ЛЕНИНГОТОРГ
МАГАЗИН
№ 26
Кн. № 2224
78 р — 13/12 51

1951 л
327

ПРОВЕРЕНО

1951 Л
327

Е. В. ВУЛЬФ

ВВЕДЕНИЕ
В ИСТОРИЧЕСКУЮ ГЕОГРАФИЮ
РАСТЕНИЙ

С 141 РИС. В ТЕКСТЕ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ
И КОЛХОЗНО-КООПЕРАТИВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

E. V. WULFF

1978 г.

1992 г.

INTRODUCTION TO THE HISTORICAL GEOGRAPHY OF PLANTS

Эмме Францевне ВУЛЬФ

в знак благодарности
посвящает автор

Ленинградское отделение Академии наук СССР

ПРЕДИСЛОВИЕ.

География растений, это одна из наиболее молодых отраслей ботанического знания, с каждым годом приобретает все большее и большее значение, привлекая все большее и большее количество лиц ее изучающих и посвящающих ей свою работу. Этот успех обусловливается тем практическим значением, которое эта наука успела завоевать себе в относительно короткий срок. География растений уже дает в настоящее время значительный материал для сельского хозяйства, не говоря об исследованиях дикорастущей флоры, имеющих задачей использование ее для практических целей. Эта связанность географии растений с потребностями жизни создает необходимость ее изучения для всякого ботаника, агронома и работника в области опытного сельского хозяйства.

Но вместе с тем не только в СССР, но и заграницей отсутствует руководство, в котором были бы изложены основы современного взгляда на географическое распространение растений, как исторического процесса.

Если Дарвин, по выражению его сына Франсиса Дарвина, революционизировал географию растений, то тем не менее в учение о строении современных ареалов растений эволюционная мысль проникает еще очень медленно. И можно констатировать, что старую доэволюционную точку зрения на возможность многократного творчества видов в различных разобщенных пунктах земного шара сменило учение о заносе растений или их семян действием случайных факторов, по существу вносящее мало изменений в самую суть вопроса.

А между тем за последние 50 лет уже много сделано в направлении изучения исторического развития распространения растений, что дает достаточно оснований для подведения некоторых итогов этой работы.

Задачей настоящего руководства тем не менее не является изложение исторической географии растений в целом, оно ставит лишь себе целью дать ту основу, на которой должна строиться сейчас эта часть ботанической географии и, следовательно, служить в в е д е н и е м в историческую географию растений. И в качестве такового оно должно способствовать проникновению исторической идеи в изучение распространения растений и, таким образом, служит пособием при изучении географии растений. Но в то же время при составлении этой книги имелось в виду дать сводку, интересную и для специалистов, по ряду вопросов новейших течений исторической географии растений. Этим объясняется несколько большая полнота изложения, чем это принято для обычных руководств. Но тем не менее в задачу автора не входило давать исчерпывающее изложение всех работ по затронутым вопросам, почему и приводимые списки литературы отнюдь не претендуют на библиографическую полноту.

В настоящее время не существует изложения исторической географии растений во всем ее объеме, что, по всей вероятности, объясняется трудностью и всеобъемлемостью самой темы, при современном развитии знания

посильной едва ли одному лицу, а скорее коллективу работников. И одной из задач предлагаемого сейчас вниманию читателя «Введения» к этой науке и является навести на мысль о необходимости такого труда.

В заключение считаю своим долгом принести мою искреннюю благодарность всем лицам, способствовавшим моей работе своими указаниями в процессе ее составления, и в частности Е. И. Барулиной, А. И. Мальцеву, А. С. Мордвилко, В.С. Муратовой, К. И. Пангало, К. А. Фляксбергеру, ознакомившимися с некоторыми частями работы в рукописи и внесшими в нее свои исправления. Приношу также благодарность библиотеке Ботанического Сада Академии Наук в лице ее заведывающего И. А. Оля, за предоставление широкой возможности пользования ее книгами, без чего работа не могла бы быть выполнена. В особенности же я должен выразить мою глубокую признательность Н. И. Вавилову за моральную поддержку и постоянный интерес к этой работе.

Е. Вульф.

Ленинград
26 июля 1931 г.

ГЛАВА I.

ЗАДАЧИ ИСТОРИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ, ОТНОШЕНИЕ ЕЕ К БЛИЗКИМ НАУКАМ, МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.

1. Задачи и наименование.

Историческая география растений имеет своей целью изучение ареалов распространения видов сейчас живущих растений и выявление на основе последних происхождения, истории развития и видоизменений флор, что в свою очередь дает нам нити к познанию истории земли. В этом отношении историческая география растений и животных является непосредственным продолжением исторической геологии. Последняя свои выводы основывает на изучении ископаемых организмов как животного, так и растительного происхождения, вследствие чего сфера ее проникновения в познание истории нашей планеты заканчивается третичным или началом четвертичного периода.

С этого момента дальнейшее изучение прошлых судеб земли переходит в руки биолога, который на основе современного распространения сейчас живущих организмов и данных их прошлого обитания устанавливает те изменения,которые произошли в том сложном сочетании разнообразных факторов, взаимодействием которых определяются ареалы этих организмов, и в результате анализа этих изменений участвует в реконструкции прошлого лика земли и его истории.

Растительность нашей планеты находится под беспрерывным влиянием самых разнообразных факторов, способствующих или наоборот препятствующих ее развитию. Обстоятельства, влиявшие на растительный покров земли, имели место не только в предшествующие геологические периоды, когда изменения в конфигурации и расположении современных материков, образование новых горных систем, изменение климатических условий обусловили и изменения в распространении растений, приведшие к созданию современных их ареалов, эти обстоятельства, к которым прибавился еще один очень мощный фактор — деятельность человека, продолжают действовать и в настоящий, современный нам период истории земли.

Вот эти то последние изменения в растительном покрове — исчезновение лесов, образование пустынь, осушение болот и видоизменение их растительности, вытеснение одних видов другими и смена пород, уничтожение и вымирание отдельных видов и целых флор, все эти моменты, которые часто мы можем проследить по данным исторических материалов, эти последние страницы в истории растительности не могут также не составлять одной из глав исторической географии растений.

Такое понимание объема излагаемой отрасли ботанической географии приводит нас и к самому названию ее — «историческая география растений».

Это наименование, как нам кажется, должно быть приписано отчасти Штромейеру (Stromeyer), а главным образом Скоу (Schouw),

применившему его в своих Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, для обозначения отдела, соответствующего рассматриваемой нами отрасли знания.

Позже Де-Кандолль (De-Candolle) обозначил ее, как эпионтология. Энглер (Engler) называет ее Entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie, видя в истории развития флор основную задачу этой части ботанической географии. Дильс (Diels) и Шрётер (Schroeter) останавливаются на названии генетическая география растений, возвращаясь по существу к термину Де-Кандолля. (Различные взгляды по этому вопросу см. на прилагаемой таблице).

Термин «геоботаника» впервые введен в 1866 г. Гризебахом для обозначения совокупности всех отраслей ботанической географии, в таком же смысле его понимают и Друде (1890), и к такому же объему этого термина возвращается и Рюбель (Rübel, 1922 и 1927).

Но в том же году, что и Гризебах, независимо ли от последнего или уже под влиянием «Растительности земного шара» этого автора, у нас, в России была опубликована работа академика Рупрехта под заглавием «Гео-ботанические исследования о черноземе», в которой термин геоботанический употреблен не в широком понимании его Гризебаха, а в более узком смысле.

Под геоботаникой Рупрехт понимал повидимому лишь ту часть ботанической географии, которая занимается изучением истории распространения видов и развития флор, или, как выразился наш известный автор в области рассматриваемых в этой книге вопросов — Литвинов (1895), выяснением «насколько возраст страны имеет отражение в современном распространении растений».

Хотя Рупрехт не дает определения этому термину, но это ясно из целого ряда мест его книги, хотя бы из таких фраз: «занимаясь уже давно специальным изучением растительных областей Российской Империи, я пришел постепенно к убеждению, что ныне живущая растительность не одинаковой древности и что ее распределение в различных областях произошло в различное время» ... «Ныне живущие растения представляют как бы слова, которые, будучи правильно связаны, дают возможность читать историю земной поверхности до третичного периода. Высшая геология не в состоянии развернуть и читать последние листы в истории нашей планеты, но ботаника еще в состоянии разбирать их».

В этом же смысле этот термин употребил и Литвинов в своих известных «Геоботанических заметках о флоре Европейской России» (1891) и в статье «Об Окской флоре» (1895), где он прямо говорит: «Гризебах под геоботаникой разумел ботаническую географию, а то, что Рупрехт называл геоботаникой, по терминологии Гризебаха должно бы быть названо геологической геоботаникой. Чтобы не смешивать геоботанику с ботанической географией, нам кажется, следовало бы условиться называть геоботаникой только тот отдел ботанической географии, который занимается выяснением зависимости существующего распределения растений от геологической истории земной поверхности».[1]

Впоследствии под геоботаникой стали понимать лишь взаимоотношения между почвой и растительностью, т. е. употребление этого термина сузилось до понимания под ним даже не всей, а лишь части экологической географии растений. Вследствие этой путаницы, связанной с этим понятием, самым правильным является замена его каким либо более конкретным термином.

Точно также во всех остальных названиях имеются отрицательные стороны, лишающие их исчерпывающей конкретности и ясности. Энглеровское

[1]) Разрядка оригинала.

Автор	Отделы географии растений		
	Флористическая	Экологическая	Историческая
Вильденов. Wildenow. 1792 . . .	Geschichte der Pflanzen	Geschichte der Pflanzen	Geschichte der Pflanzen
Штромейер. Stromeyer. 1800 . . .	Vegetabilium geographia	Phyto-geographia	Historia vegetabiliu m geogra phica
Гумбольдт. Humboldt. 1805 . . .	Geographie der Pflanzen	Geographie der Pflanzen	Geographie der Pflanzen
Авг. Де-Кандолль. Aug. De-Candolle. 1820	Geographie botanique	Geographie botanique	Geographie botanique
Скоу. Schouw. 1822	Pflanzengeographie	Pflanzengeographie	Geschichte der Pflanzen
Альф. Де-Кандолль. Alph. De-Candolle. 1855	—	—	Geographie botanique raisonée (Epiontologie)
Гризебах. Griesebach. 1866 . . .	Topographische Geobotanik	Klimatologische Geobotanik	Geologische Geobotanik
Друде. Drude. 1890	Topographische Geobotanik. Vegetations-physionomie	Klimatologische Geobotanik	Geologische Geobotanik
Энглер. Engler. 1899	Floristische Pflanzengeographie	Physiologische P flanzengeographie	Entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie
Дильс. Diels. 1908 .	Floristische Pflanzengeographie	Oekologische Pflanzengeographie	Genetische Pflanzengeographie
Гребнер. Graebner. 1910	Floristische Pflanzengeographie	Oekologische P flanzengeographie	Genetische Pflanzengeographie
Рюбель. Rübel. 1922	Chorologische Geobotanik	Oekologische Geobotanik	Genetische Geobotanik
Шрётер. Schroeter. 1913	—	—	Genetische pflanzengeographie oder Epiontologie
Гаек. Hayek. 1926 .	Floristische Pflanzengeographie	Oekologische Pflanzengeographie	Entwicklungsgeschichtlche oder historische Pflanzengeographie

Entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie черезчур громоздко, трудно переводимо на другие языки, в том числе и на русский, и главное суживает требуемое понятие, касаясь лишь вопроса истории развития флор. Обозначение «генетическая география растений» страдает тем же недостатком, обнимая лишь вопросы происхождения флор и не отражая их современных судеб, и по созвучию черезчур близко к совершенно чуждой отрасли знания — «генетике», в которой к тому же в настоящее время выделяется особый отдел под названием «геногеография». Название «историческая география растений» имеет свои неудобства, так как под «историей» обычно понимают события, связанные с периодом времени существования человека и некоторые ботанико-географы (напр Stromeyer (1880) — Historia vegetabilium geographica applicata; Flahault (1907) — Phytogeographie historique) под этим обозначением именно и понимают изменения в растительном мире, происшедшие под влиянием человека.

Тем не менее мы останавливаемся на этом последнем названии, считая, что для данной части ботанической географии, теснейшим образом связанной с исторической геологией — наиболее подходящим обозначением будет «историческая география растений», понятие по своей широте охватывающее все многообразие задач, составляющих объем отрасли знания, занимающейся изучением развития современной растительности в ее исторической и пространственной перспективе [1].

2. Отношение к другим дисциплинам ботанической географии.

Историческая география растений является самой юной и наименее еще разработанной частью ботанической географии. Под последней мы понимаем всю совокупность знаний о распространении растений. Она охватывает три группы проблем изучения.

1. Проблему расселения растений и сочетание их во флоры на поверхности земного шара.

2. Проблемы взаимоотношения растений и условий их обитания.

3. Проблемы изменений условий обитания и земной поверхности, и соответствующих изменений в распределении и обитании растений (Rübel 1927).

Из этих трех основных проблем вытекают три основные дисциплины ботанической географии. Первая из них — чисто описательная или флористическая география растений, задачей которой является лишь описание распространения растений и сочетаний их во флоры, констатирование распределения их по зонам и поясам земного шара, не входя в рассмотрение причин такого распространения и распределения.

Второй из этих дисциплин является экологическая география растений, изучающая зависимость растений или их сообществ от условий их обитания и приспособления их к последним.

И, наконец, третьей дисциплиной является историческая география растений, ставящая себе задачей выяснение причин того или иного распространения отдельных растений и целых флор, расшифровывание современных ареалов и составных элементов флор.

Из этого определения трех составных частей ботанической географии

[1]) С принимаемым здесь объемом отделов географии растений расходится точка зрения Вальтера (H. Walter), который в своей географии растений Германии (1927) относит к флоростической географии растений все вопросы связанные с ареалом вида, его происхождением и изменениями, а также анализ элементов, образующих отдельные флоры и причины распространения растений, что с нашей точки зрения является основной задачей исторической географии растений. К последней же он относит лишь историю развития флор в истории времен.

видно, что каждая из них может быть подразделена на два отдела, в зависимости от того, касается ли она отдельных систематических единиц или же растительных сообществ и флор. Из этого же определения явствует с достаточной очевидностью самодовлеемость исторической географии растений и вполне определенная отграниченность ее от других дисциплин ботанической географии.

3. Отношение к близким наукам.

Отношение к фитопалеонтологии. Изучая современное распространение растений историческая география не может не входить в рассмотрение их прошлого распространения, так как только на основе последнего могут быть поняты их современные ареалы. К сожалению, ископаемые растения дошли до нас в очень незначительном количестве и часто в таком состоянии, которое создает непреодолимые трудности для их определения. Обычными растительными ископаемыми остатками являются вегетативные части растений, как листья и древесина, представляющие наибольшие трудности для определения; плоды и семена встречаются значительно реже, а цветы, эти части растений наиболее существенные для их определения, в ископаемом состоянии сохранились лишь в исключительно редких случаях. Тем не менее даже то немногое, что мы знаем о растительности прошлых геологических периодов, в особенности третичного, дает нам очень ценные указания о прошлом распространении родов и видов, часто живущих и сейчас, растений, а это в свою очередь дает основание для определения климатов и распределения суши в те отдаленные моменты жизни земли. Вследствие этого фитопалеонтология или наука об ископаемых растениях является для исторической географии растений необходимым пособием, но вместе с тем последняя не покрывает фитопалеонтологии, несмотря на близость целей изучения обеих наук. Фитопалеонтология наравне с систематикой, морфологией, биологией и географией ископаемых растений изучает и историю развития флор прежних геологических периодов, являясь в этой своей части наукой параллельной исторической географии сейчас живущих растений. Последняя начинает свою работу там, где фитопалеонтология ее заканчивает.

Отношение к филогенетической систематике. Филогенетическая систематика растений имеет своей задачей расположение сейчас живущих или раньше живших растений в систему, которая бы отвечала родственным их отношениям между собой и истории их развития. В связи с этими задачами современная систематика растений должна иметь вполне объективные методы определения этих родственных отношений. В настоящее время уже ни для кого не может представлять сомнений, что один морфологический метод сравнения не может дать достаточно достоверных указаний на родственные взаимоотношения систематических единиц. В виду этого было выдвинуто несколько объективных методов распознания родственных отношений изучаемых видов и форм. К числу последних относится метод, введенный Веттштейном (Wettstein 1898) под названием «географическо-морфологический метод систематики растений». Последний оказался чрезвычайно плодотворным и до настоящего времени имеет широкое применение в монографических работах по систематике растений.

Этот метод основывается на том положении, обоснованном рядом монографических исследований, что между видообразованием и условиями обитания растения существуют тесные взаимоотношения. Эти условия обитания существуют не только в отношении времени, но и в отношении пространства. Отсюда с достаточной очевидностью вытекает, что виды, возникшие в результате приспособления к условиям, характерным для определенного пространства, должны и занимать эти последние. Вследствие этого, на

основании их распространения мы можем делать выводы об их происхождении. Мы можем себе представить три основные группы видов в зависимости от условий и времени их возникновения. К первой группе могут быть отнесены виды, еще недавно возникшие в результате приспособления к новым условиям обитания, или вследствие миграции их за пределы своего ареала, или же вследствие изменения этих условий внутри части их ареала. Такие виды будут, очевидно, очень близки в родственном отношении к видам, из которых они возникли, будут обитать смежные, но исключающие друг друга ареалы, будучи связаны рядом переходных между ними, но не имеющими гибридного происхождения, форм.

Ко второй группе видов могут быть отнесены виды более древнего происхождения. Такие виды будут обитать в ареалах, разобщенных один от другого, или междулежащим ареалом другого родственного вида, или же пространством, образовавшимся вследствие вымирания промежуточных видов. Но возможен и третий случай, когда эти виды уже настолько различны в отношении условий обитания, что они могут проникать и поселяться в ареале другого вида. Такие виды естественно сильно отличаются в морфологическом отношении друг от друга и, обычно, не связаны друг с другом никакими переходами.

Первые две категории видов в Европе возникли уже в послеледниковое время в противоположность третьей группе видов, существовавших еще в третичном периоде и уцелевших во время ледникового периода или в самой Европе, или вне ее границ, откуда они в неизменном виде проникли в Европу, уже после отступления ледника.

Из сказанного очевидны те возможности, которые филогенетическая систематика черпает из географического распространения видов с целью определения их родственных отношений. Но с другой стороны историческая география растений на основе родственных взаимоотношений видов может установить историю их возникновения и миграций и тем самым подойти к основной своей задаче выяснения истории флор.

Отношение к палеогеографии. Палеогеография представляет из себя еще молодую отрасль географических наук. Ее задачей, согласно определению Арльдта, является изучение «географии всех прошедших периодов земной истории с момента окончательного затвердения земной поверхности». Одним из многочисленных методов, при помощи которых палеогеография приходит к разрешению своих задач, является палео-биогеографический метод, основывающийся на изучении прежнего распространения живых организмов.

Палеонтологические данные, вследствие их случайности и недостаточности, не могут разрешить вопроса о прежнем распространении по земному шару растений и животных, чем обусловливается для палеогеографа необходимость искать в биологических данных то, что ему бессильна дать геология. Вследствие этого биогеография дает одну из необходимых точек опоры для палеогеографии.

Но не все отрасли географии живых организмов одинаково ценны для палеогеографических построений. В частности экологическая география дает не столько положительный материал для палеогеографии, как удерживает ее от ошибок при оценке биогеографических данных. Целый ряд фактов географического распространения организмов может быть объяснен экологическими условиями их обитания, не давая повода для исторических, а следовательно и палеогеографических выводов.

Значительно больший материал для последних дает описательная география организмов, так как из данных современного распределения их по областям и провинциям, по географическому анализу флор и фаун, входящих в состав последних, палеогеография может почерпнуть ряд важных для себя фактов.

Но, несомненно, исключительное значение для географии предшествовавших периодов земного шара играет историческая география растений и животных. Последние в значительной степени пережили различные изменения, происшедшие на земной поверхности за время их долгого существования, а эти изменения не могли не отразиться на современном распространении организмов. Биолог, изучая последнее, натыкается на ряд непонятных фактов, для объяснения которых ему приходится прибегать, часто без наличия достаточных геологических данных, к выводам и гипотетическим предположениям о прежней конфигурации и связанности материков, что во многих случаях впоследствии оказывалось подтвержденным геологическими исследованиями и сейчас общепринято.

Изучение современных ареалов растений и животных, выяснение причин их обусловивших, выводы о прошлом этих ареалов, все эти моменты изучения распространения организмов, составляющие основную сущность исторической географии, являются одним из краеугольных камней, на которых строится палеогеография.

Таким образом, историческая география организмов, изучающая современное их распространение и пытающаяся его объяснить из данных их истории и прошедшего обитания по поверхности земного шара, является вполне самодовлеющей наукой, выводы которой дают материал для понимания географии земли в прошедшие периоды ее истории. А с другой стороны палеогеографические данные создают основу для выводов исторической географии растений и животных.

Отношение к палеоклиматологии. Поскольку климатические условия являются одним из важных слагаемых тех факторов, которые суммируясь определяют современное распространение растений, постольку для выяснения истории их прежнего распространения, а следовательно и для понимания современных ареалов, чрезвычайно важным является знакомство с климатом прошлых геологических периодов, когда формировался изучаемый сейчас ареал.

С другой стороны, палеоклиматология в значительной степени основывает свою работу на биогеографических данных, и притом касающихся не только отдельных видов, но и распространения и характера целых флор. Для палеоклиматологических исследований палеогеографические реконструкции являются, как выразился Экарт (Eckardt), жизненным источником, и поскольку палеогеография основывается на биогеографических данных, постольку палеоклиматология связана с биогеографией.

Отношение к исторической геологии. Из всего до сих пор сказанного уже совершенно ясно, что, если основным предметом исторической географии растений является объяснение их современного распространения на основе истории их прошлого обитания, то геологическая история земной поверхности, история морей и суши, словом историческая геология должна составлять главный фундамент для отправных точек исследования исторической географии растений. Данные для биогеографических выводов, восстанавливающих сейчас разобщенные ареалы распространения организмов, для гипотетических предположений о связанности материков, без которых не могут быть поняты многие моменты этого распространения, данные, свидетельствующие о наличии морей на месте теперешней суши и этой последней там, где сейчас расположены морские бассейны, движения ледников и морей, словом все то, что воссоздает историю земли, историческая география растений черпает в исторической геологии. Правильность биогеографических заключений только тогда приобретает окончательное подтверждение, когда является возможным подвести под них геологический фундамент, который только и может дать историческая геология.

Вместе с тем и биогеография, поскольку она является источником

палеогеографических построений, вносит и свою лепту для работы исторической геологии над расшифровыванием разрозненных страниц прошлой летописи земли.

4. Методика историко-географического исследования.

Методика исследований растительности для целей исторической географии может быть разбита на два момента соответственно историко-географическому исследованию отдельных систематических единиц и целых флор.

В первом случае для выяснения происхождения и истории развития данной систематической единицы, уже предварительно монографически изученной в отношении ее систематики и родственных отношений, на карту наносятся отдельные местонахождения ее и, таким образом, определяются размеры и форма занимаемого в данный момент ареала, сплошной его характер или наличие разъединений между его частями.

Полученный ареал современного распространения изучаемой систематической единицы по возможности дополняется данными ее прошлого распространения по имеющимся фито-палеонтологическим материалам.

Сконструированный, таким образом, ареал сравнивается с аналогичными ареалами других систематических единиц.

Такое познание распространения изучаемой систематической единицы дает уже возможность, на основе палеогеографических и геологических данных, приступить к выяснению происхождения ее современного ареала и истории данной единицы.

Трудность этой задачи ясна сама собой, так как для ее полного разрешения нужен ряд слагаемых, значительная часть которых в большинстве случаев отсутствует. Это делает вполне понятным часто лишь приблизительный характер историко-географических выводов.

Эти исследования, являющиеся конечными при изучении отдельных систематических единиц, представляют из себя лишь начало аналогичной работы, имеющей целью изучение происхождения и истории развития флор.

Основной задачей для выяснения последнего является изучение ареалов всех видов, согласно указанному методу, образующих в совокупности изучаемую флору. Это даст возможность определить географические элементы этой флоры.

Дальнейшая задача будет заключаться в изучении происхождения ареалов видов и определения их основных центров развития и, следовательно, их первоначальной родины. Последующее распределение видов на группы по странам их происхождения даст возможность расчленить данную флору на ряд генетических элементов. Преобладающий характер тех или иных элементов и даст основание для заключений о возникновении и истории развития данной флоры.

В генезис данной флоры и в уже очерченные задачи, само собой разумеется, включаются и вопросы об аутохтонности данной флоры, т. е. о возникновении образующих ее видов на месте ею занимаемом или о переселении их из других областей. В некоторых случаях, как, например, для флоры Скандинавского полуострова заведомо известно, что вся растительность была уничтожена во время ледникового периода, а современная флора Скандинавского полуострова образовалась вследствие уже позднейшего заселения его из окружающих стран, при чем для многих видов установлены и пути их заселения. В этих случаях мы можем говорить и отдельно об исторических (в узком смысле этого слова) элементах данной флоры (M. Ierosch 1903).

Сопоставление изученной, с указанных точек зрения, флоры с аналогичными флорами других стран позволяет выяснить взаимоотношения этих

флор, а совокупность изучения флор отдельных стран и областей, в конечном итоге, должна дать картину истории развития растительности земного шара.

Наконец, изменения растительного покрова в самый последний период жизни земли, за время существования воздействия на него человека, изучаются как по данным соотношения видов в сообществах, так и по историческим документам и материалам.

Но помимо этих прямых методов, могут быть и косвенные методы исследования, на которых мы ниже подробно остановимся.

Трудности, стоящие на пути этой работы, в начале которой мы еще только находимся, очень велики, но нет основания считать их непреодолимыми.

ЛИТЕРАТУРА.

Diels L. Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden. XI. Teil I. H. 2. 1921.

Eckardt W. Die Paläoklimatologie, ihre Methoden und ihre Anwendung auf die Paläobiologie. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. X. H. 3. 1921.

Gams H. Pflanzengeographie, Paläogeographie und Genetik. Peterm. Mitt. 1926.

Griesebach. Die Vegetation der Erde. I, II. 1866.

Ierosch M. Ceschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora. Kap. VII, Der Begriff des „Elementes" p. 70 Leipzig. 1903.

Karsten G. Methoden der Pflanzengeographie. Abderhalden's Handb. der biologisch. Arbeitsmethoden XI Teil. I. H. 3. 1922.

Rübel E. Geobotanische Untersuchungsmethoden 1922.

Rübel E. Ecology, plant geography and geobotanytheir history and aim. Botan. Gazette. LXXXIV. N. 4. 1927.

Wettstein R. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methoden der Pflanzensystematik. Jena. 1898.

Литвинов, Д. Гео-ботанические заметки о флоре Европейской России. 1891.

Литвинов Д. Об Окской флоре в Московской губернии. Матер. к разв. фауны и флоры Российск. Империи. Отд. ботан., вып. 3-й. 1895.

Рупрехт Ф. Гео-ботанические исследования о черноземе. Прил. к X тому Зап. И. Акад. Наук № 6. 1866.

ГЛАВА II.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ.

Первые, вполне определенно высказанные мысли о закономерности в распространении растений, которые мы можем считать за начало исторической географии растений, как науки, мы находим уже у Вильденова (Wildenow) в его сочинении «Grundriss der Kräuterkunde», вышедшем в 1792 году. В седьмом отделе этого труда, озаглавленном «История растений», мы читаем[1]: «под историей растений понимают влияние климата на растительность, изменения, которые растения претерпели, по всей вероятности, под влиянием революции нашего земного шара, их распространение по земле, их передвижения и, наконец, как природа заботилась об их сохранении (p. 413)». Указав далее на то обстоятельство, что растения, произрастающие в долинах и на равнинах, обычно растут и у подножья, или на самых горах, примыкающих к этим равнинам, а также на то обстоятельство, что горные местности и горы, образованные первичными породами, всегда богаче количеством видов, чем равнинные местности, он пишет: «кто может еще здесь сомневаться что растения равнин спустились с высоких гор и что первичные горы земного шара являются главнейшим источником флор различных стран» (p. 491).

[1]) Цитируем по 2-му изданию, вышедшему в Вене в 1798 г. Разрядка наша.

Характер современного распространения растений вызывает у Вильденова вопрос — не занимало ли море в прежнее время большие пространства, чем в настоящее время, и не был ли земной шар сплошь покрыт водой, из которой выступали лишь горные вершины, которые и были тогда единственым местом обитания растений. По мере высыхания моря и увеличения суши, растения начали постепенно расселяться из этих первоначальных центров своего обитания. Но и позже ураганы, землетрясения, действия вулканов могли вновь уничтожить растения на большом протяжении. Это доказывается теми растениями, распространение которых ограничивается лишь отдельными местностями. «Страны, разобщенные сейчас океанами, могли быть связаны в предшествующие эпохи . . . В такого рода соединениях могли находиться северная часть Америки с Европой, Новая Голландия с предгорьями Доброй Надежды».

Но помимо этих чисто исторических причин, Вильденов указывает и ряд современных факторов, которыми растения могут быть обязаны своим распространением. В числе этих факторов он приводит различные приспособления для распространения плодов и семян при помощи животных, ветра, рек и морских течений, и разбрасывания семян при раскрывании плодов. Не менее важным фактором распространения растений является человек. Он указывает также на однородность водной растительности и горных вершин и в заключение говорит о происхождении различных флор. Таким образом, в этих немногих страницах мы находим уже элементы современной исторической географии растений.

Следующая в хронологическом порядке (1800 г.) работа, вполне ясно касающаяся не географии растений в целом, а именно вопросов исторической географии, принадлежит Штромейеру (Stromeyer) и озаглавлена «Commentatio inauguralis sistens historiae vegetabilium geographicae specimen». Мы в ней находим вполне ясное разграничение общей географии растений — Vegetabilium geographia (Phyto-geographia) от Historia Vegetabilium geographica, в которой он еще выделяет Historia vegetabilium geographica applicata, рассматривающую распространение растений, связанную с историей поселения и расселения человека и животных.

Но тем не менее родоначальником географии растений в целом, включая сюда и вопросы происхождения флор, надо считать Александра Гумбольдта, который своими Essais de geographie botanique, а в немецком издании — Ideen zu einer Geographie der Pflanzen, — вышедшими первые в 1805 г., вторые в 1807 г., выдвинул новую науку и закрепил за ней ее теперешнее наименование.

Свое, так озаглавленное, исследование Гумбольдт начинает с указания на то, что современные ему естествоиспытатели занимаются отысканием новых видов, описанием новых форм, расположением их в семейства и классы. Отдавая должное этой работе и считая ее безусловным фундаментом описательного естествознания, он полагает, «что не менее важной является разработка географии растений, дисциплины, которая представлена едва лишь одним названием, но содержит интереснейшие материалы для нашей планеты» (p. 1) [1].

В дальнейшем Гумбольдт излагает свои мысли, в которых заключаются все основы современной ботанической географии, в том числе и вопросы, составляющие предмет исторической географии растений. «Для разрешения вопроса о прежде существовавшей связи близлежащих континентов, геогност основывается на однородном строении берегов, населении и расположении образующих их пород, на одинаковых расах людей и животных, которые на них обитают, и на глубине омывающих их морей. География растений может дать не менее важные материалы для этого рода исследо-

[1]) Цитируем по немецкому изданию.

ваний. Она изучает растения Восточной Азии, общие с Калифорнией и Мексикой. Она доказывает вероятность отделения Южной Америки от Африки, еще до развития органического мира на земле, и что оба материка своими восточным и западным берегами некогда находились в соединении.

Руководясь ее данными, можно проникнуть в те потемки, которые покрывают прошлое нашей планеты, чтобы определить, покрылась ли земная поверхность, высыхавшая после хаотических потопов, одновременно во многих местах различными растительными видами, или же, (согласно древним мифам различных народов), все растительные зародыши первоначально возникли лишь в одном месте, откуда уже они, трудно определяемым путем и несмотря на различие климатов, распространились по всему миру» (p. 9.).

Не менее определенно поставлен вопрос о важности изучения прежнего и современного распространения организмов: «для того, чтобы разрешить проблему распространения растительности, география растений спускается в недра земли, чтобы там воскресить памятники прежних эпох . . . , которые являются местом погребения первой растительности нашей планеты» (p. 13).

Рис. 1. Александр Гумбольдт.

Нахождение в умеренных зонах остатков растений и животных возбуждает вопрос о прежних климатических условиях данной местности. «Все эти исследования связывают географию растений с геогнозией. Проливая свет на прошлую историю земли, она создает широкое и еще почти не затронутое поле для работы фантазии человека» (p. 15).

Еще более детальное понимание задач ботанической географии находим мы у Августа Пирама Де-Кандолля, который в своей статье — Geographie botanique (1820), а также и в других работах вполне ясно разграничивает habitation от station растения, понимая под первым расселение растений по земной поверхности, под вторым же совокупность условий их обитания.

Таким образом, глава этой статьи «des habitations» и является в значительной мере исторической географией растений в его понимании. В ней он не ограничивается констатированием обитания растений, а старается установить причины, обусловившие тот или иной характер их распространения. Ряд факторов, как-то моря, пустыни, горные цепи, болота, лес, изменения высоты над уровнем моря, создают препятствия для расселения. Растения в различной степени наделены способностью преодолевать эти преграды и во многом зависят от пассивных причин, облегчающих им последнее. К таковым относятся течения вод в морях и реках, движение асмосферы, животные и человек. Если принять во внимание эти четыре способа распространения семян, «то, я думаю, можно считать их вполне достаточными для объяснения нахождения небольшого[1] числа растений, общих различным материкам . . . Их действие медленное, но постоянное и незаметное, способствует распространению растений по всем направлениям, а эти последние натурали-

[1]) Разрядка наша.

зуются там, где они находят благоприятные условия для своего существования» (р. 410).

После выхода указанных выше работ явилась возможность опубликования основ вновь народившейся науки и, действительно, первым начинанием в этом направлении являются Grundzüge einer allgemeiner Pflanzengeographie, принадлежавшие Скоу (Schouw), напечатанные на датском языке в 1822 году и переведенные на немецкий в 1823 году.

