and origin of the Antillean mammals // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1918. Vol. 29. P. 657–666.
- Maurer B.A.* Geographical population analysis : Tools for the analysis of biodiversity. – Oxford : Blackwell Sci., 1994. – x, 130 p.
- May R.M.* Patterns of species abundance and diversity // *Ecology and evolution of communities* / eds M.L. Cody, J.M. Diamond. Cambridge, Mass. : Belknap Press, 1975. P. 81–120.
- Mayr E.* Speciation in birds // *Proc. Xth Intern. Ornithol. Cong., Uppsala, June 1950* / ed. S. Hörstadius. Uppsala : Almqvist and Wiksell, 1951. P. 91–131.
- Mayr E.* Change of genetic environment and evolution // *Evolution as a process* / eds J. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford. L. : Allen and Unwin, 1954. P. 157–180.
- Mayr E.* Cause and effect in biology // *Science.* 1961. Vol. 134. P. 1501–1506.
- Mayr E.* Animal species and evolution. – Cambridge : Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. – xiv, 797 p.
- Mayr E.* What is a fauna? // *Zool. Jahrb. Abt. 3.* 1965. Bd 92, H. 2/3. S. 473–486.
- Mayr E., Linsley E.G., Usinger R.L.* Methods and principles of systematic zoology. – N. Y. : McGraw-Hill, 1953. – ix, 336 p.
- McDowall R.M.* Generalized tracks and dispersal in biogeography // *Syst. Zool.* 1978. Vol. 27, N 1. P. 88–104.
- McGuinness K.A.* Equations and explanations in the study of species-area curves // *Biol. Rev.* 1984. Vol. 59. P. 423–440.
- McIntosh R.* The continuum concept of vegetation // *Bot. Rev.* 1967. Vol. 130. P. 130–187.
- McShea D.W.* Complexity and evolution: What everybody knows // *Biology and Philosophy.* 1991. Vol. 6. P. 303–324.
- Meadows M.E.* Biogeography : a happy ending to the fairy tale? // *S. Afr. Geogr. J.* 1985. Vol. 67, N. 1. P. 40–61.
- Merriam C.H.* Results of a biological survey of the San Francisco Mountain region and desert of the Little Colorado, Arizona. – Washington, D.C. : Gov. Print. Office, 1890. – vii, 136 p.
- Merriam C.H.* Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants // *Natl. Geogr. Mag.* 1894. Vol. 6. P. 229–238.
- Meyer R.J.* Die Stellung der Elemente der seltenen Erden im periodischen System // *Naturwissenschaften.* 1914. H. 32. S. 781–787.
- Meyer-Abich A.* Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie. – Berlin : J. Springer, 1926. – vi, 290 S.
- Middendorff A.* Th. Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844, mit allerhöchster Genehmigung auf Veranstaltung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg ausgeführt und in Verbindung mit vielen Gelehrten herasgegeben. Bd 4, Th. 2. Die Thierwelt Sibiriens. Die Eingeborenen Sibiriens. – St. Petersburg : Kaiserl. Akad. Wissensch, 1875. – vii, 785–1615 S.
- Miller R.R.* Quaternary freshwater fishes of North America // *The Quaternary of the United States* / ed. H.E. Wright. Princeton : Princeton Univ. Press, 1965. P. 569–581.
- Millhauser M.* Just before Darwin: Robert Chambers and Vestiges. – Middletown, Conn. : Wesleyan Univ. Press, 1959. – ix, 246 p.
- Möbius K.* Die äusseren Lebensverhältnisse der Seethiere // *Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. Tageblatt der 49 (Separatabdruck).* Frankfurt a. M. 1877a. S. 1–17.
- Möbius K.* Die Auster und die Austernwirtschaft. – Berlin : Wiegand, Hempel und Parey, 1877b. – 126 S.
- Möbius K.* Die Lebensgemeinschaften im naturkundlichen Unterrichte // *Natur und Schule.* 1904. Bd 3, H. 7. S. 289–292.
- Monmonier M.S.* Measures of pattern complexity for choropleth maps // *The Amer. Cartographer.* 1974. Vol. 1, N 2. P. 159–169.
- Monod J.* La technique de culture continue, théorie et applications // *Annal. l'Inst. Pasteur.* 1950. T. 79. P. 390–410.
- Moody R.A.* Laugh after laugh : the healing power of humor. – Jacksonville, Fla. : Headwaters Press, 1978. – xv, 128 p.
- Morrone J.J.* Homology, biogeography and areas of endemism // *Diversity and Distribution.* 2001. Vol. 7, N 6. P. 297–300.
- Morse J.C., White D.F., jr.* A technique for analysis of historical biogeography and other characters in comparative biology // *Syst. Zool.* 1979. Vol. 28, N 3. P. 356–365.

- Mueller-Dombois D., Ellenberg H.* Aims and methods of vegetation ecology. – N. Y. ; L. ; Sydney; Toronto : John Wiley and sons, 1974. – xx, 547 p.
- Müller G.H.* Das Konzept der «allgemeinen Biogeographie» von Friedrich Ratzel (1844–1904), eine Übersicht // *Geogr. Zschr.* 1986. Jg. 74. H. 1. S. 3–14.
- Müller G.H.* Friedrich Ratzel (1844–1904) : Naturwissenschaftler, Geograph, Gelehrter: neue Studien zu Leben und Werk und sein Konzept der «Allgemeinen Biogeographie». – Stuttgart : Verlag für Geschichte der Naturwissenschaften und der Technik, 1996. – 194 S.
- Müller-Hohensteln K.* Die geoökologischen Zonen der Erde // *Geogr. u. Schule.* 1989. Bd 11, H. 59. S. 2–15.
- Munroe E.G.* The size of island faunas // *Proc. 7<sup>th</sup> Pacific Sci. Congr. Aukland, N. Zealand* : Whitcome and Tombs, 1953. 4. Zoology. P. 52–53.
- Murphy P.* Meteorology, considered in its connexion with astronomy, climate, and the geographical distribution of animals and plants, equally as with the seasons and changes of the weather. – L. : J.B. Balliere, 1836. – xi, 277 p.
- Myers J.S., Crowley J.L.* Vestiges of life in the oldest Greenland rocks? A review of early Archean geology in the Godthåbsfjord region, and reappraisal of field evidence for 3850 Ma life on Akilia // *Precamb. Res.* 2000. Vol. 103. P. 101–124.
- Neef E.* Die Stellung der Landschaftsökologie in der physischen Geographie // *Geogr. Berichte.* 1962. H. 4. S. 349–356.
- Neill W.T.* The geography of life. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1969. – xiv, 480 p.
- Nekola J.C., White P.S.* The distance decay of similarity in biogeography and ecology // *J. Biogeogr.* 1999. Vol. 26, N 4. P. 867–878.
- Nelson G.* From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography // *J. Hist. Biol.* 1978. Vol. 11, N 2. P. 269–305.
- Nelson G.* Vicariance and cladistics: historical perspectives with implications for the future // *Evolution, time and space : The emergence of the biosphere* / ed. R.W. Sims, J.H. Price, P.E.S. Whalley. – L. : Acad. Press, 1983. P. 470–492.
- Nelson G.* Models and prospects of historical biogeography // *UNESCO Techn. Pap. Mar. Sci.* 1986. N 49. P. 214–218.
- Nelson G.J., Ladiges P.Y.* Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees // *Amer. Mus. Nov.* 1996. N 3167. P. 1–58.
- Nelson G., Platnick N.I.* A vicariance approach to historical biogeography // *BioScience.* 1980. Vol. 30. P. 339–343.
- Nelson G.J., Platnick N.* Systematics and biogeography : cladistics and vicariance. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1981. – xi, 567 p.
- New challenges for the world's protected area system : Proceedings of the 30th Working Session of IUCN's Commission on National Parks and Protected Areas, San José, Costa Rica, 30–31 January 1988. – Gland, Switzerland : Intern. Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1988. – 189 p.
- Newman W.A.* The abyssal hydrothermal vent invertebrate fauna : a glimpse of antiquity // *Bull. Biol. Soc. Wash.* 1985. N 6. P. 231–242.
- Nicol D.* Period of existence of some late Cenozoic pelecypods // *J. Paleontol.* 1953. Vol. 27, N 5. P. 706–707.
- Nishio M., Iwabuchi E., Mizutani S. (eds).* Iwanai Japanese dictionary [Kokogo Jiten]. – 2<sup>nd</sup> ed. – Tokyo : Iwanami Shoten Co. Ltd., 1971. – 1160p. – (In Japanese).
- Novikoff A.B.* The concept of integrative levels and biology // *Science.* 1945. Vol. 101, N 2618. P. 209–215.
- Odum E.P.* Fundamentals of ecology. – 3d ed. – Philadelphia ; L. ; Toronto : W.B. Saunders, 1971. – xiv, 574 p.
- Odum H.T.* Ecological potential and analogue circuits for the ecosystem // *Amer. Sci.* 1960. Vol. 48. P. 1–8.
- Odum H.T., Cantlon J.E., Kornicker L.S.* An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individual distributions, species entropy, ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index // *Ecology.* 1960. Vol. 41, N 2. P. 395–399.
- O'Neill R.V.* Hierarchy theory and global change (SCOPE 35) // *Scales and global change* / eds T. Rosswall, R.G. Woodmansee, P.G. Risser. N. Y. : John Wiley and Sons, 1989. P. 29–45.
- Orbigny A.d'.* Cours elementaire de palentologie et de geologie stratigraphique. – Paris : Victor Masson, 1849. – T. 1. – 1849. – 299 p. ; T. 2, pt. 1. – 1850. – 382 p. ; T. 2, pt. 2. – 1850. – 383–847 p.
- Ordination of plant communities / ed. R.H. Whittaker. – The Hague ; Boston : W. Junk, 1982. – 388 p.
- Ortmann A.E.* Grundzüge der marinen Tiergeographie : Anleitung zur Untersuchung der geographischen Verbreitung mariner Tiere, mit besonderer Berücksichtigung der Dekapodenkrebse. – Jena : G. Fischer, 1896. – 96 S.

- Page R.D.M.* Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography // *Syst. Zool.* 1987. Vol. 36, N 1. P. 1–17.
- Paine R.T.* Food web complexity and species diversity // *Amer. Nat.* 1966. Vol. 100. P. 65–75.
- Paine R.T.* Food webs : linkage, interaction strength and community infrastructure. The Third Tansley Lecture // *J. Anim. Ecol.* 1980. Vol. 49. P. 667–685.
- Paine R.T., Vadas R.L.* The effect of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp. on benthic algal populations // *Limnol. Oceanogr.* 1969. Vol. 14. P. 710–719.
- Pallas P.S.* Elenchus Zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones cum selectis auctorum synonymis. – Hagæ Comitum; Prostat Francofurti ad Moerum : Apud Franciscum Varrentrapp, 1766. – xvi, 451 p.
- Pallas P.S.* Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum. – Petropoli : In Offic. Caes. Acad. Sci. Impress, 1811–. – T. 1. – 1811. – xxii, 568 p. ; T. 2. – 1811. – 374 p. ; T. 3. – 1814. – 428 p.
- Palmer A.R.* Biome – a new kind of biostratigraphic unit // *J. Paleont.* 1965. Vol. 39. P. 149–153.
- Palmgren A.* Die Artenzahl als pflanzen-geographischer Charakter sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzen-geographische Faktoren // *Fennia (Helsingfors)*. 1925. Bd 46, N 2. S. 1–142.
- Palmgren P.* Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands // *Acta Zool. Soc. Fenn.* 1930. Bd 7. S. 1–218.
- Pantell R.H.* Techniques of environmental systems analysis. – N. Y. : Wiley, 1976. – xii, 183 p.
- Patten B.C.* An introduction to the cybernetics of the ecosystem : the trophic-dynamic aspect // *Ecology*. 1959. Vol. 40. P. 221–231.
- Patterson C.* Biogeography: in search of principles // *Nature*. 1981. Vol. 291, N 5817. P. 612–613.
- Patterson C.* Aims and methods in biogeography // *Evolution, time and space : The emergence of the biosphere* / eds R.W. Sims, J.H. Price, P.E.S. Whalley. – L. : Acad. Press, 1983. P. 1–28.
- Peden A.E., Wilson D.E.* Distribution of intertidal and subtidal fishes of northern British Columbia and southeastern Alaska // *Syesis*. 1977. Vol. 9. P. 221–248.
- Peters J.A.* A new approach in the analysis of biogeographic data // *Smithson. Contribs. Zool.* 1971. N 107. P. 1–28.
- Petersen C.G.J.* Valuation of the sea. 2. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography // *Repts. Dan. Biol. Stat.* 1914. N 21. P. 1–68.
- Petersen C.G.J.* The sea bottom and its production of fish-food : A survey of the work done in connection with the valuation of the Danish waters from 1883–1917 // *Repts. Dan. Biol. Stat.* 1918. N 25. P. 1–62.
- Phillips J.* The biotic community // *J. Ecol.* 1931. Vol. 19. N 1, P. 1–24.
- Pianka E.R.* Evolutionary ecology. – N. Y. : Harper and Row, 1973. – viii, 356 p.
- Pielou E.C.* Mathematical ecology. – 2<sup>nd</sup> ed. – N. Y., etc. : Wiley-Intersci, 1977. – 385 p.
- Pielou E.C.* Biogeography. – N. Y. : John Wiley and Sons, 1979. – ix, 351 p.
- Pielou E.C.* Spatial and temporal change in biogeography: gradual or abrupt? // *Evolution, time and space : the emergence of the biosphere* / eds R.W. Sims, J.H. Price, P.E.S. Whalley. L., etc. : Acad. Press, 1983. P. 29–56.
- Pierrou U.* The global phosphorus cycle // *Nitrogen, phosphorus and sulphur global cycles* / eds B.H. Svensson, R. Söderlund. Stockholm : Swedish Natural Science Council, 1976. P. 75–88.
- Pignatti S.* Phytogeography and chorology – definitions and problems // *Ann. Bot.* 1988. Vol. 46. P. 7–23.
- Piskford M.* Preliminary Miocene mammalian biostratigraphy for Western Kenya // *J. Human Evol.* 1981. Vol. 10, N 1. P. 73–97.
- Petuch E.J.* Geographical heterochrony: contemporaneous coexistence of Neogene and Recent molluscan faunas in the Americas // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1982. Vol. 37, N 3–4. P. 277–312.
- Popper K.R.* Logik der Forschung; zur Erkenntnistheorie der modernen Naturwissenschaft. – Wien: J. Springer, 1935. – vi, 248 S.
- Poynton J.C.* Note on a confusion between ecology and zoogeography // *Zool. Afr.* 1972. Vol. 7, N 2. P. 471–472.
- Preston F.W.* The commonness, and rarity, of species // *Ecology*. 1948. Vol. 29. P. 254–283.
- Preston F.W.* The canonical distribution of commonness and rarity // *Ecology*. 1962a. Vol. 43. P. 185–215.
- Preston F.W.* The canonical distribution of commonness and rarity. Pt. 2 // *Ecology*. 1962b. Vol. 43, N 3. P. 410–432.
- Prothero J.* Methodological aspects of scaling in biology // *J. Theor. Biol.* 1986. Vol. 118, N 3. P. 259–286.
- Ramakers G.* Die «Géographie des plantes» des Jean-Louis Giraud-Soulavie (1752–1813). Ein Beitrag zur Problem- und Ideengeschichte der Pflanzengeographie // *Erde*. 1976. Bd 107, N 1. S. 8–30.