Но для развития исторической географии растений эта работа ничего не дала, так как автор ее резко разграничивает собственно «географию растений» от «истории растений», к которой относит все вопросы, входящие в задачу исторической географии растений.

Таким образом, термин Вильденова — «история растений», обнимавший всю ботаническую географию, суживается указанным автором, включавшим в него лишь вопросы истории и генезиса видов и флор, что уже раньше, как мы видели, намечалось Штромейером. Скоу рассматривает «историю растений», как самостоятельную науку. «История растений . . . не составляет части физической географии, так как она не является описательной наукой, а относится к истории земли, поскольку предметом последней являются не только неорганические, но и органические тела» (р. 10).

В другой аналогичной работе Мейена (Meyen) — Grundriss der Pflanzengeographie, — вышедшей через 13 лет после книги Скоу, мы почти ничего не находим относящегося к исторической географии растений, если не считать немногих страниц, посвященных вопросу об ареале и его определения.

В противоположность этим работам значительный вклад в историческую географию растений внесла книга Унгера (Unger), озаглавленная «Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt» и опубликованная в 1852 году. Эта книга была написана ее автором под влиянием основ ботанической географии Скоу, которому она и посвящена. «Ваши ботанико-географические исследования, пишет он, вскорости после того как они сделались достоянием образованного мира, оказали и на меня сильное влияние и определили направление, которое я избрал для научной работы моей жизни. Уже тогда отдельные следствия о законах распространения растений, которые вытекали из этих исследований, воздействовали как искры на мой легко воспринимающий новые мысли мозг, и вызвали ряд исследований, которые хотя и в тесном контакте с предыдущими, но обещали открытие новой области познания растений . . . »

И далее, говоря о растительном мире, он пишет: «на этих страницах изложены не отдельные, оторванные фазы его развития . . . , а всеобъемлющая картина его жизни в течение всего времени его существования и всех его видоизменений, так что современная растительность в этом неизмеримом развитии представляется лишь как один и притом последний момент» (р. IX).

Книга Унгера представляет собою, выражаясь теперешней терминологией, фито-палеонтологию, но охватывающую ископаемую флору в связи с современной. В виду этого введение к его книге, в котором он рассматривает распространение растений, должно быть отнесено к исторической географии растений.

Но как распространение, так и распределение растений по земному шару отнюдь не являются стационарными. Изменение ареалов растений, в смысле их сужения, вызываются морскими трансгрессиями, продвижением глетчеров, потоками лавы и пеплом, выбрасываемым действующими вулканами, постепенным погружением суши ниже уровня моря и т. д. С другой стороны, расширению ареалов способствуют высыхание рек, отступающие моря, охлаждение потоков лавы, выступающие из-под волн моря острова.

Причинами другого порядка, вызывающими изменения границ и территорий распространения растений, являются изменения климатических условий и смены самой растительности, вызываемые вытеснением одних видов другими, с последующим изменением в составе сопровождающих их растений.

Но эти первичные причины, ставящие границы распространению видов или, наоборот, ему способствующие, не являются единственными. Мы можем в отличие от них назвать вторичными причинами влияние течений воздуха и воды, животных и, в особенности, человека. Последний уничтожением лесов, культурой растений, своей торговлей, войнами, переселением народов, умышленным и невольным переносом растений из одной страны в другую вносит сильные изменения в первоначальное распространение растений. «Первоначальная растительность страны должна считаться в общей сложности более богатой видами, а разультат культуры не обогащающим, как это можно было бы предположить, а наоборот, лишь вызывающим обеднение флоры» (р. 33).

Наконец, еще одной из причин, ограничивающих распространение растений, является их предельный возраст, вызывающий постепенное вымирание определенных видов и родов не из-за каких либо внешних, а исключительно лишь из-за внутренних причин.

Но если мы даже примем во внимание все перечисленные факторы, влияющие на распространение растений, то тем не менее мы не будем в состоянии объяснить разницу в составе растительности часто однородных областей. Причину последней мы должны искать не среди современных факторов, а рассматривать ее как результат ранее существовавших условий.

Ни одна из крупных теорий не рождается внезапно в голове ее автора, обычно ей предшествует ряд мыслей, высказанных его предшественниками и современниками, не получивших еще достаточного обоснования и оформления. Так мысли, связанные с географическим распространением растений, носились уже в воздухе со времени выхода работ Турнефора и Линнея. Но только Гумбольдту удалось из этих отдельных разрозненных мыслей создать стройное целое и тем самым основать новую науку о географии растений.

Но хотя дальнейшее развитие этой новой отрасли знаний, как мы видели, выразилось в ряде работ, вызванных к жизни в значительной степени Гумбольдтом, тем не менее заслуга первого синтеза сделанного и первого обоснования новой науки в отношении исторической географии растений принадлежит Альфонсу Де-Кандоллю.

В своем главном труде, опубликованном в 1855 г. и озаглавленном «Geographie botanique raisonée ou exposition des faits principaux et des lois concernants la distribution geographique des plantes de l'èpoque actuelle», как это явствует уже из заглавия, Де-Кандолль поставил себе задачей выяснение законов распространения растений.

Моей целью, пишет он во вступлении к этому труду . . . было найти законы распространения растений на земле при посредстве ограниченного числа фактов, которые могли бы служить основой и доказательством» (р. X). К объяснению уже известных в его время фактов в середине XIX столетия не было еще сделано никаких попыток.

«Растения не имеют вполне совпадающего с климатическими условиями обитания лишь при особых обстоятельствах и лишь в отдельных странах, но ни один ботаник не сомневается, что вид может жить и размножаться далеко от своего места происхождения и что флора любой страны не содержит всех видов, которые могут в ней произрастать без содействия человека. Это факты—говорили раньше. Да, это факты, но откуда эти факты. Каковы их возможные, вероятные или несомненные причины . . . И если бы, на основе современного распространения видов и знакомства с климатическими условиями, удалось достигнуть понимания их первоначального распростране-

БИБЛИОТЕКА

ния, разве это не было бы великолепной победой знания. Эти важные вопросы долго были для меня тайной. Я был далек от того, чтобы бежать от них, как некоторые авторы. Напротив, они меня притягивали и становились моим мучением. Я не находил для них ни разрешения, ни даже способов, чтобы притти к этому разрешению.

К счастью успехи геологии пролили на естествознание новый свет. Этот свет начался, без сомнения, лишь со слабых проблесков, но он проникает уже повсюду. Сейчас он увеличивается и позволяет видеть новые пути. Мы можем попробовать по цепи времен достичь источников возникновения растительного и животного мира. Мы достигнем познания не менее разнообразных географических условий и климатов предшествовавших эпох. Итак, когда современное распространение видов кажется нам странным, когда оно не совпадает с современными климатическими условиями, мы знаем, что это, по всей вероятности, потому, что на них оказали свое влияние предшествовавшие геологические и физические условия. Мы видим здесь лишь следствие другого порядка вещей, который зависел в свою очередь от различных предшествовавших ему условий.

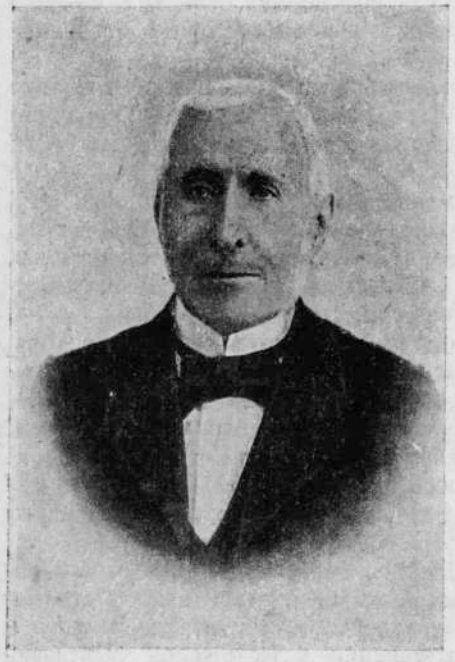


Рис. 2. Альфонс Де Кандолль

С этого нового момента ботаническая география перестает быть простым скоплением фактов. Она занимает импонирующее положение в центре знаний. Она должна иметь своей главной целью стремление показать, что в современном распространении растений может быть объяснено сейчас существующими климатическими условиями и что явилось следствием ранее существовавших условий.

Ставя себе такую высокую цель, ботаническая география конкурирует с историей ископаемых организмов (палеонтология) и с геологией, в истинном значении этого слова, в стремлении резрешения одной из самых значительных проблем естествознания, что я говорю, знания вообще и всей философии. Эта проблема есть смена организмов на земном шаре».

Для того, чтобы подойти к поставленной задаче, Де-Кандолль предпосылает своему труду рассмотрение влияния внешних факторов—температуры, света и влажности на распространение растений, а также разбирает различный характер последнего. Полученные данные приводят его к вопросу об ареале, его характере и изменениях, которым он подвергается, а из этого уже может быть выведен ряд законностей, определяющих построение самого ареала, которые могут быть сведены к 16-ти основным положениям, на которых мы остановимся ниже в главе об ареале.

Свое исследование Де-Кандолль заканчивает указанием, что наука о распространении растений должна иметь задачей: 1) констатирование в географическом распространении растений влияния существующих в настоящее время условий; 2) поиски других явлений, которые могут быть объяснены вторичными причинами, имевшими место в каждой из частей света и в каждую эпоху; 3) выведение из того и другого основных законов смены и географического распространения организмов.

Изложенным не исчерпывается богатый мыслями и содержанием труд Де Кандолля, но мы этим ограничимся, так как нам еще неоднократно придется к нему возвращаться.

Несколько ранее (в 1846 г.) замечательная работа Форбса (Forbes) о происхождении фауны и флоры Британских островов, полное заглавие которой гласит: «On the connexion between the distribution of the exsisting Fauna and Flora of the British Isles. and the geological changes which have affected their area, especially during the epoch of the northern drift» открыла новые пути для понимания современного географического распространения растений.

Основой для этой работы послужил капитальный труд Ляйелля (Lyell) — Principles of Geology, вышедший в 1832 г. и оказавший громадное влияние на развитие биологических взглядов, и в том числе на вопросы, связанные с географическим распространением организмов. Последнему способствовало, помимо совершенно новой точки зрения автора на геологическое прошлое земли, еще и то обстоятельство, что Ляйелль счел необходимым включить в свой труд и явления, связанные с органическим миром, «только через ознакомление с которыми мы сможем овладеть предварительным знанием о сейчас действующем направлении в природе, которое даст основу для понимания геологических памятников». Вследствие этого в числе других глав, посвященных вопросам связанным с образованием видов, мы находим и главы о географическом распространении и миграции видов, об островной флоре и фауне, и о вымирании вида.

Форбс, в качестве исходной мысли для своих дальнейших выводов, берет положение о специальном центре (specific centres)—географической отправной точке, из которой индивидуумы одного и то же вида, происшедшие от одного или пары родителей, начали свое географическое распространение.

Если это положение правильно, то для понимания современного распространения видов могут быть выдвинуты лишь следующие положения: 1) виды, растущие в различных полушариях в сходных условиях, являются замещающими (representatives), а не идентичными (indetical); 2) виды, найденные при сходных условиях в геологических формациях, расположенных в далеко отстоящих друг от друга местах, в условиях не изменявшихся в промежуточных формациях, являются замещающими, но не идентичными.

Если эти два положения не верны, то им может быть противопоставлено третье: 3) повсюду, где имеется данное сочетание условий, к которым приспособлен определенный вид, условий, остающихся постоянными географически и геологически, повсюду распространены идентичные виды.

Рассматривая под этим углом зрения флору Британских островов, Форбс указывает, что ее, (а также и фауну), можно разбить на пять групп составных элементов: 1) Виды, распространенные только в южной и юго-западной Ирландии и находимые затем в Европе, причем ближайшим пунктом их нахождения является Испания. 2) Виды, произрастающие в юго-западной части Англии и юго-восточной части Ирландии, более нигде в пределах Британских островов не найденные, а затем после перерыва появляющиеся на островах Чаннел и в соседних местностях Франции. 3) Виды, произрастающие на меловых отложениях юго-восточной Англии и растущие в аналогичных условиях на противоположном берегу Ламанша — во Франции. 4) Виды Британских гор, не растущие в других местностях островов, появляющиеся снова в горах Шотландии. Эти высокогорные растения идентичны растениям Скандинавских гор, но они представлены там более обедненным количеством. 5) Многочисленые виды флоры Британских островов идентичные видам флоры Центральной и Западной Европы.

Для понимания указанного соотношения элементов флоры Британских островов, Форбс выдвигает три возможности: 1) Все виды были специально созданы. (Работа вышла до опубликования «Происхождения видов» Дарви-

на»). Положение, которое Форбс отбрасыает, как не выдерживающее критики, в виду того, что, за немногими исключениями, эти же виды произрастают и на континенте. 2) Флора Британских островов образовалась путем переноса видов с материка. Это допущение Форбс считает недостаточным для объяснения нахождения ряда континентальных видов растений и животных, и наличия резко отграниченных ботанических провинций, границы которых оставались неизмененными с очень давних времен.

Наконец, 3) миграция видов до отделения островов от материка, частью которого они раньше были.

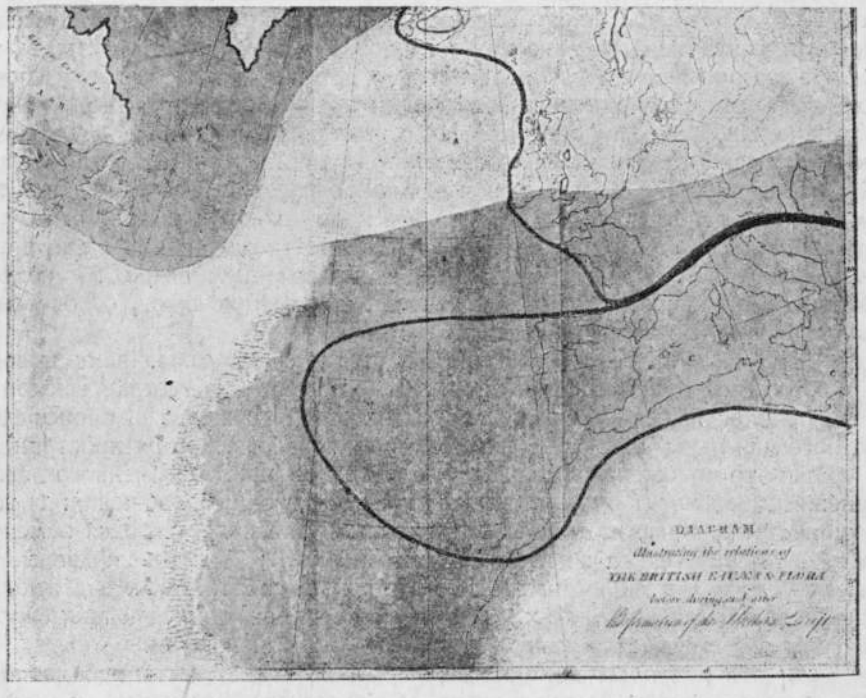


Рис. 3. Карта изображающая взаимоотношения флоры и фауны Великобританских островов и Европы (Forbes 1846).
Обозначения: A — Район, характеризующийся, в прежнее время и отчасти сейчас, наличием условий, при которых развитие ледниковой и бореальной фауны и флоры является характерным. B — Соответственный район в настоящее время. C — Район — большая часть которого по всей вероятности между миоценом и плейстоценом, была сушей.
Нижняя линия указывает на границу распространения средиземноморской флоры; верхняя — на границу распространения элементов „германской" флоры.

Форбс останавливается на последнем и доказывает его данными ботаническими, зоологическими и геологическими. Вытекающее из них теоретическое положение излагается им так: идентичность видов флоры и фауны одного ареала, занимающих известное протяжение, с таковыми другого ареала, зависит или от того, что оба ареала образуют или образовывали часть центра образования этих видов, или же они получили состав своего населения путем миграции животных и растений по сплошной территории.

Основываясь на этом своем положении, Форбс делает следующие выводы [1]) из своей работы:

[1]) Приводим их сокращенно и лишь главнейшие.

1) Флора и фауна, наземная и морская Британских островов и морей образовалась в миоценовую эпоху.

2) Сочетание животных и растений, образующих эту фауну и флору, возникло в занимаемом сейчас ареале не одновременно, но в несколько вполне определенных моментов.

3) Большая часть этих видов имеет центр своего образования вне Британских островов и проникла на них путем миграции по сплошной территории, существовавшей во время и после ледникового периода.

4) Альпийская флора Европы и Азии, поскольку она идентична флоре арктической и субарктической зон Старого Света, представляет из себя фрагменты флоры, распространившейся с севера или через посредство переноса факторами не имеющими сейчас места по побережью умеренной части Европы или же по сплошной территории, сейчас не существующей.

5) Все изменения до, во время и после ледникового периода, повидимому, были постепенны, а не внезапны, вследствие чего нельзя провести демаркационной линии между организмами жившими на тех же территориях в течение двух смежных периодов.

Рис. 4. Джозеф Гукер

Работа Форбса, а также новое направление в понимании геологического прошлого земли, которое было выдвинуто Ляйеллем, начали новую страницу в изучении исторической географии растений. Одним из первых, проникнувшихся содержащимися в них идеями был Джозеф Дальтон Гукер (J. D. Hooker).

Благодаря своему знакомству с растительностью почти всего земного шара, приобретенному им во время его многочисленных путешествий, а также обработке флор обширных областей земного шара, Гукер обладал широтою взгляда, недоставшей авторам, работавшим до него. Вследствие этого в его работах мы находим впервые переход от изучения распространения отдельных единиц растительного царства к попыткам объяснения происхождения и сочетания видов целых флор.

Одной из указанных работ Гукера в интересующей нас области является исследование о растительности островов Галапагоского архипелага, доложенное им в заседании Линеевского Общества в Лондоне в 1846 г. и опубликованное в 1851 г., в основу которого была положена обработка гербария, собранного на этих островах Дарвиным. Не ограничившись списком видов этих островов, характеризующихся чрезвычайным богатством эндемичных элементов, из которых 120 из 239 общего количества видов были им заново описаны, Гукер подверг полученные им данные тщательному анализу и установил наличие во флоре этих островов двух групп видов. Первую из них образуют эндемичные виды, обнаружившие связь с флорой Кордильер и внетропической части Северной Америки; ко второй группе относятся не эндемичные виды,обитающие кроме того еще в Вест-Индии и по берегам Мексиканского залива.

Происхождение этой флоры Гукер объясняет переносом образующих ее видов, главным образом, в части касающейся не эндемичных видов, с материка Америки действием морских течений, ветра, птиц и в не-

значительной степени человека, и видоизменением их под влиянием изоляции.

Шестью годами позже во второй части ботанического описания своего антарктического путешествия, посвященной флоре Новой Зеландии и опубликованной в 1853 г., Гукер отводит вопросам распространения видов очень ценное введение — Introductory Essay. Ставши на точку зрения возможности возникновения одного и того же вида лишь в одном месте земного шара, Гукер указывает, что ни одна из отраслей ботаники не требует для ее понимания такого знакомства с растениями и родственными взаимоотношениями видов, как отрасль, занимающаяся изучением географического распространения растений.

Опираясь на работы Ляйелля и Форбса, Гукер приходит к выводу, что растения, рассеяные сейчас на различных островах Антарктики, составляли некогда часть единой флоры, населявшей материк больший по размеру, чем та суша, которая имеется сейчас в Южном океане.

Следующая часть этого же Антакртического путешествия, посвященная флоре Австралии и Тасмании, вышла в 1860 г. после опубликования «Происхождения видов»—Дарвина, оказавшего на Гукера большое влияние, но не выдвинувшего каких-либо серьезных противоречий с его основными взглядами.

В этой работе мы находим две главы: «On the general phenomena of distribution in area» (§ 3) и «On the general phenomena of the distribution of Plants in time» (§ 4). В первой из них автор выдвигает ряд положений, в результате которых приходит к выводу, что в настоящее время действующими факторами многие явления распространения растений объяснены быть не могут. Для их понимания необходимо изучение двух причин, сыгравших главную роль в характере современного распределения растений: изменения климата и распределения суши.

Изменение климатических условий вызвало изменение в составе видов, изучавшейся им флоры, видов, процветавших еще в меловом периоде и эоцене. Существование ледникового периода в южном полушарии вполне объясняет наличие в Антарктике и в южной умеренной зоне европейских и арктических видов, также как существование ледникового периода в северном полушарии объясняет исчезновение тропических форм, обитавших до него в северной умеренной зоне. Для такого рода объяснения необходимо допущение иного распределения суши, чем оно имеет место в настоящее время.

Во второй главе Гукер рассматривает имевшиеся к моменту выхода его труда фитопалеонтологические данные и приходит к заключению о чрезвычайной сложности проблемы распространения растений, вызывающей представление, что изменения поверхности нашей планеты, смены материков океанами и равнин горными хребтами происходили в относительно короткий промежуток времени, по сравнению с продолжительностью существования некоторых родов и даже видов растений.

Вывод, к которому приходит Гукер, сводится к тому, что главные из известных нам семейств растений, обитавших на земном шаре во время и после палеозоя, существуют и сейчас, и пережили, следовательно, все происходившие в течение этого времени геологические изменения. Часть из них была перенесена или мигрировала из одного полушария в другое, и дала начало всем сейчас существующим видам.

При обработке всех перечисленных флор Гукер не ограничился чисто систематической обработкой, а произвел анализ элементов, образующих эти флоры, и старался указать взаимоотношения, родственные связи с флорами окружающих стран и сделать выводы об их происхождении.

В 1862 г. он опубликовал большую работу, заключавшую в себе анализ арктической флоры и данные для установления ее происхождения. В этой

работе он указывает на европейский характер флоры Гренландии и незначительность американских видов в ее составе, между тем как по связанности Гренландии с Северной Америкой можно было бы ожидать как раз обратное. Он подтверждает точку зрения Форбса на возможность миграции арктической флоры во время ледникового периода на юг и о происхождении этой флоры преимущественно со Скандинавского полуострова, чем объясняется преобладание скандинавских видов в составе арктической флоры.

Несмотря на то, что в этой работе Гукером ошибочно были приняты все виды, найденные к северу от полярного круга, за арктические и что его точка зрения на происхождение арктической флоры со Скандинавского полуострова была позже опровергнута Христом, доказавшим ее проникновение после ледникового периода из умеренной Азии, тем не менее эта работа в исторической перспективе имеет большое значение, так как в ней впервые затронуты в широком масштабе вопросы о происхождении и развитии арктической флоры и изложены взгляды, вызвавшие к жизни многочисленные работы, пролившие свет, как мы увидим, на один из темных моментов истории земли.

Крупный интерес представляет и его доклад, сделанный в 1866 г. в British Association for the advancement of science в Ноттингаме, в котором он вновь возвращается к вопросу о происхождении флоры островов, их взаимоотношениях между собой и отношениях к флорам материков. В этой работе Гукер в основных чертах рассматривает группу островов Мадейры, Канарских, Азорских, св. Елены, Вознесения и Кергуельских и сводит особенности флор этих островов к следующим положениям: 1) Флора этих островов тесно связана с какой либо из материковых флор, от которой она, повидимому, и происходит. При этом в случае значительного удаления острова от материка, флора которого явилась материнской для флоры этого острова, и более близкого расстояния его от другого материка, флора острова тем не менее несет лишь слабые следы флоры этого последнего. Так, Азорские острова, находящиеся на 1000 миль ближе к Америке, чем Мадейра, имеют в составе своей флоры значительно меньше американских элементов чем эта последняя. Остров св. Елены, расположенный на 100 миль ближе к Южной Америке, чем какая-либо из частей Африки, содержит в составе своей флоры лишь незначительное количество характерно американских видов. Кергуелы, отстоящие от Огненной Земли значительно дальше, чем от Африки, Австралии и Новой Зеландии, имеют флору очень близкую к флоре Огненной Земли.

2) Флоры всех этих островов носят характер более умеренного климата, чем флоры материков, расположенных на той же широте: так, Мадейра и Канарские острова имеют средиземноморскую флору, находясь на 5° и 10° южнее главной параллели Средиземноморской области, флора св. Елены имеет все черты флоры Южной Африки, флора Кергуел, находящаяся на широте 48°, сходна с флорой Огненной Земли, находящейся на широте 60° ю. ш.

3) Все эти флоры имеют много особенностей, отличающих их от материковых флор, а именно:

а) наличие родов, характерных для островов, но не имеющих связи с флорой материков;

б) наличие родов, сильно отличающихся от таковых материнских флор, но тем не менее явно с ними родственно связанных, и наравне с этим наличие родов мало отличающихся от материковых. Тоже соотношение можно провести и в отношении видов и разновидностей.

4) Как правило, виды, не отличающиеся от видов материнских флор, распространены на островах в бо́льшем количестве и покрывают на них большие пространства, чем виды и роды, отличающиеся, но родственно близкие таковым, материнских флор. Между тем растения, не имеющие связи с материковыми флорами, являются часто на островах наиболее обычными.

5) Эндемичные однолетние растения очень редки или совсем отсутствуют, в противоположность заносным однолетникам.

Гукер указывает, что для объяснения этих особенностей были выдвинуты две гипотезы: 1) семена перенесены на острова с материков морскими течениями, ветром, птицами или сходными агентами; 2) растения имели некогда сплошное распространение на пространствах суши, связывавших современные материки с островами и в настоящее время исчезнувших. Приведя ряд возражений, как против одной, так и против другой гипотезы, Гукер приходит к заключению о необходимости допущения ранее, в прежние геологические периоды, существовавшей связи островов с материками, часто не близлежащими, как Азоры с Европой, Св. Елены и Вознесения с Африкой, Кергуелов с Огненной Землей, и объяснения наличия своеобразных особенностей флор этих островов изменением видов на основе Дарвиновского учения.

Резюмируя выполненную Гукером работу мы видим, что им был выдвинут ряд совершенно новых проблем, связанных уже не с закономерностью распространения отдельных видов, а с вопросом о происхождении целых флор, устанавливаемом на основе анализа ареалов распространения образующих их видов. Это новое направление исследования оказалось в высшей степени плодотворным и дало толчок к работе в этой же области.

Эти данные нам с несомненностью указывают, что к середине XIX столетия вопрос о географическом распространении организмов для многих исследователей, как Ляйелль, Форбс, Гукер и др., в основных чертах был уже совершенно ясен, но тем не менее продолжавшая еще прочно держаться, главным образом, вследствие связанности с религиозными представлениями, доктрина о постоянстве видов и существовании их в результате отдельных творческих актов, сковывала мысль даже таких выдающихся умов.

В 1859 г. было опубликовано «Происхождение видов» Ч. Дарвина. Тот переворот, который эта книга произвела не только в биологии, но во всем мышлении человечества не мог не отразиться на развитии и нашей дисциплины. Вместе с тем и сам Дарвин в своем исследовании эволюции организмов и ее причин, не мог не остановиться на вопросах их географического распространения. И, действительно, XI и XII главы его труда посвящены последнему и как таковые являются ценнейшим вкладом в историческую биогеографию.

Эти главы Дарвин начинает со следующей фразы: «при изучении распространения организованных существ на поверхности земного шара наше внимание прежде всего обращает на себя тот замечательный факт, что ни сходство, ни несходство обитателей различных областей не может быть вполне объяснено климатическими и другими физическими условиями». Приведя ряд примеров распространения растений и животных в разных странах, свидетельствующих о связи между частями ареалов отдельных видов и целых флор и фаун, Дарвин пишет: «в этих фактах мы видим глубокую органическую связь, существующую во времени и в пространстве на известной площади суши или воды независимо от физических условий». Эта связь объясняется им наследственностью, «которая одна, как мы это положительно знаем, обусловливает появление организмов или совершенно сходных или, как мы это видим в случаях с разновидностями, более или менее сходных». В основу своих рассуждений о географическом распространении организмов, Дарвин кладет предположение, что каждый вид появился первоначально лишь в одной области, откуда он начал свое расселение. «Существование каждого вида или группы видов непрерывно во времени ..... Точно также и в пространстве, за правило надо принять, что область каждого вида или нескольких видов непрерывна, исключения же, хотя они и нередки, могут быть объяснены .... или прежними переселениями при отличных условиях, или

случайными способами распространения, или вымиранием вида в промежуточных областях».

Поэтому вполне понятно нахождение одинаковых видов на Британских островах и в Европе, так как без сомнения они были некогда соединены между собой, и понятно также отсутствие млекопитающих общих Европе с Австралией и Южной Америке, несмотря на общность условий существования, что подтверждается происшедшей натурализацией в этих странах многих европейских животных и растений. Существование же тождественных видов растений, разобщенных большими пространствами, объясняется наличием у них средств к распространению, позволивших им преодолеть эти расстояния.

Каковы же эти способы расселения? Остановившись на взглядах Ляйелля и Форбса на ранее существовавшие соединения Атлантических островов с Европой и этой последней с Америкой, Дарвин пишет: «другие авторы перенесли эту гипотезу почти на все океаны и соединили почти каждый остров с тем или другим из материков. И, действительно, если приведенные Форбсом доказательства справедливы, то мы должны допустить, что едва ли существует хоть один остров, который не был в недавнее время соединен с каким либо материком. Это воззрение разрубает гордиев узел распространения одного и того же вида в крайне отдаленных друг от друга областях и устраняет многие затруднения; но, сколько я могу судить, мы не имеем права допустить такое огромное географическое изменение в течение времени существования современных видов».

Допуская возможность значительных колебаний в уровне суши и моря, а также существование «теперь опустившихся в море островов, которые могли служить точками отправления для дальнейшего расселения растений и многих животных», Дарвин тем не менее считает невозможными «такие огромные географические перевороты в течение новейшего времени, какие необходимы с точки зрения Форбса и допускаются его последователями». «Особенность и относительная численность обитателей океанических островов также свидетельствует против допущения прежнего непрерывного соединения последних с материками. Почти исключительно вулканическое строение этих островов также не говорит в пользу предположения, что они представляют собою остатки исчезнувших материков, потому что, если бы они были первоначально непрерывными горными кряжами, то по крайней мере некоторые из них состояли бы, подобно другим горным вершинам, из гранита, метаморфических пород, древних, содержащих ископаемые, пластов и других горных пород, а не представляли бы собою масс исключительно вулканического происхождения».

Исходя из этих взглядов, Дарвин приступает, со свойственной ему тщательностью, к собиранию фактов распространения растений и к проверке некоторых из них опытным путем. Мы находим у него данные опытов о противостоянии семян действию морской воды, о продолжительности плавания плодов и частей растения с плодами, наблюдения о заносе семян с землею пловучим лесом, на льдинах, а также птицами, о распространении пресноводных растений, об обитателях островов и связи их с таковыми ближайших материков.

Тем не менее он сам, несмотря на наличие таких способов распространения семян, говорит «флоры различных материков не могут смешиваться под влиянием таких причин и остаются настолько различными, насколько мы это видим в настоящее время». Несмотря на частый занос семян «очень мало шансов для того, чтобы семя попало на благоприятную почву и вышедшее из него растение достигло полного развития». «Из сотни видов семян или животных, занесенных на остров даже гораздо менее богатый, чем Британия, быть может оказалось бы не более одного, настолько хорошо приспособленного к его новому местожительству, чтобы натурализоваться. Но это

вовсе не может быть серьезным возражением против значения случайных способов перенесения, действовавших втечение долгого периода геологического времени пока остров поднимался и прежде чем он вполне населился, на почти голой земле, населенной лишь немногими вредными насекомыми и птицами или даже совершенно лишенной их, почти каждое семя имело бы возможность прорасти и выжить, если только подходило к климату».

Не менее важными и руководящими для последующих исследователей были его соображения о расселении растений во время ледникового периода, о тождестве видов на разобщеных горных вершинах, о существовании мостов суши между Старым и Новым Светом, по которым в третичном периоде, благодаря наличию более теплого климата, происходил обмен растений, о сходстве флор южного побережья Америки, Австралии и Нов. Зеландии, находившихся в связи с флорами Антарктической суши, сейчас покрытой льдом.

«Живой поток разливался в течение одного периода с севера и в течение другого с юга, при чем и в том, и в другом случае достигал экватора; но он с большей силой шел с севера, чем в противоположном направлении, и потому вполне занял юг. Подобно тому, как волны оставляют свои наносы горизонтальными пластами, поднимая их более высоко в береговой полосе, так и живой поток оставил свои живые отложения на наших горных вершинах, по линии постепенно сходящей с арктических низменностей до наибольшей высоты под экватором. Различные существа, оставленные при этом выкинутыми на берег, можно сравнить с дикими племенами человека, заброшенными в горные кряжи почти каждой страны, служа полным для нас интереса напоминанием о прежних обитателях окружающих низменностей».

Дальнейший вклад в историю развития рассматриваемой нами науки был сделан знаменитым современником Дарвина — Уоллесом (A. Wallace). Последний может с полным правом считаться создателем науки о географическом распространении животных, но его исследования, касающиеся лишь в незначительной части растительного царства тем не менее, благодаря целому ряду выдвинутых им общих положений, имеют значение и в истории изучения распространения растений. Еще в 1860 г. в своей известной книге «Зоологическая география Малайского архипелага», Уоллес писал: «моей задачей было перенести важнейшие моменты естественно-исторического исследования всех частей земли на изучение их истории. Точное знакомство с какой либо группой птиц или насекомых и ее географическим распространением дает нам возможность реконструировать острова и материки прежних периодов, так как степень различия, существующая между животными смежных областей стоит в тесной зависимости от имевших место предшествующих геологических изменений. Собирая даже такие незначительные факты, мы получаем возможность заполнить крупные пробелы в прошедшей истории земли, оставляемые геологией, и открыть следы прежнего существования древней суши, погребенной сейчас на дне океана и оставившей нам лишь этих единственных живых свидетелей своего прежнего существования».

В этих немногих фразах совершенно отчетливо намечена основная задача исторической географии организмов, которая и была с значительной полнотою проведена Уоллесом в его основном труде посвященном «географическому распространению животных и изучению родственных взаимоотношений, живущих и вымерших фаун в связи с прежними изменениями поверхности».

Для исторической географии растений имеет значение другой труд Уоллеса, являющийся как бы дополнением к предшествующему: Jsland Life — трактующий о происхождении фауны и флоры островов и посвященный Джозефу Гукеру, «который больше чем какой либо другой исследователь, способствовал нашему знанию о географическом распространении растений и в особенности островных флор».