- Ramakers G.* Géographie physique des plantes, géographie physique des animaux und géographie physique de l'homme et de la femme bei Jean-Louis Soulavie : ein Beitrag zur Problem- und Ideengeschichte der Geographie im achtzehnten Jahrhundert. – Berlin : D. Reimer, 1981. – 205 S.
- Ranta E., Järvinen O.* Ecological biogeography: its history in Finland and recent trends // *Ann. Zool. Fenn.* 1987. Vol. 24. P. 157–163.
- Ratkowsky D.A.* Handbook of nonlinear regression models. – N. Y. : M. Dekker, 1990. – ix, 241 p.
- Ratzel F.* Die Anwendung des Begriffs «Oekumene» auf geographische Probleme der Gegenwart // *Ber. Verh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig. Phil.-Hist. Cl.* 1888. Bd 40. S. 137–180.
- Ratzel F.* Sein und Werden der organischen Welt. Eine populäre Schöpfungsgeschichte. – Leipzig, 1869. – xi, 514 S.
- Ratzel F.* Der Lebensraum. Eine biogeographische Studie. – Tübingen : H. Laupp, 1901. – 87 S.
- Ratzel F.* Politische geographie; oder, Die geographie der Staaten, des Verkehrs und des Krieges. 2. umgearb. Aufl. – München ; Berlin : R. Oldenbourg, 1903. – xvii, 838 S.
- Ratzel F.* Anthropogeographie. – 2., unveränderte Aufl. 2 Bds. – Stuttgart : J. Engelhorn, 1912. – xxx, 605 S.
- Raunkiaer Ch.* Types biologiques pour la géographie botanique // *Forhandl. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab.* 1905. T. 5. P. 347–437.
- Raunkiaer Ch.* Planterigetets livformer og deres betydning for geographien. – København : Kristiania Lunos, 1907. – 132 s.
- Raunkiaer Ch.* The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford : The Clarendon Press, 1934. – xvi, 632 p.
- Raup D.M.* Cohort analysis of generic survivorship // *Paleobiology.* 1978. Vol. 4, N 1. P. 1–15.
- Raup D.M.* Evolutionary radiations and extinctions // *Patterns of change in Earth evolution* / eds H.D. Holland, A.F. Trendall. Berlin : Springer, 1984. P. 5–14.
- Raup D.M.* Extinction in the geologic past // *Origins and extinctions* / eds. D.E. Osterbrock, P.H. Raven. New Haven, CT : Yale Univ. Press. 1988. P. 109–119.
- Raušer J.* Klasifikace biogeografických disciplín // *Stud. geogr.* 1969. N 6. S. 7–12, 12–15 (Diskus.).
- Regelmann J.-P.* Historische und funktionale Biologie : Die Unzulänglichkeit einer Systemtheorie der Evolution // *Acta Biotheor.* 1982. Vol. 31A, N 4. P. 205–235.
- Reinig W.F.* Die Holarktis: ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Floregebiete. – Jena : Fischer, 1937. – vi, 124 S.
- Reinig W.* Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreise // *Syllogomena biologica; Festschrift zum 80. Geburtstag von Herrn Pastor Dr. Med. h.c. Otto Kleinschmidt* / hrsg. A. von Jordans, F. Peus. Leipzig : Geest u. Portig, 1950. S. 364–378.
- Remane A.* Die Bedeutung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für der Ökologie // *Zool. Anz.* 1952. Suppl. Bd 16. S. 327–359.
- Renous S.* Developpement de l'aspect historique de la biogeographie par la superposition de deux theses : proposition d'une hypothese phylogenetique batie selon les principes Hennigiens et theorie de la derive des continents // *C. r. Soc. biogéogr.* 1981. T. 57. P. 81–102.
- Rensch B.* Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. – Stuttgart : Enke, 1954. – 436 S.
- Rensch B.* Evolution above the species level. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1960. – 419 p.
- Richardson R.A.* Biogeography and the genesis of Darwin's ideas on transmutation // *J.Hist. Biol.* 1981. Vol. 14. P. 1–41.
- Richthofen F.* Aufgaben und Methoden der heutigen Geographie. Akademische Antrittsrede, etc. – Leipzig : Veit u. Com., 1883. – 72 S.
- Rickards R.B.* Patterns of evolution in the graptolites // *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record* / ed. A. Hallam. Amsterdam : Elsevier, 1977. P. 333–358.
- Rikli M.A.* Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bd 1–3. – Bern : H. Huber, [1949]. – 1418 S.
- Ritter K.* Europa. Ein geographisch-historisch Gemälde. 2 Bds. – Frankfurt a. M., 1804–1807. – 483 S.
- Rohlf F.J.* Adaptive hierarchical clustering schemes // *Syst. Zool.* 1970. Vol. 19, N 1. P. 8–82.
- Root R.B.* The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // *Ecol. Monogr.* 1967. Vol. 37. P. 317–350.
- Rosa D.* Qu'est-ce que l'hologénèse? // *Scientia.* 1923. Vol. 33. P. 113–124.
- Rosa D.* L'ologénèse; nouvelle théorie de l'évolution et de la distribution géographique des êtres vivants. – Paris : F. Alcan, 1931. – xii, 368 p.
- Rosenzweig M.* Species diversity in space and time. – N. Y. : Cambridge Univ. Press, 1995. – 436 p.
- Rosenzweig M.L.* Loss of speciation rate will impoverish future diversity // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2001. Vol. 98, N 10. P. 5404–5410.
- Rosenzweig M.L., Duek J.L.* Species diversity and turnover in an Ordovician marine invertebrate assemblage // *Proc. 2nd Intern. Congr. on contemp. quant. ecology and related ecometrics* / eds G.P. Patil, M.L. Rosenzweig. Fairland, Md. : Intern. Co-operative Pub. House, 1979. P. 109–119.

- Rosenzweig M.L., Ziv Y.* The echo pattern of species diversity : pattern and processes // *Ecography*. 1999. Vol. 22. P. 614–628.
- Rotramel G.L.* The development and application of the area concept in biogeography // *Syst. Zool.* 1973. Vol. 22, N 3. P. 227–232.
- Rudwick M.J.S.* Lyell and the Principles of Geology // *Lyell : the past is the key to the present – Lyell meeting and bicentennial conf. : Spec. Publ. Geol. Soc. London*. 1998. Vol. 143. P. 3–16.
- Rumney G.R.* The geosystem; dynamic integration of land, sea, and air. – Dubuque, Iowa: W.C. Brown Co., 1970. – vii, 135 p.
- Ruse M.* The philosophy of biology. – L. : Hutchinson, 1973. – 231 p.
- Rüttimeyer L.* Über die Herkunft unserer Thier-Welt. Eine zoogeographische Skizze. Mit einem Verzeichnis der fossilen und lebenden schweizerischen Säugethiere und einer Karte zur Andeutung der Thierverbreitung im Allgemeinen. – Basel ; Gent : H. Georgs, 1867. – 57 S.
- Schimper A.F.W.* Pflanzengeographie auf phisiologischer Grundlage. – Jena : G. Fischer, 1898. – xviii, 876 S.
- Schmithüsen J.* Allgemeine Vegetationsgeographie. – 2, verb. Aufl. – Berlin : De Gruyter, 1961. – xviii, 262 S.
- Schmithüsen J.* Vor- und Frühgeschichte der Biogeographie // *Biogeographica*. 1985. Bd 20. S. 1–166.
- Schneider-Carius K.* Goethe und Alexander von Humboldt // *Goethe : Neue Folge des Jahrbuchs der Goethe-Gesellschaft*. Weimar. 1959. Bd 21. S. 163–182.
- Schnell R.* Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux, les problèmes généraux... T. 1. Les flores – les structures. – Paris : Gauthier-Villars, 1970. – xvi, 499 p.
- Schoereder J.H., Galbiati C., Ribas C.R., Sobrinho T.G., Sperber C.F., DeSouza O., Lopes-Andrade C.* Should we use proportional sampling for species-area studies? // *J. Biogeogr.* 2004. Vol. 31, N 8. P. 1219–1226.
- Schopf T.J.M.* A critical assessment of punctuated equilibria. 1. Duration of taxa // *Evolution*. 1982. Vol. 36, N 6. P. 1144–1157.
- Shouw J.F.* Dissertatio de sedibus plantarum originariis. – Havniae : typis H.F. Popp, 1816. – 80 p.
- Shouw J.F.* Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie / Aus dem Dänischen übersetzt vom Verfasser. – Berlin : G. Reimer, 1823a. – viii, 524 S.
- Shouw J.F.* Pflanzengeographischer Atlas zur Erläuterung von Grundzügen einer allgemeine Pflanzengeographie. – Berlin : G. Reimer, 1823b. – 22 Karten.
- Schrödinger E.* Was ist Leben? Die lebende Zelle mit den Augen des Physikers betrachtet. – Bern : A. Francke, 1946. – 143 p.
- Schröter C.* Genetische Pflanzengeographie // *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. Bd. 4 / red. E. Korschelt et al. Jena : G. Fischer, 1913. S. 907–942.
- Schuster R.M.* Reproductive biology, dispersal mechanisms and distribution patterns in Hepaticae and Anthocerotae // *Dispersal and distribution / ed. K. Kubitzki*. Hamburg : Paul Parey, 1983. P. 119–162.
- Sclater P.L.* On the general geographical distribution of the members of the class Aves // *J. Linn. Soc. (Zool.)*. 1858. Vol. 2. P.130–145.
- Sclater P.L.* The geographic distribution of mammals // *Manchester Science Lectures*. Ser. 6. 1874. P. 202–209.
- Sclater W.L., Sclater P.L.* The geography of mammals. – L. : K. Paul, Trench, Trübner and Co., ltd., 1899. – xviii, 335 p.
- Seberg O.* A critique of the theory and methods of panbiogeography // *Syst. Zool.* 1986. Vol. 35, N 3. P. 369 – 380.
- Seddon B.A.* Introduction to biogeography. – N. Y. : Barnes and Noble, 1973. – 220 p.
- Semple E.C.* Influences of geographic environment, on the basis of Ratzel's system of anthro-geography. – N. Y. : H. Holt and Co., 1911. – xvi, 683 p.
- Setchell W.A.* The law of temperature connected with the distribution of the marine algae // *Ann. Missouri Bot.Gard.* 1915. Vol. 2. P. 287–305.
- Setchell W.A.* The temperature interval in the geographical distribution of marine algae // *Science*. N.S. 1920. Vol. 52, N 1339. P. 187–190.
- Shelford V.E.* Basic principles on the classification of communities and habitats and the use of terms // *Ecology*. 1932. Vol. 13. P. 105–120.
- Shishikura F., Nakamura S., Takahashi K., Sekiguchi K.* Horseshoe crab phylogeny based on amino acid sequences of the fibrino-peptide-like peptide C // *J. Exp. Zool.* 1982. Vol. 223, N 1. P. 16–68.
- Siegmund-Walter B.* Walter's Vegetation of the earth : the ecological systems of the geo-biosphere / Transl. from the 7th, compl. rev. and enlarg. Germ. ed. by G. and D. Lawlor. – 4th, compl. rev. and enlarg. ed. – Berlin ; N. Y. : Springer, 2002. – xx, 527 p.

- Signor Ph.W.* III. Species richness in the Phanerozoic : compensating for sampling bias. *Geology*. 1982. Vol. 10, N 12. P. 625–628.
- Simberloff D.* Biogeographic models, species' distributions and community organization // *Evolution, time and space : the emergence of the biosphere / eds R.W. Sims, J.H. Price, P.E.S. Whalley, L., etc. : Acad. Press, Inc., 1983. P. 57–83.*
- Simberloff D., Heck K.L., McCoy E.D., Connor E.F.* There have been no statistical tests of cladistic biogeographic hypotheses! // *Vicariance Biogeography : A critique / eds G. Nelson, D.E. Rosen. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1981. P. 40–63.*
- Simmons I.G.* Biogeographical processes. – L. ; Boston : Allen and Unwin, 1982. – vi, 97 p.
- Simpson G.G.* Tempo and mode in evolution. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1944. – xviii, 237 p.
- Simpson G.G.* Horses; the story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history. – N. Y. : Oxford Univ. Press., 1951. – xxiv, 247 p.
- Simpson G.G.* Probabilities of dispersal in geologic time // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1952a. Vol. 99. P. 163–176.
- Simpson G.G.* How many species? // *Evolution*, 1952b. Vol. 6, N 3. P. 342.
- Simpson G.G.* Evolution and geography : the Condon lectures. – Eugene : Univ. Oregon Press, 1953a. – 64 p.
- Simpson G.G.* The major features of evolution. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1953b. – 434 p.
- Simpson G.G.* Notes on the measurement of faunal resemblance // *Amer. J. Sci.* 1960. Vol. 258A. P. 300–311.
- Simpson G.G.* Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory and method in geohistory and biohistory // *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky; a supplement to evolutionary biology / eds M.K. Hecht., W.C. Steere. N. Y. : Appleton-Century-Crofts, 1970. P. 44–90.*
- Simpson G.G.* Why and how : some problems and methods in historical biology. – Oxford ; N. Y., etc. : Pergamon Press, 1980a. – vii, 263 p.
- Simpson G.G.* Splendid isolation: the curious history of South American mammals. – New Haven : Yale Univ. Press, 1980b. – ix, 266 p.
- Sir Charles Lyell's scientific journals on the species question / ed. L.G. Wilson. – New Haven : Yale Univ. Press, 1970. – lxi, 572 p.
- Smarda J.* Ke klasifikaci biologických a biogeografických disciplín a jejich plánování // *Stud. geogr.* 1969. N 6. S. 127–131.
- Smith Ch.H.* Historical biogeography: geography as evolution, evolution as geography // *N. Z. J. Zool.* 1989. Vol. 16, N 4. P. 773–785.
- Smuts J.Ch.* Holism and evolution. – L. : Macmillan and Co., 1926. – ix, 361 p.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R.* Numerical taxonomy. – San Francisco : W.H. Freeman, 1973. – 573 p.
- Sober E.* The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography // *Syst. Zool.* 1988. Vol. 37, N 3. P. 245–253.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A.* Principles of numerical taxonomy. – San Francisco : W. H. Freeman, 1963. – xvi, 359 p.
- Springer V.G.* Pacific plate biogeography, with special reference to shorefishes // *Smith. Contrib. Zool.* 1982. N 367. 182 p.
- Stanley S.M.* Stability of species in geologic time // *Science*. 1976. Vol. 192, N 4236. P. 267–269.
- Stanley S.M.* Chronospecies longevities, the origin of genera, and the punctation model of evolution // *Paleobiology*. 1978. Vol. 4. P. 26–40.
- Stanley S.M.* Macroevolution : Pattern and process. – San Francisco : W.H. Freeman, 1979. – 332 p.
- Stanley S.M.* Macroevolution and the fossil record // *Evolution*. 1982. Vol. 36. P. 460–473.
- Stanley S.M.* Rates of evolution // *Paleobiology*. 1985. Vol. 11, N 1. P. 13–26.
- Stanley S.M., Addicott W.O., Chinzei K.* Lyellian curves in paleontology: possibilities and limitations // *Geology*. 1980. Vol. 8, N 9. P. 422–426.
- Stearns S.C.* Rapid evolution in ecological time // *BioScience*. 1983. Vol. 33, N 7. P. 460.
- Stebbins G.L.* Rates in evolution in plants // *Genetic, paleontology and evolution / ed. G.L. Jepsen et al. Princeton : Princeton Univ. Press, 1949. P. 229–242.*
- Stebbins G.L.* Perspectives in evolutionary theory // *Evolution*. 1982. Vol. 36. P. 1109–1119.
- Sterling K.B.* Last of the naturalists. – N. Y. : Arno Press, 1974. – xvi, 482 p.
- Stoddart D.R.* Geography and the ecological approach : the ecosystem as a geographic principle and method // *Geography*. 1965. Vol. 50. P. 242–251.
- Stoddart D.R.* Biogeography // *Progr. Phys. Geogr.* 1978. Vol. 2, N 3. P. 514–528.
- Stoddart D.R.* Biogeography: dispersal and drift // *Progr. Phys. Geogr.* 1981. Vol. 5, N 4. P. 575–590.
- Stoddart D.R.* Biogeography: Darwin devalued or Darwin revalued? // *Progr. Phys. Geogr.* 1983. Vol. 7, N 2. P. 257–264.
- Suess E.* Die Entstehung der Alpen. – Wien, 1875. – 168 S.

- Szafer W. Zarys ogólnej geografii roślin. – Wyd. 2. przerob. – Warszawa : Państwowe Wydawn. Naukowe, 1952. – 428 str.
- Tansley A. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology*. 1935. Vol. 16, N 4. P. 284–307.
- Taylor J.A. Biogeography // *Progr. Phys. Geogr.* 1984. Vol. 8, N 1. P. 94–101.
- Taylor J.A. Biogeography // *Progr. Phys. Geogr.* 1985. Vol. 9, N 1. P. 104–112.
- Teichert C. How many fossil species? // *J. Paleontol.* 1956. Vol. 30. P. 967–969.
- Termier H., Termier G. Histoire géologique de la biosphère. – Paris : Masson, 1952. – 721 p.
- Thienemann A. Das Leben der Binnengewässer. Eine methodologische Übersicht und ein Programm // Abderhalden E. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Berlin; Wien : Urban u. Schwarzenberg, 1925. S. 653–686.
- Thienemann A. Die Nahrungskreislauf im Wasser // *Verh. dtsch. zool. Ges.* 1926. Bd 31. S. 29–79.
- Thienemann A. Grundzüge einer allgemeinen Ökologie // *Arch. Hydrobiol.* 1939. Bd 35. S. 267–285.
- Thiselton-Dyer W.T. Geographical distribution of plants // *Darwin and modern science* / ed. A.E. Seward. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1909. P. 298–318.
- Thomsen M. Steufluen og stickfluen // *Beretn. Forsøks-Lab. København.* 1938. Vol. 176. 352 p.
- Thornton I.W.B. Vicariance and dispersal: Confrontation or compatibility? // *GeoJournal*. 1983. Vol. 7, N 6. P. 557–564.
- Thorson G. Parallel level-bottom communities, their temperature adaptation, and their «balance» between predators and food animals // *Perspectives in marine biology* / ed. A.A. Buzzati-Traverso. Berkeley ; Los Angeles : Univ. California Press, 1958. P. 67–86.
- Thorson G. Life in the sea [Livet i havet] / Transl. from the Danish by M.C. Meilgaard, A. Laurie. – N. Y. : McGraw-Hill, 1971. – 256 p.
- Thurmann J. Essai de phytostatique appliqué à la chaîne du Jura et aux contrées voisines, ou Étude de la dispersion des plantes vasculaires envisagée principalement quant à l'influence des roches sous-jacentes. – Berne : Jent et Gassmann, 1849. – T. 1. – xii, 444 p. ; T. 2. – 373 p.
- Tivy J. Biogeography : a study of plants in the ecosphere. – 3rd ed. – Burnt Mill ; Harlow ; Essex : Longman Scientific and Technical ; N. Y. : J. Wiley, 1993. – xix, 452 p.
- Tjørve E. Habitat size and number in multi-habitat landscapes: a model approach based on species-area curves // *Ecography*. 2002. Vol. 25. P. 17–24.
- Tjørve E. Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models // *J. Biogeogr.* 2003. Vol. 30, N 6. P. 827–835.
- Tripl L. Zur Geschichte des Umweltbegriffs // *Naturwissenschaften*. 1992. Bd 79. S. 386–392.
- Triantis K.A., Mylonas M., Lika K., Vardinoyannis K. A model for the species-area-habitat relationship // *J. Biogeogr.* 2003. Vol. 30, N 1. P. 19–27.
- Troll C. Luftbildplan und ökologische Bodenforschung // *Z. ges. Erdkunde zu Berlin*. 1939. H. 7–8. S. 241–298.
- Troll C. Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel // Bericht über das geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich für das Jahr 1947. Zürich, 1948. S. 46–83.
- Troll C. Die geographische Landschaft und ihre Erforschung // *Studium Gener.* 1950. 3. Jg. S. 163–181.
- Troll C. Vorwort des Herausgebers // Frenzel B. Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Wiesbaden : F. Steiner, 1968. S. 3–6.
- Trouessart É.L. La géographie zoologique. – Paris : Baillière, 1890. – xi, 338 p.
- Trudgill S. Psychobiogeography: meanings of nature and motivations for a democratized conservation ethic // *J. Biogeogr.* 2001. Vol. 28, N 6. P. 677–698.
- Turner V.G. Landscape ecology : The effect of pattern on process // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1989. Vol. 20. P. 171–197.
- Turrill W.B. The evolution of floras with special reference to those of the Balkan Peninsula // *J. Linn. Soc. London*. 1958. Vol. 56, N 365. P. 136–152.
- Udvardy M.D.F. Dynamic zoogeography with special reference to land animals. – N. Y. : Van Nostrand Reinhold, 1969. – xviii, 455 p.
- Udvardy M.D.F. A classification of the biogeographical provinces of the World // *International Union for Conservation of Nature and Natural Resources : Occasional Papers*. 1975. N. 18. P. 5–47.
- Udvardy M.D.F. The riddle of dispersal : dispersal theories and how they affect vicariance biogeography // *Vicariance biogeography : a critique* / eds G. Nelson., D.E. Rosen. N. Y. : Columbia Univ. Press, 1981. P. 6–29.
- Udvardy M.D.F. The IUCN/UNESCO system of biogeographic provinces in relation to the biosphere reserves // 1<sup>st</sup> Intern. Biosphere Reserve Congr., Minsk, 26 Sept. – 2 Oct., 1983. Paris, 1984. Vol. 1. P. 16–19.
- Ueberweg F., Heinze M. Grundriß der Geschichte der Philosophie. 8. Aufl. – Berlin : E.S. Mittler und Sohn, 1898. – Bd 2. – 362 S.