Основная мысль автора, доказуемая затем подробно в последующих главах его книги, изложена в введении к последней и состоит в том, что проблема географического распространения растений и животных представляет собой сложное явление, вытекшее из совокупности различных факторов — биологического или физического характера. Под первыми Уоллес понимает: во первых, постоянное стремление организмов к увеличению своей численности и расширению территории своего обитания, а также различную степень способности к распространению и миграции, создающую им возможность широкого расселения по земному шару; во вторых, тот процесс эволюции и вымирания, благодаря которому происходит развитие и рост данной группы организмов, достижение ею своего максимума развития, затем последующее постепенное вымирание, сопровождающееся часто распадением на отдельные группы, сохраняющиеся в очень отдаленных друг от друга областях.

К физическим признакам Уоллес причисляет — географические причины, вызывавшие изоляцию или смешение фаун и флор, и климатические изменения, имевшие место в различное время жизни земли, оказывавшие громадное влияние на распространение организмов.

При переезде из Великобритании в Сев. Японию, перед путешественником проходят, чередуясь один за другим, «солнечные острова Средиземья, пески и финиковые пальмы Египта, безводные скалы Адена, кокосовые насаждения Цейлона, кишащие тиграми джунгли Малакки и Сингапура, плодородные равнины и вулканические возвышенности Люцона, одетые лесом горы Формозы и обнаженные холмы Китая». Но тем не менее, прибывши в Японию, отстоящую от Великобритании на расстояние 1300 миль и отделенную от нее всей широтой Европы и Северной Азии, бесконечной сменой равнин и гор, безводными пустынями и покрытыми льдами плато, он найдет среди животного и растительного населения последней многих знакомых ему по его родине представителей.

Между тем при переезде из Австралии в Новую Зеландию, отстоящую от нее меньше чем на 1300 миль, путешествующий попадает в страну, совершенно чуждую ему по своей природе. В Малайском архипелаге имеются два острова — Бали и Ломбок, каждый почти такой же величины как Корсика, отделенные друг от друга расстоянием лишь в 50 миль, но тем не менее по своей фауне отличающиеся больше чем Англия от Японии.

«Эти обстоятельства не могут быть объяснены климатическими или иными из ныне действующих причин; проблема миграции вида и ему предшествовавших форм может быть объяснена всей совокупностью изменений климата, чередованием моря и суши, обусловивших это переселение видов, всей серией влияний способствовавших сохранению одних форм и исчезновению других, словом всем прошлым земли на значительном протяжении геологической истории».

Тем не менее в основу своих заключений Уоллес кладет, точно также как мы видели и Дарвин, твердое убеждение в постоянстве главных материков и больших глубин океанов. Изменения в географическом распространении организмов, нарушившие закономерности последнего, были вызваны в значительной степени климатическими изменениями, в особенности ледниковым периодом.

Острова, благодаря своим ограниченным размерам и изолированности, особенно благоприятны для изучения законов распространения растений и животных. Уоллес разбивает их на две группы — океанические острова, вулканического происхождения или образовавшиеся из коралловых рифов, отделенные большими расстояниями от материков и окруженные значительными глубинами моря, и материковые острова, которые в свою очередь могут быть подразделены на современные и древние острова. В то время как океанические острова возникли среди океана и

никогда с материками связаны не были, вторые представляли в прошлом часть материка, от которого они откололись, о чем свидетельствуют образующие их горные породы.

«Современные» материковые острова отделены от материков мелким морем, глубиною редко превышающей 100 футов; эти острова еще недавно составляли часть ближайших материков. «Древние» материковые острова значительно отличаются от предыдущих. Они часто отделены от материков значительными глубинами в 1000 футов и больше, а населяющие их фауна и флора отличаются значительной фрагментарностью.

В то время как материковые острова свое основное население получили еще до своей изоляции, океанические острова заселились исключительно благодаря заносу растений и животных различными естественными факторами, а в последнее время и человеком.

В настоящее время эта точка зрения подверглась значительной критике (Ihering и др.), к каковой мы еще вернемся, а самому Уоллесу пришлось отказаться в отношении Нов. Зеландии и Мадагаскара от своей точки зрения, признав их за материковые острова, некогда связанные — первая с Австралией, а второй с Африкой, несмотря на большие глубины моря, сейчас их отделяющие.

Одним из критиков естественного отбора, остановившимся в своем разборе теории Дарвина как раз на указанных двух главах «Происхождения видов», был Мориц Вагнер (M. Wagner), выдвинувший в своей основной работе «Die Darvinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen», вышедшей в 1868 г., и в ряде более мелких статей свой «закон миграции», с его точки зрения не опровергающий, а дополняющий взгляды Дарвина.

Этот закон касается вопроса об образовании новых видов—темы, чрезвычайно близкой к вопросам, связанным с географией организмов, но в которую мы вдаваться не можем. Тем не менее, поскольку этот закон Вагнера теснейшим образом связан с географическим распространением растений и животных и поскольку он имеет большое значение для понимания образования так наз. викарных видов, к которым мы в дальнейшем еще вернемся, постольку мы не можем здесь на нем не остановиться.

Закон миграций (Migrationsgesetz) Вагнера вытекает из следующих соображений: конкуренция организмов и борьба за существование дают импульс растениям и животным расширять место своего обитания. В частности расселение растений происходит вследствие пассивного переноса семян ветром, реками, морскими течениями, птицами, насекомыми и др. Новые условия обитания, в которые попадают переселенцы, вызывают сильное варьирование их признаков. Если препятствия, которые вид предолел при своем расселении, были незначительны, так что между возникшими разновидностями и родительскими формами устанавливается сообщение, то через их скрещивания очень скоро эта разновидность окажется стертой и вновь сольется с основными формами. В противном случае она уцелеет и превратится в новую географическую расу или новый вид.

Естественно-исторические условия прежних геологических периодов с их частыми изменениями распределения морей и суши, отрывом островов от сплошных масс суши, частыми вулканическими явлениями, значительно больше способствовали образованию новых видов, чем сейчас действующие условия.

С развитием человеческой культуры эта изоляция дикорастущих видов с каждым годом все больше и больше нарушается, в связи с чем стоит и все уменьшающееся новообразование форм в природе, на основе их изоляций, которое в конце концов совсем иссякнет.

Этот закон видообразования возник у Вагнера под влиянием наблюдения существования в природе очень близких, родственных видов, разделенных часто незначительными препятствиями — рекой, горами, морскими проливами и пр., обитающих на разобщенных горных вершинах и т. д. Эти, так

называемые, викарные виды возникли вследствие случайного переноса основной формы через указанные препятствия, где она под влиянием новых условий и изоляции и видоизменилась, превратившись в новую расу.

Закон миграций, как дающий нить к пониманию ареала распространения викарных видов и разрывов в нем, имеет для исторической географии растений большее значение.

Крупнейшим событием в области изучения ботанической географии и исторической части ее в особенности было опубликование в 1879 г. Энглером (Engler) своего исследования об истории развития растительного мира с третичного периода — Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode.

Уже самая возможность опубликования такого труда указывает на тот крупный шаг вперед, который к этому времени сделала историческая география растений. Ведь, как было указано, во времена Де-Кандолля самая постановка вопроса о причинах и законности наблюдаемого в настоящее время распространения растений представляло из себя еще нетронутую тему, избегавшуюся, вследствие ее трудности, большинством авторов.

Рис. 5. Адольф Энглер

Между тем в работе Энглера мы находим применение принципов и данных исторической географии растений уже не только для объяснения распространения отдельных единиц растительного царства, но и к пояснению развития и взаимоотношения флор всего земного шара — проблема, как мы видели, впервые выдвинутая Гукером. Свое исследование Энглер обосновывает 35 основными положениями распространения растений, представляющими сводку знаний по этому вопросу, соответствовшую тогдашнему уровню исторической географии растений.

Свою работу Энглер закончил двумя картами: на одной из них он показал, каково должно было быть распределение суши и моря в миоцене, на основании данных геологии и распределения как ископаемых, так и ныне живущих видов растений, те направления, по которым должна была совершаться миграция растений в конце третичного и во время ледникового периодов, а также расширение ареалов степных элементов, начиная с конца третичного периода. (Рис. 6). На второй карте нанесены ботанико-географические области, при распределении которых приняты во внимание не только климатические факторы, но также и факторы исторического развития флор.

Одной из заслуг Энглера является использование географического распространения родов и видов растений для выяснения их родственных взаимоотношений при составлении монографий последних. Это новое направление в систематике растений, получившее в дальнейшем широкое развитие, сослужило очень важную службу и исторической географии растений, так как на основе такого проверенного и детально изученного материала, работа в области изучения взаимоотношений и развития флор получила вполне надежное обоснование.

Вокруг Энглера создалась целая школа ботанико-географов, направивших свою работу по начертанному им пути исторической географии

растений. Крупным памятником этой школы является собрание ботанико-географических монографий, издававшихся Энглером и Друде под общим заглавием Vegetation der Erde.

Эти исследования получили еще большее развитие и обоснование после опубликования уже упомянутой работы Веттштейна о ботанико-географических методах в систематике растений и создания и вокруг Веттштейна своей школы, положившей в основу работы выдвинутые им географические принципы систематики растений.

Рис. 6. Карта истории развития растительных областей земного шара с третичного периода. (Engler 1879).
Темной краской показана суша, светлые места — море. Линией и пунктиром обозначены пути миграции растительности.

Количество работ, рассматриваемой нами области знания, получает с этого времени такое развитие, что излагать их полностью дальше, как мы делали до сих пор, становится уже невозможным, и нам придется в дальнейшем ограничиться лишь указанием крупных вопросов и исследований, сыгравших большую роль в развитии исторической географии растений.

К числу таких работ должны быть отнесены исследования Натгорста (Nathorst) и Андерсона (Andersson) по нахождению ископаемых растений ледникового периода. Мы видели, что вопрос о флоре ледникового периода, ее продвижении на юг и о современной флоре Арктики был поднят Форбсом и Гукером. Первое несомненное доказательство

наличия действительно такого продвижения арктической флоры значительно далее на юг, по сравнению с границей ее теперешняго распространения, было доставлено еще в 1842 г. Стенструпом (Steenstrup), нашедшим в торфяных болотах Дании ряд ископаемых остатков растений, давших несомненные указания на прошлую историю растительности Дании.

Но несмотря на это, более детальное знакомство и полное признание факт нахождения ископаемой флоры ледникового периода получил лишь

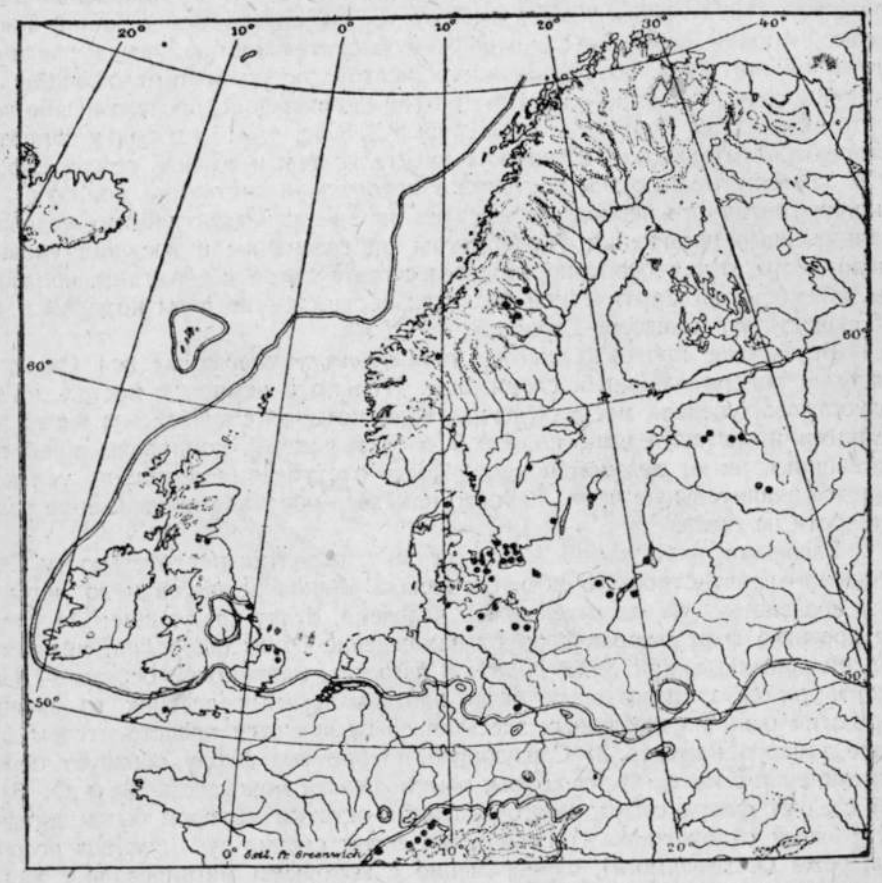


Рис. 7. Известные до 1895 г. местонахождения ископаемой арктической флоры (черные точки).
Границы наибольшого оледенения показаны двойной линией (A. Nathorst, 1892)

после того как в 1870 г. Натгорст нашел в Швеции, в Шонене в 8 местонахождениях представителей этой флоры. Детальнейшими его и других исследователей работами было доказано наличие в очень многих местонахождениях ледниковой флоры не только в Швеции, но и в Норвегии, Дании, Прибалтийском крае, Германии, Англии и Шотландии, Швейцарии, Венгрии, Франции и др. Эти находки дали совершенно неожиданные указания на передвижение видов во время ледникового периода и непосредственно после его окончания. (Рис. 7).

Вместе с тем эти исследования показали, что ископаемые остатки ледниковой флоры в местах их нахождений не одинаковы, а видоизменяются, в зависимости от возраста отложений, в которых они были найдены, по своему видовому составу постепенно приближаясь к составу флоры данной местности.

Наиболее древнюю ископаемую растительность, представленную полярной ивой *(Salix polaris)* и карликовой березой *(Betula nana),* а также рядом других арктических растений, содержат пресноводные отложения морен, находившихся у края ледника. За ними следуют отложения глин и песка, а затем наиболее молодые отложения торфяных болот. Ископаемая растительность этих последовательных слоев отложений, по мере изучения их снизу — от самых древних, кверху до самых молодых, создает по выражению Натгорста (1892) впечатление, «как будто мы спускаемся с какой нибудь высокой горной вершины с альпийской растительностью, через различные вегетационные зоны, до современного месторасположения отложений».

Многочисленные исследования в этом направлении, последовавшие вслед за работами Натгорста, позволили в 1897 г. Андерсону начертить историю растительности Швеции, а вместе с тем и вообще севера Европы.

Упомянутые находки растений в ископаемом состоянии показали, что в конце третичного периода, вследствие изменения климатических условий и значительного понижения температуры по сравнению с прежним уровнем, имело место, о чем особенно свидетельствуют находки в Англии, продвижение далеко на юг арктической растительности, многие виды которой и сейчас существуют на севере Европы.

Вследствие продолжавшагося понижения температуры вся Скандинавия была покрыта мощным слоем льда. Только в немногих местах, на юге полуострова, уцелела местная флора, виды которой смешались с вновь пришедшими представителями полярной растительности, сопровождавшей продвигавшийся на юг ледяной покров. После отступления ледников, успевших покрыть значительную часть Европы, началось обратное продвижение растительности на север.

Главными эпохами, по Андерсону, развития растительности Скандинавского полуострова, с момента начала таяния ледников и до поры начала воздействия на растительность человека, будут следующие: 1) Наиболее древнюю флору характеризует нахождение *Dryas octopetala,* мелколистных полярных ив, как *Salix polaris* и *herbacea,* карликовой березы — *Betula nana* и др., остатки которых были найдены в самых древних отложениях морен; ни один из найденных здесь видов не является представителем флор более теплого климата. 2) Следующую по времени флору образует береза, в соединении с которой росли ивы, обыкновенный можжевельник и др. 3) За ней следует флора сосны, многочисленные остатки которой были находимы в торфяных отложениях. 4) Господство сосны сменил дуб (*Quercus pedunculata,* реже *Q. sessiliflora),* одновременно с которыми мигрировали с юга на Скандинавский полуостров — клен *(Acer platanoides),* ясень *(Fraxinus excelsior),* омела *(Viscum album)* и плющ *(Hedera helix).* 5) За дубом последовал бук, хотя к моменту выхода исследования Андерсона ископаемые местонахождения последнего найдены еще не были. (Рис. 8).

Новейшим пришельцем в Скандинавии с востока, в противоположность предыдущим — западным, в числе других является ель, которая не достигла еще пределов распространения на полуострове и не заняла еще многие территории вполне отвечающие по своим естественно-историческим условиям ее биологическим особенностям.

С вопросом об арктической флоре тесно связан вопрос о происхождении и истории развития флоры Альп, о произрастании на них видов арктической флоры и захождении далеко на север альпийских растений. И здесь мы имеем целую литературу, принадлежащую ряду исследователей. Основание этим работам было положено исследованиями Христа (Christ).

Несмотря на чрезвычайное разнообразие высказанных этими авторами взглядов по разным вопросам развития флоры Альп, тем не менее на их основе может быть установлена в общих чертах история этой флоры. В отношении Швейцарских Альп, мы имеем прекрасную сводку, опубликован-

ную Иерош (Marie Ierosch, 1903), на основании которой история флоры Альп рисуется в следующем виде: в миоцене, как это мы знаем на основании многочисленных находок ископаемых остатков тогдашней растительности, в равнинах последняя носила субтропический характер; в это же время растительность гор в Евразии и Северной Америке имела свою, между собой родственную флору.

Рис. 8. Пути расселения дуба в Скандинавии. Современные границы берегов показаны тонким пунктиром (Andersson. 1897).

Понижение температуры, сопровождавшее первый ледниковый период, вызвало гибель значительной части этой растительности, уцелевшей лишь в немногих защищенных местах. Часть альпийских видов спустилась с гор в низменности и здесь смешалась с многочисленными пришельцами, двинувшимися на освободившуюся территорию Средней Европы из Арктики и высокогорных областей умеренной Азии. В месте их столкновения и смешения могли возникнуть и новые виды, приспособившиеся к условиям ледникового периода.

С отходом ледника эта смешанная флора получила возможность продвинуться обратно на север и подняться в Альпы. Наступление ледника во время второго и третьяго оледенений возвращало эти растения к прежним границам их распространения.

Во время межледниковых периодов температурные условия значительно улучшались, так что повидимому даже превосходили современные. На это указывает, имевшее несомненно место, наличие между вторым и третьим оледенениями, периода со степными климатом, во время которого произошло вторжение в пределы средне-европейских Альп таких растений как рододендрон *(Rhododeron ponticum)*, полигала *(Polygala chamaebuxus)*, самшит *(Buxus sempervirens)*, о чем говорят найденные и описанные *Веттштейном* их ископаемые остатки в Гёттингерской Брекчии в Тироле.

В результате в Альпах, а также в северной Европе, образовалась смешанная флора, в которой мы находим третично-альпийские виды, уцелевшие во время ледниковых периодов, арктическо-алтайские, частично арктические, отчасти чисто алтайские и альпийско-северо-европейские.

Эта постепенно вырисовавшаяся картина истории флоры Альп еще далека от завершения, но тем не менее проделанная работа дает полное основание Иерош повторить слова Гера (Heer), произнесенные им в речи на годичном собрании Швейцарского Общества Естествоиспытателей в 1846 г.: «Неизмеримое пространство развертывается перед нами и чем дальше мы в него проникаем, тем большие области раскрываются перед нашим удивленным взором: как будто мы стоим на высокой горной вершине и смотрим вниз, на лежащую перед нами неизмеримую страну, постепенно освобождающуюся от покрывающего ее тумана, так что выступавшие из него горные вершины, которые раньше представлялись нам изолированными возвышенностями, стали соединяться теперь в грандиозное целое и раскрыли изумительную гармонию природы».

Еще один из важных вопросов исторической географии растений — о взаимоотношениях флор Северной Америки и Восточной Азии был поднят еще в 1846 г. Аза-Греем (Asa Gray) и развит затем в ряде последующих работ.

Накопившиеся фитопалеонтологические данные, свидетельствовавшие, что ряд родов, как *Liquidambar, Sassafras, Aralia, Magnolia, Liriodendron, Taxodium, Sequoia* и др., представленный в настоящее время в Северной Америке живущими видами и отсутствующий сейчас в Европе, в третичном периоде имел широкое распространение и заходил далеко на север, в том числе в Гренландию, дали основание Аза-Грею сделать вывод, что современная флора Северной Америки в третичном периоде находилась в тесных родственных отношениях и во многом была тождественна тогдашней флоре Гренландии, Шпицбергена и Северной Европы.

Второй очень важной заслугой Аза-Грея было указание на наличие несомненной связи между флорами атлантического побережья Северной Америки и Северо-восточной Азии.

Эти замечательные факты, подтвержденные значительными списками видов, Аза Грей объясняет тем, что флора, остатками которой они являются, в миоцене была распространена в теперешней арктической и субарктической зоне. По мере понижения температуры и наступления ледника эта флора отступала к югу и уцелела в настоящее время в местах, сохранивших приближающиеся к прежним климатические условия, как это имеет место в Восточной Азии и Японии, с одной стороны, и на западном и отчасти восточном побережьи Северной Америки, с другой. Эти же данные свидетельствуют о наличии в третичном периоде непосредственной связи и обмена форм между Азией и Америкой по суше, существовавшей, повидимому, в то время на месте теперешнего Берингова пролива.

Из важных для исторической географии растений научных исследований,

остановимся еще на работах по изучению болот, давшие возможность установить не только смену растительности в послеледниковое время, но и определить тогдашние ареалы сейчас живущих видов древесной растительности. Эти данные, почерпнутые из изучения микроскопических растительных остатков в профилях болот, получили далнейшее развитие и более твердое обоснование после того как в 1916 г. Лагергеймом (Lagerheim) и Постом (L. van Post) был предложен особый микроскопический метод исследования растительных остатков болот. Этот метод основывается на изучении пыльцы, находимой путем взятия ряда последовательных проб на различной глубине в отложениях болот. Благодаря систематической специфичности строения пыльцы, приуроченность ее тому или другому виду может быть относительно легко определена. Сосчитывая количество пыльцевых зерен каждого вида в каждой пробе, определяют процентное содержание видового состава растительности, давшей найденную пыльцу. На основании таких исследований получается возможность судить о видовом составе тогдашнего леса, о количественном соотношении образовывавших его видов, о смене видового состава древесной растительности в различные периоды послеледникового времени.

Эти данные дают чрезвычайно ценные материалы для понимания ареалов современной растительности и тех изменений, которые они претерпели в течение четвертичного периода. В частности для С.С.С.Р. по данным изучения Герасимова (1926) и других авторов, древесная растительность во время сухого и теплого периода, наступившего после отхода ледника, характеризовалась распространением редкой древесной растительности, состоявшей из ели, сосны и ольхи — на Урале, а к северу от Москвы — дуба, вяза, липы и орешника; в Минской, Смоленской и Калужской губерниях — лиственницы, и кедра — в Южном Урале. Для следующего холодного и влажного периода характерно развитие леса из дуба, вяза и липы, а также и березы к северу от Москвы. Следующий, опять более сухой и теплый период характеризуется сильным развитием лесов, образованных указанными породами. Наоборот, в песледующем более влажном периоде происходит убывание распространения лиственных пород, до площади, приближающейся к современному их распространению, и расширение обитания ели, которая к концу периода начинает сменять сосной и березой.

К концу XIX столетия ботаническая география, как самостоятельная наука, достигла уже такого развития, что явилась возможность и надобность суммировать полученные ею факты. Это выразилось в выходе ряда руководств, в которых большею частью вопросы исторической географии нашли себе также место.

Из числа таких руководств укажем на Handbuch der Pflanzengeographie известного исследователя в области ботанической географии Друде, вышедшее в 1890 г.. В этом руководстве мы находим целый отдел, посвященный вопросу об ареале, а также и флоре островов, горных вершин и субтропических пустынь.

Очень интересной и богатой мыслями явилась книга Сольмс-Лаубаха (Solms-Laubach, 1905.) «Руководящие точки зрения в общей географии растений» — Leitenden Gesichtspunkte einer algemeinen Pflanzengeorgaphie (1905). В ней автор в числе других вопросов рассматривает характер заселения местообитания видом, изменения равновесия в распространении растений, происшедшие в результате нарушившихся условий его обитания, и флору островов.

В ботанической географии Дильса (Diels. Pflanzengeographie. 1908) вопросы, связанные с ареалом, его происхождением, факторами распространения растений, относятся к флористической географии растений, в противоположность принятому здесь нами. В отделе же исторической географии растений, рассматривается развитие флор, начиная с мезозойской эры.

В вышедшем двумя годами позже учебнике ботанической географии (Lehrbuch der allgemeinen Pflanzegeogr. 1900), Гребнера (Graebner) проведена историческая точка зрения, вследствие чего учебник начинается с исторической географии растений, рассматриваемой автором очень широко. В этот отдел включена по существу и фитопалеонтологическая часть, так как в нем рассматривается развитие растительного царства, начиная с палеозоя, а затем даются данные о факторах распространения растений и ареале в геологическом прошлом и в современную эпоху.

В одном из последних руководств этого же типа «общей географии растений» Гейека (Hayek Allgemeine Pflanzengeorgarhie 1926) исторической географии уделено должное внимание. В посвященном ей отделе мы находим главы о распространении растений, ареалах видов и их видоизменении в течение истории земли, и о возрасте видов как ботанико-географическом факторе.

Ия русских ботанико-географических учебников необходимо отметить «Основы фитосоциологии» Пачоского (1921), пятая глава которых, рассматривающая историю развития растительного покрова, должна быть по существу отнесена к исторической географии растений.

Мы закончим этот исторический обзор указанием на прекрасное и в сущности единственное изложение основ исторической географии растений, данное Шрётером (Schroeter. Handwörterbuch der Haturwissenschaften. Genetische Pflanzengeographie. Epiontologie, 1913). Шрётер предпосылает изложению самого предмета своей статьи указание на факторы, обусловливающие изменения в географическом распространении растений. Эти факторы он подразделяет на пять групп: 1) геогенные, обусловливающиеся изменениями, происходящими в земной коре; 2) климатогенные, вызываемые условиями климата; 3) биогенные, вызываемые биологией и изменениями условий обитания самих растений; 4) антропогенные, зависящие от воздействия человека; 5) филлогенетические — связанные с изменениями самих растений, стоящими в зависимости не от внешних, а от внутренних причин.

Самый предмет исторической географии растений он подразделяет на два отдела: A. Von Pflanze ausgehend и B. Vom Gebiet ausgehend. В первом рассматриваются вопросы, связанные с распространением отдельных систематических единиц и их ареалы, распространение экологических групп и синэкологических единиц (история развития растительных сообществ). Второй отдел посвящен вопросам, связанным с историей развития флор, расчленением их на элементы, возрасту флор и взаимоотношениям их с фауной.

Историческая география растений является лишь формирующейся наукой, перед ней лежит еще обширное поле развития, и чем больше будут укрепляться ее положения, чем больше данных для ее построений будут приносить научные исследования, тем больше будет ее значение, как самодавлеющей науки и как основы для других, базирующихся на ней, дисциплин.

ЛИТЕРАТУРА.

Andersson, G. Die Geschichte der Vegetation Schwedens. Engler's Bot. Jahrb. XXII, p. 433—548. 1897.

Beilschmied, C. Pflanzengeographie nach A. Humboldt's Werke über die geographische Verteilung der Gewächse. Breslau. 1831.

Christ, H. Geographie der Farne. Jena. 1910.

Darvin, Fr. The Botanical Work of Darvin. Ann. of Bot. 1899.

De Candolle, Aug. Pyr. Géographie botanique. Dictionnaire des Sciences. XVIII. Paris. 1820.

De Candolle, A. Géographie botanique raisonnée. I—II. 1855.

Diels, L. Pflanzengeographie. 1908; 2. Ausg. 1929; русский пер. П. Мищенко. 1918.

Drude, O. Handbuch der Pflanzengeographie. 1890.

Engler, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode I, II. 1879, 1882.

Engler, A. Alphonse De Candolle. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XI. 1893.

Engler, A. Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten 100 Jahren. Humboldt-Centenarschr. der Ges. für Erdkunde. Berlin. 1899.

Engler A. Pflanzengeographie. Die Kultur der Gegenwart. III, 4 B. 4. 1914.

Engler, A. Ueber neueren Fortschritte der Pflanzengeographie. Engl. bot. Jahrb. 1902.

Forbes, E. On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles. Mem. Geol. Survey of England. I. p. 336–432. 1846.

Gams, H. Die Ergebnisse der pollenanalytischen Forschung in Bezug auf die Geschichte der Vegetation und des Klimas von Europa. Zeitschr. f. Gletscherkunde. 1927.

Graebner, P. Lehrbuch der Pflanzengeographie. 1910.

Gray, Asa. Analogy between the Flora of Japan and that of the Unites States. Amerikan Journal Science. II. p. 135. 1846.

Gray, Asa. Observation upon the relations of the Japanese Flora to that of North Amerika. Mem. Amer. Acad. d. Sc. VI p. 377—451. 1858—59.

Gray, Asa. Address before American Associat. Advancement Science on relationships of flora of Amerika and Asia. Proceedings American Association. XXI. 1872.

Hayek, A. Allgemeine Pflanzengeographie. 1926.

Herzog, Th. Geographie der Moose. Jena. 1926.

Hooker, J. D. On the vegetation of the Galapagos Archipelags. Linnean Transact. XX p. 235—262. 1851.

Hooker, J. D. Outlines of the distribution of arctic plants. Transact. Linn. Soc. XXIII. p. 251. 1862.

Hooker, J. The botany of the antarctic voyage. I. Flora antarctica. II. Flora Novae Zelandiae. III. Flora Australiae et Tasmaniae. 1844–1860.

Hooker, J. D. Lecture on insular floras. British Assoc. at Nottingham. 1866.

Humboldt, A. Essais de géographie botanique. 1805. Немецк. изд. Ideen zu einer Geographie der Pflanzen. 1807.

Jerosch, M. Geschichte u. Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig. 1903.

Ihering, v. H. Das neotropische Florengebiet u. seine Geschichte. Beibl. z. Eng. Botan. Jahrbüch. B. XVII H. 5. 1893.

Lyell, C. Principles of Geology. II. 1832.

Meyen, F. Grundriss der Pflanzengeographie. Berlin. 1836.

Nathorst, A. Ueber den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnis von der Vorkommen fossiler Glacialpflanzen. Bihang till K. Svenska Vetenskaps. Akad. Handlingar XVII app. 3 No. 5. 1892.

Schouw, F. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie. 1823. На датском языке в 1822.

Schroetter, C. Genetische Pflanzengeographie. Handwörterbuch d. Naturwissensch. IV p. 907. 1913.

Solms.-Laubach, H. Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeinen Pflanzengeographie in kurzer Darstellung. Leipzig. 1905.

Stark, P. Der gegenwärtige Stand der pollenanalytischen Forschung. Zeitschr. f. Bot. XVII. 1925.

Steenstrup, J. Skovmoserne Vidnesdam og Lillemose. Danske. Vid. Selsk. naturw. Afhandl. IX. 1842.

Stromeyer, F. Commentatio inauguralis sistens historiae vegetabilium geographicae specimen. Gottingae. 1800.

Thiselton-Dyer, W. Geographical Distribution of Plants in Seward-Darwin and Moderne Science. Cambr. 1909.

Unger, F. Die Pflanzenwelt der Letztzeit in ihrer historischen Bedeutung. Denkschr. 1851.

Unger, F. Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt. Wien. 1852.

Wagner, M. Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig. 1868.

Wagner, M. Ueber die Entstehung der Arten durch Absonderung. Kosmos. H. 1, 2, 3. 1880.

Wallace, A. R. Island Life. 1880.

Willdenow, C. Grundriss der Kräuterkunde. 1792. 2 изд. в 1798 г.

Дарвин, Ч. Происхождение видов. Перев. Тимирязева. 1898. (Первое английское издание в 1859 г.).

Герасимов, Д. Изменение климата и история лесов Тверской губ. в последниковую эпоху по данным изучения торфяных болот. Изв. Главн. Бот. Сада. XXV. в. 4. 1926. XXIX в. 3—4. 1930.

Пачоский, А. Основы фитосоциологии. Херсон. 1921.

Томсон, Н. Критические заметки к статье Герасимова: Изменения климата и история лесов Тверской губ. Изв. Главн. Бот. Сада. XXVII. В. 5—6. 1928.

Федченко, Б. Задачи ботанической географии в их историческом развитии. Землеведение. VII. 1900.

ГЛАВА III.

ПОНЯТИЕ ОБ АРЕАЛЕ.

1. Определение понятия ареал.

Под а р е а л о м (area geographica) мы понимаем, согласно латинскому значению этого слова, поверхность или пространство, занятое на поверхности земного шара какой-либо систематической единицей (видом, родом или семейством) растительного (или животного) происхождения.

Мы различаем е с т е с т в е н н ы е ареалы, занятые растением в результате его распространения, благодаря содействию естественных факторов, в отличие от и с к у с с т в е н н ы х ареалов, получившихся вследствие преднамеренного или невольного заноса растения человеком, даже сопровождающегося его дичанием.

Рис. 9. Пример не сплошного обитания вида. Местообитания Saponaria ocymoides и S. pumila, связанные с горными вершинами в Альпах (Hegi).

В пределах своего ареала растение занимает поверхность земли не сплошь, а с большими или меньшими промежутками. Это обстоятельство объясняется биологическими особенностями растения и соответствием их местным условиям обитания, которые даже в пределах небольшой территории могут очень сильно варьировать. К числу таких местных условий относятся: физический и химический характер почвы, влажность ее, рельеф местности, климатические условия, экспозиция местности в отношении стран света, влияние животных, взаимоотношения с другими растениями и др. Характер распространения растения и густота его в пределах ареала, или иначе говоря, местное распространение растения называют его т о п о г р а ф и е й (D e C a n d o l l e, 1855), изучение которой не входит в задачи исторической географии растений. (Рис. 9, 10).

Наилучшее представление об ареале распространения растения дают карты, на которые точками нанесены все известные его местонахождения. Обведя линией все крайние пункты распространения данного растения, мы можем судить о ф о р м е его ареала.

Эта последняя находится в зависимости от сочетания биологических особенностей растения и физико-географических условий страны, при чем последние большею частью играют доминирующую роль. Вследствие этого

конфигурация ареала будет различна в зависимости от широты распространения изучаемого растения. В умеренной и холодной зоне земного шара, как показал Д е К а н д о л л ь, диаметр ареала с запада на восток значительно длиннее диаметра с севера на юг, что объясняется значительно большей разницей климатических, в особенности температурных, условий в этом последнем направлении. Вследствие этого форма таких ареалов имеет вид эллипса, вытянутого с запада на восток.

Ареалы же видов, распространенных в тропических зонах, должны иметь пропорционально больший, чем в предыдущем случае, диаметр с се-

Рис. 10. Пример не сплошного обитания вида. Местообитания Euphorbia palustris, связанные с речными системами Средней Европы (Hegi).

вера на юг. Оба диаметра равны и форма ареала представляет из себя круг лишь в очень редких случаях.

Р а з м е р ы ареалов чрезвычайно различны в зависимости от совокупности ряда условий, в числе которых история данного вида и его прошлое играют очень важную роль.

На основании изучения многочисленных ареалов видов растений Д е К а н д о л л ь (1855) установил некоторую законность в их размерах. Эти законы, к некоторым из которых нам придется еще вернуться, формулированы им следующим образом:

1) Средний ареал [1]) вида тем меньше, чем выше и совершеннее класс, в состав которого он входит. Этот закон доказывается тем, что в прежние эпохи виды были однородны на гораздо больших пространствах и относились к классам менее совершенным. Благодаря эволюции эти классы получили более совершенную организацию, а виды сократили размеры своих ареалов, ставши приспособленными к более узко ограниченным условиям обитания. Иначе говоря, беря распространение видов в массе, можно сказать, что чем сложнее организация вида, тем средний ареал его будет ограниченнее.

2) Средний ареал вида явнобрачных растений тем больше, чем меньше продолжительность их жизни.

3) Средний ареал вида в растительном царстве тем больше, чем меньше его размеры. Де Кандолль делает оговорку, что эти два положения еще не обозначают, что размеры ареалов являются как раз результатом однолетней продолжительности жизни растения или его размеров. Здесь, по всей вероятности, играют роль и другие факторы, связанные с этими двумя особенностями растений, при чем, говоря о продолжительности жизни, он имеет в виду жизнь индивидума, а не жизнь вида, так как в дальнейшем мы увидим, что размер ареала в значительной степени зависит от продолжительности жизни вида.

4) Средний ареал видов одного и того же семейства уменьшается по мере продвижения от северного полюса к южным оконечностям материков. Для выведения этого закона Де Кандолль брал сходные виды одного и того же семейства, с одинаковым строением семян и временем их прорастания и т. д. Вследствие этого установленная законность в размерах ареала не может быть результатом разницы в организации растений и наличия особенностей, ставящих одни виды в более благоприятные условия по сравнению с другими. Это обстоятельство заставляет искать причину указанного явления в обстоятельствах географических (как-то: большая связанность материков на севере, чем на юге, географическая изолированность) и условиях, предшествовавших современным условиям земного шара.

5) Число видов с очень обширным ареалом незначительно. Ни один из видов явнобрачных растений не распространен и не сможет распространиться по всему земному шару, от одного полюса к другому. Число видов, занявших в своем распространении половину земного шара, очень ограничено. Число видов, занявших четверть земной поверхности, составляет лишь около 0,001%.

6) Число видов с очень ограниченным ареалом значительно больше числа видов с обширным ареалом.

Установление вот этих закономерностей в построении ареалов, как и изучение самих ареалов, должно привести к выяснению их истории и происхождения, что и составляет основную задачу исторической географии растений, позволяя в дальнейшем на основе полученных данных судить об истории и происхождении флор.

Выполнение этой задачи является делом далеко не легким. Трудности для их разрешения заключаются в ряде причин, из которых самой главной является наше недостаточное знакомство с растительностью многих мест земного шара, а поэтому и с современным географическим распространением видов, на что еще не так давно систематиками обращалось внимание лишь

[1]) Средний ареал вида вычисляется Де Кандоллем путем деления суммы числа видов данного класса на сумму числа областей, в которых эти виды встречаются.

в общих чертах, не говоря уже о прежнем распространении этих видов, нахождение которых в ископаемом состоянии является чрезвычайно редким и случайным. Между тем, как мы увидим ниже, строение многих ареалов, их прерванность может быть объяснена лишь исходя из прежнего ареала его распространения, а не на основании только сейчас действующих естественно-исторических причин.

Препятствием к уяснению распространения вида является также недостаточное знакомство с особенностями его биологии. Таковыми будут: ограниченность температурной шкалы, при которой данный вид может произрастать — стенотермия; приспособленность к специфическим условиям местообитания — (почва, условия влажности, освещение, сожительство с другими организмами: симбиоз — микоризы, паразитизм, наличие специальных опылителей-насекомых) — стенотопия. Наконец, в большинстве случаев нам неизвестно, выражает ли данный ареал уже законченное распространение вида, или же последний находится еще в стадии его расширения.

Для правильного понимания характера ареала мы должны изучать его не только в пространстве, но и во времени, т. е. мы должны восстановить распространение данного вида по ископаемым остаткам в прежние моменты истории земли, только в этом последнем случае мы сможем в достаточной степени составить себе суждение о прогрессирующем или, наоборот, регрессирующем характере изучаемого ареала. По современному ареалу установление последнего может носить лишь приблизительный характер, за исключением некоторых особо ясных случаев. Таким является, например, распространение видов на Аландских островах, к которым мы еще вернемся, где Пальмгрен (Palmgren, 1927) по характеру распространения устанавливает степень их миграции в пределах территории этих островов и направление самой миграции. Он считает, что в тех случаях когда ряд видов распространен в пределах занятого ареала равномерно — мы никаких данных об их миграции из их современного распространения почерпнуть не можем. Под «равномерным» распределением при этом он понимает приблизительно одинаковую частоту (Frequenz) распространения вида во всех частях территории и, следовательно, отсутствие бросающегося в глаза большего или меньшего обилия местонахождений в какой либо части его ареала.

Если же в противоположность этому частота распространения будет явно убывать или, наоборот, увеличиваться в каком-либо определенном направлении, то это дает нам указание на направление движения миграции вида. Так, при исследовании Аландских островов, Пальмгрен установил, что помимо равномерно распределенных видов имеются еще три других категории, которые в противоположность этим проливают некоторый свет на проникновение их на острова. К первой категории относятся виды, имеющие совершенно ясное убывание частоты своего распространения в направлении к востоку, что дает основание считать, что их миграция идет с запада; это будет наибольшая по численности группа видов во флоре Аландских островов. Ко второй категории относится небольшое число видов, как раз обратно, убывающее к западу и, следовательно, можно предполагать, движущееся с востока. Наконец, к третьей категории относятся виды, распределенные в пределах островов в двух изолированных ареалах распространения—западном и восточном. Из полученных, таким образом, данных Пальмгрен делает вывод, что первая категория видов, составляющая главную массу флоры островов, мигрирует в их пределы со Скандинавского полуострова — из Швеции, вторая категория — из Финляндии или из восточной части Балтийского побережья, и, наконец, третья — и с той, и с другой стороны.

2. Границы ареала.

Границы распространения вида, границы его ареала, которые называют очень неудачным термином «вегетационные линии», определяются многочисленными факторами или совокупностью их. К числу наиболее ясных причин, задерживающих распространение вида, относятся чисто механические препятствия, как горы, моря, пустыни и пр. Только в редких случаях, благодаря распространению семян и переносу их посторонними агентами, растение получает возможность преодолеть эти препятствия и расширить свой ареал по другую их сторону.

К числу других факторов, определяющих границу ареала, и притом для растения большей частью непреодолимых, являются климатические причины. Эти причины, создающие климатические границы ареала, могут ограничивать распространение вида при его горизонтальном или вертикальном продвижении. В отношении первого эти границы могут определять распространение вида на север, юг, запад и восток.

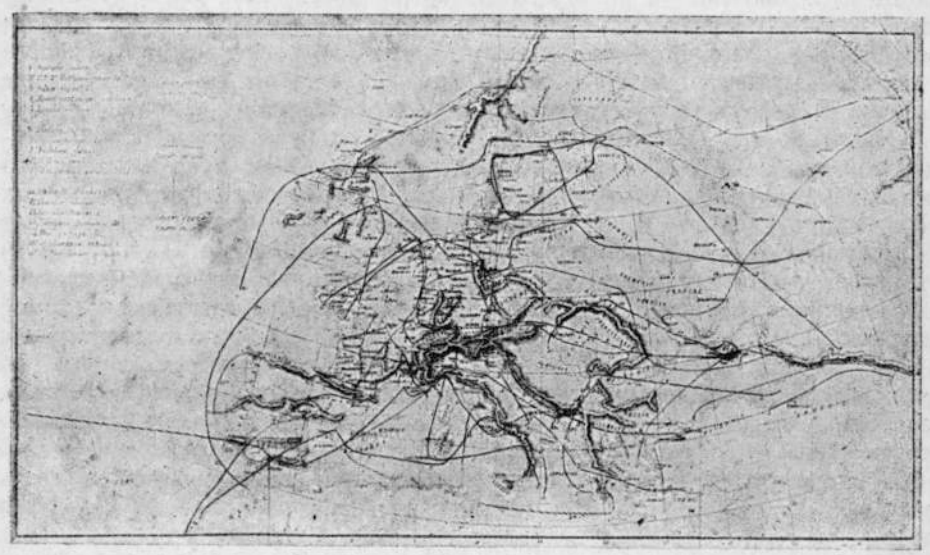


Рис. 11. Климатические границы различных видов (De Candolle. 1855).

Несомненно, что климатические границы определяются ни одним каким-нибудь метеорологическим явлением, а всей совокупностью их, вследствие чего изучение таких климатических границ ареала и выявление роли отдельных климатических факторов сопряжены с очень большими трудностями. Последние усугубляются еще в том отношении, что реагирование видов на климатические явления связано теснейшим образом с их биологией, вследствие чего их климатические границы отнюдь не параллельны друг другу и отличаются чрезвычайным разнообразием, о чем свидетельствует приводимая нами карта, составленная для ряда видов Де Кандоллем (Рис. 11).

Тем не менее, изучение распространения растений дает основание для выделения наиболее существенных климатических факторов, влияющих на распространение растений. Исследования Де Кандолля в этом направлении привели его к заключению, что в отношении однолетних растений препятствием к их распространению на север является: зимой — недостаток достаточного тепла, т. е. суммы тепла, начиная с дня, когда температура достаточна для начала вегетации данного вида и кончая тем днем, когда она на-

столько низка, что вегетативные процессы прекращаются; летом же главным препятствием, например на юге Европы, является недостаток влаги.

Эти причины для многолетних растений значительно более сложны: здесь определяющими границы ареала будут уже не только холод и недостаток влаги, но и продолжительность снегового покрова, промерзание почвы и пр.

В обратном направлении, ареалы растений умеренного пояса по направлению к экватору ограничиваются двумя факторами: высокой температурой и недостатком влаги.

Климатические вертикальные границы представляют из себя результат еще более сложной, часто очень трудно расшифровываемой совокупности причин, из числа которых можно указать, как наиболее важную — недостаток в сумме тепла выше минимума температуры, нужной данному виду. Но помимо того недостаток влаги, интенсивность солнечных лучей на больших высотах, сильное лучеиспускание, вечный снег или позднее стаивание его, высота над уровнем моря в зависимости от географической широты места и другие причины участвуют в определении климатических вертикальных границ ареала. [1])

Границы ареала, помимо климатических причин, могут определяться и почвенными причинами, и совокупностью почвенных, климатических и географических причин. Наконец, конкуренция с другими видами может создать неопреодолимое препятствие для дальнейшего продвижения вида.

Во многих случаях границы ареала не могут быть объяснены ни одной из ныне действующих причин, что объясняется тем обстоятельством, что формирование таких ареалов происходило под влиянием условий отдаленных эпох, часто иных геологических периодов. Изучение таких ареалов и установление на основе последнего истории распространения данного вида составляет одну из главных задач исторической географии растений.

Зоогеографом Станчинским (1922) предложена, с нашей точки зрения очень удачная, классификация границ распространения видов, которая почти целиком может быть применена и в отношении границ ареалов растительных видов. Эта классификация излагается ее автором следующим образом:

I. Границы стативные (от латинского stativus — неподвижный). Границы эти сконструировались в предшествовавшее нам время и изменения в их направлении настолько ничтожны, что мы их не замечаем. Они распадаются в зависимости от причин, их обусловливающих, на:

а) Границы импедитные (от латинского impeditus — непроходимый). Они обусловлены существованием в настоящее время непроходимых для вида физических преград. Таковыми могут быть для сухопутных видов моря, проливы, широкие реки, высокие горы. Вполне достаточным распознавательным критерием таких границ является совпадение границы распространения вида с существованием того или иного непреодолимого пропятствия.

б) Границы стационные (от латинского statio, stationis—станция). Эти границы обусловливаются отсутствием станций, как комплекса необходимых для вида жизненных условий. Объективным признаком стационных границ служит совпадение границы распространения вида с границей какой-либо определенной станции, к которой данный вид приспособлен: леса, степи, пустыни, болота и т. д. Такие границы весьма многочисленны.

в) Границы ривалитатные (от латинского rivalitas, rivalitatis — соревнование, конкуренция). Это будут те границы, которые обусловливаются существованием другого, биологически близкого, викарного вида, не допускающего данный вид распространяться в занятую им область в силу

[1]) После набора этой главы вышла работа Гамса, в которой дается подробный разбор климатических границ ареала. (Gams H. Die klimatische Begrenzung von Pflanzenareale. Zeitschr. d. G. f. Erdkunde № 9/10. 1931.

борьбы за существование. Иногда такую границу может обусловить целая комбинация видов, не дающая расселиться какому-либо виду далее.

Объективными данными таких границ будут: во-первых, отсутствие сколько-нибудь заметных изменений в характере станций на границе распространения вида; во-вторых, совпадение противоположных границ распространения не менее как двух видов; в-третьих, заметное увеличение особей этих видов по мере движения от границ во внутрь занятой области. Несмотря на наличность этих признаков, констатировать ривалитатные границы чрезвычайно трудно. Главная причина этому — наше плохое знание деталей распространения видов и плохое знакомство с их биологией.

г) Границы реликтовые (от латинского relictus, от глагола relinquo — оставляю). Четвертая категория границ, это реликтовые границы, т. е. остаточные от прежних времен и никакими условиями современного момента не оправдываемые. Такие границы могли быть раньше импедитными, стационными и даже ривалитатными: условия изменились, от прежних причин не осталось и следа, однако виды не расселились дальше, а сохранили свои прежние границы в силу неспособности к дальнейшему расселению.

Объективные особенности этих границ будут следующие: во-первых, они не совпадают с границами станций, во-вторых, не совпадают с противоположными границами биологически близких видов; в-третьих, не заметно, чтобы границы эти продвигались сколько-нибудь значительно на наших глазах. Еще одну особенность имеют реликтовые границы: совпадая более или менее у нескольких видов, они по большей части идут наперекор остальным и кажутся, благодаря этому, иногда чрезвычайно парадоксальными. Свидетельствуя своим распространением и распределением о тех условиях, которые давно уже исчезли в тени минувшего, они дают возможность восстановить картины далекого прошлого.

II. Границы транзитивные (от латинского transitivus — переходный, меняющийся). В противоположность границам стативным эти границы быстро меняются на наших глазах, они принадлежат видам, или быстро продолжающим расселяться, или, наоборот, сокращающим свою область распространения. В зависимости от этого границы транзитивные могут быть разделены на две группы:

а) Границы транзитивные прогрессирующие, когда вид расселяется, увеличивая свою область распространения и расширяя свои границы.

б) Границы транзитивные регрессирующие, когда вид сокращает свою область распространения, суживая свои границы. Очевидно, что в первом случае мы имеем дело с видами благоденствующими, тогда как во втором виды находятся в угнетенном состоянии.

Что касается тех причин, которые обусловливают изменения в границах распространения, то они могут быть довольно разнообразными. Во-первых, может исчезнуть непреодолимое препятствие, ранее мешавшее виду расселяться дальше, и виды, попав в новую и еще не занятую, но подходящую местность, быстро начинают ее заселять; во-вторых, могут более или менее меняться станции, особенно в современную эпоху под влиянием деятельности человека; в-третьих, конкуренция близких видов может привести к тому, что один вид начнет вытеснять другой и занимать его ареал обитания; наконец, человек может непосредственно истреблять или, наоборот, распространять тот или иной вид. Одним словом можно установить те же категории, что и для границ стативных, а именно:

1) Границы транзитивные стационные, — подвижные границы, обусловленные изменением границ занятого станцией района. Такое изменение в распределении станций обусловливается в настоящее время деятельностью человека, выражающейся хотя бы в уничтожении лесов, осушении болот, распахивании степи и т. п. Признаками таких границ будут, как то

понятно само собой, во-первых, совпадение границ распространения вида с границей присущей ему станции, во-вторых, передвижение границ вида в связи с заметным передвижением самой станции.

2) Границы транзитивные ривалитатные обусловливаются тем, что один вид вытесняет другой викарный вид из области его распространения.

Объективным критерием таких границ будут те же признаки, которыми характеризуются вообще ривалитатные границы с тою лишь особенностью, что один из конкурирующих видов на наших глазах распространяется в области, занятой другим видом, что обусловливает очень прихотливую ломаную линию границы, или внедрение области распространения наступающего вида в область распространения вида вытесняемого, при чем отдельные колонии последнего сохраняются местами в виде островов среди области распространения более сильного вида.

3) Границы транзитивные в узком смысле слова (sensu strictu) — будут такие, которые не зависят ни от изменения в станциях, ни от конкуренции других видов: происходит быстрое расселение вида на наших глазах. Он находит для себя подходящие станции, не занятые другими конкурирующими видами, не встречает для себя, очевидно, никаких препятствий, которые могли бы задержать поступательное движение его расселения. Такое расселение вида может быт объяснено только следующими допущениями. Во-первых, вид должен обладать достаточной способностью к быстрому размножению, во-вторых, что за пределами его современного распространения имеются станции, вполне для него подходящие и не занятые другими конкурирующими видами, наконец, необходимо допустить, что вид сравнительно недавно получил возможность расселяться в направлении его распространения, т. к. в противном случае при наличности первых двух условий совершенно было бы непонятно, почему транзитирующий вид не заселил эти станции раньше. Ясно, что между этой группой транзитивных границ и границами реликтовыми много общего, и что между ними должны существовать переходы.

Не может быть никакого сомнения, что эта классификация, как и всякая классификация, должна рассматриваться, как чисто условная; между указанными категориями не существует таких резких границ и во многих случаях отнесение изучаемого ареала к тому или другому типу встретит значительные трудности. Так например, едва ли в природе можно найти абсолютно зафиксированные, неизменяющиеся ареалы и как определить промежуток времени, который мы будем считать достаточным для того, чтобы считат ареал неподвижным — стативным. Вследствие этого разделение границ ареала на стативные и транзитивные может быть применено лишь для данного момента, если же рассматривать эти ареалы не только в пространстве, но и во времени, то все они должны будут считаться транзитивными. Таких возражений против приведенной классификации можно сделать очень много, но тем не менее, если не терять из виду условности указанных делений, она в процессе изучения ареалов может быть только полезна.

3. Происхождение ареала.

Рассмотрение границ ареалов приводит нас непосредственно к вопросу об их происхождении. Обычное представление о возникновении ареала сводится к тому, что вид, обладая естественным стремлением расширить территорию своего обитания, что проявляется, между прочим, в обилии образующихся семян или спор, в многочисленных приспособлениях плодов и семян, дающих возможность будущему потомству отдалиться на возможно большее расстояние от материнского растения, будет увеличивать свой ареал до тех пор, пока не дойдет до непреодолимых для себя препятствий климатического,

физико-географического или другого характера. Такое объяснение может удовлетворить нас лишь в отношении части случаев, но является совершенно недостаточным для понимания происхождения многочисленных, более сложных типов ареалов.

Эта сложность рассматриваемого сейчас вопроса выступает с особенной ясностью при изучении ареалов не отдельных видов, а в связи с ареалами им близких видов. Согласно Пачоскому (1921, стр. 209), здесь можно различать ряд следующих случаев: 1) два близких вида или две расы могут населять одну и ту же область, т. е. произрастать совместно (объемлющий ареал); если ареал второго вида меньше ареала первого вида, его называют включенным (Буш. 1917); 2) два вида могут населять различные области, причем последние могут не соприкасаться друг с другом, или сменять друг друга непосредственно; 3) возможно, что в месте соприкосновения

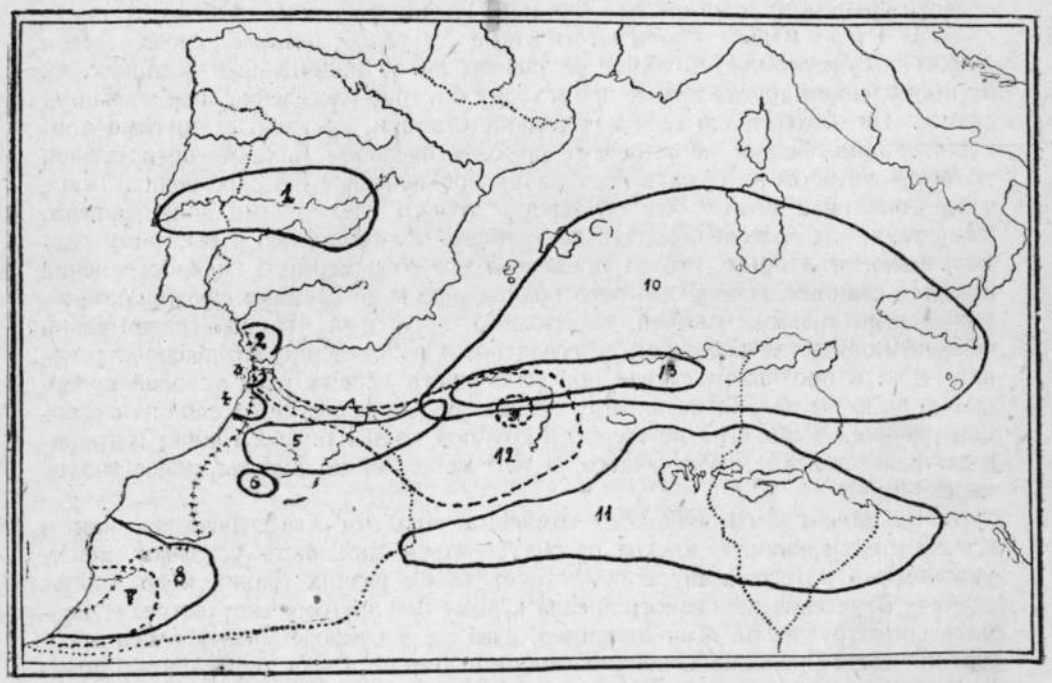


Рис. 12. Распределение видов Celsia в Южной Европе и Сев. Африке. 1. C. Barnadesii; 2. C. laciniata; 3. C. commixta; 4. C. ramosissima; 5. C. Faurei; 6. C. Zaianensis; 7. C. longirostris; 8. C. maroccana; 9. C. pinnatisecta; 10. C. cretica; 11. C. Ballii; 9, 13 — включенные ареалы; 5, 10, 12, 7, 8 — налегающие ареалы; 1, 6, 11 — обособленные ареалы. (Murbeck. 1925).

оба вида своими ареалами будут заходить друг на друга, т. е. ареалы их частично будут налегать друг на друга (налегающий ареал — Буш 1917); 4) область распространения данного вида может прерываться областью распространения другого вида и затем опять возобновляться — прерывистый ареал; 5) возможно, что такая смена одного вида другим повторяется чересполосно несколько раз; 6) возможно, что в области распространения данного вида будут вкраплены в виде островков местонахождения другого вида, который помимо этого, имеет и свой собственный ареал; 7) наконец, возможен случай, когда один из видов имеет самостоятельный ареал, тогда как другой лишь вкраплен по его фону в виде островков. [1])

[1]) Ильинский (1929) предложил деление ареалов на следующие типы: I класс прогрессирующих или растущих ареалов: 1) лучистый ареал, 2) бахромчатый ареал, 3) сплошной ареал; II класс сокращающихся или регрессирующих ареалов: 4) сетчатый или продырявленный ареал, 5) фрагментированный или разорванный ареал, 6) ареал сведенный к одному очень ограниченному географическому пункту или ландшафту.

Соответственно этому, Пачоский намечает семь типов ареалов: 1) совместные 2) обособленные (раздельные или прилегающие), 3) частично налегающие, 4) дважды прилегающие, 5) чересполосные, 6) раздельные с островными вкраплениями (обычно обоюдными) и 7) вкрапленные. (Рис. 12).

«Вникая в характерные особенности этих ареалов,» пишет Пачоский, «заметим прежде всего, что основная их тенденция заключается в стремлении сделаться совершенно независимыми друг от друга, в изоляции, так как совместные ареалы свойственны обычно еще не сложившимся окончательно расам, которые систематиками чаще всего игнорируются и не всегда даже рассматриваются, как «разновидности». Эта тенденция к изоляции делается вполне понятной, если мы вспомним, что основным правилом удержания типа является ведение его в чистоте, ибо скрещивание его с другими сразу приведет к изменению типа. Если это так, то присутствие близкой расы мешает самоопределению, т. е. обособлению и, вместе с тем, является обычно неодолимой преградой для дальнейшего распространения данного вида, почему факт существования ареалов вкрапленных и чересполосных является положительно необъяснимым с точки зрения господствующего взгляда на ареалообразование. В подтверждение сказанного выше, необходимо прибавить, что там, где две близкие расы соприкасаются друг с дугом (налегающие части ареала), обычно наблюдается больший или меньший хаос форм. Там попадается, наряду с более или менее чистыми формами обоих видов, целый ряд экземпляров промежуточных, отнесение которых к той или иной из рас принимает часто условный характер. Это служит нам неоспоримым доказательством того, что наличность двух рас обычно не дает им возможности определиться в той мере, в какой это имеет место в областях, свойственных той или иной расе.»

Прекрасным примером этого последнего является бук в Крыму, где мы имеем столкновение ареалов двух видов — восточного *Fagus orientalis* и западно-европейского — *F. silvatica,* чем обуславливается трудность их разграничения и нахождение ряда переходных между ними форм.

Мы уже видели, что для объяснения обособленных ареалов близких видов Морицом Вагнером был предложен его миграционный закон, который дает возможность объяснения происхождения ареалов таких обособленных, замещающих видов. Семена основной формы будучи, случайными агентами: ветром, течениями рек или морей, животными и пр., перенесены через преграды, в которые уперся ареал этой основной формы, получив возможность укорениться, образуют, вследствие изоляции и приспособления к новым условиям, замещающий или викарный вид. Последний постепенно расселяется, занимая прилегающие территории и создает свой ареал. Здесь возможн опять ряд разнообразных типов викарных ареалов, на которых мы остановимся в дальнейшем.

Если миграционным законом мы до известной степени можем объяснить происхождение одного из типов ареалов, то для понимания других нужны другие гипотезы. К числу последних относятся предположения Пачоского, изложенные им в статье, озаглавленной «Ареал и его происхождение» (1925), и заключающиеся в следующем. Видам свойственна «параллельность изменений» (гомологические ряды Вавилова), являющаяся закономерным процессом. При этом, раз способность к изменениям в известном направлении охватывает всю генетическую группу, она одинаково будет присуща представителям ее по всему ареалу и скажется притом не в отдельной точке последнего, а по всей его площади. Следовательно, ареал новый произойдет из ареала старого сразу, без миграций, с помощью которых до сих пор выводились ареалы. (см. сноску на стр. 254).

При рассмотрении видов, чередующихся полосами, разделенных между собою благодаря непроходимости полосы одного вида для другого, чередующегося с ним вида, миграционная гипотеза бессильна дать приемлемое объяснение. Несостоятельность ее обнаруживается сразу. Точно так же она не может дать сколько-нибудь удовлетворительного объяснения происхождения ареалов вкрапленных. Все это станет для нас сразу более понятным, когда мы сделаем предположение, что обе расы возникли не в известной точке, а формировались на площади всего ареала материнской расы. В каждом районе выживала та из возникших рас, которая к особенностям его была наиболее подходящей по своей природе, а менее подходящая подавлялась и поглощалась. Таким образом, по Пачоскому параллельно разложению вида на ряд элементарных рас, произрастающих сначала совместно в пределах материнского ареала, начинается, в связи с развитием одних из вновь возникших элементов более сильно, чем других, постепенное расчленение первоначального ареала основного вида на ряд отдельных ареалов, в соответствии с тем или иным развитием и территориальным расположением вновь возникших рас. Вновь возникшие ареалы могут в дальнейшем увеличивать свою территорию, но это будет касаться уже их увеличения, а не возникновения.

В связи с изложенной точкой зрения, Пачоский различает в развитии ареала три стадии, из которых первая будет функцией материнского ареала и соответствует нарождению нового ареала, вторая — функцией био-экологического потенциала возникнувшей расы и соответствует развитию ее ареала, и третья — функцией изменяющихся условий, приводящих к угасанию вида, и, следовательно, и его ареала.

Сейчас сказанное с совершенной очевидностью указывает, что вопрос о происхождении ареала неразрывно связан с вопросом о видообразовании, который по своим размерам не может быть включен нами в эту книгу и чрезчур далеко увел бы нас от поставленной себе задачи. Помимо того, поскольку вопрос о происхождении и возникновении видов еще не может считаться разрешенным, постолько вопрос и о происхождении ареала не может быть разрешен, тем более что многообразие ареалов требует не одного, а многочисленных объяснений их возникновения.

4. Центр ареала.

Весьма существенным моментом для понимания и изучения происхождения ареала является определение того исходного пункта, откуда вид начал свое распространение, дойдя в конечном итоге до границ современного своего ареала. Этот исходный пункт возникновения ареала обозначают названием — центр ареала.

Определение центра ареала теснейшим образом связано с установлением местопроисхождения самого вида или другой систематической единицы, ареал которой мы изучаем. Вследствие этого в данном случае историко-географическое изучение ареала должно основываться на монографическом изучении данной систематической единицы — вида, рода или семейства, и выяснении ее родственных взаимоотношений с близкими ей систематическими единицами того же или иного порядка.

Несомненно, что для того, чтобы проследить образование ареала в последовательные стадии его развития, необходимо знать все его прошлое, которое может дать лишь фитопалеонтология. К сожалению, данные ее чрезвычайно не полны и редко дают возможность установить по ним всю прошедшую историю ареала. Тем не менее чрезвычайно мало имеется таких ареалов, исключительно в пределах границ которых находились бы ископаемые остатки данной систематической единицы, т. е. таких случаев, когда бы мы могли считать современный ареал и местом происхождения и обитания в течение всего времени существования систематической единицы.

Обычно ископаемые остатки ее были находимы вне современного ареала, иногда охватывая область распространения значительно превосходящую современный ареал и совершенно иначе расположенную. В таких случаях даже очень неполные фитопалеонтологические данные дают нам указания на прошлое ареала, предостерегают от ложного истолковывания фактов современного распространения и определения центра ареала на основании только последних. Эти данные во многих случаях уже показали, что местопроисхождение изучаемой систематической единицы, а, следовательно, и центр ее ареала, лежали вне его теперешних границ, обстоятельство в равной мере имеющее место как в географии растений, так и животных. Вследствие этого, по существу, для большинства случаев мы можем установить лишь центр современного распространения данной единицы в ее ареале, но не центр возникновения ее, а также и самого ареала.

Теоретически мы можем различить двоякого рода центры ареала — один, обусловленный скоплением наибольшего количества местонахождений данной единицы — центр обилия ареала (Frequenzcentrum — Samuelsson), это относится главным образом к ареалу вида, и второй, характеризующийся сосредоточием наибольшего разнообразия и богатства форм — массовый центр ареала (Massencentrum — Ihrmscher), этот тип ареала при современном, недостаточно детализированном изучении дикорастущих видов может быть установлен, главным образом, лишь для единиц высшего порядка. Не может быть сомнений, что для выяснения происхождения ареала будет иметь значение установление именно массового центра распространения систематической единицы, ареал которой изучается, а не центра его обилия, который определяется скорее экологическими, чем историческими причинами.

Как в отношении скопления и обилия местонахождений, так и в отношении сосредоточия разнообразных форм, мы можем рассуждать таким образом, что новообразующиеся из основной формы разновидности или дочерние особи вида будут располагаться невдалеке от места своего возникновения, убывая от этого центра ареала к его периферии.

В отношении ареала видов Пачоский (1921) считает, что такое убывание находится в тесной связи с приуроченностью к определенным условиям обитания, в частности к определенной почве. При этом в центре ареала, где в целом условия обитания для данного вида наиболе приближаются к оптимальным, он может произрастать при довольно разнообразных условиях, в частности, и на различных почвах. Наоборот, чем дальше от такой области, т. е. чем ближе к окраине ареала, тем реже осуществляется не только оптимальное сочетание факторов, но и не везде оно представлено минимумом условий, необходимых для нормального обитания вида.

Так, например, бук, растущий обычно на различных почвах, на периферии своего ареала приурочивает свое обитание всегда к известковым почвам. Точно так же мы можем наблюдать приуроченность именно к известковым и меловым почвам местонахождений реликтовых, вымирающих видов. Повидимому, в данном случае физические условия субстрата создают для таких видов более благоприятные условия, например в отношении конкуренции с другими видами, позволяющие им произрастать, несмотря на значительное уклонение общих условий обитания от являющихся для них нормальными.

Отсюда, следовательно, ясно, что условия, допускающие произрастание данного растения, будут осуществляться все реже и реже, что повлечет за собой и более разреженное, чем в центре ареала, обитание вида. Помимо того растения, находящиеся в условиях своего Existenzminimum'a вполне естественно будут подвергаться конкуренции и вытеснению близкими ему видами, для которых те же условия обитания будут более благоприятными.