- United Nations Environment Programme: highlights of the biennium, 1994–1995. – Nairobi, Kenya: UNEP, 1995. – xi, 69 p.
- Uvarov B.P.* Insects and climate // Trans. Entomol. Soc. London. 1931. Vol. 79. P. 1–247.
- Valentine J.W.* Numerical analysis of marine molluscan ranges of the extratropical northeastern Pacific shelf // Limnol., Oceanogr. 1966. Vol. 11, N 2. P. 198–211.
- Valentine J.W.* How many marine invertebrate fossil species? // J. Paleontol. 1970. Vol. 44. P. 410–415.
- Valentine J.W.* Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. – Englewood Cliffs, N. J. : Prentice-Hall, 1973. – xv, 511 p.
- Van Valen L.* A new evolutionary law // Evolution Theory. 1973. Vol. 1. P. 1–30.
- Van Veller M.G.P., Brooks D.R.* When simplicity is not parsimonious: *a priori* and *a posteriori* methods in historical biogeography // J. Biogeogr. 2001. Vol. 28, N 1. P. 1–11.
- Van Veller M.G.P., Brooks D.R., Zandee M.* Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery // J. Biogeogr. 2003. Vol. 30, N 3. P. 319–329.
- Varga Z.* Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunelemente-Einteilung der europäischen Tagsschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna) // Act. Biol. Debrec. 1977. T. 14. S. 223–285.
- Varga Z.* Helyzetelemzés a biogeográfiai – ezen belül állatföldrajzi – kutatásokról // Állatt. közl. 1991. Vol. 77, N 1–4. P. 139–144.
- Vermeij G.J.* Evolution and escalation : An ecological history of life. – Princeton, N. J. : Princeton Univ. Press, 1987. – xv, 527 p.
- Vernadsky V.I.* La biosphère. – Paris : Alcan, 1929. – 232 p.
- Vilenkin B.Y., Chikatunov V.I.* Participation of species with different zoogeographical ranks in the formation of local faunas: a case study // J. Biogeogr. 2000. V. 27, N 5. P. 1201–1208.
- Voous K.H.* Über die Herkunft der europäischen Nagelwaldvögel Europas // Ornithol. Beobacht. 1960. Bd 1. S. 27–36.
- Vuilleumier F.* Ou'est-ce que la biogéographie? // C. r. Soc. Biogéogr. 1978. N 470–471. P. 41–66.
- Wagner M.* Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. – Leipzig : Duncker Humboldt, 1868. – 62 S.
- Wagner M.* Über Einfluss der geographischen Isolierung und Kolonienbildung auf die morphologischen Veränoberrungen der Organismen // Sonderberich. Bayer. Akad. Wissensch. 1870. Bd 11. S. 154–174.
- Wagner M.* Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze. – Basel : B. Schwabe, 1889. – 667 S.
- Wallace A.R.* On the law which has regulated the introduction of new species // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. 1855. V. 16. P. 184–196.
- Wallace A.R.* On the zoological geography of the Malay Archipelago // J. Linn. Soc. (Zool.). 1860. V. 4. P. 172–184.
- Wallace A.R.* The Malay Archipelago: the land of the orangutang and the bird of paradise. L. : Macmillan and Co., 1869. – Vol. 1. – xxiii, 478, 53 p ; Vol. 2. – 524 p.
- Wallace A.R.* The geographical distribution of animals with a study of the relations of living and extinct fauna as elucidating the past changes of the earth's surface. – L. : Macmillan, 1876. – Vol. 1. – xxii, 503 p ; Vol. 2. – viii, 607 p.
- Walter H.* Vegetationszonen und Klima : die ökologische Gliederung der Biogeosphäre. 3., umgearb. Aufl. – Stuttgart : Ulmer, 1977. – 309 S.
- Walter H.* Vegetation of the earth and ecological systems of the geo– biosphere. 3rd rev. and enlarg. ed. / Transl. from the 5th, rev. Germ. ed. by O. Muise. – Berlin ; N. Y. : Springer, 1985. – xvi, 318 p.
- Walther J.* Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. I. Bionomie des Meeres. II. Die Lebensweise der Meerestiefe. – Jena : G. Fischer, 1893–1894. – viii, xxx, 1055 S.
- Ward J.H.* Hierarchical grouping to optimize an objective function // J. Amer. Statist. Assoc. 1963. Vol. 58, N 301. P. 236–244.
- Warming E.* Plantesamfund. Grundtrak of den okologiske Plantegeografi. – Kiobenhavn : Philipsen, 1895. – 335 S.
- Warming E.* Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie : eine Einführung in die Kenntnis der Pflanzenvereine. – Berlin : Gebrüder Borntraeger, 1896. – xii, 412 S.
- Warming E.* Om planterigest liffsformer. – Kjobenhavn : Festskr. udg. Univ. Kjobenhavn, 1908. – 86 S.
- Warming E., Graebner P.* Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. – Berlin: Gebruder Borntraeger. 1918. – 988+64 S.
- Wasmund E.* Die Verwendung biosoziologischer Begriffe in der Biostratonomie // Verh. Naturhist.-Medizin. Vereins zu Heidelberg. 1929. Bd 16. S.
- Waterhouse G.R.* Mammalia // The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R.N., during the years 1832 to 1836.../ ed. and superintend. by Ch. Darwin, etc. – L. : Smith, Elder and Co., 1839. – ix, 97 p.



- Waterhouse G.R.* A natural history of the mammalia. L. : H. Baillière, 1846. – Vol. 1: Marsupialia or pouched animals. – 1846. – 553 p. ; Vol. 2. – Rodentia, or gnawing animals. – 1848. – 550 p.
- Watson H.C.* Cybele Britannica. Vol. 1, pt. 1. Selections from Cybele Britannica : or, British plants and their geographical relations. – N. Y. : Arno Press, 1977. – v, 527 p.
- Watt K.E.F.* Ecology and resource management; a quantitative approach. – N. Y. : McGraw-Hill, 1968. – xii, 450 p.
- Watts D.* Principles of biogeography : an introduction to the functional mechanisms of ecosystems. – L. : McGraw-Hill Publ. Co., 1971. – xvi, 402 p.
- Wegener A.* La genèse des continents et des océans. Paris: A. Blanchard. 1924. 161 p.
- Weiner J.* On the practice of ecology // *J. Ecol.* 1995. V. 83, N 1. P. 153–158.
- Welzen P.C. van, Turner H., Hovenkamp P.* Historical biogeography of Southeast Asia and the West Pacific, or the generality of unrooted area networks as historical biogeographic hypotheses // *J. Biogeogr.* 2003. V. 30, N 2. P. 181–192.
- Werger M.J.A., Sprangers J.T.C.* Comparison of floristic and structural classification of vegetation // *Vegetatio.* 1982. V. 50, N 3. P. 175–183.
- West D.C., Shugart H.H., Botkin D.B. (Eds).* Forest succession: concepts and application. – N. Y. : Springer, 1981. – xv, 517 p.
- Westermann G.E.G.* Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: An attempt at order // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2000. V. 158, N 1. P. 1–13.
- What is life? : the next fifty years: speculations on the future of biology / eds M. P. Murphy, L.A.J. O'Neill. – Cambridge ; N. Y. : Cambridge Univ. Press, 1995. – xi, 191 p.
- Whewell W.* [Review of] Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface, by reference to causes now in operation, by Charles Lyell ... vol. 2, London, 1832 // *Quart. Rev.* 1832. V. 47. P. 103–132.
- Whitcomb N.J., Miller W.* Lyell's proposal of the term «Pleistocene» // *Tulane Stud. Geol. Paleontol.* 1984. V. 18, N 1–2. P. 77–81.
- Whittaker R.H.* Classification of natural communities // *Bot. Rev.* 1962. V. 28. P. 1–239.
- Whittaker R.H.* Communities and ecosystems. – N. Y. : Macmillan, 1970. – xi, 162 p.
- Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxon.* 1972. V. 21. P. 213–251.
- Whittaker R.J., Willis K.J., Field R.* Scale and species richness : toward a general hierarchical theory of species diversity // *J. Biogeogr.* 2001. V. 28, N 4. P. 453–470.
- Wiley E.O.* Vicariance biogeography // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1988. V. 19. P. 513–542.
- Wilkinson D.M.* Ecology before ecology : biogeography and ecology in Lyell's «Principles». A critical re-assessment of the significance of Charles Lyell (1832) Principles of Geology, Vol. II. John Murray, London // *J. Biogeogr.* 2002. V. 29, N 9. P. 1109–1116.
- Wilkinson D.M.* Dispersal, cladistics and the nature of biogeography // *J. Biogeogr.* 2003. V. 30, N 11. P. 1779–1780.
- Willdenow C.L.* Grundriss der Kräuterkunde zu vorlesungen, entworfen von D. Carl Ludwig Willdenow. Zweiter verbes. und vermehrte Ausgabe. – Berlin : Haude und Spener, 1798. – vi, 370 S.
- Williams C.B.* Area and number of species // *Nature.* 1943. V. 152. P. 264–267.
- Williams C.B.* Patterns in balance of nature and related problems in quantitative ecology. – L. ; N. Y. : Acad. Press, 1964. – 324 p.
- Williams D.M., Ebach M.C.* The reform of paleontology and the rise of biogeography – 25 years after «Ontogeny, Phylogeny, paleontology and the biogenetic law» (Nelson, 1978) // *J. Biogeogr.* 2004. V. 31, N 5. P. 685–712.
- Williams W.T.* Principles of clustering // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1971. V. 2. P. 303–326.
- Williamson M., Gaston K.J., Lonsdale W.M.* The species-area relationship does not have an asymptote! // *J. Biogeogr.* 2001. V. 28. P. 827–830.
- Williamson M., Gaston K.J., Lonsdale W.M.* An asymptote is an asymptote and not found in species-area relationships // *J. Biogeogr.* 2002. V. 29. P. 1713.
- Willig M.R., Lyons S.K.* A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness // *Ecology.* 2000. V. 80. P. 248–292.
- Willis J.Ch.* Age and area; a study in geographical distribution and origin of species. – Cambridge [Eng.] : The University Press, 1922. – x, 259 p.
- Wilson E.O.* Causes of ecological success: the case of the ants // *J. Anim. Ecol.* 1987. V. 56. P. 1–9.
- Wilson L.G.* Sir Charles Lyell and the species question // *Amer. Sci.* 1971. V. 59, N 1. P. 43–55.
- Wilson L.G.* Charles Lyell, the years to 1841: the revolution in geology. – New Haven : Yale Univ. Press, 1972. – xiii, 553 p.

- Wilson L.G.* Lyell in America: transatlantic geology, 1841–1853. – Baltimore : Johns Hopkins Univ. Press, 1998. – xii, 429 p.
- Winde R., Schneider G.* Die Erde als Lebensraum. – Leipzig ; Berlin, 1942. – iv, 180 S.
- Winfrey A.T.* The geometry of biological time. – N.Y. et al. : Springer, 1980. – xiv, 530 p.
- Wohlgemuth T.* Der Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz (Welten und Sutter, 1982) auf EDV: Die Artenzahlen und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren // Bot. Helv. 1993. Bd 103, N 1. S. 55–71.
- Woodger J.H.* Biological Principles : A critical study. – L. : Kegan Paul and Co., 1929. – xii, 498 p.
- Wool D.* Charles Lyell – «the father of geology» – as a forerunner of modern ecology // Oikos. 2001. V. 94, Pt. 3. P. 385–391.
- Zensmeister W.J., Feldmann R.M.* Cenozoic high latitude heterochroneity of south hemisphere marine faunas // Science. 1984. V. 224, N 4646. P. 281–283.
- Zeuner F.E.* Dating the past: an introduction to geochronology. – L. : Methuan, 1952. – 495 p.
- Zimmerman E.C.* Possible evidence of rapid evolution in Hawaiian moths // Evolution. 1960. V. 14. P. 137–138.
- Zimmermann E.A.W. von.* Specimen zoologiae geographicae, quadrupedum domicilia et migrationes sistens. – Lugduni Batavorum [Leiden] : Theodorum Haak et socios, 1777. – xxiv, 685 p.
- Zimmermann E.A.W. von.* Geographische Geschichte des Menschen, und der allgemein verbreiteten vierfüßigen Thiere, nebst einer hieher gehörigen zoologischen Weltcharte. – Leipzig : S. Weygand, 1778 – . – Bd. 1. – 1778. – 308 S.; Bd. 2. Enthält ein vollständiges Verzeichniss aller bekannten Quadrupeden. – 1780. – 432 S. ; Bd. 3. – 1783. – 278 S.
- Zimmermann E.A.W. von.* Versuch einer Anwendung der zoologischen Geographie auf die Geschichte der Erde, nebst einer zoologischen Weltcharte. – Leipzig : S. Weygand, 1783. – 278 S.
- Zirnstein G.* Grundprobleme der Biogeographie vor 1859 // NTM-Schriftenr. Gesch. Naturwiss., Tech. und Med. 1978. Bd 15, N 2. S. 94–112.
- Zirnstein G.* Charles Lyell. – Leipzig : B.G. Teubner, 1980. – 104 S.

## ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

После имен указаны годы рождения или жизни.

Звездочкой обозначены имена, приводимые в подстрочных примечаниях.

### А

Аббот, А. — 46  
Абдылдаев, Б.Т. — 68  
Аболин, Роберт Иванович, 1886-после 1939 — 77, 80, 85  
Абрамова, Н.Т. — 67  
Агассис, Жан Луи, 1807-1873 — 93, 96\*  
Агафонов, Н.Т. — 13  
Адамс, Чарлз Христофер, 1873-1955 — 29  
Азовский, Андрей Игоревич, 1960 — 47, 59, 61, 116  
Айвазян, С.А. — 32, 41, 43  
Акимова, Т.А. — 66  
Аксельрод, Дэниэл, 1910-1998 — 110  
Аксёнов, Г.П. — 68  
Александрова, В.Д. — 66, 77, 80, 85, 86  
Александрова, Т.Д. — 85\*  
Алексеев, В.А. — 18, 20  
Алёхин, Василий Васильевич, 1882-1946 — 60  
Альсведе, Р. — 37  
Амаду, Жоржи, 1912 — 132  
Амлинский, И.Е. — 74  
Андерсон, Джонатан, 1943 — 19\*  
Андреев, Валентин Леонидович — 32, 35  
Анохин, Пётр Кузьмич, 1898-1974 — 53\*  
Анучин, Дмитрий Николаевич, 1843-1923 — 75  
Ариосто, Лудовико, 1471-1533 — 93\*  
Арльдт, Теодор — 22  
Арманд, Д.Л. — 86\*  
Арнольди, К.В. — 27  
Арнольди, Л.В. — 27  
Аррениус, Олоф, 1896-1977 — 56  
Аррениус, Сванте, 1859-1927 — 70

### Б

Базилевич, Н.И. — 81  
Балог, Й. — 85  
Банников, А.Г. — 81  
Банщиков, В.М. — 53  
Баранцев, Р.Г. — 31  
Барсегова, Анна Эдуардовна — 33  
Барсегова, Ирина Анатольевна — 33\*  
Безруков, П.Л. — 117  
Бейли, Н. — 35  
Бейтс, Генри Уолтер, 1825-1892 — 132  
Бекетов, Андрей Николаевич, 1825-1902 — 51, 128, 133  
Беклемишев, Владимир Николаевич, 1890-1962 — 17, 18, 27, 29, 66, 77, 80, 81  
Беклемишев, Константин Владимирович, 1928 — 17, 45, 61, 95, 115\*, 119, 120\*, 121\*, 125, 134  
Бельшев, Б.Ф. — 126  
Берг, Лев Семёнович, 1876-1950 — 9, 10, 23, 53\*, 73, 86, 114\*, 117\*  
Берг, Раиса Львовна — 117\*  
Бернал, Джон Десмонд, 1901-1971 — 13, 66, 103\*  
Бернарди, Ж. — 129  
Бернштейн, С.Н. — 21\*  
Берталанфи, Людвиг фон, 1901-1972.— 18, 20, 45\*, 67, 84  
Бешел, Р. — 35, 53  
Бианки, В.Л. — 129