В отношении влияния климатических факторов на распространение

вида в пределах ареала Гребнер (Graebner 1910) различает «район компактного распространения», в пределах которого вид находится по отношению к климатическим факторам в оптимальных условиях и «абсолютную границу распространения», на которой местонахождения вида связаны с отдельными местностями благодаря специфическим условиям обитания.

Но тем не менее это положение далеко не является безусловным и всегда имеющим место. Мы можем допустить и такие случаи, и они фактически бывают, когда вид, распространяясь в направлении периферии своего ареала, попадает, часто далеко от места своего происхождения, в благоприятные условия обитания, быть может даже в более благоприятные, чем имели место в центре ареала, что дает толчок для нового формообразования. В таких случаях мы должны различать центр происхождения ареала от центра его развития, при чем последний в таком случае должен будет нами рассматриваться как вторичный (или вторичные, так как их может быть несколько) центр ареала.

В отношении терминологии понятия о центре ареала Арвидссон (Arwidsson 1928) предложил называть униценрическими ареалами такие ареалы, которые целиком расположены в пределах одной, хорошо отграниченной области, в отличие от бицентрических, если это имеет место в двух областях, трицентрических и т. д. или полицентрических (Christ.), если имеется много таких центров.

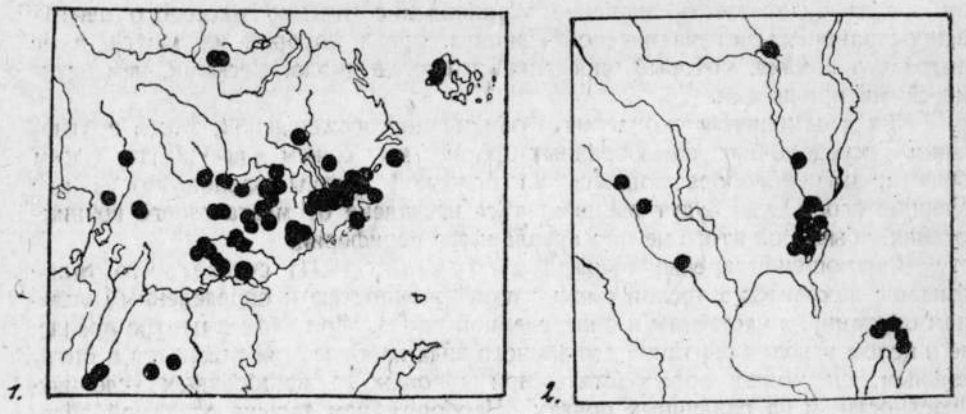


Рис. 13. Центры обилия ареалов эндемичных видов рода Hieracium на Скандинавском полуострове.

1. Hieracium meticeps. 2. Hieracium chloroleucum. (Samuelsson. 1909).

Из вышесказанного следует, что совпадение обилия местонахождений или разнообразия форм с центром возникновения ареала обыкновенно можно ожидать в том случае, когда распространение данной единицы не успело еще подвергнуться каким-нибудь позднейшим воздействиям, вызвавшим изменения в характере ареала.

В отношении ареала вида связанность обилия местонахождений его с центром ареала характерна для ареалов молодых видов. Для пояснения этого положения можно привести данные изучения ареалов некоторых эндемичных для Скандинавского полуострова видов, указываемые Самуельссоном (Samuelsson, 1909). Составленные им карты распространения *Hieracium chloroleucum* и *H. meticeps* дают вполне наглядные представления о характере ареалов этих видов и центрах скопления наибольшего обилия их местонахождений. Эти центры обилия являются и центрами происхождения ареалов этих видов. (Рис. 13).

Самуельссон считает эти виды относительно молодого происхождения, возникшими после окончания последнего мекленбургского оледенения во время ледникового периода. Возникновение их произошло возможно мутационным путем в известном пункте ареала и явившимся в дальнейшем его центром, откуда произошло расселение по разным направлениям.

Вследствие этого границы этих ареалов не должны рассматриваться, как климатические границы, а как пределы, до которых данный вид успел дойти в своем распространении, и которые в дальнейшем будут продолжать еще расширяться.

5. Основные типы ареалов.

Космополитные и эндемичные ареалы. Распространение вида, (а также и более крупной систематической единицы), по поверхности земного шара определяется совокупностью целого ряда причин, обусловливающихся как физико-географическими условиями земли и другими внешними причинами, определяющими расселение растения, так и его биологией. Помимо того возраст вида, как мы это еще увидим, играет очень важную роль, как слагаемое, обусловливающее характер его ареала. Наконец, исторические причины способствовали видоизменению первоначальных ареалов и придали им теперешний, часто нам трудно понятный характер.

Теоретически мы можем себе представить, что вид от места своего возникновения будет распространяться по радиусам по всем направлениям, поскольку ему это позволит отсутствие препятствий на его пути, как в смысле чисто физико-географических условий, так и в отношении соответствия экологических условий его биологическим особенностям в местах его продвижения на новых территориях.

Детально на всех этих факторах географического распространения растений мы подробно еще остановимся в дальнейшем, сейчас же отметим лишь то, что имеет непосредственное отношение к понятию об ареале — к размерам занятой им территории.

Очень ограниченное количество видов, как выше уже мы видели, распространено по всему или почти по всему земному шару. Это имеет место большею частью по отношению к видам, безразлично относящимся к условиям обитания, так называемым убиквистам. Такие виды мы называем космополитами или панэндемиками (Фенцль).

По существу настоящих космополитов, т. е. видов, обитающих по всему земному шару, от полюса к полюсу, во всяком случае среди высших растений не имеется. Согласно Де Кандоллю (1855) таких видов не может и существовать. Имеются виды, распространенные от арктической до умеренной областей земного шара и появляющиеся затем опять в южном полушарии; имеются и такие, которые распространены по всем тропикам и часто значительно выступают за их пределы, но не существует видов, во всяком случае из числа равнинных видов, распространенных одновременно на экваторе и в направлении полюсов на противоположных оконечностях земной суши. Это обстоятельство обусловливается как климатическими, так и почвенным условиям, и относится в равной мере как к видам, естественно распространенным, так и сопутствующим в своем обитании человеку. Таким образом, космополитизма в абсолютном значении этого слова не существует и, если мы употребляем этот термин, то только в относительном и приблизительном его смысле; больше того, число видов, занимающих половину земной поверхности, чрезвычайно ограничено и исчисляется не больше, чем двумя-тремя десятками видов. Де Кандолль смог насчитать всего 18 таких видов, так что если даже допустить, что дальнейшее ознакомление с распространением растений выявило неточность этой цифры, то, допуская

даже, что она должна быть увеличена вдвое или втрое, то и тогда число таких видов будет ничтожно.

Даже общее число видов, занимающих четверть земной поверхности, как уже был указано, ничтожно по сравнению с общим числом видов. По тем же изысканиям Де Кандолля оно доходит примерно до 200 (точно по его данным 117), составляло 0,001% общего числа известных в его время цветковых растений.

Интересно отметить, что в число видов, составляющих этот список, входят растения, имеющие различный характер обитания: сюда относятся и обитатели пресных вод (15 видов, погруженных или плавающих, и 23 вида, укореняющихся на дне водоема и выставляющих над поверхностью воды часть своей поверхности), другая часть видов, наоборот, может быть отнесена к ксерофитам (14—15 видов), наконец около 30 видов связаны с культурами и культивируемыми почвами. Продолжительность жизни этих видов также различна — 47 из них однолетники, 3 двулетники и 66 многолетники. Точно так же и принадлежность их к группам растительного царства не имеет характера какой-либо законности.

Для этих широкораспространенных видов Молиш (Molisch, 1926) предложил более правильный термин семикосмополитов или полукосмополитов.

Если мы обратимся теперь к видам, не занимающим таких крупных территорий на поверхности земного шара, то в их распространении мы сможем наметить два основных типа.

К первому будут относиться виды, распространенные в различных областях и странах, которых обозначают как рассеянные, спорадичные (Де Кандолль) или полиэндемичные (Фенцль) виды.

В противоположность этим видам имеются такие, которые в своем распространении ограничены лишь очень узким ареалом, не превышающим какой нибудь одной области, страны, острова и т. д. Такие виды называют эндемичными.

В отношении всех этих терминов точно также, как и в отношении космополитных видов, надо считать, что они имеют лишь относительный и часто условный, а отнюдь не абсолютный характер.

Под понятием эндемичный ареал, понятием введенным впервые в науку Пирамом Де Кандоллем, мы в настоящее время понимаем ареал систематической единицы, преимущественно вида, ограниченный в своем распространении какой-либо одной естественной областью или районом, естественно-исторические и физико-географические условия которой в достаточной степени разграничивают ее с прилегающими областями и районами.

В этом отношении острова и горные вершины, как резко очерченные своими естественными границами, дают возможность наиболее точного установления эндемичности ареала. В отношении же других областей такая резкая ограниченность редко имеет место.

Но и само понятие «эндемичный» не является простым, исключающим различные его толкования и различную оценку понятием. Последнее обусловливается возрастом эндемика. В одном случае, возникновение эндемика должно быть отнесено к отдаленному времени, что определяется его филогенетической древностью и систематической изолированностью, характером его обитания, например, горные вершины или острова — и те и другие уже с давних времен находящиеся в состоянии изоляции, или историей его прошлого, так например, сюда отнесены виды некогда имевшие широкое распространение, но затем, в процессе геологических изменений, сопровождавшихся физико-географическими и климатическими изменениями условий обитания, постепенно вымиравшие и исчезавшие с большей части территории своего обитания, и уцелевшие лишь в одной части последней, благодаря каким-либо благоприятным обстоятельствам.

Вследствие этого в древних странах, как например, в горных областях, на островах, растительность которых уцелела во время происходивших геологических событий, процент эндемичных видов должен быть очень высоким и сам этот эндемизм носит древний, реликтовый характер. Благодаря этому количество реликтовых эндемичных видов в составе данной флоры свидетельствует и о степени древности последней, и о давности ее изоляции. Так, Альпы имеют 200 эндемичных видов, Канарские острова имеют 45% эндемиков (469 видов), Корсика до 58%, Мадагаскар 66%, Новая Зеландия 72% (1000 видов), Гаваи 82%, Св. Елена — 85%.

В другом случае, в противоположность этому, эндемичные виды, или чаще единицы более низшего порядка как подвиды, разновидности и формы, характеризуют флоры более молодых участков земной поверхности, но здесь эндемизм имеет совсем иное, более молодое происхождение. Это имеет место, когда в пределах какого-либо естественного района, вследствие изменения каких-либо условий обитания, ранее жившая в нем основная форма дает начало новым более молодым формам. Последние или тесно связаны, благодаря каким-либо специфическим условиям обитания, только с этим районом, или же по каким либо причинам остались в границах данного района, не распространяясь за его пределы.

Аналогичное возникновение эндемиков этого типа наблюдается и в случаях относительно недавней изоляции данного района. Очень наглядным примером в этом отношении является Крымский полуостров, составлявший некогда единое целое со всей восточной частью Средиземноморской области, будучи связанным еще в плиоцене и начале четвертичного периода с Малой Азией и Закавказьем, позже от них отделенный и вошедший в соединение с южно-русской сушей. Но в виду того, что эта связь осуществляется при посредстве Крымского перешейка, который, как и вся северная часть полуострова, еще до сих пор характеризуется солончаковыми почвами, непригодными для обитания большинства растений, Крымский полуостров в биологическом отношении является почти островом, относительно недавно находящимся в стадии изоляции. Вследствие этого крымский древний, реликтовый эндемизм представлен лишь немногими видами, число которых по мере изучения флоры Малой Азии все более и более сокращается, тогда как эндемизм вторичный, более молодого возраста, с каждым годом, по мере углубления в изучение флоры Крыма выявляется все более и более, обогащаясь все новыми и новыми формами и видами. И это имеет место не только в отношении флоры, но точно также и в отношении фауны полуострова. (Вульф. 1927).

В качестве аналогичного примера можно указать на Капскую Землю, в настоящее время по своим климатическим условиям совершенно изолированную от прилегающей части территории Африки и потому очень богатой эндемиками относительно молодого происхождения. То же самое имеет место в Западной Австралии, резко отграниченной от остальных частей Австралии засушливой пустынной зоной.

Такого рода данные заставили Энглера (Engler 1879. 11. 48) указать, что «никогда не следует забывать, что имеется двоякого рода эндемизм—один, обусловливающийся сохранением древних форм, которые могли возникнуть в совершенно иных областях, и затем другой, основывающийся на развитии новых, совершенно аутохтонных форм». Поэтому то Браун-Бланке (Braun-Blanquet 1923. 223) совершено прав, когда он в своей книге, посвященной происхождению и истории развития флоры центрального массива Франции, говорит, что «изучение и точное истолкование эндемизма какой-либо территории является высшим критерием, необходимым для определения происхождения и возраста его растительного населения. Оно дает нам возможность лучшего понимания прошлого и происшедших изменений, оно снабжает нас средством для определения длительности примерной эпохи,

когда имели место эти изменения; и того влияния, какое они оказали на развитие флоры и растительности».

Для этого двоякого рода эндемизма мы имеем у различных авторов различные обозначения. Друде (Drude. 1890) называет первый из них реликтовым эндемизмом, второй — вторичным, Дильс (Diels. 1908) говорит о консервативном и прогрессивном эндемизме, Герцог (Th. Herzog. 1926) называет их реликтовым или древним эндемизмом (Altersendemismus) в отличие от неоэндемизма, Шевалье (Chevalier. 1925) — палеоэндемизмом и неоэндемизмом. Последнее обозначение нам кажется наиболее удобным, хотя Ридлей в статье о распространении растений и в более поздней заметке, специально посвященной эндемичным растениям (H. Ridley. 1923; 1925), указал на путаницу, возникшую вследствие употребления одного и того же понятия «эндемичный» для обозначения двух различных типов растений. Они оба характеризуются ограниченным ареалом своего распространения, но один из них включает в себе реликты прежней флоры, уцелевшие в одном участке ее былой территории, а другой — виды, образовавшиеся в данном районе и дальше не распространившиеся.

В виду желательности существования двух терминов для обозначения этих двух типов, Ридлей предложил сохранить за последним типом название эндемики, вследствие того, что они возникли от родственных форм на территории своего обитания и продолжают жить среди своего «народа», на что указывает и само название. В противоположность этому растения первого типа, как остатки и пережитки прежних флор, он называет эпибиотиками.

Различение одних от других не может представлять особого затруднения, так как эпибиотики не имеют близкой связи с другими видам в их ареале, тогда как эндемики имеют многочисленные часто тесные связи с видами их же района распространения. Таким образом, эпибиотики или древние эндемики являются почти всегда реликтами, но это, конечно, не обозначает, что всякий реликт является эндемиком.

Все эти термины, как и обычно, не представляют из себя, конечно, ничего абсолютного и в природе имеются эндемики, отнесение которых к той или иной категории не всегда возможно. Так, например, мы имеем примеры эндемичных родов, которые должны быть без сомнения отнесены к эпибиотикам, но их видообразование должно быть отнесено к типу прогрессивного эндемизма. Таких эпибиотиков Рикли называет активными.

Эндемичная флора Австралии, согласно Дильсу (Diels, 1906) дает другой прмер трудной разграничимости эндемиков на указанные категории. Он подразделяет эту флору на три категории: 1) эндемичные роды первого порядка, не имеющие связи с панавстралийскими родами, часто монотипные роды; 2) эндемичные роды, связь которых с указанными родами может быть установлена, и 3) эндемичные роды, связь которых с панавстралийскими родами несомненна.

Браун-Бланке (Braun-Blanquet. 1923) различает еще микроэндемиков, каковыми являются эндемичные видоизменения более мелкого порядка и более позднего возникновения.

В заключение мы укажем еще на наличие и псевдоэндемиков, к числу которых Герцог (Herzog. 1926) относит такие виды, которые были найдены лишь один раз и при том лишь на одном месте и которые представляют из себя большей частью мутантов, могущих также внезапно исчезнуть, как они и возникли.

Викарные ареалы. Под викарными или замещающими ареалами понимают ареалы, большею частью взаимно друг друга исключающие, принадлежащие близким в родственном отношении и отличающимся лишь немногими, но характерными признаками, видам, связанным происхождением от одной основной формы. В основе возникновения викарных ареалов лежит процесс образования географических рас.

Говоря о викарных ареалах, подразумевают, главным образом, виды и географические расы, хотя в некоторых случаях можно говорить о викарных секциях родов, самих родах, и даже, в некотором отношении, и о викарных семействах.

Но число таких замещающих систематических единиц незначительно и они для нашей задачи не представляют такого интереса, как ареалы замещающих видов и рас. Число последних чрезвычайно велико, в каждой систематической монографии можно найти значительное их количество. На перечислении их мы останавливаться не будем, — приводимые карты в достаточной мере иллюстрируют характер таких викарных ареалов (Рис. 14, 15 16, 17).

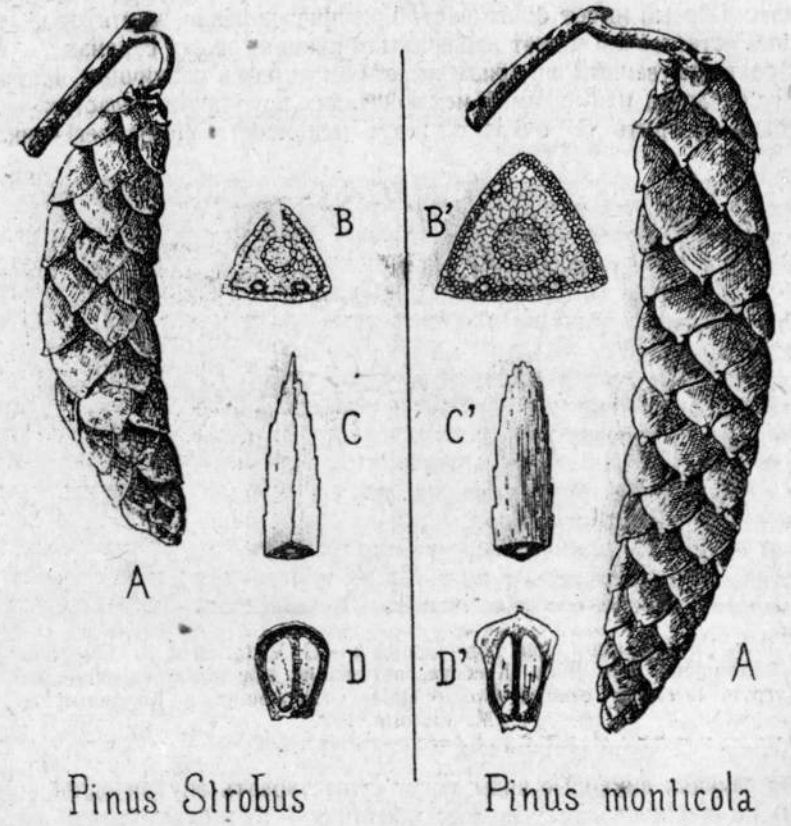


Рис. 14. Два викарных вида сосны. Морфологические отличия двух викарных северо-американских видов сосны — Pinus strobus и P. monticola, возникших благодаря изоляции и разобщению двух частей некогда общего ареала, имевшего место вследствие образования в конце мелового периода внутреннего моря, разделившего Сев. Америку на западную и восточную половины. (M. Victorin. 1929).

В современной систематике видов различают так называемые «сборные виды» или согласно терминологии Энглера «полиморфные типы», которые объединяют ряд видов (в узком значении этого слова) или рас, характеризующихся самостоятельными географическими ареалами или совершенно изолированными один от другого и взаимно друг друга исключающими, или иногда слегка заходящими один в другой.

Пачоский (1921) указывал, что для различных почв и других разнообразных условий обитания известны пары или группы видов, которые могут

быть объединены в такие сборные виды. При чем эти виды, связанные с условиями обитания, не являются остатками прежней исчезнувшей флоры, генетически изолированными, а, наоборот, элементами новыми, нарождающимися и находящимися еще в стадии развития. Такие элементы чаще всего свойственны горным странам, вследствие разнообразия существующих там условий обитания.

Понятие о викарных ареалах и их разнообразие подверглось критическому и детальному разбору Фиргаппера (Vierhapper. 1919), которым мы и воспользуемся.

Основной тип викаризма может быть обозначен, как пространственный викаризм, при чем в зависимости от того расположены ли викарные виды горизонтально, или вертикально, на различной высоте над уровнем моря, мы различаем горизонтальный и вертикальный викаризм. Первый имеет более частое распространение, чем второй, так как последний естественно может наблюдаться лишь в горных странах.

Пространственный викаризм имеет место или в различных, изолированных друг от друга или взаимно исключающих друг друга областях — мы можем тогда говорить об областном (regionaler, Vierhapper) викаризме.

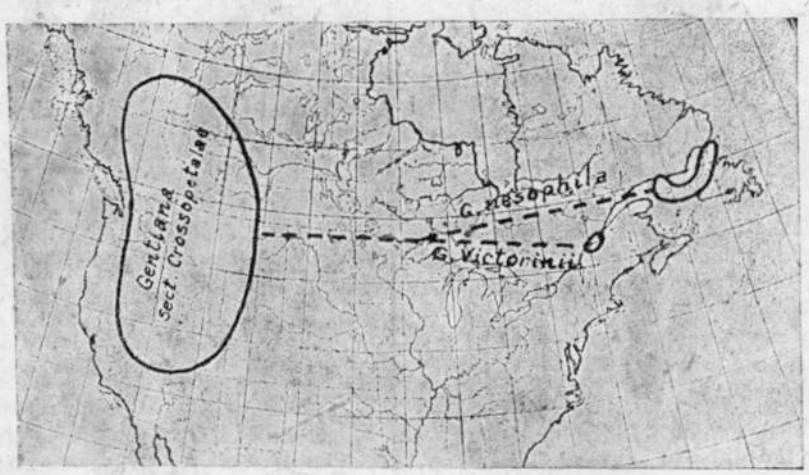


Рис. 15. Викарные виды рода Gentiana — G Victorinii и G. nesophila эндемичные для Вост. Квебека, возникшие вследствие изоляции от группы видов секции Grossopetalae, обитающих в Кордильерах. (M. Victorin. 1929).

В других случаях викарные виды могут существовать внутри одной и той же области, но в различных условиях обитания — это будет тогда внутриобластной (intraregionaler, Vierhapper) викаризм. К числу таких условий относится различный характер субстрата, например, изверженные породы и известняки, солончаковые и выщелоченные почвы, песчаные и твердые грунты, теневые и световые местообитания и пр. К числу викарных видов этого же типа повидимому должны быть отнесены и многие, так называемые, цветные расы, окраска цветов которых видоизменяется в зависимости от местных условий обитания.

Этому пространственному викаризму может быть противопоставлен викаризм, обусловливающийся временем развития растения. К этому последнему типу относятся виды, характеризующиеся установленным Веттштейном сезонным диморфизмом. Под последним понимают, например, нахождение на одном и том же лугу двух близких видов, отличающихся различным временем развития — виды цветущие одни весной и другие осенью, возникновение которых обуславливается изменением основной

формы, вследствие превращения ее в две местные разновидности под влиянием хозяйственного использования лугов человеком.

Все эти формы внутри-областного викаризма, обуславливающегося исключительно экологическими условиями и географически ничем не проявляющегося, для целей исторической географии растений интереса не представляют.

Параллельно этому настоящему викаризму, обусловливающемуся возникновением самостоятельных видов или географических рас из одной общей основной формы, имеет место и лишь кажущийся викаризм, выявленный Фиргапером и обозначенный им как ложный викаризм или псевдовикаризм (Pseudovikarismus — Vierhapper).

В то время как при настоящем викаризме викарные виды образуются из одной и той же основной формы, дифференцируясь или в пределах занятого ею ареала, или вследствие случайного проникновения в новые условия обитания и изоляции, при ложном викаризме кажущиеся викарными виды, хотя и родственны между собой, но произошли от различных исходных форм, а замещающий характер их определяется вторичным проникновением второго вида в ареал первого и занятием территорий этого ареала, не занятых основным видом по несоответствию их его биологическим особенностям. Обычно такого рода псевдовикризм может иметь место лишь в случаях отсутствия настоящих викарных видов.

Рис. 16. Карта распространения Draba luteola в Кордильерах (основной ареал — крупное черное пятно) и ее географической расы v. minganensis (две меньшего размера черные точки), распространенной в заливе Св. Лаврентия и возникшей вследствие изоляции. (M. Victorin. 1929).

Таким образом, в первом случае, при настоящем викаризме проникновение основной формы в какую либо область является обстоятельством первичного характера, предшествующим распадению ее на викарные, приспособленные к различным условиям обитания, расы. Во втором случае, при ложном викаризме, возникновение различных, родственных рас, представляет из себя явление первичное, за которым уже следует занятие разобщенных территорий. В качестве различных случаев псевдовикаризма могут быть указаны следующие: 1) из двух проникающих в данную область видов, или рас, оба являются вполне сформировавшимися; 2) один из видов, или рас, возникает в данной области, тогда как второй проникает в нее уже лишь позднее.

Для иллюстрации можно воспользоваться примером Фиргаппера, который и навел его на мысль о существовании псевдовикаризма. Род *Erigeron* имеет ряд викарных, хорошо географически отграниченных видов. Из их числа в Альпах имеется два вида — *Erigeron polymorphus*, растущий на известковых почвах и далеко спускающийся к их подножию, и *Erigeron uniflorus*, в противоположность первому, избегающий известковых почв и тесно связанный с высокогорным районом.

Характер этих двух видов дает основание считать их в качестве происшедших от одной и той же основной формы путем приспособления

к различным, взаимно исключающим друг друга условиям обитания. Между тем изучение всего цикла форм, к которому относятся эти два вида, показало, что мы имеем здесь дело, хотя и с родственными, но имеющими различное происхождение видами. *Erigeron uniflorus* возник повидимому не в Альпах, а в горах Азии или в арктической области, откуда проник во время ледникового периода в Альпы, в пределы ареала *Erigeron polymorphus,* повидимому уже тогда существовавшего, и занял свободные от поселения последнего, по почвенным условиям, места.

Таким образом, псевдовикаризм, несмотря на свою кажущуюся тождественность с настоящим викаризмом, представляет из себя явление параллельное настоящему викаризму, но совершенно иного порядка.

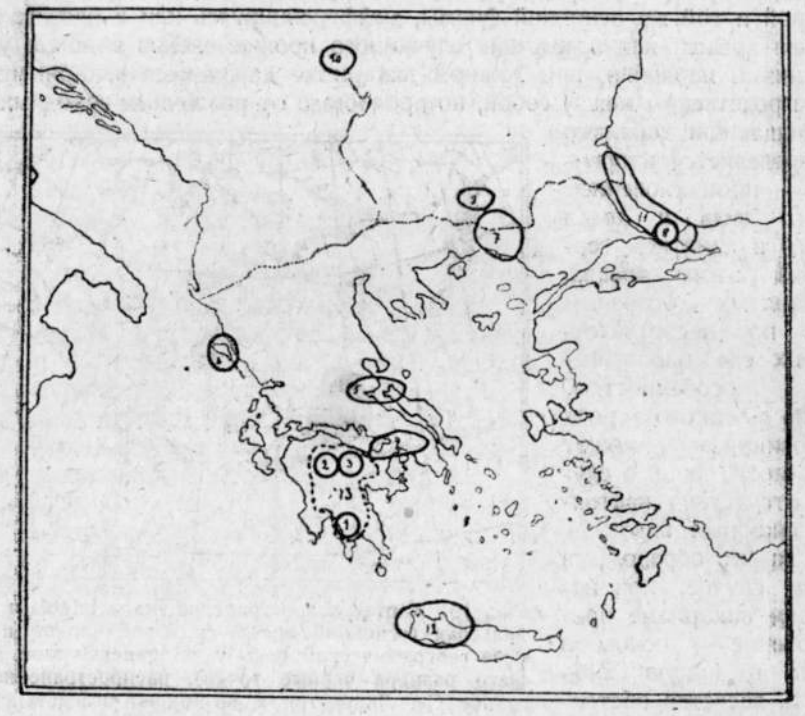


Рис. 17. Викарные виды рода Celsia на Балканском пол. Локализация видов на очень ограниченных ареалах, связанных с горными хребтами или вершинами, 1, 2 — C. acaulis; 3. C. cyllenea; 4. C. Boissieri. 5. C. tomentosa; 6, 8. C. Rechingeri; 7. C. rupestris; 9. C. roripifolia; 10, 11. C. bugulifolia; 12. C. arcturus; 13. C. Daenzeri. (Murbeck. 1925).

Реликтовые ареалы. Под словом реликт понимают — «остаток», в отношении же растений — реликтовым видом считают такой, который представляет из себя остаток древней флоры или древнего рода,[1] когда то широко распространенного и находившегося в полной гармонии со своими условиями обитания, в настоящее же время ему большею частью не вполне соответствующими. Вследствие этого такие виды занимают изолированное положение, не имея близких родственных видов и не будучи связанными с другими видами переходными формами, благодаря имевшему место вымиранию таковых.

[1]) Вследствие этого виды исчезающие под влиянием деятельности человека, — непосредственное уничтожение, напр. ценные технические растения, изменение условий обитания — распашка целинный степей — степные виды, напр. ковыль и пр. не могут рассматриваться как реликты и для исторической географии растений представляют интерес лишь в отношении установления изменения растительности под влиянием деятельности человека.

Шрётер (Schroeter. 1913) указал на необходимость различать реликтовые систематические единицы от реликтовых ареалов, так как не всегда эти два понятия покрывают одно другое. Классическим примером, когда последнее имеет место, представляет собою *Gingko biloba* — голосемянное, относящееся к сейчас совершенно вымершей группе видов, имевшей в прежние геологические периоды широкое распространение. В настоящее время этот вид в диком состоянии найден лишь в нескольких местах Китая, так что в данном случае несомненно остаточный, реликтовый ареал соответствует реликтовому характеру вида и рода растения, которое его занимает. Тоже самое имеет место в отношении болотного кипариса — *Taxodium distichum* и ряда других, уцелевших в Сев. Америке, хвойных.

Таких примеров можно привести значительное количество, но им можно противопоставить и такие случаи, когда несомненно реликтовый, систематически вполне изолированный вид является в настоящее время широко распространенным. Так например, *Loiseleuriâ procumbens,* альпийская азалея, реликтовое растение занимает в настоящее время широкий, не реликтовый ареал. Имеются и противоположные примеры, когда виды, относящиеся к не реликтовым, находящимся в стадии еще развития, родам, занимают иногда изолированные, ограниченные ареалы.

По предложению Шрётера следовало бы эти два понятия различать и в отношении их обозначения, называя реликтовые виды — рестанцами (Restanz) в отличие от реликтов, каковыми считать лишь остатки географического порядка, т. е. реликтовые ареалы.

Ограничивши, таким образом, понятие реликтового ареала, мы тем не менее еще далеко не можем считать его вполне определенным и не дающим повода для различного толкования. Этому вопросу в последнее время посвятил несколько работ Вангерин (Wangerin. 1924), разбором которого мы в дальнейшем воспользуемся.

Согласно приводимой им формулировке Штоллера (Stoller) под реликтовым ареалом следует понимать такое местонахождение вида, в котором, как можно доказать, этот вид в своем теперешнем изолированном от общего ареала местонахождении произрастал с момента своего проникновения в него, имевшего место в предшествующую эпоху; во всяком случае условия его теперешнего местообитания биологически должны были оставаться неизменными с того времени, в течение которого растение имело в данной стране широкое распространение.

Таким образом, с этой точки зрения можно говорить о реликтовом ареале лишь в том случае, если с момента первоначального поселения этого вида в данной области происходило постепенное сокращение ареала, так что современные местонахождения в пространственном отношении стоят в непрерывавшейся связи с прежним ареалом, остатком которого они являются. Такая формулировка, конечно, вполне гарантирует несомненность реликтового ареала, но она является практически совершенно неприменимой, так как из-за неполноты или отсутствия палеонтологических данных мы едва-ли имеем хотя бы один случай, когда история ареала могла бы с такой последовательностью быть восстановленной. Вследствие этого определение реликтового характера ареала может быть сделано сейчас лишь приблизительно, на основе ознакомления с современным распространением видов и тех выводов, которые на основании его могут быть сделаны.

Поэтому с ботанико-географической точки зрения определение реликтового ареала, даваемое Шрётером (Schroeter. 1913) более приемлемо. Согласно последнему реликтовый ареал является остатком некогда более обширного ареала, заселение которого происходило при ранее существовавших условиях, иных, чем существующие в данное время, для данного

места. Отсюда вытекает заключение, что реликтовое растение должно находиться в дисгармонии со своими современными условиями обитания, а ареал его — в процессе сокращения.

Таким образом, основным моментом в возникновении реликтового ареала являются изменения, происшедшие естественным путем без вмешательства человека, в условиях обитания в пределах этого ареала, свидетелем каковых он и является. В виду того, что изменения этих условий обитания могут происходить вследствие различных причин, Шрётер различает три типа реликтов. Первые из них он называет формационными реликтами—занимающими ограниченные ареалы в пределах формаций, претерпевших значительные изменения и смену своего состава. Так, например, древовидный можжевельник—*Juniperus foetidissima* и береза в пределах букового района Крыма являются такими формационными реликтами и притом различного возраста, так как можжевельник является, несомненно, остатком растительной формации, занимавшей эту территорию в третичное время, тогда как береза входила в состав растительности, сменившей третичную флору во время ледникового периода. В настоящее время береза в Крыму произрастает лишь в очень ограниченном районе и в количестве немногих сотен экземпляров, между тем как в прежнее время она имела широкое распространение, что в настоящее время доказано составом углей в кострах стоянок доисторического человека в Крыму, найденных далеко к северу от современного распространения березы. Береза в свою очередь была вытеснена буком уже в послеледниковое время. (Вульф 1930; Wulff. 1931).

Второй тип представляют геоморфологические реликты, к которым относятся растения в своем обитании связанные с определенными экологическими условиями, оказавшиеся вследствие геологических и иных исторических причин, вне этих обычных условий произрастания. Так, например, морские растения в пресноводных озерах, береговые растения по краям сейчас высохших бывших морских заливов.

Очень характерным примером геоморфологического реликтового ареала служит ареал эльдарской сосны — *Pinus eldarica*. Эта сосна относится к группе средиземноморских видов, в число которых входят и характерные для Средиземноморской области *Pinus halepensis* и *P. brutia*. Сюда же принадлежит и *Pinus pityusa*, обитающая в малой Азии, на Кавказе и в Крыму (ssp. *Stankevici*), к которым *P. eldarica* очень близка. Последние два вида в свою очередь несомненно теснейшим образом связаны с третичной сосной *P. sarmatica*, ископаемые остатки которой найдены в сарматских отложениях Керченского полуострова.

Все перечисленные виды обитают преимущественно вдоль морских побережий, за исключением *P. eldarica*, имеющей очень ограниченный ареал на высотах Эльдар-оглы, на границе Эльдарской степи. Эта последняя несомненно образовалась на месте ранее существовавшего здесь моря, так что местонахождение Эльдарской сосны обозначает положение береговой линии в предшествующую геологическую эпоху. (Сосновский, 1928).

Совершенно аналогичными формационными реликтовыми ареалами являются изолированные островные местонахождения каменного дуба — *Quercus ilex* на южной окраине Альп бл. Гардского озера, Триента и Гемоны на высота до 550 м. н. у. м. Нахождение этого чисто средиземноморского дуба, связанного с приморскими климатическими условиями, глубоко в Альпах, может быть объяснено лишь реликтовым характером этих местонахождений, уцелевших от более широкого ареала, существовавшего в третичное время, когда вся долина реки По была заливом Адриатического моря, а южные склоны Альп берегами последнего (Trotter. 1927).

Наконец, третьим типом реликтов являются климатические реликты, т. е. такие растения, которые обитая при теперешних климатических условиях, с несомненностью свидетельствуют о своем возникновении и распро-

странении при иных климатических условиях, отголоском которых они и являются. Такие киматические раликты чрезвычайно многочисленны; мы рассмотрим в дальнейшем три типа их: третичные реликты, ледниковые и степные реликты.

Понятие о реликтовом ареале неразрывно связано с разъединением его от общего, более широкого ареала. Но вместе с тем такое разъединение не является абсолютным показателем реликтовой природы ареала. Для последней необходимо, чтобы разъединение произошло как следствие исторических причин, поэтому при условии реликтового ареала возможность возникновения его путем переноса семян или спор современными факторами должна быть исключена. Вторым необходимым моментом является установление непрерывности, первичности нахождения данного реликтового вида в его теперешнем местообитании.

Это не всегда имеет место: так для некоторых арктических и субарктических видов Швеции доказано Натгорстом и Сернандером занятие ими теперешнего обитания лишь с каменного века, так как до того эти местности лежали еще ниже уровня моря. Такие реликты скандинавские ботаники называют псевдореликтами. Шётер предлагает в данном случае говорить о псевдореликтовых местообитаниях, так как сам вид несмотря на указанные обстоятельства может оставаться реликтовым. Такие реликты могут быть называемы — реликтами-переселенцами (Wanderrelikte—Schroeter 1913).

Вторым условием признания разъединенного ареала реликтовым, является выяснение не определяется ли изолированность местонахождений не историческими, а биологическими причинами. Мы уже видели, что места обитания вида определяются топографей ареала и зависят от его биологических особенностей. Так лесные виды связаны с лесом, водные с водоемами и т. д. Таким образом, для определения реликтового характера ареала надо доказать,что изолированные сейчас местонахождения являются остатками некогда сплошного ареала, раздробление которого, обусловливается вымиранием вида на части территории его обитания под влиянием исторических причин.

Наконец, Шрётер не считает возможным признать реликтовыми ареалами такие местообитания вида, которые хотя и являются изолированными частями реликтового ареала, но в которых вид оказался в благоприятной для себя и, следовательно, с ним биологически гармонирующей обстановке.

В результате всего этого вместе взятого, Шрётер считает показателями реликтового ареала следующие моменты: 1) пространственная ограниченность; 2) растение относится к числу редких видов в данной области; 3) ареал находится в процессе сокращения; 4) ареал находится в непрерывной связанности с момента своего первого проникновения в данную область: или географически — если вид занимает непрерывно одни и те же местообитания или экологически, если он постепенно распространялся, последовательно занимая экологически благоприятные для себя местообитания (Wanderrelikte).

В отличие от новых поселенцев, реликты характеризуются тем, что они встречаются часто не одиночно, а колониями, совместно с другими аналогичными видами и тем, что вследствие долгого обитания в одном и том же местонахождении они образуют местные, эндемичные расы. Края реликтовых ареалов имеют вырезанные, вогнуто-изогнутые линии.

Все эти положения не являются всегда безусловными, как это показал Вангерин. Так положение, что реликтовый ареал должен находиться в экологической дисгармонии с условиями своего обитания, вызывающей сокращение его территории, имеет безусловно место лишь в отношении формационных и отчасти геоморфологических реликтов, но далеко не всегда для климатических реликтов. Последние во многих случаях сохранились в таких местообитаниях, которые, если можно так выразиться, являются

реликтовыми и в климатическом отношении. Так, например, климатические условия «понтийской провинции» Западного Закавказья (по К у з н е ц о в у), как мы это сейчас увидим, приближаются к условиям климата третичного периода, вследствие чего обитающие в ней третичные реликты не находятся или почти не находятся в дисгармонии с условиями своего обитания. Тоже самое может быть сказано и относительно ледниковых реликтов, обитающих в высокогорных условиях Южной Европы.

Больше того, только такое сохранение прежних климатических условий в отдельных местностях обусловило сохранение многих третичных реликтов, которые в таких случаях большею частью не сокращают своего ареала.

Рассмотрим несколько главнейших групп климатических реликтовых ареалов, хотя все разнообразие таковых свести к определенным типам, конечно, не представляется возможным.

Т р е т и ч н ы е р е л и к т ы. В отношении реликтовых ареалов растений, сохранившихся с третичного периода до нашего времени, мы можем наметить два типа. К первому из них надо отнести такие реликтовые местонахождения, которые распюложены в районах, где благодаря особым физико-географическим условиям сохранились если не вполне, то в значительной степени, климатические особенности третичного периода, когда данный вид или ряд видов имели значительно более обширный ареал обитания. Вследствие этого такие местообитания создают, обитающей на них флоре, условия до известной степени мало изменившиеся со времени третичного периода. К таким, немногим в умеренной зоне, участкам земного шара относится южная часть Западного Закавказья, называемая проф. К у з н е ц о в ы м (1909) понтийской провинцией Кавказа, начиная примерно от Сочи и вплоть до турецкой границы, представляющая из себя узкую береговую полосу, ограниченную с востока и северо-востока хребтом и заполненную отрогами последнего, климатические условия которой, как температурные, так и в отношении количества осадков и сильной влажности воздуха, значительно приближаются к климатическим условиям, которые должны были существовать в третичном периоде в Европе. Аналогичные условия на Кавказе имеются и в Талыше, на самом юге Восточного Закавказья.

Эти теплые и, главное, влажные климатические условия обусловили сохранение здесь и целого комплекса древних видов, предки которых имели в третичном периоде широкое распространение, а затем вследствие изменения условий обитания вымерли на большей части территории своего ареала, уцелев лишь в немногих местах, в том числе и в указанных местах Кавказа.

Примеров таких растений очень много, из их числа можно привести следующие. Дерево из сем. Iuglandaceae — *Pterocarya fraxinifolia*,. характерно для Зап. Закавказья и Талыша, встречается разрозненно также и в других частях Кавказа, характеризующихся тоже наличием третичных видов, что свидетельствует о прежнем более широком распространении его по всему Кавказу. Кроме этого вида на земном шаре встречаются только еще два вида — *Pterocarya steonoptera* — в Китае и *P. rhoifolia* — в Японии, странах сохранивших также в значительной степени климатические условия, близкие к таковым третичного периода и также богатых третичными типами. Помимо того в Швейцарии и на Алтае в третичных отложениях найдены в ископаемом состоянии виды очень близкие к кавказской птерокарии, что указывает на очень обширный район распространения этого рода в третичном периоде, имевшего повидимому широкий ареал распространения в Европе и в Азии.

Очень характерным реликтом третичной растительности является кустарник — понтийский рододендрон *Rhododendron ponticum,* представляющий обычный подлесок в лесах юго-восточной части Западного Закавказья. Помимо того этот рододендрон встречается разрозненно, островами и в других местах Кавказа — в Кубанской области и к востоку от Месхийского хребта, где в защищенных ущельях, как это показали исследования Б у ш а, в верховьях Теберды и других возвышенных местах Кубанской области, сохранился ряд древних, вымирающих типов растительности, которые в понтийской провинции находятся в нормальных условиях обитания.

Помимо Кавказа *R. ponticum* растет в Малой Азии, в южной части Черноморского побережья Балканского полуострова, а затем, после большого перерыва, в самой западной оконечности Средиземноморской области — в южной Испании и Португалии.

Более широкое распространение этого вида в третичном периоде подтверждается нахождением его В е т т ш т е й н о м в межледниковых отложениях Тироля и в уже упомянутой брекчии Гёттингера. К этим примерам деревянистых растений, число которых можно значительно увеличить, можно добавить еще целый ряд сопутствующих им травянистых видов, также несомненно, дошедших до нас представителей третичной флоры.

Второй тип третичных реликтовых ареалов образуют такие из них, существование которых обусловливается большей частью чисто случайными обстоятельствами: особо благоприятными условиями обитания в смысле защиты, почвенных условий и др., предохранивших данный вид от вымирания в этих ограниченных и изолированных местах во время охлаждения климата в течение ледникового периода и понижения влажности после него. Такие реликтовые следы сохранились в некоторых местах, случайно оставшихся непокрытыми ледниками во время их наступления, и поэтому отчасти сохранивших кое-какие виды из прежней флоры данного района, уничтоженной на большей части ее протяжения ледником.

Третичные местонахождения и ареалы видов этого типа большей частью резко выделяются среди окружающей их в настоящее время растительности. Вследствие этого такие климатические реликты являются в то же время и формационными реликтами. Реликтовый характер таких видов и их прежнее более широкое распространение, подтверждается помимо их систематической изолированности, еще нахождением их, во многих случаях, в ископаемом состоянии вне района современного ареала.

Вполне понятно, что на равнинах некогда сплошь покрытых ледниками, где после отсупления последнего почва покрылась сплошной растительностью, на равнинах, ставших местообитанием тысячных стад животных, а впоследствии и человека, третичные реликты уцелеть не могли. Поэтому горные системы, главным образом, создали убежище древней флоре и дали ей возможность дожить до нашего времени. Изучение горных стран дало и продолжает давать нам знакомство с остатками третичной флоры.

Очень интересным примером таких третичных реликтов является ель *Picea omorica,* уцелевшая в горах Западной Сербии, найденная и описанная П а н ч и ч е м в 1876 г. Этот вид отличается очень малой изменчивостью, что уже свидетельствует о давности его геологического прошлого. Помимо Сербии, эта ель П а н ч и ч е м же была найдена еще значительно южнее в Черногории, бл. Монтенегро, в совершенно изолированном от предыдущего местонахождении.

О реликтовом характере этого вида свидетельствуют и родственные отношения его к другим видам. Так, в настоящее время установлена значительная систематическая близость этой ели к японской ели—*Picea ajanensis,* распространенной в Японии, на острове Иезо, а также на Сахалине и вдоль восточного побережья Сибири до Амурской области. Другим очень близким видом является *Picea sitkaensis,* распространенная в северо-западной части Северной Америки, а также на островах Ситка и Ванкувер.

Среди ископаемых форм ели имеется вид — *Picea omorikoides* чрезвычайно близкий сербскому реликту. Он был найден в упомянутой Гёттингерской брекчии, в которой было сделано много находок ископаемых третичных растений, затем также и в олигоценовых и нижних диллювиальных отложениях Германии. Очень близкий вид — *Picea Engleri* был описан К о н в е н-

цом по остаткам, сохранившимся в балтийских янтарях олигоценового времени.

Эти родственные отношения и палеонтологические данные не оставляют сомнения, что *Picea omorica* является третичным реликтом, исходная форма которого имела широкое распространение не только в Европе, но и в Азии и Сев. Америке. Лишним подтверждением этому обстоятельству является нахождение на Балканском полуострове целого ряда третичных реликтов, спасшихся здесь от европейского оледенения (Novak. 1927).

Аналогичные случаи сохранения третичной растительности имели место и в равнинных местах, часто на незначительных возвышенностях, но оставшихся тем не менее не покрытыми ледником.

К числу таких возвышенностей относятся т. н. Подольская возвышенность, которая в пределах Полесья (Пачоский. 1910) содержит в составе своей флоры ряд древних реликтовых элементов, часть которых несомненно должна была пережить все климатические изменения ледникового периода. Это оказалось возможным вследствие того, что ареалы этих растений, занимающие в настоящий момент островное положение среди окружающих их растительных сообществ, в то время, благодаря своему более возвышенному положению, представляли из себя настоящие острова среди покрывавшего всю прилегающую местность ледника.

Согласно исследованиям Пачоского в части восточной Галиции, некогда покрытой ледником, растительность низменных местностей состоит, главным образом, из широко распространенных форм, тогда как на повышенных местах появляются растения несомненно реликтового характера, которые ближе Карпат уже больше нигде не произрастают.

Аналогичное явление наличия несомненно реликтовых ареалов в местностях, подвергшихся оледенению, мы встречаем вновь в пределах т. наз. средне-русской возвышенности. Последняя настолько мало заметна, что ее существование выявилось с несомненностью лишь после составления Тилло гипсометрической карты этой части России.

На существование таких третичных реликтовых растений, переживших ледниковый период, указал Д. И. Литвинов в ряде работ. К числу таких растений относятся обыкновенная сосна, местообитанием которой в настоящее время как в Европе, так и Сибири, являются преимущественно сыпучие пески. Но помимо того она растет и в горах, часто на скалах, во многих местах, образуя границу леса и поднимаясь нередко до значительной высоты над уровнем моря. Эти горные местонахождения надо рассматривать как первичные, повидимому занимаемые сосной еще с третичного периода, тогда как нахождения ее на песках являются уже вторичными, занятыми ею уже в послеледниковом периоде.

Вследствие этого, нахождение обыкновенной сосны на таких горных, хотя и незначительных, возвышенностях среди равнины европейской части СССР носит несомненно реликтовый характер. Такими реликтовыми местообитаниями сосны являются меловые горы по р. Донцу, волжские горы, силурийские известняки по побережью Балтийского моря и средне-русская возвышенность.

К числу аналогичных третичных видов, занимающих реликтовые ареалы, относятся *Daphne Sophia* и *D. lulia.*, растущие в Курской, Воронежской и Харьковской губерниях, аналогичные обитающим также на мелу третичным видам этого рода — *D. arbuscula* в Венгрии и *D. petraea* в Тироле и Италии (Tuzson. 1911). Возможно, что к числу растений, произраставших уже в третичном периоде, относится и *Betula humilis* v. *cretacea* — в Воронежской губернии, имеющая также своего аналога в лице *Betula ojcoviensis,* представляющей также третичный реликт, произрастающий в Польше в пределах бывшего оледенения, но на территории не покрывавшейся ледником (Szaferowa. 1928), и др. Этим деревянистым видам сопутствует ряд травянистых видов, несомненно того же происхождения, на которых мы здесь сейчас останавливаться не можем.

Ледниковые реликты. Вторую группу климатических реликтовых ареалов образуют ареалы ледниковых реликтов. Последние следует отличать от растений, распространение которых точно также имело место во время ледникового периода, но которые и до настоящего времени сохранили связь с основным ареалом и представляют собою большею частью лишь продвинувшиеся к югу ответвления главного ареала. Такие растения Энглер предложил называть «ледниковыми растениями», Шрётер их называет «ледниковыми мигрантами».

В отличие от последних ледниковые реликты занимают совершенно изолированные ареалы, оторванные от основной части ареала этих видов и при том в местностях, в настоящее время находящихся вне ледниковых условий, но проникновение в которые этих растений могло иметь место лишь во время ледникового периода. Здесь, как и в других случаях, установление принадлежности изучаемого реликта именно к данному типу реликтовых ареалов, представляет всегда очень большие трудности, чем объясняются расхождения взглядов на происхождение многих ледниковых реликтов.

В качестве не вызывающего сомнений примера может быть приведена арктическая ива — *Salix polaris,* в настоящее время в западно-европейских Альпах не произрастающая, но существовавшая там еще в послеледниковое время в качестве ледникового реликта. Об этом свидетельствуют найденные в 52 местонахождениях ископаемые ее остатки. К числу ледниковых реликтов должен быть отнесен и вид *Chrysanthemum* близкий к арктическо-сибирскому *Chr. sibiricum,* найденный Козо-Полянским (1927) в Курской губ. Ледниковым реликтом является также и *Androsace villosa* в б. Воронежской губ., представлявшей повидимому окраину его ареала во время ледникового периода (Koso-Poljansky. 1931).

С точки зрения Шрётера (Schroeter. 1926), не всеми разделяемой, местонахождения видов рододендронов — *Rhododendron ferrugineum* и *hirsutum* в низких зонах, в пределах леса в Швейцарских Альпах, представляют из себя также изолированные реликтовые ареалы ледникового периода. В Швейцарии эти рододендроны растут обычно на высоте 1200—2700 м., отдельные же, разрозненные местонахождения их в низких горизонтах до 230 м. н. у. м. Шрётер рассматривает как остаток некогда единого ареала, сложившегося при наличии более холодного климата, а затем распавшегося на отдельные участки под влиянием конкуренции видов, лучше приспособленных к изменившимся климатическим условиям.

Благоприятные условия для сохранения ледниковых реликтов создают торфяные болота, благодаря свойственному им более холодному микроклимату, но, как это было указано рядом исследователей, и здесь установление ледниковых реликтов требует большой осторожности. Примером таких реликтов являются виды *Brasenia,* в частности *B. purpurea,* водного растения, произраставшего во время ледникового периода и в Европе, в частности в СССР, а в настоящее время вымершаго, о чем свидетельствуют остатки его, найденные на дне торфянника у истоков Днепра, в числе других и сейчас живущих растений (Сукачев. 1910). К числу таких ледниковых реликтов из цветковых растений, связанных в своем обитании с торфяными болотами, относят еще *Scheuchzeria palustris, Scirpus caespitosus, Carex limosa, Andromeda polifolia, Vaccinium oxycoccus* и др., произрастание которых до самого начала послеледникового периода может быть прослежено по нахождениям их не только в торфяных слоях, но и в ледниковых отложениях. Интересным подтверждением роли торфяных болот, как места сохранения арктических растений, служит то обстоятельство, что береза *Betula nana,* а также *Empetrum nigrum* в условиях холодного климата растут на глинистых почвах, в более теплых же держатся исключительно на торфе. (Steinecke. 1928). Ана-

логичное явление имеет место и в отношении северных видов водорослей. Штейнеке (Steinecke l. c.), на основании интересного исследования ископаемых водорослей, находимых в отложениях торфа, соответствующих началу послеледникового периода, удалось во многих случаях показать их тождественность с видами и сейчас живущими в торфяных болотах. Из 41 ископаемого вида, которые ему удалось установить, 33 вида и сейчас обитают в указанных болотах, при чем некоторые из них имеют основную часть своего ареала в арктической области.

Сюда же относится и нахождение в сфагновых болотах северо-восточной Польши *Oxycoccus microcarpa* (Kulesza. 1929), современный ареал сплошного распространения которого охватывает Скандинавский полуостров, Финляндию, север СССР от Ленинградской обл. до Архангельска и Сибири до р. Амура.

Мы имеем в данном случае несомненный пример ранее более широко распространенных ледниковых реликтов, уцелевших в торфяных болотах, как сохранивших послеледниковые условия обитания.

Степные реликты. Третью группу климатических реликтов образуют, так называемые, степные реликты или, как их еще называют, понтические или ксеротермические реликты. К этим реликтовым ареалам, известным не только в Западной Европе, но и у нас, причисляют разрозненные колонии ксерофитных видов, происходящих преимущественно из юго-восточной Европы, растущих сейчас в лесных областях и свидетельствующих о существовании в момент их расселения иных климатических условий. Эти условия должны были отличаться большей сухостью и более высокой температурой, препятствовавших развитию леса, на месте которого должны были существовать степи. Подтверждением этому обстоятельству служат находки остатков степных животных в пределах современной лесной области.

Другим еще доказательством происшедшего изменения климата, как считается в настоящее время, являются различные следы действия ветра, характерные для пустынных и степных местностей с сухим климатом. Изучение этих явлений позволило установить следы ранее существовавших пустынь на местах, сейчас занятых лесами и болотами.

Литвинов (1915) на основании таких данных, именно нахождения песчаных барханов, аналогичных найденным в Польше, в Полесье, где «ископаемый» характер их несомненен, установил наличие степных реликтов в Ленинградской области. Такой, очень крупный, бархан был им найден среди торфяного болота бл. г. Ямбурга. Растительность на нем была уничтожена недавно перед тем бывшим пожаром, но на песках в соседних Лужском и Гдовском уездах найден ряд видов, как напр.: *Festuca arenaria, Astragalus arenarius, Helichrysum arenarium* и др., обычных на песках у южных пределов лесной области.

По поводу этих реликтов и времени их распространения мнения исследователей еще более разноречивы. Часть авторов допускает существование сухого и более теплого периода к моменту наступившему после последнего отступания ледника, при чем позднейшим увеличением влажности и развитием лесной растительности обусловливается вытеснение этой ксерофитной флоры и превращение ее ареалов в реликтовые.

Другие относят это время к одному из межледниковых периодов, приписывая уничтожение этой степной растительности действию вновь наступавшего ледника.

Наконец, некоторые из исследователей совершенно отрицают реликтовый характер этих ареалов, допуская проникновение этих ксерофитных элементов в лесные области в недавнее время и даже возможность последнего и в настоящий момент.

5. Непрерывные и разъединенные ареалы.

Ареал вида, точно также рода и семейства, может занимать сплошную территорию или же его местонахождения находятся на двух, или больше, разобщенных территориях. Если последние удалены друг от друга настолько, что допущение возможности заселения этих разобщенных территорий путем переноса семян ныне действующими естественными факторами должно быть совершенно исключено, мы такие ареалы называем разъединенными или прерывистыми ареалами, в отличие от цельных или сплошных ареалов, занимающих одну сплошную территорию.

Сплошной ареал может иметь лентовидные продолжения (Пачоский), которые могут простираться более или менее далеко за его пределы, следуя вдоль речных долин, горных систем, начинающихся в пределах ареала, а затем пересекающих местности с совершенно иными условиями обитания.

По терминологии Герцога (Herzog, 1926) под разъединенным ареалом надо понимать пространственное расчленение ареала какой-либо систематической единицы на несколько отдельных ареалов.

Этот термин принадлежит также Де Кандоллю (1855), который назвал разъединенными видами — espèces disjointes, такие виды «индивидуумы которых находятся в двух или нескольких разъединенных странах, и которые тем не менее не могут быть рассматриваемы как перенесенные из одной страны в другую по каким либо определенным причинам — или по строению семян, или по характеру их обитания, или же вследствие отдаленности стран обитания одна от другой».

Мы уже видели, что виды не занимают территорию своего обитания сплошь в буквальном смысле этого слова. Их топография может быть очень сложна, давая иногда повод считать их ареал разъединенным, что на самом деле не имеет места. Такие сомнения могут возникать при рассмотрении ареалов видов, приспособленных к ограниченным условиям обитания. Например, виды растений, живущие в пресных водоемах, будут распространены лишь в местонахождениях этих последних, тоже самое относится к растительности речных долин, болот, горных вершин и т. д.

Установление степени разъединения — «Disjunctionsschwelle» по терминопологии Шрётера, или того максимального пространства, противоположную сторону которого данная систематическая единица не в состоянии уже достичь естественными факторами распространения, является очень трудным и не всегда безусловно доказуемым. Вследствие этого признание разъединенного ареала, как возникшего под влиянием причин не существующих в данный момент, является очень часто весьма спорным, в виду еще далеко не установившихся взглядов на значение и размер ныне действующих факторов и способностей распространения растений.

Характер разъединения может быть различный, и мы можем установить здесь несколько типов последнего. Так, если ареал разъединен лишь на две части, из которых одна занимает большое пространство и играет доминирующую роль, мы можем считать эту часть ареала, как главную, а вторую, меньшую, как подчиненную, а такой ареал может быть назван отделенным (Буш, 1917).

В других случаях, когда ареал разбит на ряд мелких, более или менее равноценных частей, мы говорим об островном ареале, а имеющее место в таких случаях разъединение ареала называют — диффузным разъединением или диффузной дизъюнкцией (Шрётер, 1913), когда это разъединение выражается в наличии многократно разорванного ареала, образование которого не поддается никакому объяснению, и является следствием наличия очень древних типов, когда-то сплошь покры-

вавших ареал своего распространения, а сейчас сохранившихся лишь в отдельных пунктах.

Если при таком разъединенном ареале в отдельных его частях произрастают совершенно идентичные формы, то такое разъединение, согласно Брике (Briquet), называют однородным, гомогенным разъединением или гомогенной дизъюнкцией. Но очень часто в таких разобщенных участках ареала растут не идентичные, но тем не менее безусловно родственные, замещающие или викарные формы; в таких случаях мы должны будем говорить о разнородном разъединении или гетерогенной дизъюнкции. Первый из этих типов разъединения моложе, отделившиеся особи не успели еще видоизмениться, как это произошло у второго типа, являющегося более древним.

Рис. 18. Высокогорные разединения в роде Euphrasia (Wettstein 1896).

К типу гетерогенной дизъюнкции можно отнести некоторые случаи высокогорного разъединения, которые произошли вследствие образования викарных видов на различных горных системах, возникших из одной и той же широко распространенной равнинной формы. В случае если эта исходая форма, под влиянием каких-либо неблагоприятных условий обитания, вымирает, то эти вновь возникшие викарные формы оказываются совершенно изолированными. В этом случае их называют ореофитами (Diels) или, нам кажется, этимологически более правильно орофитами (Braun-Blanquet, 1923), что в переводе с греческого значит — горные растения.

Такая гетерогенная дизъюнкция при высокогорном разъединении не имеет места в тех случаях, когда происходит просто разобщение ареала горного вида, когда-то, возможно в ледниковом периоде, занимавшего повидимому сплошной ареал, а затем с изменением климатических условий вымершего на значительной части своего протяжения, сохранившись лишь на изолированных вершинах и в пределах отдельных горных систем (см. например, ареал распространения видов Euphrasia, рис. 18).

Объяснение истории происхождения разъединенных ареалов и является одной из главных задач биогеографии, так как этим путем могут быть найдены нити к пониманию многих неясных моментов истории земли. Но прежде чем остановиться на различных взглядах на причины разъединения ареалов, нам необходимо наметить хоть некоторые, главнейшие из этих разъединений

6. Главные типы разъединения ареалов.

I. Арктическо-альпийское разъединение характеризуется наличием видов распространенных с одной стороны в Альпах, а также

Рис. 19.

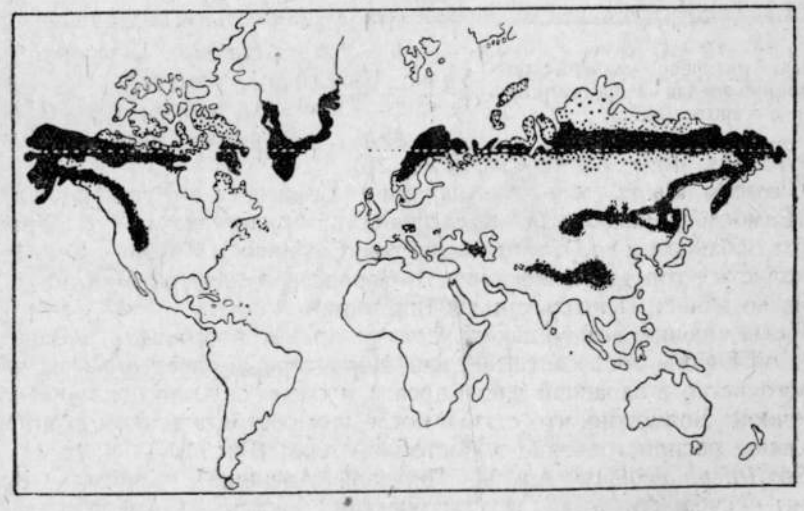


Рис. 20.

Арктическо-Альпийские разъединения ареалов. Рис. 19. Ареал Ranunculus pygmaeus. Рис. 20. Ареал Thalictrum alpinum. (Hegi)

в горах Средней и Южной Европы, с другой стороны, в арктической области, на севере Европы, Азии (в том числе и на Алтае) и Америки.

Часть из этой категории видов расширяет свой ареал, произрастая и на равнине Средней Европы, заходя далеко на восток и на юг в Азии и встре-

чаясь, например, в Гималаях, на Кавказе и др. Для Швейцарских Альп по данным Иерош (M. Ierosch, 1903) виды с ареалом такого происхождения составляют 30,7% общего числа видов, образующих флору этих Альп. Они могут быть подразделены на две группы. К первой из них Иерош относит виды, встречающиеся в Альпах, в Арктике и на Алтае в числе 94, что составляет 22,5%. Из них циркумполярно в Арктике встречается 82 вида или 19,6%, а в одной из половин ее 12 видов или 2,9%.

Ко второй группе относятся виды, помимо Альп растущие еще в Арктике, но на Алтае не встречающиеся. Таких видов 34 или 8,2%, которые могут быть по их распространению в Арктике разбиты поровну на циркумполярные и растущие в одной из ее половин, т. е. по 17 видов или 4,1%.

Несколько примеров могут иллюстрировать характер этого разъединения:

Carex brunnescens: Альпы —Сев. Европа (к югу до Англии, зап. и вост. Пруссии), сев. Евр. СССР, зап. часть Арктической области, Сев. Америка.

Salix herbacea: Пиренеи, Альпы, Апеннины, Судеты, Карпаты, Семигорье, Балканы — Урал, северная и арктическая Европа, горы Англии и Шотландии, арктическая и северная Сибирь, арктическая и северная Сев. Америка.

Рис. 21. Арктическо-альпийское разъединение ареала Clematis alpina в Европе (Hegi).

Silene acaulis: Пиренеи, горы Арагонии, Альпы, Карпаты, Балканы — Урал, Арктическая область.

Arenaria biflora: Пиренеи, Альпы, Карпаты, Балканы, Кавказ — Арктическая область.

Ranunculus pygmaeus: Центральн. Альпы, зап. Карпаты — сев. Скандинавия, арктические Европа, Сибирь и Америка, Скалистые горы до 55° сев. ширины. (Рис. 19).

Thalictrum alpinum: Пиренеи, Альпы— Уэльс, Шотландия, северные и арктические Европа, Азия и Америка, горы Центральной Азии, Скалистые горы до Колорадо, Ньюфаундленд, остр. Антикости. (Рис. 20).

Clematis alpina: Альпы, Апеннины, Семигорье — Русская Лапландия, Земля Самоедов, Валдайская возвышенность, Архангельская губ., Урал, Сев. Азия (от Забайкалья до Пекина, Камчатки, Сахалина и Японии), Сев. Америка (от Скалистых гор до Калифорнии, Колорадо к западу от Минезоты и Висконсина до Майна, Пенсильвании и Виргинии).

Разъединение между двумя частями ареала этого вида в Западной и Восточной Европе достигает 1000 км. Характерным для этого вида является его постоянство в западной части ареала и очень сильная полиморфность — в восточной. Возможно, что с этим последним обстоятельством стоит в связи его сильное распространение в Восточной Азии (Рис. 21).

Saxifraga aizoides: Альпы, Пиренеи, Апеннины, Карпаты, Иллирия, Балканы — субарктическая и арктическая Европа и Америка (до 80° сев. шир.).

Gentiana purpurea: Альпы, Апеннины, Апуанские Альпы — Сев. Норвегия, Камчатка.

Veronica fruticans: Пиренеи, Альпы, Вогезы, Шварцвальд, Апеннины, Карпаты, Корсика, Иллирийские горы — Шотландия, Гренландия, арктическая Европа.

Veronica alpina: горы Средней и Южной Европы — Гренландия, арктические Европа и Америка.

II. Северо-атлантическое разъединение выражается в наличии растений, распротраненных в Северной Америке и Европе (включая сюда и Британские острова), ареалы которых разобщены сейчас северной частью Атлантического океана. Некоторые из относящихся сюда видов встре-

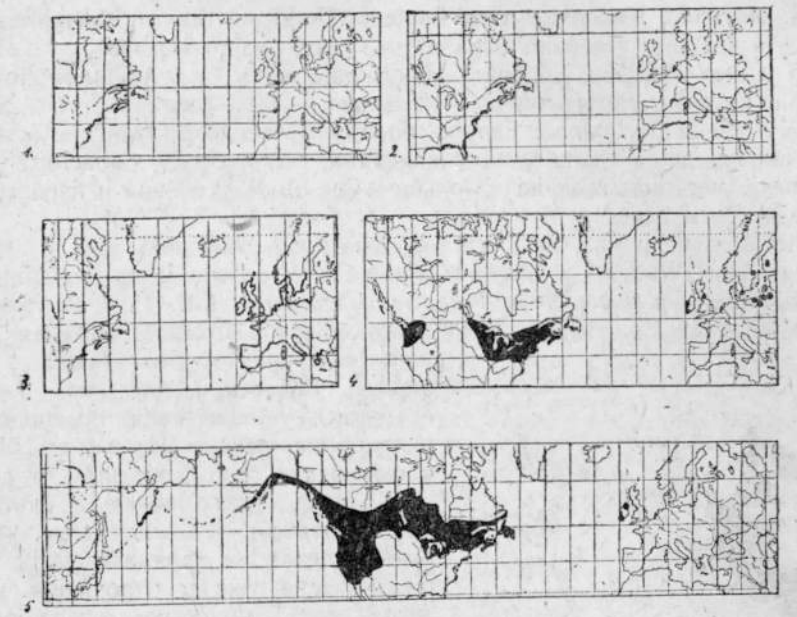


Рис. 22.

Рис. 23.
Северо-Американские разъединения.

Рис. 22. Ареалы: 1. Spartina alterniflora; 2. Spartina patens; 3. Puccinella maritima; 4. Najas flexilis; 5. Spiranthes Romanzowiana (Fernald. 1929).
Рис. 23. Ареал Carex hostiana (M. Victorin 1929).