Бирштейн, Яков Авадьевич, 1911-1970 — 18\*  
Блаватская, Елена Петровна, 1831-1891 — 65\*  
Благуш, П. — 43  
Блануца, В.И. — 120  
Блауберг, Игорь Викторович, 1929-1990 — 5, 65\*  
Бобринский, Николай Алексеевич, 1890-1964 — 18, 63\*, 90, 95, 132, 133  
Бобров Владимир Владимирович, 1960 — 58  
Богатов, Виктор Всеволодович — 85  
Богданов (Малиновский), Александр Александрович, 1873-1928 — 5, 21, 37, 44, 63  
Богорад, В.В. — 22  
Божич, С.П. — 109  
Бокань, Ю.И. — 65\*  
Болл (Балл), А. — 5, 97, 114  
Бонгард, М. М. — 37  
Бонплан, А., 1773-1858 — 49  
Борисовец, Евгений Эммануилович — 38  
Борман, Ф. — 89  
Боровиков, В.П. — 39  
Боровиков, И.П. — 39  
Борхес, Хорхе Луис, 1899-1986 — 33  
Борщов, Илья Григорьевич, 1833-1878 — 51  
Браун, Джеймс — 56\*  
Браун, Роберт, 1773-1858 — 115  
Браун, У. — 124  
Браун-Бланке, Ж., 1884 — 24, 51  
Бриггс, Джон — 8, 10, 128\*  
Бровко, Пётр Фёдорович — 8  
Брокман, Манфред — 33\*  
Брокман-Ерош, М., 1877 — 24  
Бронский, Н. — 68  
Броньяр, Адольф Теодор, 1801-1876 — 101, 103  
Броунов, Петр Иванович, 1852-1927 — 75, 80  
Бубырева, Валентина Александровна, 1966 — 60  
Будуреск, Ш.-Ф. — 47  
Будыко, Михаил Иванович, 1920 — 66  
Бух, Леопольд фон, 1774-1853 — 124  
Быков, Б.А. — 52  
Бэкон, Фрэнсис, 1561-1626 — 9  
Бэр, Карл Эрнст, 1792-1876 — 38, 51, 73  
Бюффон, Жорж Луи Леклер де, 1707-1788 — 20, 51, 69, 73, 92, 94, 96, 99-103, 112, 128, 132  
Бяллович, Ю.П. — 86

### В

Вавилов, Николай Иванович, 1887-1943 — 38  
Вагнер, Мориц, 1813-1887 — 124  
Вайскопф, В. Ф. — 67  
Вальтер, Г. — 60  
Вальтер, Йоханнес, 1860-1937 — 29, 49, 50, 52\*, 66, 86, 91  
Ван-Вален, Л. — 108, 110  
Варга, Золтан — 23  
Варминг, Йоханн, 1841-1924 — 11\*, 51, 52  
Василевич, Владислав Иванович, 1935 — 21, 46, 66, 67, 79, 85\*, 134  
Васильева, Лариса Николаевна, 1950 — 37\*, 126  
Васмунд, Э. — 85  
Вассоевич, Н.Б. — 74, 75, 77

Вегенер, Альфред, 1880-1930 – 98  
 Вегенер, И. – 37  
 Веденов, М.Ф. – 18, 20, 21\*, 66, 67  
 Веклич, Максим Федорович – 75\*, 86  
 Венн, Джон, 1834-1923 – 16  
 Верещагин, Г.Ю. – 2  
 Верещака, Т.В. – 61  
 Верзилин, Н. М. – 68  
 Вернадский, Владимир Иванович, 1863-1945 – 12, 16, 49, 65, 67-80, 88, 94, 94\*, 95, 113  
 Вертгаймер, Макс, 1880-1943 – 53\*  
 Виктория, 1819-1901, королева Соединенного королевства Великобритании и Ирландии – 7  
 Вильденов, Карл Людвиг, 1765-1812 – 49, 96, 122  
 Вильямс, Василий Робертович, 1863-1939 – 74  
 Виноградов, Александр Павлович, 1895-1975 – 73, 88  
 Виноградова, Кира Леонидовна, 1937 – 119  
 Виноградова, Нина Георгиевна, 1928 – 35  
 Войткевич, Георгий Витольдович, 1920 – 77  
 Волгин, Александр Михайлович – 10  
 Воробьев, В.П. – 48  
 Воронин, Ю.А. – 35  
 Воронов, Анатолий Георгиевич, 1911-1994 – 5, 10, 13, 18, 20, 23, 25, 26\*, 48, 52, 53, 80, 81, 90, 113-116, 126, 132, 133  
 Воронцов, Николай Николаевич, 1934 – 45\*, 60, 93  
 Волвенко, Игорь Валентинович, 1963 – 8, 38  
 Второв, Петр Петрович – 18, 80, 81, 113, 126  
 Вуджер, Дж. – 28  
 Вульф, Евгений Владимирович, 1885-1941 – 56  
 Высоцкий, Б.П. – 66, 93  
 Высоцкий, Георгий Николаевич, 1865-1940- 77, 86\*

## Г

Галл, Яков Михайлович – 46, 105  
 Гамс, Х. – 27\*  
 Гегамян, Г.В. – 66\*  
 Геккель, Эрнст, 1834-1910 – 15\*, 28, 32\*, 44\*, 50, 52\*, 113, 114, 132  
 Гельтман, Дмитрий Викторович, 1957 – 8  
 Гептнер, Владимир Георгиевич, 1901-1975 – 10, 24, 25\*, 87, 113, 115, 120, 131\*, 133  
 Герасимов, Иннокентий Петрович, 1905-1985 – 74, 75, 80, 81, 83\*, 87  
 Гершанович, Д.Е. – 34  
 Гессе, Рихард, 1868-1944 – 51\*, 75\*, 120, 121, 124  
 Геттнер, Альфред, 1859-1941 – 80, 122  
 Гёдель, Курт, 1906 – 10\*  
 Гёте, Иоганн Вольфганг, 1749-1832 – 33, 48, 49, 70\*, 90  
 Гиббон, Э. – 125\*  
 Гильманов, Тагир Габдулнурович – 58  
 Гиляров, Алексей Меркурьевич, 1943 – 11, 85, 128, 116  
 Гиляров, Меркурий Сергеевич, 1912-1985 – 116  
 Гладков, Н.А. – 94  
 Глизон, Г. – 45  
 Глинка, Николай Леонидович, 1882-1965 – 38  
 Говард, Люк, 1772-1864 – 33  
 Голиков, Александр Николаевич, 1931 – 23, 118  
 Голубец, М.А. – 67, 74, 86  
 Гоммейер, Х. – 86  
 Гонсалес, Р. – 43

Горбова, Елена Александровна – 8  
 Городков, Кирилл Борисович, 1932 – 25\*, 113  
 Горшков, С.П. – 80  
 Гофман-Кадошников, П.Б. – 113\*  
 Гофф, Карл Эрнст Адольф фон, 1771-1837 – 93\*  
 Гребнер, Карл, 1871-1933 – 51  
 Грейг-Смит, Петер – 56  
 Григорьев, Андрей Александрович, 1883 – 47, 66, 80, 86\*  
 Гризобах, Август, 1814-1879 – 19, 50, 51  
 Гримани, Антонио, XVI в. – 12\*  
 Гримани, Доменико, XVI в. – 12\*  
 Гроссгейм, Александр Альфонсович, 1888-1948 – 25  
 Гуд, И. Дж. – 42  
 Гукер, Джозеф Долтон, 1817-1911 – 90, 96, 98  
 Гумбольдт, Александр фон, 1769-1859 – 15, 47, 49-52, 63, 70-72, 73  
 Гумилёв, Лев Николаевич, 1912-1992 – 117\*  
 Гурылева, Галина Михайловна – 60  
 Гурьянова, Евпраксия Фёдоровна, 1902-1981 – 23, 30, 115\*, 120\*  
 Гусейн-Заде, С.М. – 33  
 Гутенберг, Иоганн, ок. 1399-1468 - 13

## Д

Давитая Ф.Ф. – 78  
 Даймонд, Дж. – 46  
 Дайс, Ли Реймонд, 1887-1977 - 120  
 Даль, Фридрих - 85  
 Дана, Джеймс, 1813-1895 – 98, 118  
 Даниленко, А.К. - 10  
 Данте, Алигьери, 1265-1321 – 90\*  
 Дарвин, Чарлз, 1809-1882 – 7, 18, 28, 46, 47, 66, 73, 74, 90, 93-96, 98, 99, 102\*, 103, 107, 108, 117\*  
 Дарлингтон, Филип, 1904-1983 – 7, 10, 14, 59, 94, 97, 126, 133  
 Дегтярев, А.А. – 16  
 Декандоль, Альфонс, 1806-1893 – 12, 13, 22-24, 100, 101, 120, 126, 129, 130, 132  
 Декандоль, Огюст Пирам, 1778-1841 – 32\*, 46, 49\*, 92, 101, 114, 129  
 Де ла Вега, И. Г. – 13  
 Де-Латтин, Густаф – 23, 60\*, 133\*  
 Дементьев, Георгий Петрович, 1898-1969 – 51  
 Денисов, Н.Е. – 133  
 Депенчук, Н.П. – 67  
 Дерюгин, Константин Михайлович, 1878-1938 – 29, 87  
 Дёдерляйн, Людвиг Генрих Филип, 1855-1936 – 63  
 Джентиле, Джованни, 1875-1944 – 92\*  
 Джиллер, П. – 45  
 Джонсон, Д. – 75  
 Джонстон, А. - 118  
 Дидух, Яков Петрович, 1948 – 53\*  
 Дильс, Людвиг, 1874-1945 – 51  
 Диоскорид, Педаний, I в. н. э. – 114  
 Догель, Валентин Александрович, 1882-1955 – 48  
 Д'Орбиньи, Альсид Дессалин, 1802-1857 – 93, 103\*  
 Дохман, Генриета Исааковна, 1897 – 45, 114  
 Дроздов, Анатолий Леонидович – 111  
 Дроздов, Николай Николаевич – 13, 18, 80, 81, 113, 126  
 Друде, Оскар, 1852-1933 – 18, 51, 59, 128\*  
 Дружинин, В.В. – 40  
 Дубров, А.М. – 35, 43

Дубровский, С.А. – 43  
Дубровский, Юрий Анатольевич – 22\*  
Дуда Р.О. – 40  
Дэйвисон, М. – 41, 43  
Дэгэ, Жерар Поль – 103, 104  
Дювиньо, Поль – 81  
Дюран Б. – 31, 35, 39-41, 43, 55-57, 60

## Е

Еганов, Э.А. – 16  
Елисеев, Э.Н. – 11  
Елисеева, И.И. – 41, 43  
Еськов, Кирилл Юрьевич, 1956 – 10, 23, 33, 34, 97

## Ж

Жадин, Владимир Иванович, 1896-1974 – 19\*  
Жаккар, Ф. – 36  
Жекулин, В. С. – 13, 80, 113  
Жирков Игорь Александрович, 1954 – 60, 61  
Жиров, А.И. – 84  
Жиро-Сулави, Ж.-Л., 1752-1813 - 49  
Жмур, С. И. – 70  
Жуков, Владимир Евгеньевич, 1956 – 36, 48\*, 55, 56, 57, 59\*  
Жуковская В.М. – 43

## З

Забелин, И. М. – 74, 77  
Завадский, Кирилл Михайлович, 1910 – 66, 79, 93, 124  
Заварзин, Георгий Александрович, 1933 – 116  
Заренков, Николай Алексеевич, 1935 – 16, 17, 52, 74  
Зверев В.Л. – 66  
Зезина, Ольга Николаевна, 1937 – 35, 175\*  
Зенкевич, Лев Александрович, 1889-1970 – 18\*, 22\*, 30, 113  
Зернов, Сергей Алексеевич, 1871-1945 – 29, 87, 134  
Зинова (Александрова), Анна Дмитриевна, 1902-1985 – 119  
Злотин, Р.И. – 80, 114  
Зозулин, Георгий Матвеевич, 1913-1986 - 23  
Зюсс, Эдуард, 1885-1909 – 74, 75, 76

## И

Иберла, К. – 43  
Иванов, А.Н. – 74, 75, 77  
Иванов, Олег Альбертович – 54\*  
Ивлев, В.С. – 48  
Игошина, К.Н. – 17  
Ильинских, Н.Г. – 77\*  
Иоганзен, Б.Г. – 79  
Ипатов, В.С. – 67  
Исаков, Ю.А. – 80, 81, 85  
Исаченко, А.Г. – 77, 133

## Й

Йегер, Г. – 27\*

## К

Каверзнев, Афанасий Аввакумович, ?-после 1813 – 124  
Каганова, З.В. – 66  
Казначеев, Влаиль Петрович, 1924 – 68

Калесник, Станислав Викентьевич, 1901-1977 – 24\*, 66  
Камшилов, Михаил Михайлович, 1910 – 21, 24, 73, 74, 79, 80  
Канаев, Иван Иванович, 1893 – 20, 48, 69, 102, 103\*  
Кант, Иммануил, 1724-1804 – 16, 40, 103\*  
Карзинкин, Г.С. – 27  
Карпинская Р.С. - 68  
Карра де Во, Бернар, 1867 – 117\*  
Кафанов, Александр Иванович, 1947 – 13, 15, 18, 21-24, 31\*, 34, 35-37, 44\*, 46, 54-57, 59\*, 60, 61, 94, 106, 111, 112, 114, 118, 119, 124, , 130\*, 132  
Кашкаров, Даниил Николаевич, 1878 - 30, 122\*  
Кедров, Бонифатий Михайлович, 1903-1985 – 66  
Кернер-фон-Марилаун, Антон, 1831-1898 - 51  
Кёллер, Вольфганг, 1887-1967 – 53\*  
Киселёв, Алексей Николаевич, 1950 – 11, 17  
Клаус, К.К. – 53\*  
Клементс, Фридерик Эдвард, 1874-1952 – 46, 52, 82  
Клубов, Сергей Владимирович – 65  
Кнут, Д. – 37  
Кобякова, З.И. – 120\*  
Ковалевский, Александр Онуфриевич, 1840-1901 – 92  
Ковда, Виктор Абрамович, 1904 – 74, 77, 79, 86, 87  
Кожевников, Юрий Павлович, 1942 – 10  
Козиков, И. А. – 68  
Колодяжный В.И. – 18  
Колчинский, Эдуард Израилевич, 1944 – 8, 10, 67, 68, 69, 74, 79, 93  
Кондаков, Н.И. – 32  
Кони, Анатолий Фёдорович, 1844-1927 – 132\*  
Коннор, Эдвард Ф. – 58, 123\*  
Конт, Огюст, 1798-1857 – 9  
Конторов, Д.С. – 40  
Копнин, П. В. – 16  
Коровицын В.П. – 9\*  
Коржинский, Сергей Иванович, 1861-1900 – 46  
Корсунская, В. М. – 68  
Коста, Перейра да – 154  
Костычев, Сергей Павлович, 1877-1931 – 12\*, 70  
Коффка, Курт, 1886-1941 – 53\*  
Кочуров, Б.И. – 87  
Коэн, Юджин - 8  
Кравкина, Ирина Михайловна, 1944 – 8  
Красилов, Валентин Абрамович, 1937 – 21, 117\*  
Краскел [Краскэл, Крускал] Дж. – 41, 43  
Красношеков, Г.П. - 44  
Красовский, Феодосий Николаевич, 1878-1948 – 61, 64  
Креднер, Г. – 92  
Кремянский, В.И. – 66  
Криштофович, Африкан Николаевич, 1885-1953 – 109  
Кро, Робин – 95, 98  
Кротов, Петр Иванович, 1852-1914 – 75  
Круаза, Леон, 1894-1982 – 97, 98  
Круть, Игорь Васильевич – 15, 16, 74, 77, 78, 89, 113\*  
Крыжановский, Олег Леонидович, 1918-1997 – 9, 10, 15, 23, 60\*, 122, 129  
Крылов, В.В. – 60  
Кудряшов, Валерий Александрович, 1939 – 8, 13, 15, 18, 61, 132

Кузнецов, Алексей Павлович, 1928 – 48  
Кузнецов, Б. А. – 59  
Кузьмин, П.П. – 38  
Кузякин, Александр Петрович, 1915 – 15, 132  
Кулик, И.Л. – 22\*, 23, 60  
Кульчинский, С. – 36  
Кун, Томас Сэмьюэл, 1922 – 6  
Купер, У. – 46\*  
Куприянова, Т.П. – 32  
Кусакин, Олег Григорьевич, 1930-2001 – 111, 119  
Кучерук, Валент Викторович – 20, 22, 23  
Кушнарев, Е.Л. – 58  
Кэйн, Артур Джеймс – 124  
Кэррол, Льюис (Доджсон, Чарлз Лутвидж), 1832-1898 – 31  
Кювье, Жорж, 1769-1832 – 62\*, 93, 103