чаются также и в Азии, в том числе и в Восточной Азии, находясь большей частью изолированно.

Чрезвычайно интересной дизъюнкцией, включаемой нами в северо-атлантическое разъединение, является нахождение видов только в Ирландии и затем в Сев. Америке, например (см. ниже) ареал *Eriocaulon septangulare* и *Spiranthes Romanzowiana.* (Рис. 22).

Примеры:

1. *Lycopodium inundatum:* Сев. и Средн. Европа — Сев. Америка.
2. *Carex flava:* почти вся Европа, Передняя Азия — Сев. Америка.
3. *Eriocaulon septangulare:* Ирландия (остр. Skye) — Сев. Америка. (Рис. 25).
4. *Anemone baldensis:* горы Европы (Пиренеи, Альпы, Апеннины, Карпаты) — горы Сев. Америки (Скалистые горы, Сиерра-Невада).
5. *Carex hostiana:* Европа: — восточная часть Сев. Америки. (Рис. 23).
6. *Spiranthes Romanzowiana:* Ирландия — Сев. Америка. (Рис. 22).
7. *Lobelia Dortmanna:* Европа, преимущественно Британские острова и Феноскандия, зап. Франция, изолированное реликтового характера континентальное местонахождение в Польше—Сев.-Вост. Америка и изолированно в Канаде, Висконсине и Монтане.

III. Астурийское разъединение отмечено уже в 1835 г. Ватсоном (Watson), а затем и Форбсом в отношении некоторых видов, как например *Dabeocia polifolia, Saxifraga geum* (Рис. 25) и *umbrosa,* распространенных в Ирландии, а затем в юго-западной Франции, Пиренеях, Астурии, Кантабрии и Португалии (в отношении *Dabeocia* — еще на Азорских островах). Аналогичное распространение констатировано Шарфом (Scharff) в отношении ряда животных.

Рис. 24. Ареал Annagallis tenella (Hegi).
Обозначения: черным—сплошное распространение, крестиками — местонахождения.

Такое разъединение в отношении немногих видов тем интереснее, что оно приближается к разъединению, имеющему место уже в отношении многих видов, ареал которых частью охватывает Британские острова, частью же лежит в пределах Юго-западной Европы, а также часто и Сев. Африки, (см. напр. ареал *Anagallis tenella.* (Рис. 24)

IV. Северно - тихоокеанское разъединение выражается в наличии видов встречающихся в настоящее время с одной стороны в Азии, преимущественно в восточной ее части (включая сюда Сахалин и Японию), а в некоторых случаях и в Европе, с другой стороны, в Северной Америке, в западной главным образом (см. примеры 8, 9 и 10), или восточной — атлантической ее части (примеры 1, 2, 3, 4, 5, 6 и 7) или же в обеих из них (пример 11).

Эти разобщенные ареалы растений принадлежат или видам, совершенно идентичным, или они представлены в различных частях такого разорванного ареала близкими, родственными видами, различительные признаки которых возникли вследствие длительных изоляций. В некоторых случаях доказательством имеющегося разъединения могут служить ископаемые виды, чрезвычайно близкие к живущим в настоящий момент и находящиеся в изолированных ареалах (примеры 12, 13 и 14).

В качестве примеров всех этих комбинаций могут быть приведены распространения нижеследующих растений:

1. *Rhus toxicodendron:* Сахалин, Япония, — Сев. Америка до Мексики.
2. *Vitis labrusca:* Япония — Сев. Америка.
3. *Liriodendron tulipifera:* Атлантическая (восточная) Северная Америка — Китай, разновидность или быть может самостоятельный близкий вид — *L. chinense.* (Рис. 26).
4. *Hamamelis mollis* и *japonica:* Япония — *H. virginiana:* Сев. Америка, к востоку от Миссисиппи (от Мексиканского залива до Канады).

5. *Wistaria japonica* и *floribunda (W. chinensis):* Китай, Монголия — *W. frutescens:* восточная Сев. Америка.
6. *Liquidambar orientalis:* Малая Азия; *L. formosana:* Формоза, южный Китай; *L. styraciflua:* Атлантическая Сев. Америка.
7. *Catalpa bignonioides.:* восточная Сев. Америка от Иллинойса до Флориды; *C. punctata, C. Kaempferi:* Япония; *C. Bungeli:* Сев. Китай.

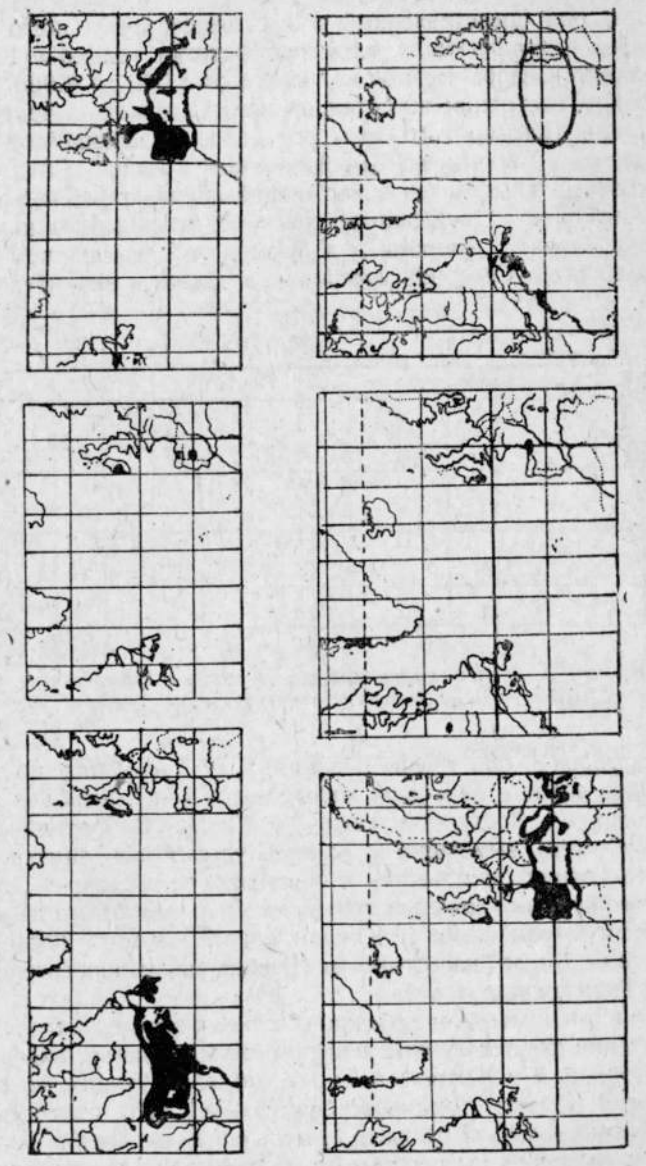


Рис. 25. Северо-атлантическое и астурийское разъединения. Ареалы: (верхний ряд, номера по порядку слева на право). 1. Eriocaulon septangulare; 2. Erica Mackai; 3. Rubia peregrina; (нижний ряд) 4. Arbutus unedo; 5. Saxifraga geum; 6. Род Corema (Америка) и Corema alba (Европа) ((Fernald. 19.9).

8. *Chamaecyparis nutkaensis:* северо-западное побережье Сев. Америки; *Ch. sphaeroidea:* Канада и Сев. Каролина; *Ch. pisifera* и *obtusa:* Япония.
9. *Torreya nucifera:* Япония; *T. grandis:* Китай; *T. californica:* Калифорния; *T. taxifolia:* Флорида.
10. *Tsuga canadensis:* Сев. Америка от Канады до Сев. Каролины и на запад до Скалистых гор; *Ts. Pattoniana:* Калифорния; *Ts. Douglasii:* Сев. Америка от Орегона до Мексики, Скалистые горы; *Ts. Sieboldii:* Япония; *Ts. dumosa:* Гималаи.

11. *Osmorhiza brevistylis:* Гималаи, Сев. Азия, Сев. Америка от Канады до гор Каролины на востоке и Мексики на западе; *O. amurensis:* область Амура; *O. japonica:* Япония; *O. nuda* и *brachypoda:* восточная Сев. Америка; *O. Berterii, chilensis* и *depauperata:* Южная Америка (Чили, Аргентина).

Все виды этого рода близки друг к другу и образуют круг, не сомкнутый лишь в местах прохождения его через Тихий океан и идущий от Гималаев через Берингово море вдоль Анд до Чили.

12. *Sequoia,* род представленный в настоящее время всего двумя видами — *S. gigantea* и *sempervirens,* произрастающими только в Калифорнии на западных склонах Сиерры-Невады на высоте от 5.000 до 8.000 футов.

В ископаемом состоянии известен из всей Северной, а также отчасти и Южной Америки. Помимо того, этот род найден в ископаемом состоянии в меловых отложениях Европы, на Шпицбергене и в Азии. (См. рис. 62).

13. *Taxodium* — представлен в настоящее время тремя видами *(T. distichium, T. imbricarium* и *T. mexicanum),* распространенными в южной части атлантического побережья Америки и в Мексике. В ископаемом состоянии известен почти во всей Северной Америке, а также в значительной части Европы и Азии. (Рис. 63).

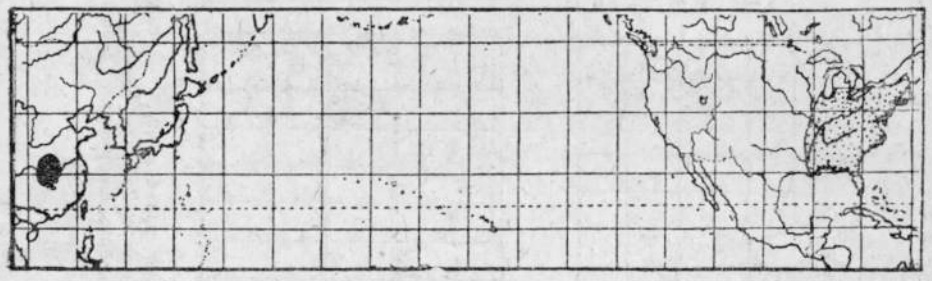


Рис. 26. Северо-тихоокеанское разъединение. Ареалы — Liriodendron tulipifera (Америка) и L. chinensis (Китай). (Fernald. 1929).

14. *Glyptostrobus* — род очень близкий роду *Taxodium,* но сохранившийся в настоящее время в виде двух живых видов — *G. pendulus* и *G. heterophyllus,* обитающих в Восточной Азии — в Китае. В противоположность предыдущим двум родам, вымершим в Азии, *Glyptostrobus* вымер в Америке. В ископаемом состоянии он известен с мела из Гренландии — *G. groenlandicus* и *G. intermedius;* из отложений третичного периода известны два вида— *G. europaeus,* распространенный от Южной Европы до арктической зоны и в Сев. Америке, и *G. Ungeri,* известный из Швейцарии, Шпицбергена, Сибири, Сев. Америки и Гренландии.

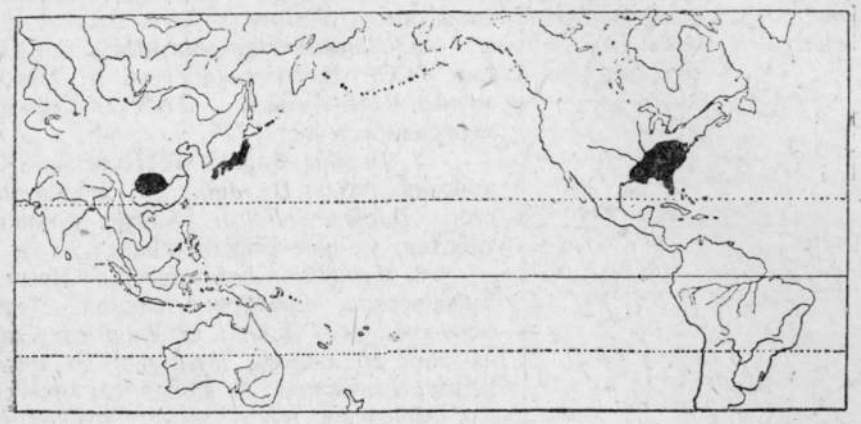
V. Северно-Южно-Американское разъединение выражается в нахождении тождественных или родственно-близких видов — встречающихся в Северной и в Южной Америке, но образующих не сплошной, а прерванный ареал. К числу таких растений должны быть отнесены и такие виды и роды, которые, имея в настоящее время в одной из Америк живых представителей, представлены после перерыва в другой из них вымершими видами. В качестве примера последнего может быть приведен род *Sequoia,* обитающий сейчас в Калифорнии, но в ископаемом состоянии известный после перерыва в Чили.

Из числа примеров растений, живущих сейчас как в Северной, так и в Южной Америке, но имеющих не сплошные ареалы, могут быть приведены следующие:

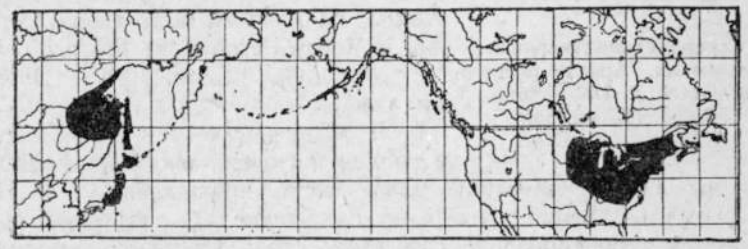
1. *Juglans nigra* распространен в Сев. Америке от Массачузетса до Флориды, а затем найден в Южной Америке, в Боливии.

2. Семейство *Sarraceniaceae,* включающее близкие роды *Sarracenia, Darlingtonia* и *Heliamphora,* из которых род *Sarracenia* имеет шесть видов, распространенных в атлантической части Сев. Америки, *Darlingtonia* один вид— *D. californica* в Калифорнии (горы Сиерры-Невады), а *Heliamphora* также один вид — *H. nutans* в Британской Гвиане. (Рис. 28).

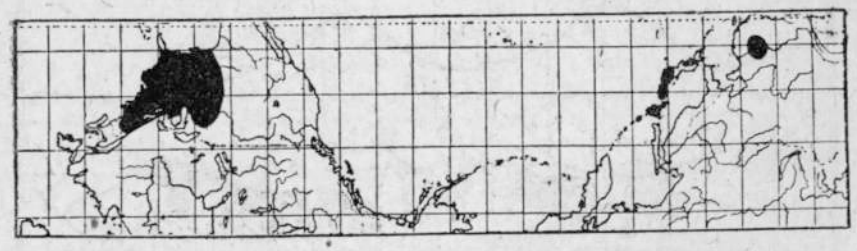
VI. Евразиатское разъединение, выражающееся в нахождении тождественных или родственных видов в Европе и в Азии, но имею-



1



2



3

Рис. 27. Северо-тихоокеанские разъединения.
1. Ареал рода Stuartia (Hutchinson. 1920). 2. Ареал Symplocarpus foetidus.
3. Ареал Polygonum virginianum. (Fernald. 1929).

щих розобщенные, а не сплошные ареалы, несмотря на территориальную связанность этих материков (Рис. 29). Примеров этого типа разъединения можно привести очень много, остановимся на некоторых из них.

1. *Cimicifuga foetida:* Средняя Европа, юго-западная Евр. СССР — южная Сибирь начиная от Томской губ. до Тихого океана, Китай, Гималаи.

2. *Leontice altaica:* южная Евр. СССР (Берега Черного моря от Одессы до Николаева и б. Тираспольский уезд) — восточная часть Семипалатинской обл., юго-западная часть Томской губ.

3. *Cardamine uliginosa:* южн. Евр. СССР, Кавказ, Малая Азия, Персия — Томская губ. (одно местонахождение), Камчатка.

4. *Melilotus altissimus:* Средн. и Южн. Европа, западная часть Европейской СССР — Алтай, Япония.

5. *Astragalus sulcatus:* Зап. Европа, южн. Евр. СССР — южная часть Тобольской и Томской губ., Акмолинская, Семипалатинская обл., Минусинский окр., южная часть Иркутской губ., Забайкальская обл.

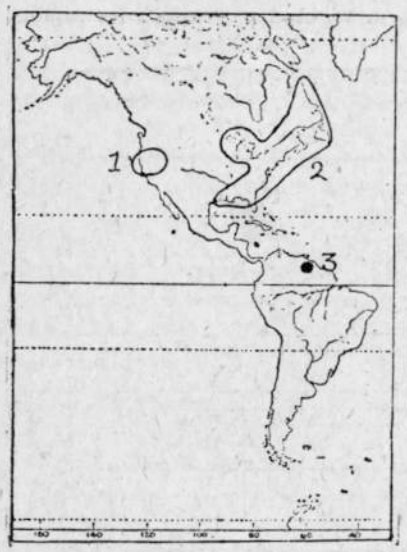


Рис. 28. Северо-Южно-Американские разъединения. Ареалы родов сем. Sarraceniaceae: 1. Darlingtonia; 2. Sarracenia; 3. Heliamphora. (Hutchinson. 1926).

6. *Middendorfia borysthenica:* южн. Евр. СССР, Киргизская степь (г. Аир-тау), долина Кара-Иртыша — Томская губ. (одно местонахождение).

7. *Daphne Sophia:* б. Курская, Харьковская губ.; *D. Julia:* б. Воронежская губ.; *Daphne altaica:* Алтай, Семипалатинская, Семиреченская обл.

8. *Cymbaria borysthenica:* Крым, б. Таврическая, Екатеринославская, Херсонская губ., обл. Донца; *C. dahurica:* Сибирь на зап. до Енисея, Монголии до границы Китая, Манчжурия; *C. mongolica:* юго-западная Монголия (быть может должен быть соединен с предыдущим).

9. *Wulfenia carinthiaca:* Каринтские Альпы, Балканский полуостров (горы Албании и Монте-Негро); *W. Baldacili:* Албания; *W. orientalis:* Сирия; *W. Amherstiana:* Гималаи.

VII. Средиземно-морские разъединения очень многочисленны и разнообразны; мы можем наметить здесь чисто провизорно семь основных типов таких разъединений. Это будут следующие: 1) разъединение ареалов на протяжении территориально связанных стран Средиземноморской области; 2) разъединение северная часть Средиземноморской области — Сев. Африка; 3) разъединение материковая часть Средиземноморской области — острова Средиземного моря; 4) разъединение материковая часть Средиземноморской области — острова Атлантического океана (Азоры, Мадейра, Канарские); 5) разъединение Нижняя Италия — Балканский полуостров; 6) разъединение Балканский полуостров — Малая Азия; 7) разъединение Крым — Закавказье — Малая Азия.

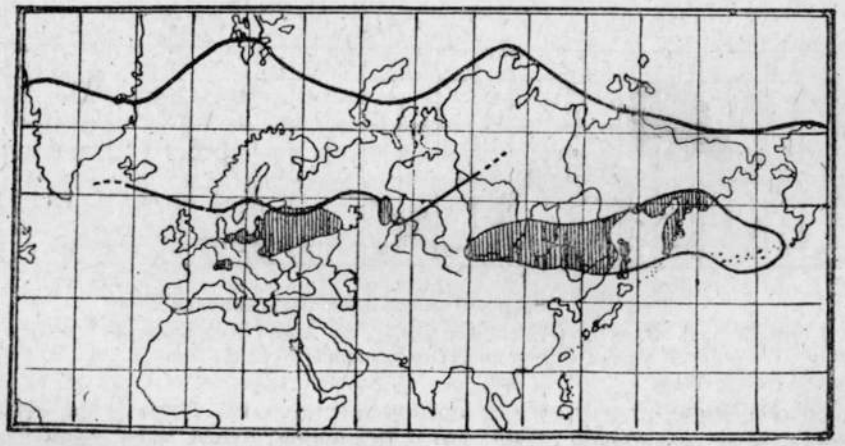


Рис. 29. Евразиатское разъединение. Ареал распространения Betula himilis (штриховка; линии — сев. и южные границы распространения Betula nana). (Hegi).

Этим далеко не исчерпывается связь флоры Средиземноморской области с флорами других стран, как например, разъединение с Капской Землей, с Калифорнией и др., что является вполне понятным, так как эта флора сохранилась, хотя и в сильно видоизмененном виде, со времени третичного периода, чем и обусловливаются ее многочисленные взаимоотношения с флорами других стран, удержавших в своем составе элементы флоры этого периода.

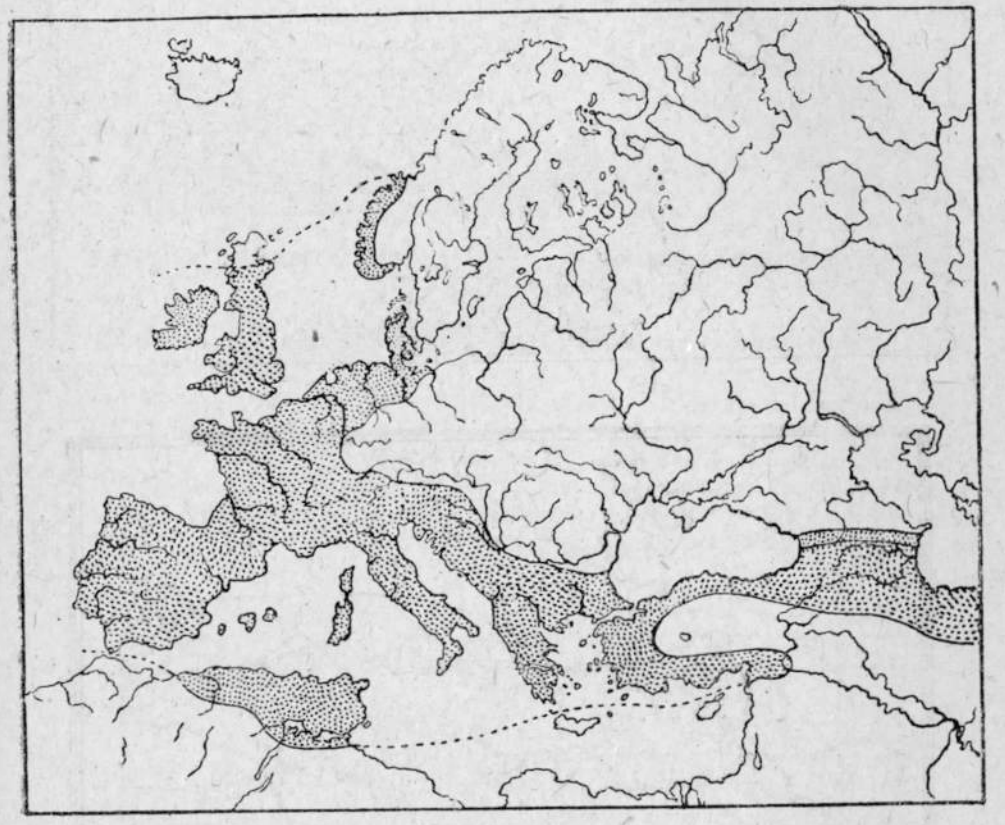


Рис. 30. Средиземноморекое разъединение. Ареал распространения Ilex aquifolium (Hegi).

Остановимся на нескольких примерах этих разъединений.

1) Разъединение на связанной территории Средиземноморской области. (Рис. 30, 31, 32).

Anemone fulgens: Ю. Франция — Греция.

Statice Thouini: Испания — Греция.

Quercus aegilops: Испания — Греция, Албания, Македония.

Narcissus polyanthos: Испания, Ю. Франция (Ницца) — Далмация.

2) Разъединение северная часть Средиземноморской области — Сев. Африка, выявляется в целом ряде ареалов.

Бонне (Bonnet), сравнивая флору Туниса с флорой остальных частей Средиземноморской области, установил, что из 1945 видов, образующих флору Туниса, 1347 видов произрастает и в Италии.

Коссон (Cosson. 1884) указал на ряд видов, распространенных в восточной части Средиземноморской области, а также и в Тунисе, но далее на запад, в Алжире, уже не встречающихся: например, *Hypericum crispum,* распространенный от Сицилии до Малой Азии и Палестины, является обычным растением в Тунисе, но отсутствует в Алжире.

Средиземноморская растительность в значительной степени представлена в Вост. Африке, в частности в Абиссинии, где мы находим такие расте-

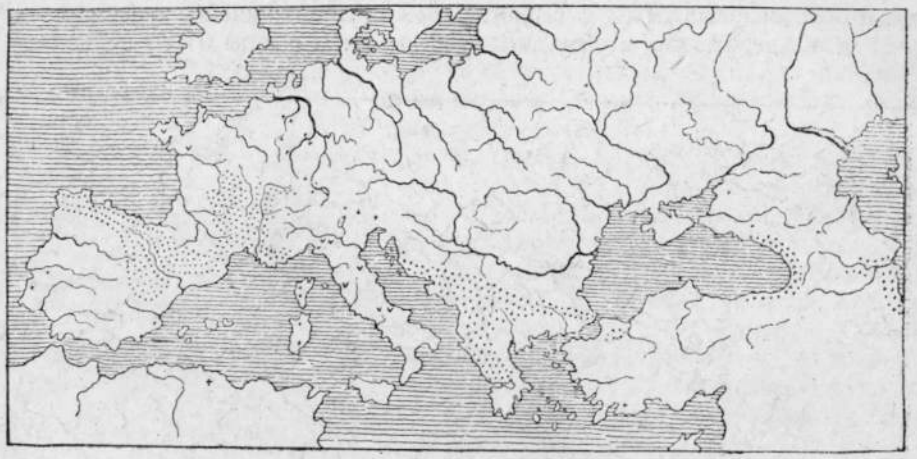


Рис. 31.

Рис. 32.

Средиземноморские разъединения.

Рис. 31. Ареал распространения Buxus sempervirens (Christ. 1913).
Рис. 32. Ареал распространения Tamus communis (Kierchner. 1921).

ния, как *Celtis australis, Oxalis corniculata, Lathyrus sphaericus, Epilobium hirsutum, Erodium cicutarium, Solanum nigrum, Juniperus excelsa, Arabis albida, Sanicula europea, Galium aparine, Myosotis stricta.*

Связь флоры Вост. Африки с флорой Средиземноморской области выражается еще в наличии видов, связывающих ее с флорой как этой последней, так и с флорой северо-западной Индии, постепенно переходящей во флору Средиземноморской области, и с флорой Капской Земли.

Эти факты объясняются (Энглер) существованием здесь сухих и горных районов, приближающихся по своим естественно-историческим условиям к Средиземноморской области.

Следующие примеры могут иллюстрировать это разъединение:

Roemeria hybrida: Португалия, Испания, зап. и южн. Франция, Балканский полуостров, Крым, Палестина, Персия — Сев. Африка.

Moricandia arvensis: южн. Испания, южн. Франция, Нижн. Италия, Сицилия, Греция — Сев. Африка.

Рис. 33. Восточно-средиземноморское разъединение. Ареал Geranium striatum. (Markgraf. 1927).

Saponaria glutinosa: Испания, Балканский полуостров, Малая Азия, Крым — Сев. Африка.

Coriaria myrtyfolia: Испания, южн. Франция, Лигурия, Пелопоннес — Сев. Африка.

Hohenackeria bupleurifolia: Испания, Малая Азия — Алжир.

Orchis patens: Испания, Лигурия, Сицилия, Далмация — Сев. Африка.

3) Разъединение материковая часть Средиземноморской обл. — острова Средиземного моря, характери-

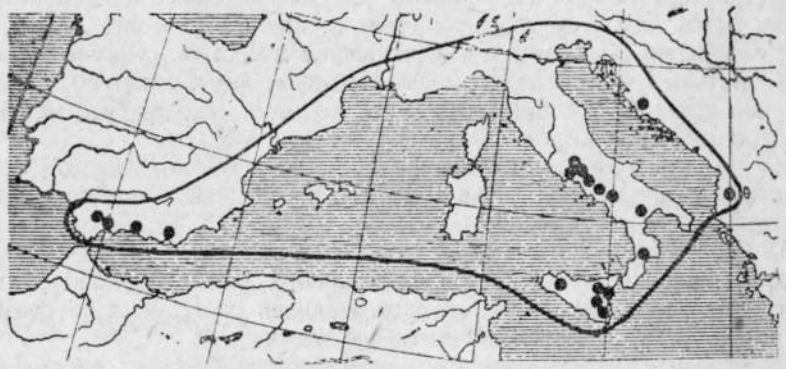


Рис. 34. Западно-средиземноморское разъединение. Ареал Biarum tenuifolium v. typicum (Markgraf. 1927).

зуется многочисленными ареалами различных видов, из числа которых приведем несколько примеров.

Androsaemum hircinum: Испания, южн. Франция, Лигурия — Корсика, Нижн. Италия — Крит — Родос — Малая Азия, Сирия.

Astragalus epiglottis: Португалия, Испания, южн. Франция, Нижн. Италия — Сардиния — Сицилия — Хиос.

Lathyrus ciliatus: Испания, южн. Франция, Нижняя Италия, Греция — Крит.

Colchicum Bertolonii: Лигурия, Нижн. Италия — Сицилия — Сардиния — Корсика — Далмация, Балканский полуостров.

Galium cometerrhizon: Пиренеи, горы Прованса — Корсика.

Notholaena lanuginosa: Испания — Корсика — Сицилия — Греция.

4) Разъединение материковая часть Средиземноморской области — острова Атлантического океана. Под последними понимают острова Макаронезии. Анализируя флору входящих в их состав Канарских островов, Христ (Christ. 1885) устанавливает несколько основных групп, на которые можно разбить их растительность. К первой из них должны быть отнесены виды, произрастающие сейчас и в пределах материковых частей Средиземноморской области, преимущественно Сев. Африки, хотя имеется значительный процент видов, идентичных с видами и европейской части Средиземноморской области. К их числу относятся *Pteris aquilina, Blechnum spicant, Calamintha nepeta* и *officinalis, Sorbus aria, Rosa canina* и др.

Вторую группу образуют эндемичные виды, в большинстве случаев от материковых, средиземноморских видов, никакими специфическими чертами не отличающиеся, а являющиеся лишь островными разновидностями последних или же их викарными формами.

Например, из числа первых укажем *Delphinium consolida v. pubescens, Fumaria agraria v. laeta, Reseda luteola v. australis* — разновидность, помимо Канарских островов, найденная также и в Андалузии, *Hedera helix v. canariensis,* растущая на Канарских, Азорских островах и на Мадейре, а также найденная в Португалии, *Orchis patens, v. canariensis* и др. Из числа вторых, укажем на *Lolium gracile,* близкому к *L. perenne, Tamus edulis,* родственный *T. communis, Lavandula abrotanoids,* принимаемая некоторыми авторами лишь за разновидность средиземноморской *L. multilida, Rhamnus glandulosa,* родственный *Rh. alaternus.*

Видоизменения, происшедшие в видах, повидимому некогда изолировавшихся от материков, выразились в образовании форм и разновидностей, характеризующихся у травянистых видов увеличением размеров, во многих же случаях травянистые или кустарные в обычных условиях средиземноморские растения здесь делаются деревянистыми и приобретают вид дерева; иногда же эти изменения выражаются в образовании мясистых, суккулентных форм.

К третьей группе относятся высокогорные виды, среди которых совершенно нет арктических видов, но часть которых находится в несомненной близости с чисто альпийскими видами.

Но помимо этого, в составе флоры Маккаронезии, мы находим виды родственные видам Южной Африки, именно Капской Земли, Индии, а также и Сев. Америки.

5) Разъединение Балканский полуостров — Италия. В распространении многих средиземноморских видов Адриатическое море является интересной границей, обусловливающей разграничение средиземноморской флоры на западную и восточную части.

Представители первой из них заканчивают свое распространение Италией и только относительно немногие растут также вдоль восточного побережья Адриатического моря (например, *Biarum tenuifolium* v. *typicum* рис. 34).

С другой стороны, среди восточно-средиземноморских видов, часто заканчивающих свое распространение на западе также Адриатическим морем, (например, *Cynanchum speciosum, Morina persica.* Рис. 36), имеются и такие которые встречаются также и в южной части Италии — Апулии, Калабрии, а также в Сицилии (напр. *Podanthum limoniifolium, Geranium striatum.* Рис. 33), сюда относится и платан *Platanus orientalis,* распространенный от Туркестана и Сирии во всей Малой Азии и на Балканском полуострове, а затем растущий на юге Италии (Салерно), в Калабрии и в Сицилии (Beguinot, 1925).

В ареалах распространения таких восточно-средиземноморских видов можно наблюдать два направления. Одно из них идет вдоль побережья Адриатического моря и доходит, часто с перерывами, до средней и южной Италии — в этом случае говорить о разъединении не приходится. Другой тип ареалов прерывается Адриатическим морем и появляется вновь на юге Италии, как это имело место в предыдущих примерах.

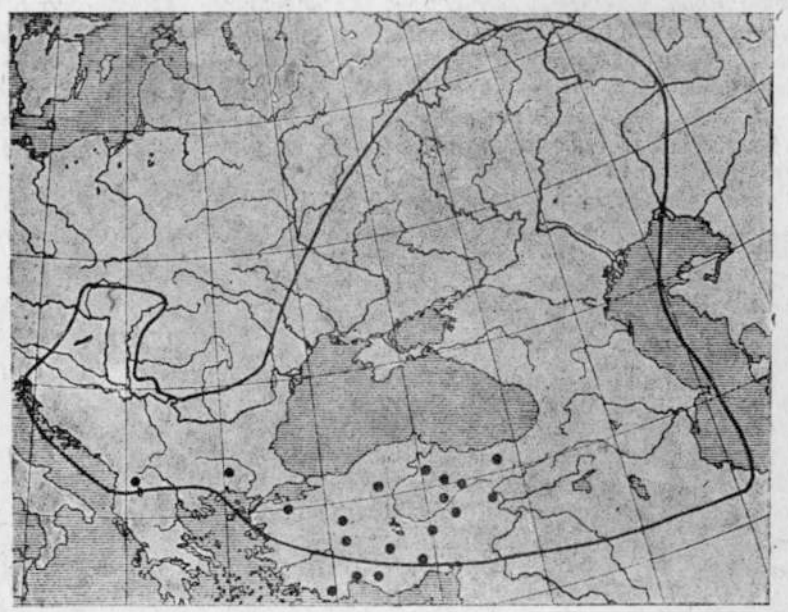


Рис. 35.

Рис. 36.

Балкано-малоазиатские разъединения.

Рис. 35. Ареал Podanthum lobeloides (черные точки; чертой показан ареал Acer tataricum). (Markgraf. 1927).