## Л

Лавренко, Евгений Михайлович, 1900-1987 – 17, 25\*, 67, 75, 77, 80, 81, 86, 87  
Лазаренко, А. С. – 126  
Лайель (Ляйэлль, Ляйэлл, Ляйелль, Лайэлль, Лайель), Чарлз, 1798-1875 – 7, 23, 90-96, 98-108, 111, 112  
Ламарк, Жан-Батист, 1744-1829 – 73, 92, 103, 107  
Ланс, Дж. Н. – 43  
Лапо, Андрей Витальевич – 72, 80, 84\*  
Лаптев, И.П. – 122  
Лаптев, Михаил Константинович, 1885-1948 – 115\*, 126  
Ларина Н.И. – 60  
Лафатер, Йоханн Каспар, 1741-1891 – 48  
Лебедев, Д.Б. – 99\*  
Левинтон, Дж. – 111\*  
Левич, А.П. – 48\*, 58  
Лейбниц, Готфрид Вильгельм, 1646-1716 – 44  
Леме, Ж. – 95, 115  
Ленин (Ульянов), Владимир Ильич, 1870-1924 – 16\*, 68\*  
Леонов, Г. П. – 103  
Лепёхин, Иван Иванович, 1740-1802 – 49  
Ле Шателье, Анри Луи, 1850-1936 – 21\*  
Лёвушкин, Станислав Иванович, 1935 – 17, 21, 22, 29, 62, 85, 115\*  
Лидеккер, Рихард – 22, 128  
Ликенс, Г. – 86  
Линдберг, Георгий Устинович – 17, 18, 97\*  
Линдеман, Р. – 85  
Линней, Карл, 1707-1778 – 18, 20, 44, 51, 73, 96\*, 101  
Личков, Б.Л. – 99  
Ловлок, Дж. – 79  
Ломолино, Марк – 56\*  
Ломоносов, Михаил Васильевич, 1711-1765 – 9, 10, 103\*  
Лонг, Дж. – 53\*  
Лоренц, Й. – 27\*  
Лукин, Ефим Иудович, 1904 – 90  
Лукреций (Тит Лукреций Кар), 99-55 до н.э. – 82  
Лугаенко, Константин Анатольевич, 1970 – 116, 117  
Лэк, Дэвид – 7  
Любищев, Александр Александрович, 1890-1972 – 11, 20, 37, 81  
Лямин, Валентин Сергеевич – 66, 80  
Ляпунов, Алексей Андреевич, 1911-1973 – 21\*, 67

## М

Мазинг, В.В. – 74  
Майорова, Л.А. – 57, 58  
Майр, Эрнст, 1904 – 97, 109, 123, 124  
Макаров, А.А. – 32  
Макарова, С.И. – 57  
Мак-Артур, Роберт – 29, 46, 56  
Макинтош, Р. – 45  
Мак-Кой, Э. Д. – 58  
Макридин, В.П. – 130  
Макфедьен, Эйман – 6, 81\*  
Малиновский, А.А. – 67  
Малышев, Леонид Иванович, 1931 – 32, 56  
Мальтус, Томас Роберт, 1766-1834 – 74  
Манделброт, Бенуа – 21, 31\*  
Мандель, И.Д. – 31, 32, 35, 39  
Манро, Э. – 56\*  
Маргалёф, Рамон – 12\*, 13, 31, 45, 47\*, 59, 77, 78, 79\*, 82  
Марков, Александр Владимирович, 1965 – 21  
Марков, Константин Константинович, 1905-1980 – 13, 80, 86, 113\*, 122  
Маркс, Карл, 1818-1883 – 68\*  
Мартиросян, А.З. – 40  
Мартонн, Э. де – 133  
Мартынов, Александр Владимирович, 1970 – 8  
Марусик, Ю.М. – 60  
Маршалл, Джордж Кэтлетт, 1880-1959 – 13  
Матвеев, С.Д. – 23, 41  
Матис, Эрих Гергардович – 10  
Матюшкин, Е. Н. – 21  
Мауринь, А.М. – 113\*  
Медавар, П. – 44  
Мейен, Сергей Викторович, 1935-1987 – 10, 16, 17, 22, 32\*, 33, 44\*, 90, 111, 117\*, 125\*  
Мейер, Р. – 38  
Мейер-Абих, Адольф, 1893-1971 – 20, 69\*  
Мейнонг, Алексиус, 1853-1920 – 16  
Мекаев, Юрий Антонович – 23, 129  
Менделеев, Дмитрий Иванович, 1934-1907 – 38, 43  
Мендельсон, Э. – 10\*  
Мензбир, Михаил Александрович, 1855-1935 – 15, 51, 132  
Меркулов, Игорь Петрович – 6, 12\*, 45\*  
Мерриэм, Клинтон, 1855-1942 – 18\*, 85, 87, 118  
Месежников, М.С. – 130  
Мечников, Илья Ильич, 1845-1916 – 20  
Мёбиус, Карл Август, 1825-1908 – 27, 28, 52, 85  
Мёррей, Джон, 1841-1914 – 76  
Мёррей, Джон, издатель – 91  
Мёрфи, Патрик, 1782-1847 – 51  
Миддендорф, Александр Фёдорович, 1815-1894 – 116  
Микулинский, Семён Романович, 1919-1991 – 12, 17, 126  
Мильков, Федор Николаевич, 1918 – 80  
Мильхаузер, М. – 70\*  
Мирзоян, Э.Н. – 17  
Миркин, Б.Г. – 32, 37, 43  
Миркин, Борис Михайлович – 8, 12, 17, 19, 20, 27, 45-48, 51-53, 56, 59\*, 62, 80, 85\*, 86\*, 89\*  
Миронов, Александр Николаевич, 1945 – 8, 10, 15, 17, 18, 21, 27, 34, 44, 51, 52, 59\*, 60, 62, 120\*, 121, 130, 131\*  
Митрофанова, С.С. – 37  
Михеев В.С. – 87

Молотов (Скрябин), Вячеслав Михайлович, 1890-1986 – 68\*  
Молчанов, А.М. – 33  
Моно, Жакоб – 58  
Мордухай-Болтовской, Филарет Дмитриевич – 115  
Морозов, Георгий Фёдорович, 1867-1920 – 52  
Москалёв, Лев Иванович, 1935 – 187  
Моуди, Рэймонд А. – 17\*  
Мочалов, И. И. – 68  
Мошковский, Ш.Д. – 16  
Мужчинкин, В.Ф. – 116  
Мурадян, Х.К. – 107  
Муромцев, А.М. – 34  
Мучник, И.Б. – 43  
Мушкетов, Иван Васильевич, 1850-1902 – 75  
Мерриэм, Клинтон Харт, 1855-1942 – 130  
Мэй, Р. – 56\*  
Мюллер, Георг Элиас, 1850-1934 – 37\*, 38  
Мюллер, Герхард – 75  
Мюллер-Домбуа, Дитер, 1925 – 52\*

## Н

Наймарк, Елена Борисовна, 1964 – 21  
Насимович, А.А. – 113  
Наумов, Н.П. – 79, 86, 90  
Наумова, Лениза Гумеровна – 12, 17, 19, 20, 27, 44-46, 48, 51-53, 56, 58\*  
Нелсон (Нельсон), Герет Дж. – 10, 96\*, 97, 98\*, 103, 129  
Немченко В.А. – 56, 57, 58, 84  
Неронов, Валерий Михайлович, 1937 – 32, 59, 60  
Несис, Кир Назимович, 1934-2003 – 7, 8, 27, 46, 48, 119, 120\*, 126  
Нехлюдова, А.С. – 22  
Нигрини, Ч. – 75  
Никитин, С.Н. – 45  
Николаев, И.И. – 29  
Никольский, Георгий Васильевич, 1910 – 23, 25  
Никольский, С.А. – 68  
Новиков, Георгий Александрович, 1910-1980 – 27, 50, 114  
Номоконов Л.И. – 117

## О

Огасаваро, Кенсиро, 1947 – 8  
Оделл П. – 31, 35, 39-41, 43, 56, 57, 60  
Одум, Юджин, 1913 – 113  
Озмидов, Р.В. – 95  
Оккам, Уильям, ок. 1285-1349 – 7, 10  
Окснер, А.Н. – 126  
Оленин, С.Н. – 87  
Опарин, Александр Иванович, 1894-1980 – 66, 109\*  
Орбиньи, Альсид Дессалин д', 1802-1857 – 53\*  
Ордуханян А.А. – 40  
Орлов, С.А. – 93

## П

Павлинов, Игорь Яковлевич, 1950 – 21, 97  
Павловский, Евгений Никанорович, 1884-1965 – 78, 132  
Паллас, Пётр Симон, 1741-1811 – 31, 101  
Пальмгрен, П. – 77  
Панфилов, Д.В. – 118\*  
Парето, Вильфредо, 1948-1923 – 21, 31\*

Парин, Николай Васильевич, 1932 – 120\*  
Парменид из Элеи, ок. 540- ок. 470 до н.э. – 117\*  
Пармон, Валентин Николаевич, 1948 – 70  
Пастернак, Борис Леонидович, 1890-1960 – 98\*  
Паттерсон, Коулин – 99, 130\*\*  
Пачоский, Иосиф Конрадович, 1864-1942 – 27\*, 47  
Перельман, Александр Ильич, 1916-1998 – 110  
Перестенко, Луиза Павловна, 1937 – 8  
Песенко, Юрий Андреевич, 1944 – 8, 20, 28, 32-35, 36\*, 97, 37, 42, 48, 49, 50, 51, 53, 59, 81, 118, 126, 130  
Петри, Эдуард Юльевич, 1854-1899 – 75  
Петров, Кирилл Михайлович, 1933 – 19\*, 50, 61, 67, 70, 84, 86, 87\*, 88, 114\*, 115-117, 133  
Петровский, Владислав Владиславович, 1930 – 18  
Петрушевская, Мария Георгиевна – 109  
Пёрл, Р. – 58  
Пианка, Эрик. – 123  
Пий XII, папа – 103\*  
Пилу (Пайлоу), Э., 1924 – 47, 123\*  
Планк, Макс, 1858-1947 – 44\*  
Платник, Норманн – 98\*  
Плиний Старший, 23 или 24-79 – 48  
Попов, Михаил Григорьевич, 1893-1955 – 23  
Поппер, Карл, 1902 – 45\*, 97  
Посидоний, ок. 135-51 до н.э. – 117\*  
Поспелов, Г.Л. – 66  
Преображенский, Борис Владимирович – 8, 10  
Преображенский, В.С. – 85\*  
Престон, Фрэнк, 1896-1989 – 34, 35, 36  
Приваловская, Г.А. – 16  
Прозоров Лев Леонидович – 65  
Промптов, Александр Николаевич, 1898 – 115  
Пузанов, Иван Иванович, 1885-1971 – 15\*, 126, 132, 133  
Пузаченко, Юрий Георгиевич, 1940 – 11, 57  
Пэнтл, Ричард, 1927 – 67

## Р

Равикович, А.И. – 90, 91, 94\*  
Разумовский, Станислав Михайлович – 27, 60-63  
Райков, Борис Евгеньевич, 1880-1966 – 124  
Раменский, Леонтий Григорьевич, 1884-1953 – 45, 46, 54, 116\*  
Расницын, Александр Павлович, 1936 – 110  
Расс, Теодор Саулович, 1904 – 23  
Ратковский, Д. – 58  
Ратцель, Фридрих, 1844-1904 – 9, 13, 73\*, 75, 77  
Раункиер, Христен, 1860-1938 – 51  
Ребристая, О.В. – 54  
Резвой, П.Д. – 27  
Реймерс, Н.Ф. – 78  
Рейнгольд, Э. – 37  
Ренш, Бернхард, 1900 – 108  
Ретеюм, А. Ю. – 5\*, 16, 17, 59\*, 80, 86, 129, 132  
Рикли, Мартин Альберт, 1868-? – 129  
Ритгер, Карл – 86  
Рихтхофен, Фердинанд, 1833-1905 – 75  
Роза, Даниеле, 1857 – 98, 146\*  
Розенберг, Г.С. – 44  
Розов, М. А. – 37  
Ротшильд, Евгений Владимирович – 10  
Рубайлова Наталия Германовна, 1925-1979 – 90  
Рубцов, Иван Антонович, 1902 – 45\*  
Рукавишников, В.О. – 41, 43  
Рулье, Карл Францевич, 1814-1858 – 122

Рунова, Т.Г. – 16  
Рывкин, Александр Борисович, 1956 – 10  
Рычков, Ю.Г. – 113\*  
Рьюз, Майкл – 20, 45\*, 66, 94\*  
Рютимейер, Людвиг – 22  
Рябко, Б.Я. – 58

## С

Садовский, Вадим Николаевич – 12, 17, 66, 67  
Саускан, В.И. – 60  
Саушкин, Ю.Г. – 86  
Сафронов, В.Н. – 38  
Свешникова, В.М. – 25\*, 80, 89  
Себерг, О. – 98\*  
Северцов, Николай Алексеевич, 1827-1885 – 51  
Седжвик, Адам, 1786-1872 – 93  
Семёнов, Вадим Николаевич, 1941 – 22, 23, 59, 60, 63, 114, 118  
Семёнов-Тян-Шанский, А.П. – 124  
Семёнов-Тян-Шанский, Вениамин Петрович – 53\*  
Серебровский, Александр Сергеевич, 1892-1948 – 124  
Серебряков, И.Г. – 51, 52  
Серебрякова, Т.И. – 52  
Серебряный, Л. Р. – 5\*, 16, 17, 59\*, 80, 86, 129, 132  
Сержантов, В.Ф. – 16, 21, 74  
Сетров, Михаил Иванович – 17, 18, 20  
Сетчел У. – 118  
Сёмина, Галина Ивановна, 1925 – 120\*  
Сёмкин, Борис Иванович, 1938 – 8, 20, 36, 54, 55  
Сибирцев, Николай Михайлович, 1860-1900 – 111  
Сидоренко, А.В. – 71  
Симаков, Кирилл Владимирович – 113\*  
Симберлофф, Дэниел – 46, 56, 62, 94, 115  
Симпсон, Джордж Гейлорд, 1902-1984 – 99, 124\*  
Скарлато, Орест Александрович, 1920-1994 – 118, 119  
Склейтер, Филипп, 1829-1913 – 102, 125, 126  
Скоу, Йоаким Фредерик, 1789-1852 – 96, 122, 130, 132  
Соболев, Л.Н. – 27  
Сокал, Роберт Р. – 40  
Соловьёв, Владимир Сергеевич, 1853-1900 – 67\*  
Соколов, Борис Сергеевич, 1914 – 66, 68, 71, 75, 77  
Соломон, Г. – 40  
Соубер, Э. – 17\*  
Сочава, Виктор Борисович, 1905-1978 – 10, 19, 23, 30, 37, 47, 50, 52, 56, 59, 66, 77, 80, 82\*, 84-86, 88, 89, 113-116, 122, 131\*, 134  
Станчинский, В.В. – 27, 62  
Старобогатов, Ярослав Игоревич, 1932 – 23, 34, 35, 60\*, 115\*, 126, 129  
Старынкевич, К.Д. – 81  
Степаньянц, София Давидовна, 1934 – 8, 120  
Страбон, 64/63 до н.э. – 23/24 н.э. – 48  
Стэнли, С. – 164\*  
Сукачёв, Владимир Николаевич, 1880-1967 – 27\*, 46, 52, 65, 75, 77, 82\*, 86, 87  
Сунь-Юнь, IV-V вв. – 13  
Суханов, Виталий Викторович, 1947 – 8, 10, 21\*, 41, 48\*, 54\*, 56-58, 106, 130\*  
Сухова, Н.Г. – 82\*, 86\*  
Сушкин, Пётр Петрович, 1868-1928 – 117, 122  
Сьёренсен, Т. – 36, 61  
Сычевская, Евгения Константиновна – 25

## Т

Танг, М. – 81  
Таннери, Поль – 108\*  
Татаринов, Ю.Б. – 37\*  
Тахтаджян, Армен Леонович, 1910 – 44, 60, 87, 130, 133  
Терехина, А.Ю. – 41, 43  
Тёррил, У.Б. – 59\*  
Тикунов, В.С. – 33  
Тимирязев, Климент Аркадьевич, 1843-1920 – 70\*, 96\*  
Тимонин, Александр Константинович, 1958 – 21  
Тимофеев-Ресовский, Николай Владимирович – 65, 67, 78, 79, 86  
Тинеман, Август, 1882-1960 – 85  
Титов, И.А. – 86  
Тишков, Аркадий Александрович, 1950 – 10, 81  
Толмачёв, Александр Иннокентьевич, 1903-1979 – 20, 45, 53, 54, 56, 64, 114  
Торнтон, А. – 98\*  
Торсон, Гуннар, 1906 – 47  
Тревиранус, Готфрид Рейнхольд, 1776-1837 – 99\*  
Триантис, К. А. – 58\*  
Троль, Карл, 1899-1975 – 82\*, 86  
Трусов, Ю.П. – 66, 126\*  
Ту, Дж. – 43  
Тупикова, Наталья Владимировна, 1918 – 22, 23, 130  
Турман, Жюль – 18  
Тьёрве, Эвен – 59\*  
Тэнсли, Артур Джордж, 1871-1955 – 65, 82, 85, 87  
Тюрин Ю. Н. – 32  
Тюрюканов, Анатолий Никифорович, 1931 – 65, 66, 67, 77, 79, 80, 85, 86

## У

Уатт, К.Е. – 55  
Уголев, А.М. – 74, 77  
Удварди, Миклош Д. Ф., 1919 – 10, 63, 94, 101, 115, 126  
Удра, П.Ф. – 133  
Уиллиамс, У.Т. – 43  
Уилсон, Эдвард – 29, 56  
Уильям IV, 1765-1837, король Великобритании и Ирландии – 7  
Уильям Оккамский – 7  
Уиттекер, Роберт Хардинг, 1920 – 12, 45, 54  
Уоллес, Альфред, 1823-1913 – 22, 23, 62, 73, 90, 97, 125, 126, 128, 130  
Уотерхоуз, Джордж Роберт, 1810-1888 – 102  
Уотсон, Х., 1804-1881 – 56  
Уранов, А.А. – 57  
Урманцев, Ю.А. – 42  
Ушаков, Павел Владимирович, 1903 – 117  
Ушман, Г. – 114  
Уэвелл, Уильям, 1794-1866 – 92, 93  
Уэстон, П. – 95

## Ф

Фаварже, К. – 129, 186  
Фа-Сянь, IV-V вв. – 13  
Федотов, Павел Альфредович – 54, 119  
Федченко, Борис Алексеевич, 1872-1947 – 27\*, 46  
Феофраст (Геофраст), 372-287 до н.э. – 49, 114  
Ферхюльст, П. – 58  
Фехнер, Густав, 1801-1887 – 85



Фёдоров, Вадим Дмитриевич – 84  
Фёдоров, Евграф Степанович, 1853-1919 – 38  
Фёдоров, В.М. – 58, 66, 86  
Филатова, Зинаида Алексеевна, 1905 – 119, 120  
Фламарион, Камилл, 1842-1925 – 76\*  
Флёров, Александр Фёдорович, 1872-1960 – 27\*, 46  
Флоренский К.П. – 65\*, 74  
Форбс, Эдвард, 1815-1854 – 23, 24, 118  
Формозов, Александр Николаевич, 1899-1973 – 18  
Форстер, Йохан Рейнхольд, 1729-1798 – 18\*, 58, 128\*  
Франсе, Р. – 48  
Фридерихс, К. – 85, 114  
Фукунага, К. – 32\*

## Х

Хаин, В.Е. – 98\*  
Хайек, Август, 1871-1928 – 25\*  
Хайлов, К.М. – 66  
Хаксли, Томас Генри, 1825-1895 – 62\*  
Ханна, Д.К. – 43  
Харт, П. – 40  
Хартиган, Дж. А. – 40  
Хаскин, В.В. – 66  
Хатчинс, Луи, 1916- – 118  
Хенниг, Вилли, 1913-1976 – 6, 97  
Хозацкий, Л.И. – 50  
Холл, Д.Д. – 43  
Холодковский, Николай Александрович, 1858-1921 – 33  
Хорев, Б.С. – 17  
Хорева, М.Г. – 26  
Хохряков, А.П. – 52, 74  
Хьюм, Дэвид, 1711-1776 – 82  
Хюбнер (Гюбнер), Йоханн, 1668-1731 – 132\*

## Ц

Циммерманн, Эберхард Август Вильгельм фон, 1743-1815 – 51, 132  
Ципф, Джордж, 1902-1950 – 21, 31\*  
Цицерон, Марк Туллий, 106-43 до н.э. – 9  
Цойнер, Ф. – 108

## Ч

Чекановский, Й – 36, 61  
Чемберс, Роберт, 1802-1871 – 70\*  
Черешнев, Игорь Александрович, 1948 – 8, 97\*  
Чернов, Юрий Иванович, 1934 – 5, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 33, 35, 54, 79\*, 81, 85, 87, 113, 117  
Чернопруд, М.В. – 47  
Чернышев, Ф.Н. – 45  
Черных, В. В. – 21  
Чеснова, Л.В. – 17, 27, 80  
Численко, Леонид Леонидович, 1931 – 21

## Ш

Шафер, Владыслав – 59  
Шварц, Станислав Семёнович, 1919-1976 – 20, 67, 74, 86  
Шекспир, Уильям, 1564-1616 – 98  
Шелли, Перси Биш, 1792-1822 – 44  
Шеллинг, Фридрих Вильгельм, 1775-1854 – 85\*  
Шелфорд, В. – 19, 85, 87  
Шеляг-Сосонко, Юрий Романович, 1933 – 53\*, 59\*

Шенников, Александр Петрович, 1888-1962 – 52, 134  
Шёнфлис, А. – 38  
Шимкевич, Владимир Михайлович, 1858-1923 – 117\*  
Шимпер, Андреас, 1856-1901 – 51  
Шипунов, Ф.Я. – 67, 79  
Шмальгаузен, Иван Иванович, 1884-1963 – 66, 79  
Шмидт В.М. – 56, 59, 77\*, 80, 85  
Шмидт, Петр Юльевич, 1872-1949 – 22  
Шмитхюзен, Йосеф – 51, 52, 60, 128\*  
Шнелль, Раймонд – 129  
Шопф, Т. – 108  
Шорыгин, А.А. – 48  
Шрейдер, Юлий Анатольевич – 12, 16  
Шрёдингер, Эрвин, 1887-1961 – 66  
Шрётер, К. – 111\*  
Штегман, Борис Константинович – 23, 34, 59  
Штернберг, Каспар, 1761-1838 – 101

## Э

Эверсман, Эдуард Александрович, 1794-1860 – 5  
Эджергон, Ф. – 101  
Экзарьянц, В.Н. – 66  
Элленберг., Хайнц – 52\*  
Элтон, Чарлз – 85  
Энгельгардт, М. А. – 91  
Энгельс, Фридрих, 1820-1895 – 68\*  
Энглер, А., 1844-1930 – 24  
Эпикур, 341-270 до н.э. – 15  
Эренберг, Христиан-Готфрид, – 73  
Эшер, Мауриц – 53  
Эшби, У.Р. – 44

## Ю

Юдин, Эрик Григорьевич, 1930-1976 – 5  
Юрцев, Борис Александрович, 1932 – 20, 25, 36, 47, 54, 55, 59  
Юсуфов, Абдулмалик Гасамутдинович – 86

## Я

Яблоков, Алексей Владимирович, 1933 – 78, 86  
Яншин, Александр Леонидович, 1911 – 65\*  
Яншина, Ф. Т. – 68  
Ярвекюльг, А. – 25\*  
Ярошенко, Павел Дионисьевич, 1906 – 113\*, 116

## А

Abbott, I. – 46  
Abegg, C. – 124  
Abramenko, B. – 47  
Adams, Charles Christopher, 1873-1955 – 29, 96  
Adey, W.H. – 126\*  
Adickes, Erich, 1866-1928 – 16  
Agassiz, Louis, 1807-1873 – 20, 96\*  
Alexeev, V.V. – 35  
Allee, Warder Clyde, 1885-1955 – 27  
Allen, T. F. H. – 37, 65\*  
Anderson, Jonathan Michael, 1943 – 19\*  
Andrewartha, Herbert George, 1907 – 116\*  
Arambourg, C. – 124  
Arbogast, Brian S. – 6  
Archibald, E.E.A. – 57

Ariosto, Ludowico, 1471-1533 – 93  
Arltdt, Theodor – 22  
Armitage, R.P. – 32  
Arrhenius, Olof, 1896-1977 – 56, 58  
Arrhenius, Svante, 1859-1927 – 70  
Aufmesser, M. – 114  
Avise, John C. – 124  
Axelrod Daniel I., 1910-1998 – 95, 110

## B

Backer, E. – 31  
Backman G. – 113\*  
Baer, Karl Ernst (Maximovich), 1792-1876 – 51  
Bailey, E. B. – 81, 90  
Bailey, Robert G., 1939 - 121  
Baldwin, S. A. – 91  
Ball, I. R. – 5, 97, 114  
Balogh, J. – 85  
Bănărescu, Petru – 10, 25, 63, 99, 124, 132  
Bates, Henry Walter, 1825-1892 – 130  
Bendmann, A. – 67  
Berggren, W.A. – 112  
Bergmann, G. – 16  
Bernal, John Desmond, 1901 - 67  
Bernardi, G. – 129  
Berry, R.J. – 113  
Bertalanffy, Ludwig von, 1901-1972.- 18, 20, 45\*, 66  
Bertrand, G. – 53\*, 87  
Beschel, R.E. – 53  
Birch, L. C. – 116\*  
Birks, H.J.B. – 15\*, 17, 32, 133  
Blondel, Jacques – 10, 44, 123  
Bobkov, Andrey A. – 128  
Boesen, Gudmund - 12  
Bolles, E. B. – 91  
Boltovskoy, Esteban – 110  
Bonney, T. G. – 90  
Bonpland, Aimé, 1773-1858 – 49\*  
Bormann, F.H. – 86  
Bosanquet, S. R. – 70\*  
Botting, Douglas – 49  
Boudouresque, Ch.-F. – 47  
Bowers, Michael A. – 47, 63  
Boyajian G. – 111  
Braun-Blanquet, Josias, 1884 – 24, 51  
Brian, M.V. – 57  
Briggs, John C. – 8, 14, 63, 97, 99, 124, 125, 128\*, 133  
Brockmann-Jerosch, Marie Charlotte, 1977 – 24  
Brongniart, Adolphe Theodor, 1801-1876 – 101, 103  
Brooks, Daniel R. – 6, 113  
Brown, Dwight - 10  
Brown H.C. – 66  
Brown, James H. – 14, 29, 56\*, 57, 63, 66, 133  
Brown, Robert, 1773-1858 – 149\*, 169  
Brown W.L. jr. – 124  
Bruhns, K. – 49  
Brundin, Lars Zakarias, 1907 – 10, 97  
Buch, Leopold von, 1774-1853 – 124  
Buffon, Georges-Louis Leclerc de, 1707-1788 – 20, 96, 100, 101, 103\*, 132  
Buzas, M.A. - 109

## C

Cain, Arthur James – 114, 124  
Cain, Stanley Adair, 1902-1995 – 97  
Camardi, G. – 91  
Candolle, Alphonse Louis Pierre Pyramus de, 1806-1893 – 12, 13, 20, 22-24, 56, 101, 120, 126, 129, 130, 132  
Candolle, Augustin Pyramus de, 1778-1841 – 32\*, 46, 49\*, 100, 101, 114, 129, 130  
Carlquist, S. – 99  
Carter R.N. – 115\*  
Caspers, H. – 48  
Cecca, F. – 130  
Cerchio, S. – 116\*  
Chambers, Robert, 1802-1871 – 70\*  
Chan, K.M.A. – 124  
Chang, Kuo-Chen - 10  
Chen, P.-ji – 109  
Chevalier, A. – 133  
Chikatunov, V.I. – 181  
Chodorowski, A. – 29  
Chukatunov, V.I. – 124  
Christ, Hermann, 1833-? - 125  
Christiansen, F.B. – 27  
Cicha, J. – 109  
Clayton, K.M. – 10  
Clements, Frederic Edward, 1874-1952 – 19, 46, 52, 59, 82  
Coan, Eugene V., 1943 – 8  
Cohen, C. – 91  
Coker, P. – 32  
Coleman, W. – 51, 90  
Connell, J.H. – 58  
Connor, Edward F. – 35, 47, 56, 58, 63, 123\*  
Constantinescu, P. – 31  
Cooper, W.S. – 46\*  
Cox, Christopher Barry, 1931 – 10, 113  
Craw, Robin C. – 10, 95, 97, 98, 99  
Crick, Francis, 1916 - 70  
Crisci, Jorge V. – 6, 97, 114, 123  
Croizat (-Chaley), León, 1894-1982 – 97-99  
Crovello, Theodore J. – 15\*, 32, 85  
Crowley, J. L. – 71  
Cuénot, L. – 133  
Culver, S.J. – 109  
Currie, D.J. – 58  
Cuvier, Georges, 1769-1832 – 62\*, 103

## D

Dahl, Friedrich – 27, 85, 86  
Dana, James Dwight, 1813-1895 – 118  
Dansereau, Pierre M. – 10  
Dante, Alighieri, 1265-1321 – 90\*  
Darling J.D. – 116\*  
Darlington, Philip Jackson, jr., 1904-1983 – 7, 10, 59, 90, 94, 97, 111, 126, 133  
Darwin, Charles, 1809-1882 – 7, 18, 28, 46, 66, 90, 95\*, 98, 103, 117\*

Dasman, R. F. – 126  
Davies, John L. – 10, 113  
De Beer, G. – 98, 99  
Deshayes, Gérard Paul – 104  
Diamond, J.M. – 46  
Dice, Lee Raymond, 1887-1977 – 120  
Diels, Ludvig, 1874-1945 – 51  
Dobzhansky, Theodosius Grigorievich, 1900-1975 – 45  
Döderlein, Ludwig Heinrich Philipp, 1855-1936 – 63  
Dolan, R. – 60,  
Donita, N. – 10, 113  
Dragomirescu L. – 124  
Drude, Oscar, 1852-1933 – 18, 51, 59, 128  
Duckworth J.C. – 52\*  
Duda, R. O. – 40  
Duek, J.L. – 109  
Duran B. S. – 31  
Durden Ch. J. – 60, 130  
Durham, J. W. – 110  
Duvigneaud, Paul – 81

## E

Ebach, Malte C. – 6  
Eck, S. – 18  
Eckert, S.E. – 124  
Egerton, F.N. – 101  
Ekman, Sven, 1876-1964 – 96, 124, 128\*  
Eldredge, N. – 108  
Ellenberg., Heinz – 52\*, 134  
Elton, Charles Sutherland – 85  
Emiliani, C – 109  
Endler, John A. – 10, 113  
Engler, Heinrich Gustav Adolph, 1844-1930 - 24  
Evans, F.C. – 85  
Everitt, B. S. – 31  
Eyre, S.R. – 81

## F

Fabricius, Johann Christian, 1745-1808 – 130  
Fa-hsien, IV-V . – 13  
Faith, Daniel P. – 31, 43  
Fauchoux, Marie-Thérèse – 8  
Favarger, C. – 129  
Fechner, Gustav Theodor, 1801-1887 – 85\*  
Feldmann, R.M. – 24  
Fenchel, T. – 27  
Feoli, E. – 32  
Fisher, Ronald A., 1890-1962 – 57, 58  
Flahault, C. M. H – 27\*  
Fleischaker, G.R. – 67  
Flynn, L.J. – 110  
Forbes, Edward, 1815-1854 – 23, 24, 96, 118, 122, 132  
Forster, Johann Reinhold, 1729-1798 – 18\*, 58, 128\*  
Fosberg, F.R. – 113  
Francé, R.H. – 48  
Frenkel, R.E. – 32  
Friederichs, K. – 82\*, 85, 114

## G

Gadow, H. F. – 90  
Gallois, L. L. J. – 49  
Gams, H. – 27\*, 116  
Ganis, P. – 32  
Gauch, Hugh G., 1942 – 17  
Gavrillets, S. – 124  
Ghiselin, Michael T. – 10, 17, 20, 90, 113  
Gibson, Arthur C. – 14, 20, 63, 133  
Gilbert, F. S. – 57  
Giller, P. S. – 45  
Gilmour, J.S.L. – 105  
Gittenberger, E. – 97  
Glazier, D.S. – 124  
Gleason, H.A. – 45, 56  
Goethe, Johann Wolfgang von, 1749-1832.- 33\*, 48, 49, 90  
Golikov, Alexander N, 1931 – 10, 23  
Golley, F.B. – 82  
Goodall, D.W. – 56  
Gould, S. J. – 90, 108  
Graebner, Karl Otto Robert Peter Paul, 1871-1933 – 51  
Grant, P.R. – 63  
Grant, W.S. – 124  
Gray, R. – 97, 99, 113, 122  
Gregor, J.W. – 105  
Grehan, J. R. – 97, 99, 125\*  
Greig-Smith, Peter – 56  
Grisebach, Heinrich Rudolf August, 1814-1879 – 19, 50, 51  
Guerriat, H. – 62

## H

Haeckel, Ernst, 1834-1910 – 15\*, 19, 20, 28, 32\*, 44\*, 50, 52\*, 60\*, 113, 114, 132  
Hagmeier E.M. – 60  
Hall, C.A. – 60, 118  
Hallam, A. – 91  
Halloway, J.D. – 126  
Hansen, T.A. – 110  
Hanski, I. – 63  
Harrison, C.M. – 32  
Hart, P.E. – 40  
Hayden, B.P – 60  
Hayek, August, 1871-1928 – 25\*  
Haynes-Young R. – 45  
He, F. – 57  
Heberer, G. – 28  
Heilprin, Angelo, 1853-1907 – 96  
Heinze, M. – 7  
Hengeveld, Rob – 10, 113  
Hennig, Willi, 1913-1976 – 6, 97, 110  
Heron, A.C. – 107  
Herzog, Theodor Carl Julius, 1880-1961 – 125  
Hesse, Richard, 1868-1944 – 19, 27, 51\*, 75\*, 120, 121, 124  
Hettner, Alfred, 1859-1941. – 80, 122  
Higurashi, T. – 106  
Hill, A.R. – 81

Hoff, Karl Ernst Adolf von, 1771-1837 – 93\*  
Hoffman, A. – 109, 110  
Hofsten, N. von – 44, 99  
Holdridge, Leslie Rensselaer, 1907 - 19  
Holling, C.S. – 47  
Holub, J. – 129\*  
Hommeyer, H.G. – 86\*  
Hooker, Joseph Dalton, 1817-1911 – 90  
Howard, Luke, 1772-1864 – 33\*  
Hübner, Johann, 1668-1731 – 132\*  
Huheey, J.E. – 130\*  
Hultén, Eric, 1894-1981 – 128  
Humboldt, Alexander von, 1769-1859 – 49, 50, 52\*, 56,  
72, 73, 75\*, 80, 122  
Hume, David, 1711-1776 – 82\*  
Humphries, Christopher J. – 6, 97  
Hutchins, L.W. – 118  
Hutchinson G.E. – 63  
Huxley, Thomas Henry, 1825-1895 – 62\*

## I

Illies, Joachim, 1925 – 10, 61, 113  
Illiger, Johann Karl Wilhelm - 99  
Inglis, W. Grant – 31, 43

## J

Jablonski, David – 110  
Jäger, G. – 27\*  
Janvier, P. – 99  
Jackson, J.B.S. – 109  
Jardine, N. – 126  
Järvinen, O. – 46, 113  
Jirasek, V. – 129\*  
Johnson, D.A. – 95  
Johnson, R.K. - 10  
Jokimäki, J. – 47  
Jones, R. L. – 6, 47, 113, 133  
Jong, R. de – 23  
Juhász-Nagy, P – 18

## K

Kafanov, Alexander I. – 20, 34, 35, 43, 55, 59, 60, 61,  
91, 124, 127, 130\*  
Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L. – 47  
Kaminski, Willy – 16  
Kant, Immanuel, 1724-1804 – 16, 23, 103\*  
Kauffman, E.G. – 109, 110  
Kawersniew, Affanasey, ?-после 1813 – 124  
Kenagy, G. J. - 6  
Kennedy, W.J. – 110  
Kent, M – 32  
Kerner von Marilaun, Anton, 1831-1898 - 51  
Kier, P.M. – 110  
Kinch, M.P. – 91, 96\*  
King, A.W. – 79  
Klaver, J. M. I. – 91  
Kobayashi, S. – 57  
Koch, C.F. – 109

Koizumi, I. – 112  
Kölmel, Reinhard – 27  
Köppen, Wladimir Peter, 1846-1940 – 98  
Krumbein, W.E. – 68, 79, 80  
Kuhn, Thomas Samuel, 1922 - 6  
Kühnelt, W. – 48  
Kuntze, J. E. – 85  
Kurtén, B. – 110

## L

Lack, David Lambert – 7, 63  
Ladiges, P. Y. – 6  
La Greca, Marcello – 10  
Lamarck, Jean Baptiste Antoine Pierre de, 1744-1829 –  
74, 92, 103  
Langdon, K. R. – 5  
Lasserre, P. – 91  
Latreille, P.-A. – 102  
Lattin, Gustaf de – 15, 23, 25, 88\*, 132, 133\*  
Lavater, Johann Caspar, 1741-1891 – 48  
Lawrence, E. J. – 79  
Lecomte Du Noüy, P. – 113\*  
Legée, Georgetta – 12  
Legendre, Louis, 1945 – 11  
Legendre, P. – 57  
Lemée, G. – 95, 115  
Leslie, R.W. – 124  
Lethiers, F. – 110  
Levin, Simon A. – 47  
Levinton, J.S. – 111\*  
Levit, George S. – 68, 79, 80  
Likens, G.E. – 86  
Lindeman R.L – 85  
Lindroth, A. – 48  
Lindroth, C.H. – 110  
Linnaeus (Linné), Carl, 1707-1778 – 18, 20, 44, 96, 101  
Llorente, J. – 97  
Lodge, David M. – 24  
Lomolino, Mark V. – 14, 35, 56, 56\*, 57  
Long, G. – 53\*  
Longhurst, Alan R. – 119  
Loope, Lloyd – 24  
Lorenz, J. R. – 27\*  
Lovelock, J.E. – 79  
Lovén, S. – 115\*  
Lutz, T. – 111  
Lydekker, Richard – 22, 128  
Lyell, Charles, 1797-1875 – 23, 90-96, 100-107  
Lyons, S.K. – 35, 57

## M

MacArthur, Robert H – 29, 45, 46, 56, 58, 63, 113, 116  
Macfadyen, Amyan – 6, 81\*  
Manceñido, M. – 19  
Marcus, L.F. – 60  
Margalef, Ramón – 12\*, 31, 58, 59  
Martinell, J. – 110  
Matthew, W.D. – 96, 111  
Maurer, Brian A. – 47

May, R.M. – 56\*, 58  
Mayr, Ernst, 1904 – 90, 97, 103, 109, 123, 124  
McCoy E.D. – 35, 56, 58  
McDowall, R.M. – 10  
McGuinness, K.A. – 56  
McIntosh, R. – 45, 64  
McLennan, Deborah A. – 6  
McShea, D.W. – 111  
Meadows, M. E. – 6, 88  
Meinong, Alexius, 1853-1920 – 16  
Merriam, Clinton Hart, 1855-1942 – 18\*, 85, 87, 118  
Meyer, R.J. – 38  
Meyer-Abich, Adolf, 1893-1971 – 20, 69\*  
Middendorff Alexander Th. (Александр  
Фёдорович), 1815-1894 – 116  
Miller, R.R. – 110  
Miller, W. – 91\*  
Millhauser, M. – 70\*  
Möbius, Karl August, 1825-1908 – 27, 28, 46, 52, 85  
Monmonier, M.S. – 60  
Monod, J. – 58  
Moody, Raymond A. – 17\*  
Moore, B.R. – 124  
Moore, Peter D. – 10, 113  
Morrone, J.J. – 120\*  
Morse, John C. - 10  
Mueller-Dombois, Dieter, 1925 – 24, 52\*  
Müller, Gerhard H. – 9, 75  
Müller-Hohensteln, K. – 87  
Munroe, E.G. – 56\*  
Murphy, Patrick, 1782-1847 – 51  
Murray, John, 1841-1914 – 76\*  
Myers, J. S. – 71

## N

Neef, E. – 86\*  
Neill, Wilfred T. – 10  
Nekola, J. C. – 47  
Nelson, Gareth J. – 6, 10, 91, 96\*, 97, 98\*, 103, 114,  
129  
Newman W.A. – 120\*  
Nicol, David – 109  
Nigrini, C.A. – 95  
Nishio, M. – 37\*  
Novikoff, Alex Benjamin, 1913-1987 – 66

## O

Odell P. L. – 31  
Odum, Eugene Pleasants, 1913 – 66, 77  
Odum, H.T. – 58, 85  
Ogasawara, Kenshiro, 1947 – 8  
O'Neill R.V. – 65\*  
Orbigny, Alcide Dessalines d', 1802-1857 – 103\*  
Ortmann, Arnold Edward, 1863-1927 – 118

## P

Page, R. D. M. – 97, 145  
Paine R.T. – 58, 85

Pallas, Peter Simon, 1741-1811 – 31  
Palmer, A.R. – 130  
Palmgren, A. – 54, 56  
Palmgren, P. – 27, 54  
Pantell, Richard H., 1927 – 67  
Parenti, Lynne R. – 6, 97  
Patten, B.C. – 85  
Patterson, Colin – 10, 99, 130\*  
Peden A.E. – 60  
Peters, J.A. – 32  
Petersen, C.G.J. – 30, 48  
Petuch, E.J. – 24  
Phillips, J. – 19  
Pianka, Eric R. – 123  
Pielou, E. C., 1924 – 32, 47, 57, 60, 123\*  
Pierrou, U. – 80  
Pignatti, S. – 114  
Piskford, M. – 110  
Piveteau, J. – 20  
Platnick, Norman I. – 6, 98\*  
Popper, Karl Raimund, 1902 – 45\*, 97  
Poynton, J.C. – 113  
Preston, Frank W., 1896-1989 – 34, 35, 56  
Prince S.D. – 115\*  
Prothero, J. – 57

## R

Ramakers, G. – 49  
Ranta E. – 113  
Ratkowsky, D. A. – 58  
Ratzel, Friedrich, 1844-1904 – 9, 13, 73\*, 75  
Raunkiaer, Christen Christiansen, 1860-1938 - 51  
Raup, David M. – 108, 109, 110, 161\*, 162  
Raušer, Jaroslav – 133  
Regelmann, J.-P. – 66  
Reinig, William Frederick, 1904 – 23  
Remane, A. – 48  
Renous, S. – 97  
Rensch, Bernhard, 1900 – 108, 110  
Richardson, R.A. – 90, 91  
Richthofen, Ferdinand Paul Wilhelm von., 1833-1905 -  
75  
Rickards, R.B. – 110  
Rikli, Martin Albert, 1868-? – 129  
Ritter, Carl – 86  
Rohlf, F.J. – 32  
Root, R.B. – 52  
Rosa, Daniele, 1857 – 98  
Rosenzweig, M.L. – 57, 109, 124  
Rotramel, George L. – 47  
Rudwick, M. J. S. – 91  
Rumney, George Richard, 1914 – 84  
Ruse, Michael – 20, 45\*, 67, 94\*  
Rüttimeyer, Ludwig – 22

## S

Schimper, Andreas Franz Wilhelm, 1856-1901 – 51  
Schmithüsen, Josef – 12, 51, 52, 60, 128\*  
Schneider, Gertrud – 111

Schneider-Carius, K. – 49  
 Schnell, Raymond – 10, 129  
 Schoederer, José H. – 56  
 Schopf, T.J.M. – 108  
 Schouw, Joakim Frederik, 1789-1852 – 56, 96, 99, 122, 129, 130, 132  
 Schrödinger, Erwin, 1887-1961 – 66  
 Schröter, C. – 27\*, 111\*  
 Schuster, R.M. – 109  
 Sclater, Philip Lutley, 1829-1913 – 102, 125, 126  
 Sclater, William Lutley – 125, 126  
 Seberg, O. – 98\*, 99  
 Seddon, Brian Abell – 10  
 Semple, Ellen Churchill, 1863-1932 – 9  
 Setchell W.A. – 118  
 Shelford, V.E. – 19, 85, 87, 118  
 Shishikura, F. – 109  
 Siegmar-Walter, Breckle – 77  
 Signor, Ph.W. III – 109  
 Simberloff, Daniel – 46, 62, 94, 113, 115  
 Simmons, Ian Gordon, 1937 – 81  
 Simpson, George Gaylord, 1902-1984 – 23, 36\*, 93, 95, 97, 99, 110, 124\*  
 Smarda, Jan – 133  
 Smith, Ch. H. – 97, 99, 123  
 Smuts, Jan Christiaan, 1870-1950 – 116\*  
 Sneath, Peter Henry Andrews – 32, 55  
 Sober, Elliot – 17  
 Sokal, Robert R. – 32, 55  
 Spoel, S. van der – 10  
 Sprangers, J.T.C. – 52  
 Springer, V.G. – 6  
 Stanley, S.M. – 109, 111  
 Starr, Thomas B. – 37, 65\*  
 Stearns, S.C. – 109  
 Stebbins, G.L. – 109, 110  
 Steneck, R.S. – 126  
 Sterling, K.B. – 87\*  
 Sternberg, Caspar Marie, 1761-1838 – 101  
 Stoddart, D.R. – 81, 97, 99, 111\*  
 Stults, C.D. – 60  
 Suess, Eduard, 1885-1909 – 77  
 Sukhanov, Vitaly V., 1947 – 130\*  
 Szafer, Wladyslaw – 59  
 Szubzda-Studencka, B. – 109

## T

Tansley, Arthur George, 1871-1955 – 81, 82, 85, 87  
 Tauti, M. – 106  
 Taylor J.A. – 10  
 Teichert, C. – 108  
 Termier, G. – 108\*  
 Termier, H. – 108\*  
 Thienemann, August F., 1882-1960 – 27, 85  
 Thierry B. – 124  
 Thiselton-Dyer, W.T. – 133  
 Thomsen, M. – 119  
 Thornton I.W.B. – 98\*  
 Thorson, Gunnar, 1906 – 13, 47  
 Thurmann, Jules – 18

Tivy, Joy – 81  
 Tjørve, Even – 56, 58, 59\*  
 Trepl, L. – 52\*  
 Treviranus, Gottfried Reinhold, 1776-1837 – 99\*  
 Triantis, K.A. – 58\*  
 Troll, Carl, 1899-1975 – 19, 82\*, 84, 86  
 Trouessart, È. L. – 96  
 Trudgill, Stephen – 5  
 Tsvetkova, Nina, 1932 – 33  
 Turner, M.G. – 60  
 Turrill, William B., 1890-1961 – 59, 60  
 Tzvetkova, Nina L. – 23

## U

Udvardy, Miklos D. F., 1919 – 10, 18, 63, 94, 97, 101, 113, 115, 125, 126, 127, 132  
 Ueberweg, F. – 7  
 Uvarov, B.P. – 59

## V

Vadas, R.L. – 58  
 Valentine, James W. – 60, 109  
 Vandermeer, J.H. – 60  
 Van Valen, L. – 108-110  
 Van Veller, Marco G.P. – 6  
 Varga, Zoltan – 10, 23  
 Vermeij, Geerat J. – 111  
 Vernadsky, Vladimir Ivanovich, 1863-1945 – 75  
 Vilenkin, Boris Y. – 124  
 Volvenko, Igor V., 1963 – 34, 43, 60, 61  
 Voous, K.H. – 23  
 Vuilleumier, F. – 10

## W

Wagner, Moritz, 1813-1887 – 124  
 Wallace Alfred Russel, 1823-1913 – 22, 23, 62, 90, 96, 97, 115, 125, 126, 128, 130, 132  
 Walter, Heinrich, 1898 – 77, 87  
 Walther, Johannes, 1860-1937 – 29, 50, 52\*, 87, 92  
 Ward, J.H. – 35  
 Wasmund, E. – 85  
 Warming, Johannes Eugenius Bülow, 1841-1924 – 51  
 Waterhouse, George Robert, 1810-1888 – 102  
 Watson, Hewett Cottrell, 1804-1881 – 56  
 Watt, K.E.F. – 55  
 Watts, David, 1935 – 10, 81  
 Webber, P.J. – 53  
 Wegener, Alfred, 1880-1930 – 98  
 Weiner, J. – 45\*  
 Weiser, M. D. – 57  
 Welzen, Peter C. van - 6  
 Wergler, M.J.A. – 52  
 West, D. C. – 44  
 Westermann, G.E.G. – 130  
 Weston, P. – 95  
 Whewell, W. – 92, 93  
 Whitcomb, N. J. – 91\*  
 White, David F. jr. – 10  
 White, P. S. – 47

Whittaker, Robert Harding, 1920 – 12, 17, 45, 48\*, 54,  
59\*  
Whittaker, R. J. – 47  
Wildenow, Karl Ludwig, 1765-1812 – 49, 96, 122  
Wiley, E.O. – 6  
Wilkinson, David M. – 6, 91  
Williams, C.B. - 58  
Williams, David M. – 6  
Williams, W.T. – 31  
Williamson, Mark – 57  
Willig, M.R. – 35, 57  
Willis, John Christopher, 1868-1958 - 98  
Wilson D.E. – 60  
Wilson, Edward O. – 29, 56, 58, 107, 116  
Wilson, L. G. – 90, 100\*

Winde, Rudolf – 111  
Winfree, A.T. – 113\*  
Wohlgemuth, T. – 60  
Woodger, J. H. – 28  
Wool, D. – 91

## **Z**

Zensmeister, W.J. – 24  
Zeuner, F.E. – 108  
Zimmerman, E.C. – 109  
Zimmermann, Eberhard August Wilhelm von, 1743-  
1815 – 99, 130, 132  
Zirnstein, G. – 22, 91  
Ziv, Y. – 57

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Звездочкой обозначены понятия и термины, приводимые в подстрочных примечаниях.

### А

- Аксиоматика – 6, 66
  - Актуализм – 50, 92-95, 112
  - Анализ
    - кластерный – 31-43
    - мер включения – 36
    - траекторий – 97\*,
  - трендовый – 60
  - Аналогия биогеографическая – 120
  - Антобий – 48
  - Антропогеография – 9
  - Апобиосфера – 77
  - Ареал – 18
    - дизъюнктивный – 115
    - дисперсный – 115\*
    - потенциальный – 115\*
    - фактический – 115\*
  - Ареала
    - кружево – 115, 116
    - топография – 115
  - Архитектоника – 32\*
  - Асинперата – 59, 60
  - Аспект географический – 53\*
  - Ассоциация растительная – 53, 81
  - Аутэкология – 27\*
  - Афотобиосфера – 77
  - Аэробий – 48
- ### Б
- Бентос – 52\*
  - Берингийская подобласть – 32
  - Биогеосфера – 77
  - Биогеографии аспекты – 13
  - «Биогеография биогеографов» – 12
  - Биогеография:
    - биотическая – 15, 18, 21, 22, 24, 26, 42
    - биогенетическая – 113\*
    - биоценотическая – 15, 18
    - викариантная – 6, 7\*, 31, 95, 97
    - в системе наук – 5, 15
    - дисперсионная – 95, 97, 99
    - жизненных форм – 75\*
    - историческая – 94, 95, 113, 114
    - кладистская – 97, 99
    - ландшафтно-биономическая – 19, 50, 51, 52
    - микробная – 116
    - морская – 13
    - общая – 9, 10, 12
    - «синтетическая» – 81
    - «типологическая» – 30
    - топологическая – 116
    - фауногенетическая – 113\*
    - флорогенетическая – 113\*
    - экологическая – 52\*, 113, 114, 117
    - экосистем – 81, 114
  - «Биогеографический метод познания событий недавнего прошлого» – 17
  - Биогеосфера – 77, 78
  - Биогеоценоз – 86, 87, 88, 114
  - Биогеоценотический покров Земли – 77,
  - Биогидроценоз – 87\*
  - Биокалимма – 77
  - Биокожное естественное тело – 79

- Биом – 19, 26, 81, 83, 85, 87
- Биомера – 189
- Биономия – 50
- Биопоз – 71
- Биос – 80
- Биостром(а) – 17, 67, 77, 81
- Биосфера – 17, 65, 66, 67, 68, 74-81, 88
- Биосферный организации – 66, 78, 79
- Биосферология – 66
- Биота – 6, 18, 20, 27, 80
  - конкретная – 54
- Биотика – 80
- Биоты как генезисные системы – 20
- Биотоп – 61, 85, 86, 87, 114
- Биофилота – 18
- Биохора – 15\*, 19, 27, 34\*, 88, 87\*
- Биохорема – 19
- Биохорологические подразделения – 65
- Биоценоз – 18\*, 27-29, 46, 52, 67, 81, 85-87
  - петерсенов – 116
- Биоценология – 27\*
- Биоцикл – 52\*
- Ботаническая география – 18
- Бриобий – 48
- Бритва Оккама – 7

### В

- Вагильность – 63
- Вид
  - пограничный – 63
- Видовая структура сообществ – 48\*, 54
- Видовое богатство – 35, 61
- Витасфера – 77
- Внетропическое персистирование – 111
- Водная масса – 86
- Время
  - «эволюционное» – 62, 94, 115
  - «экологическое» – 62, 94, 115
- Выдел – 60\*
  - минимальный – 60\*
  - элементарный – 60\*
- Вымирание
  - катастрофическое – 108\*
  - фоновое – 103

### Г

- Гайя – 79
- Геобий – 48
- Геобиосфера – 77
- Географическая оболочка – 66, 80, 88
- География
  - зоологическая – 116
  - растительности – 49, 51
  - растений – 18
  - экологическая – 52\*, 116
- Геоэкология – 18
- Геом – 85
- Геомер – 88
- Геомерида – 17, 29, 44, 77, 80, 81, 89
- Геометрическая прогрессия размножения – 73
- Геосистема – 84, 85\*, 88, 89
- Геофера – 76
- Геохора – 78, 88



Геоэкологическая зона — 87  
Геоэкология — 19, 66, 84, 85  
Геоэлемент — 25\*  
Герпетобий — 48  
Гетеротопность биот — 23  
Гетерохронность биот — 23, 24, 106  
Гештальт — 53\*  
Гёделя теорема — 10\*  
Гильдия — 52  
Гипотеза  
    монобореальных реликтов — 111\*  
    пассивного сбора — 58  
    промежуточного нарушения — 58  
    разнообразия биотопов — 58  
Глобальная экология — 66  
Глобальное биоразнообразие — 6  
Голоцен — 82\*  
Гомология биогеографическая — 120  
Граница биотическая — 59-63, 102  
    ривалитатная — 62  
Граф ориентированный — 36  
Гумосфера — 77

## Д

Дендрограмма — 31, 40, 41  
Диверсификация ниш — 46  
Дизъюнкция ареала — 134  
Дискретность геомериды — 44-64  
Дискретность глобальной биоты — 99-103,  
Дифференциация и интеграция науки — 6  
Длительность существования видов — 103-112  
    зависимость от температуры — 106

## Е

Единица операциональная — 50, 55

## Ж

Живое вещество — 68-74  
Живое вещество однородное — 69  
Животный мир — 18  
Жизненная зона — 19, 85, 87  
Жизненная форма — 22\*, 48, 50, 51, 52, 63  
Жизненное пространство — 75

## З

Закон  
    Бюффона — 99-103, 112, 128  
    цельности площади распространения — 115\*  
Знание научное — 11  
Зона жизненная — 130  
Зональность  
    вертикальная — 117  
    широтная — 117  
    циркумконтинентальная — 117  
Зональность — 117  
Зоота — 15  
Зоохория — 33  
Зооценоз — 29

## И

Иерархия — 37-43  
Иерархические уровни геохор — 115  
«Извечность жизни» — 69, 70, 71  
Изометобаза — 130\*  
Изопора — 25  
Историческая свита растительности — 23

## К

Классификация — 32  
Классификация биогеографическая — 31-43  
Кластерный анализ — 31-43  
Климакс — 83  
Коареал — 59  
Комплекс  
    биологический — 184  
    биотический — 22, 23, 25, 27, 34\*, 61, 62  
    фаунистический — 22, 23, 25, 62  
    флористический — 22  
Конкуренция диффузная — 46  
Консенсус биогеографический — 44  
Континуальность геомериды — 44-64  
Концепция  
    «прерывистого равновесия» — 108  
    фитоценоза полимодельная — 45\*  
Коэффициент  
    изменения фауны — 60  
    падения флоры — 60  
Креационизм — 93  
Кривая «виды-площадь» — 55, 56-59, 61

## Л

Ландшафт — 53\*, 86-88, 117\*  
Линия флористическая — 59  
Линия Уоллеса — 62

## М

Макроэкология — 66  
Масштаб пространственно-временной — 59, 61, 62,  
    64, 94, 115  
    биогеографический — 61, 64, 94, 115, 117  
Мегабиосфера — 77  
Мегахора — 61, 92, 149  
Мерон — 33  
Мерономия — 32  
Мероценоз — 116  
Местонахождение — 100, 101, 114, 115  
Метабиосфера — 77  
Метод  
    актуалистический — 50, 92-95, 112  
    «биогеографических координат» — 25  
    биотических разрезов — 60  
    изотерм — 52\*  
    конечных точек — 60  
    конкретных флор — 53, 54  
    наложения ареалов — 60  
    «онтологический» — 50, 92  
    оценки сопряженности линейных ареалов — 60  
    Престона — 34, 35, 36  
    типизации ареалов — 60  
    фаунистических центров — 23  
    флористико-фаунистический — 13  
    физиономический — 12, 48-53, 64  
Методологические проблемы биогеографии — 8-11  
Микроареалофит — 186\*  
Микрофитоценоз — 116  
Микрохора — 149  
Минимум-ареал — 54  
Множественность центров видообразования — 22,  
    91, 96  
Мобилизм — 98  
Морфотип — 52  
Мюллера число — 37\*, 38

## Н

Некросфера – 77  
Нектон – 52\*  
Необратимость эволюции – 93, 95  
Неоуниформизм – 93  
Нода (узел) – 47  
Номогенез – 117\*  
Ноосфера – 94\*

## О

Область  
Австралийская – 22, 62  
афотическая – 52\*  
Восточная – 32  
Голарктическая – 32  
диафанная – 52\*  
Индо-Малайская – 62  
Мадагаскарская – 22  
Неарктическая – 62  
Неотропическая – 22, 62  
Ориентальная – 62  
Палеарктическая – 62  
Северотихоокеанская – 22  
Эфиопская – 32, 62  
Объект науки – 15-17, 29  
Объект и предмет науки – 7, 16, 17, 29, 31, 51, 66  
Общая биогеография – 9  
Операционная единица – 34  
Операционная географическая единица – 86  
Ориентированный граф – 36  
«Оттесненных реликтов» теория – 24, 111\*

## П

Панбиогеография – 95, 97, 98  
Панбиосфера – 77  
Панспермия – 69  
Панхора – 86  
Парабиосфера – 77  
Парагенетические оболочки Земли – 77  
Парадигма – 6, 66, 67, 95  
Пацифида – 98, 99  
Пелосфера – 77  
Пирамида восприятия – 53\*  
Планктон – 52\*  
Пленка жизни – 75  
Площадь выявления флоры – 54, 56, 78, 80, 84  
Полибиом – 85  
Постулат непрерывности (континуальности)  
Лейбница-Богданова – 44  
Пояс гомойозойный – 173  
Правило  
Вернадского – 69\*  
Хатчинса – 173  
Предмет науки – 15-17, 29  
Предметная область биогеографии – 5  
Престона метод – 34, 35, 36  
Принцип  
Ле Шателье – 21\*  
приоритета – 16  
типизации ареалов – 169  
Провинциальность – 152  
Проход – 108\*  
Проценты лайтемы – 104, 108

## Р

Районирование  
«типологическое» – 30

Распределение Ципфа-Парето-Манделброта – 21, 31\*  
«Растекание» жизни – 73  
Растительность – 18, 26  
Реобиом – 85  
Ригидность ареала – 184

## С

«Ступение живого вещества» – 69  
Синперата – 59, 60, 61, 63, 64  
Синузия – 116  
Синэкология – 27\*  
Система  
генезисная – 21  
иерархическая – 37  
коррелятивная – 37  
параметрическая – 37  
периодическая химических элементов – 38  
скелетная – 37  
структурно-функциональная – 21  
сукцессионная – 27, 62  
функционально-энергетическая – 85  
централистская – 37  
Скорость передачи жизни – 73  
Сообщество – 27\*, 28  
Статистика прикладная – 31  
Стация – 100, 101, 114, 115  
Страта – 22  
Стратегия устойчивого развития – 6  
Строматолиты – 71

## Т

Таксономия – 32  
Таксон – 20  
Таксоны как генезисные системы – 20, 21  
Таксоцен – 29  
Тектология – 44, 45  
Теорема  
Гёделя – 10\*  
Ляпунова – 21\*  
отсчета Котельникова-Вудворда – 11  
Теория  
«островной биогеографии» – 56, 57, 116  
«оттесненных реликтов» – 35  
Территория буферная – 59  
Тип фауны – 22, 23, 59  
Теософия – 65\*  
Топогеосистема – 116  
Топография ботаническая – 101, 114  
Трофосфера – 77

## У

Узел (нода) – 67  
Ультраматрика – 40  
Униформизм – 93  
Уравнение Ферхюльста-Пёрла – 58  
Уровень организации – 67, 81  
Уровень организации живого – 67  
биогеоэкологический – 116, 117  
биостромный – 120  
биосферный – 67, 78, 79, 116, 117  
биоценологический – 80  
геомеридный – 120  
популяционно-ценотический – 67  
экосистемный – 67  
Уровень организации материи – 66, 98

## Ф

«Фальсифицируемость» гипотез – 45, 97

Фауна – 6, 18, 20, 26, 27

арбореальная – 60\*

конкретная – 54

ореотундровая – 60\*

эремиальная – 60\*

«Фаунистический круг» – 23

Фауна – 21, 22

Фация – 29, 87, 88\*

Физиономика – 70

Физиотоп – 86\*

Филлобий – 48

Фитогосфера – 77

Фитогехора – 86\*, 89

Фитострома – 77

Фитосфера – 77

Фитохорион – 60

Фитохора – 89

Фитохория – 33

Фитоценоз – 27, 29, 46, 52\*, 55, 87

как географическое явление – 52

континуалистская трактовка – 45

«организмистская» трактовка – 46, 66

физиономическая трактовка – 76

Фитоценомер – 52\*

Флора – 6, 18, 20, 26, 27

конкретная – 53, 54, 55, 56, 59

парциальная – 54, 55, 59

элементарная – 53\*

Флористический

градиент – 60

контраст – 60

Флорула – 21

Форма движения материи – 66

биологическая – 66

географическая – 66

геологическая – 66

Формация

геологическая – 94

растительная – 19

Фотобиосфера – 77

Фрактальность живого покрова – 47

Фратрия – 23, 131\*

## Х

Хорион – 59\*, 60\*

Хориономия – 60\*

Хорология – 113, 114

Хорон – 60\*

Хорономические принципы эволюции – 117\*

Хороплета – 60

Христианско-европейская традиция в науке – 13

## Ц

Центр происхождения – 95-99

## Ч

Число Мюллера – 37\*, 38

## Э

Эволюция

биосферы – 74

«повышающей комплексности» – 111

сетчатая (ретикулярная) – 45

Эдафон – 48

Экоклина – 59

Экология – 11\*, 50, 65, 114

географическая – 116

ландшафтная – 84

«Экология экологов» – 12

Экоморфа – 52

Экорегия – 19

Экосистема – 81-88, 114, 17\*

Экосфера – 77

Экотон – 59, 86

Экотоп – 86\*

Экотопология – 116\*

Элемент биоты

автохтонный – 24

аллохтонный – 24

биоморфический – 25\*

биотический – 22, 24

генетический – 25\*

географический – 24, 25, 26

зонально-географический – 117

исторический – 25\*

миграционный – 25\*

синтопический – 59

ценологический – 25\*

экологический – 25\*

Элемент биотический – 22

Элемент живого вещества – 71

Эндемичность – 128-130

Эпигенема – 77, 80

Эпигосфера – 77

Эпионтология – 95

Этология – 50

## Я

«Ядро ареалов» – 23

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	5
<i>Глава 1. О методологии общей биогеографии .....</i>	<i>9</i>
1.1. Что такое «общая биогеография»? .....	9
1.2. Для чего биогеографии нужна методология? .....	10
1.3. «Биогеография биогеографов» .....	12
1.4. Выводы .....	14
<i>Глава 2. Объект и предмет биотической и биоценотической биогеографии .....</i>	<i>15</i>
2.1. Объект и предмет в естественных науках .....	16
2.2. Биоты и биомы .....	18
2.3. Надвидовые таксоны и биоты как генезисные системы .....	20
2.4. Биотические комплексы и биотические элементы .....	22
2.5. Концепция биоценоза .....	27
2.6. Выводы .....	29
<i>Глава 3. О применении кластерного анализа в биогеографических классификациях .....</i>	<i>31</i>
3.1. Формирование множеств и проблемы биогеографической мерономии .....	32
3.2. Измерение сходства между объектами и влияние видового богатства на результаты кластеризации .....	35
3.3. Алгоритмы кластеризации и иерархизация как способ организации памяти .....	37
3.4. Выводы .....	42
<i>Глава 4. Континуальность и дискретность геомериды: биономический         и биотический аспекты .....</i>	<i>44</i>
4.1. О причинах континуального и дискретного взглядов на хорологическую структуру геомериды .....	45
4.2. Физиономический метод в географии растительности и фитоценологии .....	48
4.3. Метод «конкретных флор» А.И. Толмачёва .....	53
4.4. Кривые «виды-площадь» .....	56
4.5. Природа биотических границ .....	59
4.6. Выводы .....	63
<i>Глава 5. О биоэкологических подразделениях биосферы .....</i>	<i>65</i>
5.1. Принимаемая аксиоматика .....	66
5.2. «Живое вещество» у В.И. Вернадского .....	68
5.3. «Биосфера» у В.И. Вернадского и предшественников .....	74
5.4. Биосфера в современном понимании .....	77
5.5. Концепция «экосистемы» и ее современная интерпретация .....	81
5.6. Географический ландшафт и биогеоценоз .....	86
5.7. Выводы .....	88
<i>Глава 6. Чарлз Лайель и становление исторической биогеографии .....</i>	<i>90</i>
6.1. Основные труды Ч. Лайеля .....	91
6.2. Актуализм и исторический метод в биогеографии .....	92
6.3. Концепция центров происхождения. Смена парадигм в современной исторической биогеографии .....	95
6.4. Дискретность глобальной биоты. Закон Бюффона .....	99
6.5. Длительность существования видов. Закономерности фонового вымирания .....	103
6.6. Выводы .....	112

<i>Глава 7. Хорологические единицы в биогеографии и экологии.</i>	
Экологическая и историческая биогеография .....	113
7.1. «Хорология» у Э. Геккеля и последователей .....	113
7.2. Хорологические единицы в экологии .....	114
7.3. Экологическая биогеография в планетарном и региональном масштабах .....	117
7.4. Экологическая и историческая биогеография .....	122
7.5. Биохоры и эндемизм .....	128
7.6. Выводы .....	131
<i>Глава 8. Вместо заключения. Многоаспектность биогеографии.</i>	
Положение биогеографии в системе наук .....	132
Summary .....	135
Литература .....	136
Именной указатель .....	187
Предметный указатель .....	200

## CONTENTS

Introduction .....	5
<i>Chapter 1. On the methodology of general biogeography</i> .....	9
1.1. What is “general biogeography”? .....	9
1.2. Why does biogeography requires methodology? .....	10
1.3. “Biogeography of biogeographers” .....	12
1.4. Concluding remarks .....	14
<i>Chapter 2. Object and subject of biotic and biocenotic biogeography</i> .....	15
2.1. Subject and object of natural sciences .....	16
2.2. Biotas and biomes .....	18
2.3. Superspecific taxa and biotas as genesis systems .....	20
2.4. Biotic complexes and biotic elements .....	22
2.5. The concept of biocenosis .....	27
2.6. Concluding remarks .....	29
<i>Chapter 3. Cluster analysis in biogeographic classification systems</i> .....	31
3.1. Constructing data sets; problems in biogeographic meronomy .....	32
3.2. Measuring the similarity between objects; relationship between species richness and clustering results .....	35
3.3. Clustering algorithms; hierarchization as an approach to memory organization .....	37
3.4. Concluding remarks .....	42
<i>Chapter 4. Continuity and discretion of the geomeride: the bionomic and biotic aspects</i> .....	44
4.1. On the reasons for the continual and discrete approaches to chorologic structure of the geomeride .....	45
4.2. Physiognomic method in phytogeography and phytocoenology .....	48
4.3. A.I. Tolmachev’s “concrete floras” method .....	53
4.4. Species-area curves .....	56
4.5. The nature of biotic boundaries .....	59
4.6. Concluding remarks .....	63
<i>Chapter 5. On biochorologic subdivisions of the biosphere</i> .....	65
5.1. Accepted axiomatics .....	66
5.2. V.I. Vernadsky’s “living matte” .....	68
5.3. “Biosphere” in V.I. Vernadsky’s works and in his predecessors’ interpretation .....	74
5.4. Contemporary interpretation of the biosphere .....	77
5.5. The concept of “ecosystem” and its contemporary interpretation .....	81
5.6. Geographic landscape and biogeocoenosis .....	86
5.7. Concluding remarks .....	88
<i>Chapter 6. Charles Lyell and the origin of historical biogeography</i> .....	90
6.1. Major works by Ch. Lyell .....	91
6.2. Actualism and historical method in biogeography .....	92
6.3. The concept of centers of origin. Paradigm shift in contemporary biogeography .....	95
6.4. Discretion of the global biota. Buffon’s law .....	99
6.5. Species lifetime. Regularities in background extinction .....	103
6.6. Concluding remarks .....	112
<i>Chapter 7. Chorologic units in biogeography and ecology.</i> Ecological biogeography and historical biogeography .....	113
7.1. “Chorology” in E. Haeckel’s and his follower’s works .....	113
7.2. Chorologic units in ecology .....	114

7.3. Ecological biogeography at the global and regional levels .....	117
7.4. Ecological biogeography and historical biogeography .....	122
7.5. Biochores and endemism .....	128
7.6. Concluding remarks .....	131
<i>Chapter 8. In lieu of conclusion. Multiaspect biogeography.</i>	
The place of biogeography among other sciences .....	132
Summary .....	135
References .....	136
Author index .....	187
Subject index .....	200

*Научное издание*

**Кафанов Александр Иванович**

**Историко-методологические аспекты  
общей и морской биогеографии**

Монография

В авторской редакции  
Технический редактор *Л.М. Гурова*  
Дизайн обложки  
и компьютерная верстка *С.В. Филатова*

Подписано в печать 16.03.2005  
Формат 60x84 1/8. Усл. печ. л. 24,18; уч.-изд. л. 24,65.  
Тираж 400 экз. Заказ 91.

Издательство Дальневосточного университета  
690950, г. Владивосток, ул. Октябрьская, 27.

Отпечатано в типографии  
Издательско-полиграфического комплекса ДВГУ  
690950, г. Владивосток, ул. Алеутская, 56.