Рис. 36. Ареал Cynanchum speciosum (крестики) и Morina persica (остальные обозначения) (Markgraf. 1927).

6) Разъединение Балканский полуостров — Малая Азия. Следующим средиземноморским разъединением ареалов будет разъединение между Малой Азией и Балканским полуостровом.

Разъединение ареалов в этом месте характерно для многочисленных видов флоры Балканского полуострова, в особенности его южной части, что хорошо иллюстрируется уже приведенными примерами: *Podanthum lobelioides, Geranium striatum, Cynanchum speciosum, Morina persica* (Рис. 35, 36).

7) Разъединение Крым—Закавказье—Малая Азия, (часто и с захватом Балканского пол.). Анализ флоры Крыма указывает на наличие в ее составе значительного количества средиземноморских, преимущественно восточно-средиземноморских элементов, разъединенных сейчас водами Черного моря от остальной части их ареала. Но помимо того мы имеем ряд видов, непосредственно связывающих флору Крыма с флорой Малой Азии (*Orchis Comperiana* (Рис. 37), *O. punctulata, Alyssum umbellatum, Draba cuspidata, Convolvulus scamonia* и др.), или также с флорой Закавказья, которая несомненно составляла одно целое с Малой Азией и являлась родиной ряда видов общих для Закавказья и Малой Азии (напр., *Juniperus isophillos, Bromus cappadocicus, Colchicum umbrosum, Polygonatum polyanthemum, Onobrychis petraea, Convolvulus holosericeus* и *C. Calverti, Scutellaria albida Verbascum pyramidatum*).

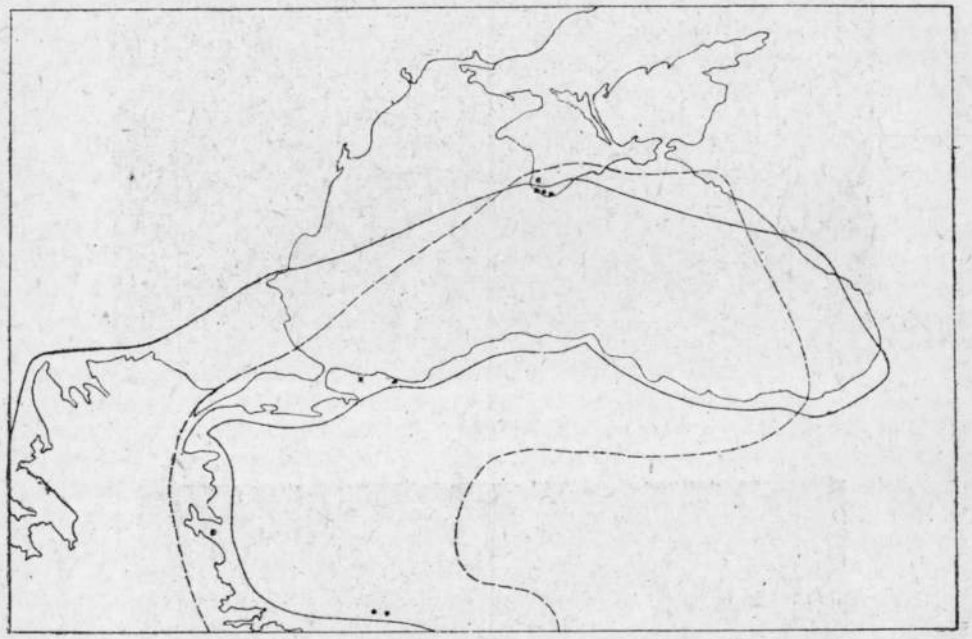


Рис. 37. Крымско-Малоазийское разъединение.
——— Arbutus Andrachne.
- - - - Pinus Laricio v. Pallasiana.
. . . . Orchis Comperiana.

VIII. Тропические разъединения. В тропиках, как Старого, так и Нового Света мы можем наметить, также как и в предыдущих растительных областях, ряд основных разъединений ареалов для характерных растений их флоры. Наличие этих разъединений прежде всего на лицо в ареалах, так называемых, пантропических видов, т. е. таких, которые распространены в настоящее время в тропических и субтропических областях Азии, Африки и Америки. Но помимо этого мы имеем в пределах тропиков и ряд более локализированных разъединений ареалов, которые мы можем обозначить палеотропическими разъединениями, имеющими место в ареалах видов и родов, распространенных в тропической Африке, Азии, а также в некоторых случаях на Мадагаскаре, на островах Полинезии и Малайского архипелага, и неотропическими разъединениями—в пределах тропиков Нового Света. Из этого общего типа разъединения могут быть выделены специально:

1) Азиатско-Африканское разъединение, к которому относятся элементы общие лишь флорам Африки и континентальной

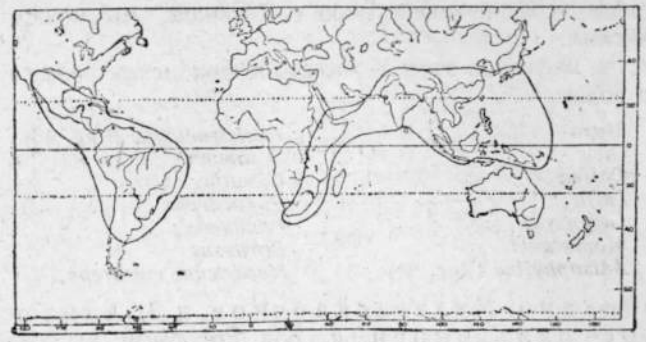


Рис. 38.

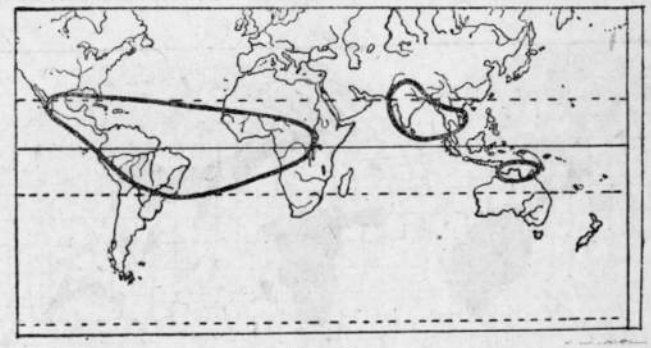


Рис. 39.

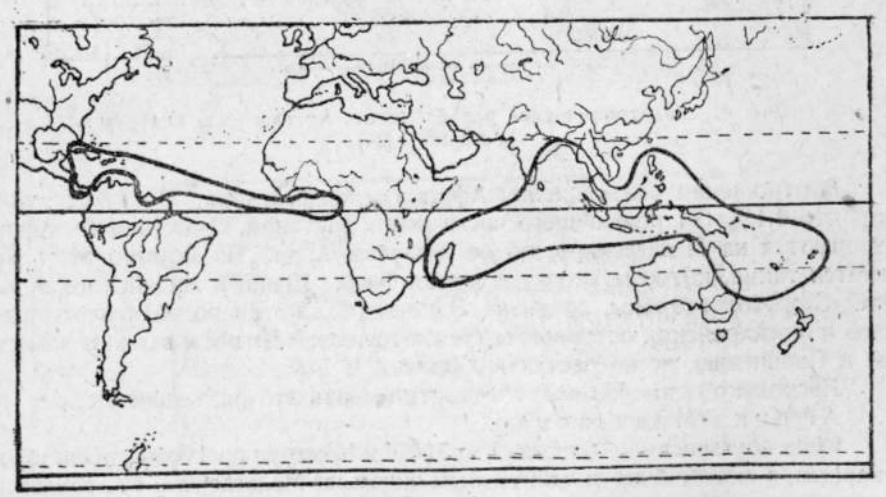


Рис. 40.

Пантропические разъединения.
Рис. 38. Ареал рода Buddleia (сем. Lagoniaceae).
Рис. 39. Ареал рода Cochlospermum (сем. Cochlospermaceae).
Рис. 40. Ареал рода Hernandia (сем. Hernandiaceae).
(Hutchinson. 1926).

Азии. Характерным фактом является наличие большого количества видов тропической Индии в Западной Африке, и наоборот, преобладание более ши-

роко распространенных, приближающихся к средиземноморскому типу, видов в Восточной Африке.

В виду того, что это разъединение происходит из-за отсутствия связи ареала в Аравии, соединяющей Азию с Африкой, мы можем назвать его еще — аравийским.

В качестве примеров этих Азиатско-африканских разъединений можно привести ряд родов.

Musa	*Aneistrocladus* (Рис. 43)
Olea	*Sesamum*
Coffea	*Citrullus*
Luffa	*Podocarpus*
Lagenaria	*Pandanus*
Momordica	*Borassus*
Anisophyllea (Рис. 44)	*Hypericum mycorens*

2) Африкано-Мадагаскарское и 3) Азиатско-Мадагаскарское разъединения, под которыми мы будем понимать разъединения ареалов видов не только между Африкой и Азией с о. Мадагаскаром, но также и со всей группой Маскаренских и Сейшельских островов.

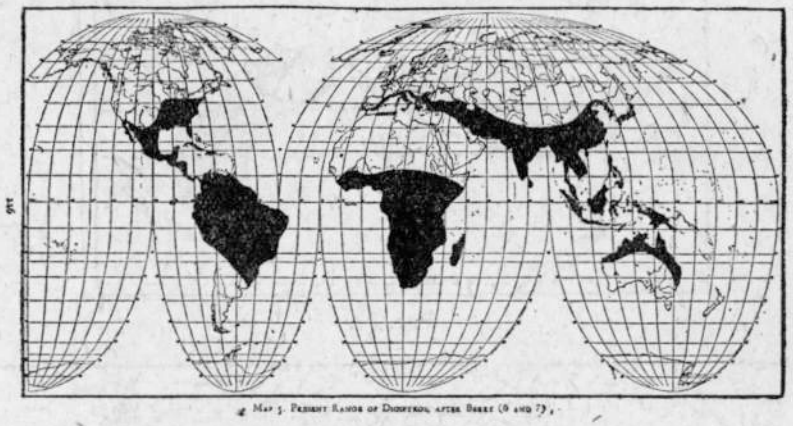


Рис. 41. Пантропическое разъединение. Ареалы рода Diospyros. (Fernald. 1924).

В отношении разъединения Африки и Мадагаскара, Энглер указывает, что 4,1% (51 род) общего числа родов растений, свойственных Африке, встречаются на Мадагаскаре, но не растут в Азии. Но помимо этих родов имеются такие, которые входят в состав флоры Индии и Индийского архипелага. С другой стороны, согласно Энглеру же 26 родов флоры Мадагаскара и Маскаренских островов, встречаются еще в Индии и заходят в Австралию и Полинезию, но не растут в Африке.

Несколько примеров могут иллюстрировать это разъединение.

Африка-Мадагаскар.

Viola abyssinica — Абиссиния до 7000′ и Камерун до 10000′, представлена викарным, а может быть и идентичным видом на Мадагаскаре *(V. emirnensis)*. Таково же распространение *Geranium simense, Senecio Bojeri* и др. Из родов, представители которых распространены в Африке и на Мадагаскаре, Энглер приводит *Balsamea, Protorhus,* из пальм *Hyphaena, Latania,* а также род *Haronga* (см. Рис. 47).

Мадагаскар-Азия.

Из числа родов, распространенных на Мадагаскаре и в Азии (Индии), заходя иногда в Австралазию и Полинезию, можно указать род *Nepenthes, Wormia* (см. Рис. 42), *Pothos.*

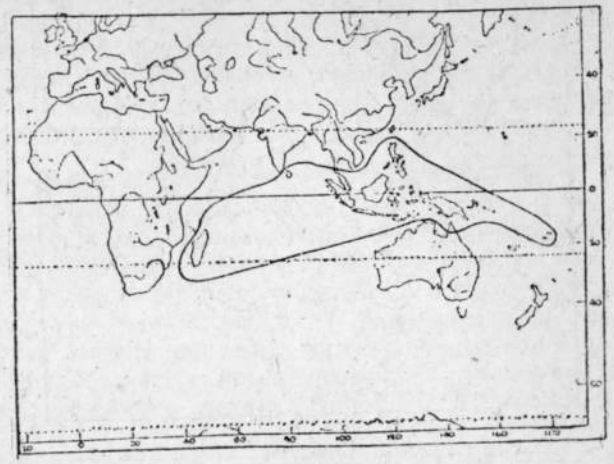


Рис. 42.

Рис. 43.

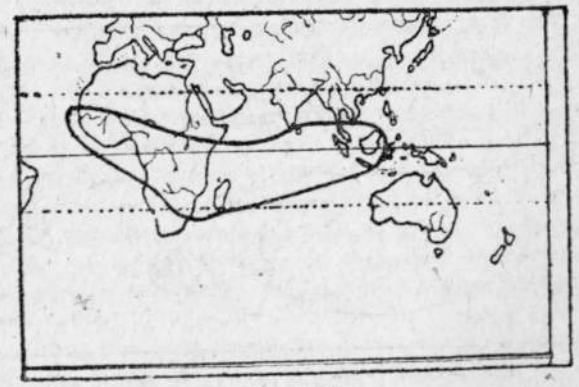


Рис. 44.

Палеотропические разъединения.

Рис. 42. Ареал рода Wormia (сем. Dilleniaceae).
Рис. 43. Ареал рода Aneistrocladus (сем. Dipterocapraceae).
Рис. 44. Ареал рода Anisophyllea (сем. Rhizophoraceae).
(Hutchinson, 1926).

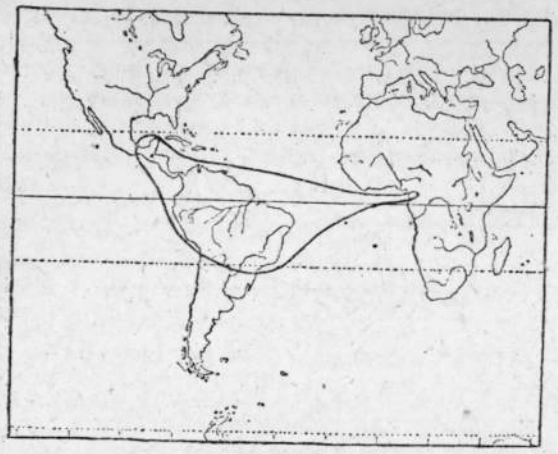


Рис. 45.

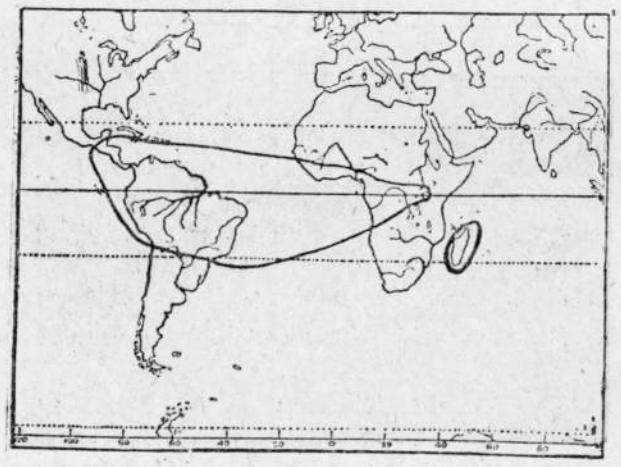


Рис. 46.

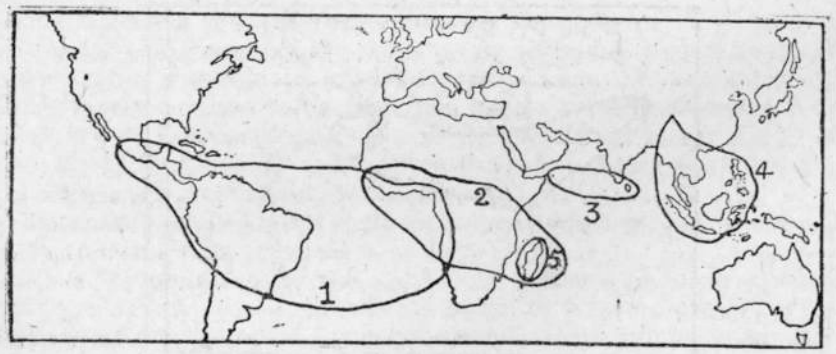


Рис. 47.

Неотропические разъединения.

Рис. 45. Ареал сем. Vochysiaceae.

Ареалы родов сем. Guttiferae:

Рис. 46. Symphonia;

Рис. 47. 1. Vismia; 2. Haronga; 3. Hypericum mysorense; 4. Cratoxylon. 5. Eliaea. (Hutchinson. 1926).

Помимо того ряд видов и родов, произрастающих на Мадагаскаре, растут как в Африке, так и в Индии, например *Buddleia madascariensis*.

4) Африкано-Американское разъединение. Тропики Африки и Америки характеризуются наличием ряда родов, встречающихся лишь на этих материках и отсутствующих в Азии, или имеющих на них большее развитие, чем в тропической Азии.

Для иллюстрации этого разъединения приведем следующие примеры:

1. Род *Symphonia* (см. рис. 46), из сем. *Guttiferae,* представлен видом *S. globulifera,* небольшим деревом, растущим в Зап. Африке от Гобуна до Анголы и затем распространенным в лесах Бразилии, а также в Гвиане, Панаме, Коста-Рике, Вест-Индии и Гондурасе. Этот вид в Восточной Африке не встречается, но на Мадагаскаре растут 5 других близких видов.

В качестве второго примера можно привести семейства *Vochysiaceae* (Рис. 45). являющееся чисто американским, за исключением рода *Erismodelphus,* недавно найденного в лесах Камеруна.

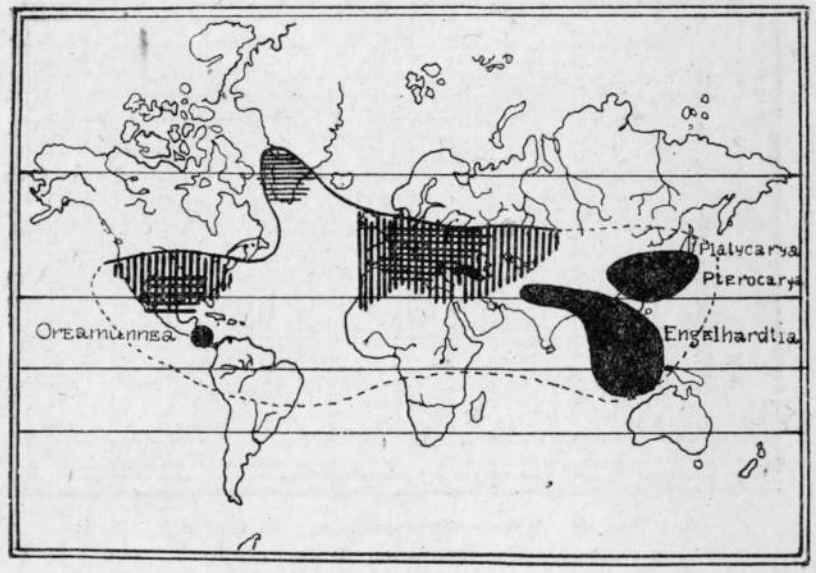


Рис. 48. Индо-малайское разъединение.

Ареал рода Engelhardtia. Остальные ареалы Pterocarya, Platycaria, Oreamunnea (сем. Juglandaceae).

Черное — современное распространение, штриховка — ископаемые местонахождения. (Berry. 1923).

Род *Anona,* наибольшее количество видов которого распространено в Америке и культивируется в Африке, имеет в этой последней и свои дикорастущие виды, как *A. glauca* в Верхней Гвинее, *A. Klainii* в Габуне и родственную американским видам *A. senegalensis,* проникшую во все степные районы Африки.

Род *Vismia* (см. рис. 47) представлен в тропической Южной Америке 22 видами и одним видом в Мексике; в тропической Зап. Африке из той же секции *Euvismia* имеется 4 вида, а в Восточной Африке, по побережью Занзибара 1 вид — *V. orientalis.* Восточнее Африки этот род не встречается, но родственные роды *Psorospermum* и *Haronga* (см. рис. 47), свойственные тропической Африке, растут также на Мадагаскаре и Маврикиевых островах.

Род *Copaifera* — характерный род из сем. *Leguminosae,* виды которого в своей древесине содержат очень ценные ароматические смолы и эфирные

масла, распространен только в тропической Америке и Африке. В первой он представлен примерно 12 видами, во второй 4-мя, растущими в Зап. Африке.

5) Индо-Малайское разъединение — под этим разъединением мы будем понимать разъединение ареалов видов, распространенных в Индии, на островах Малайского архипелага, Полинезии, а также в некоторых случаях и в тропической, преимущественно северо-восточной части Австралии.

Примерами этого разъединения служат ареалы родов *Agathis, Araucaria, Dacrydium, Areca, Engelhardtia* (см. рис. 48) *Matthaea* и *Leviera, Cochlospermum, Hernandia* (см. рис. 40), и *Cratoxylon* (см. рис. 47).

Сюда же могут быть отнесены и разобщенные ареалы, характеризующие Малайский архипелаг, Полинезию, Австралию и Новую Зеландию. По данным Оливера (Oliver) во флоре последней мы находим значительное число элементов общих Новой Зеландии и островам Малайского архипелага. Например, род *Dacrydium* (рис. 52), представленный несколькими видами

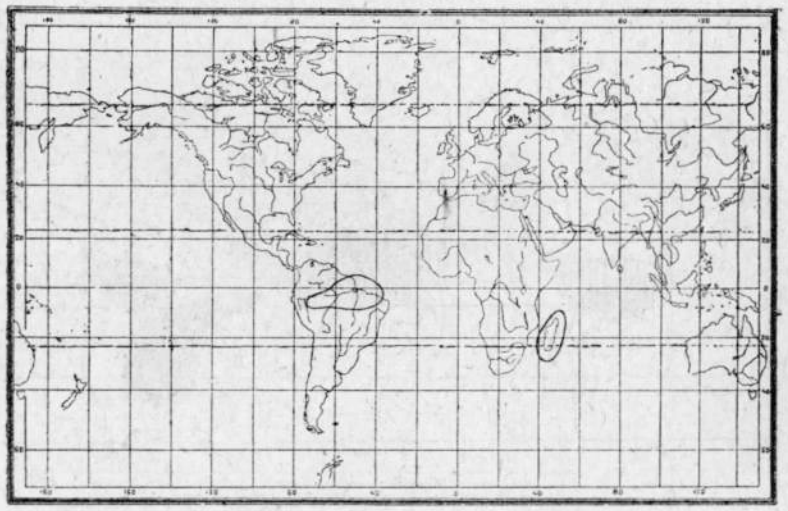


Рис. 49. Южно-Атлантическое разъединение.
Ареал рода Ravenalla. (Winkler. 1926).

в Малайском архипелаге и Новой Каледонии, имеет в Новой Зеландии 7 видов, в Тасмании — 1, а затем — один в Чили — *D. Fonckii,* близкий к ново-зеландскому виду *D. laxifolium.*

IX. Гондванское разъединение. Под этим разъединением мы будем понимать, в согласии с палеогеографическими данными, дизъюнкцию ареалов, охватывающих Индию, Африку, Мадагаскар и Австралию. Эта дизъюнкция в растительном царстве, в особенности в отношении покрытосемянных представлена слабо, но тем не менее, главным образом, для Африки, Мадагаскара и Австралии мы имеем вполне характерные ареалы. Примером могут служить *Adansonia, Keraudrenia, Rulingia, Athrixia* и др.

X. Южно-Тихоокеанское разъединение—отвечает ареалам родов и видов общих Южн. Америке, островам Тихого океана, Новой Зеландии и Австралии или же встречающимся в Новой Зеландии, но не растущим в Австралии. Таких видов, т. е. общих Южн. Америке и Новой Зеландии, Энглер насчитывает 39.

Примеры: *Iovellana* — Южн. Америка — Нов. Зеландия; *Pernettya, Hebe, Nothofagus* — Южн. Америка, Австралия, Нов. Зеландия; *Drimys* — Южн. Америка, Австралия и Полинезия (см. рис. 50, 51, 53—55).

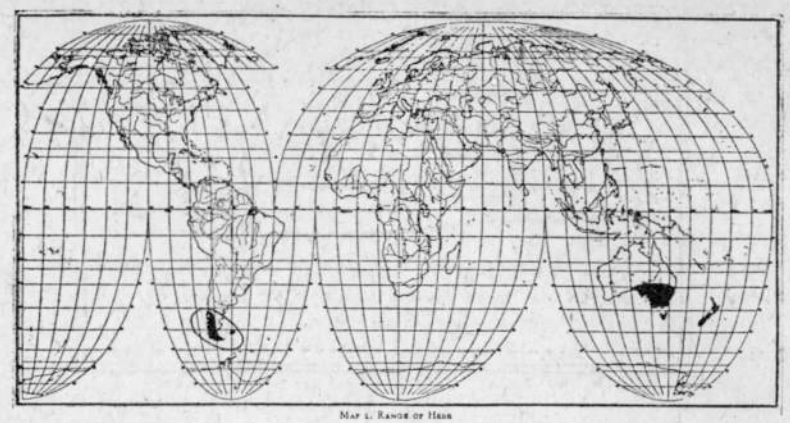


Рис. 50.

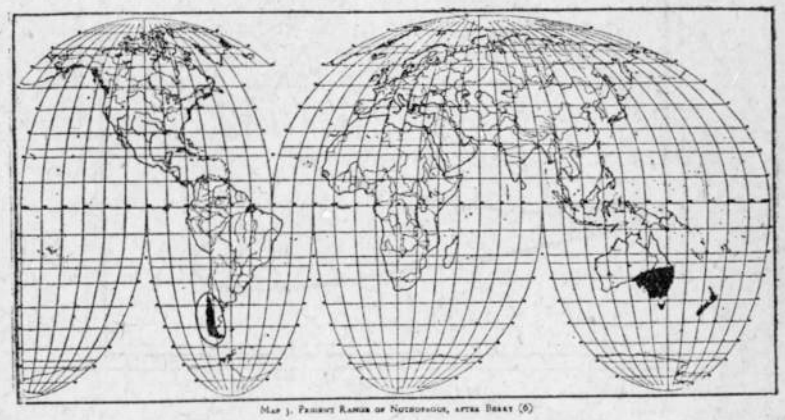


Рис. 51.

Рис. 52.

Южно-Тихоокеанские разъединения.

Рис. 50. Ареал секции Неве рода Veronica. (Fernald. 1924).
Рис. 51. Ареал рода Nothofagus. (Fernald. 1924).
Рис. 52. Ареал рода Dacrydium, а также рода Phylocladus (сем. Coniferae).
(Reuben T. Patton. 1928).

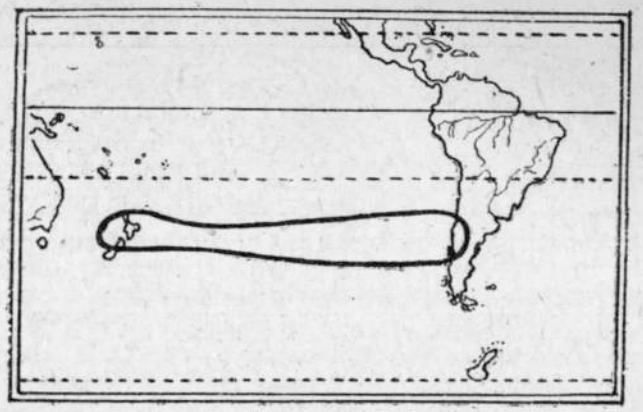


Рис. 53.

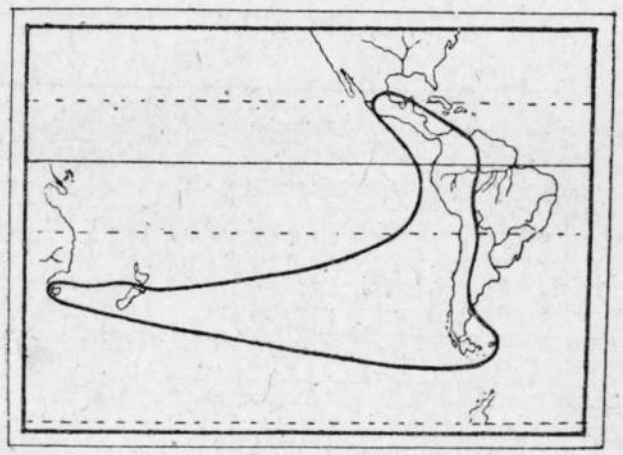


Рис. 54.

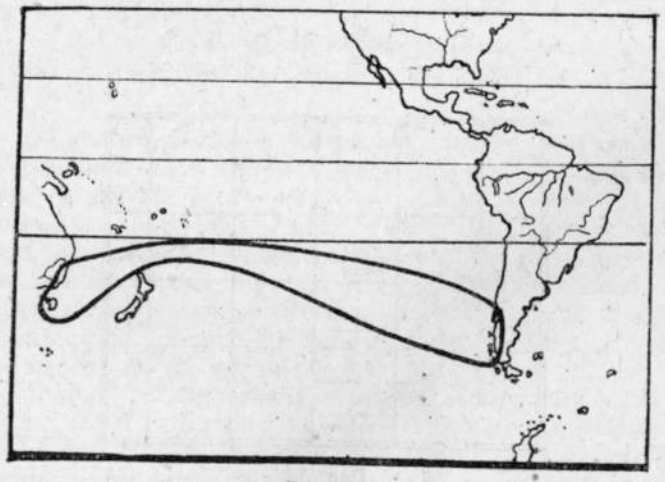


Рис. 55.

Южно-Тихоокеанские разъединения.

Рис. 53. Ареал рода Jovellana (сем. Scrophulariaceae).
Рис. 54. Ареал рода Pernettya (сем. Ericaceae).
Рис. 55. Ареал рода Eucryphia (сем. Eucryphiaceae).
(Hutchinson. 1926).

XI. Южно-Атлантическое разъединение. Разъединение ареалов многих родов между Южн. Америкой и Африкой, а также Мадагаскаром обратило уже давно на себя внимание (Heer. 1856, 1859; Unger. 1860). Согласно Энглеру ареал разобщенных в указанном направлении родов, свойственных только Америке, Африке, а также Мадагаскару, мы можем разбить на несколько групп. К первой он относит роды, имеющие или многочисленные виды, распространенные в Америке, из которых некоторые единичные встречаются также в Африке, или же сюда будут относиться монотипные

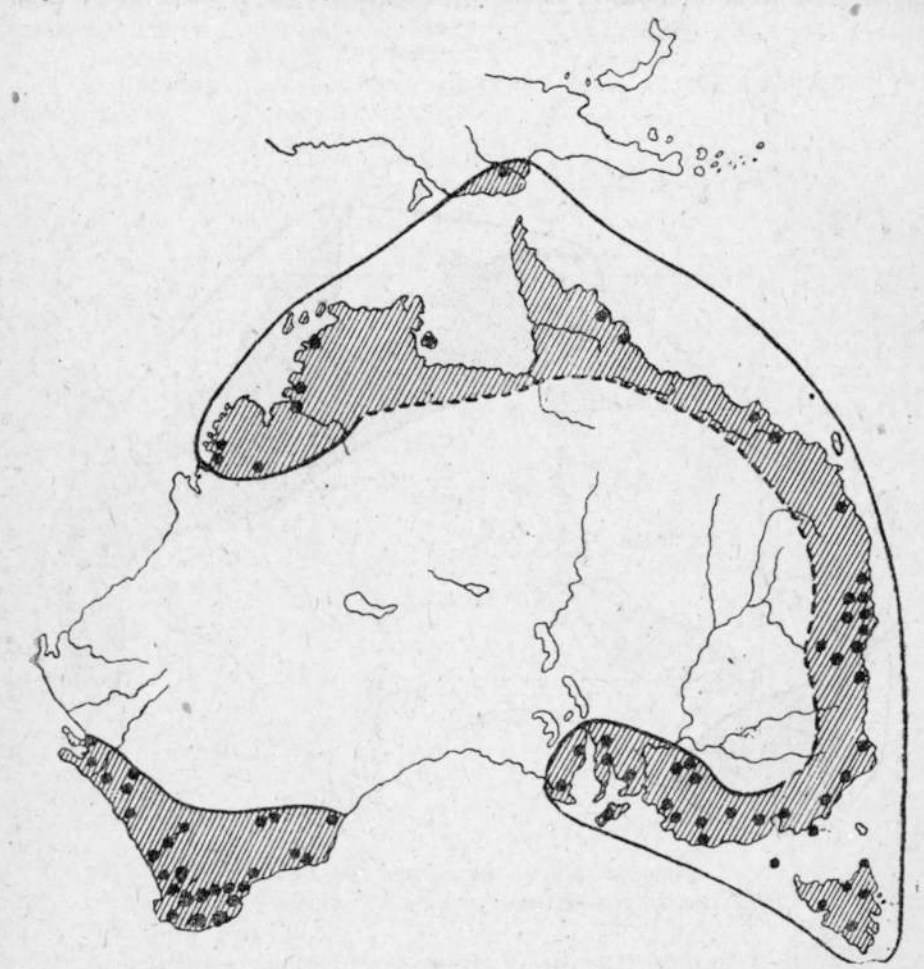


Рис. 56. Австралийское разъединение.
Ареал рода Jacqsonia (сем. Leguminosae). (Diels. 1906).

роды, распространенные в Америке и Африке, родственные роды которым произрастают в Америке; например, *Telanthera (Amaranthaceae)* имеет 45 видов в Америке, из которых один распространен в Зап. Африке; *Paullinia (Sapindaceae)* имеет в Америке 80 видов, в Африке — 1. Ко второй группе будут относиться роды, имеющие максимальное распространение в Америке, но единичные виды которых, не растущие в Америке, произрастают в Африке. Например, *Copaifera (Leguminosae)* имеет 10 видов в Америке и 2 в Африке, из которых 1 родствен с видом, произрастающим на Кубе; *Asclepias (Asclepiadaceae)* имеет в Америке 58 видов, в Америке — 2. Сюда может быть отнесен и очень интересный ареал рода *Ravenalla,* распространенного на Мадагаскаре и в Южной Америке (см. рис. 49).

К третьей группе относятся роды, имеющие как в Америке, так и в Африке многие виды, или же представленные в их флоре всего одним видом. Например, *Sphaeralcea (Malvaceae)* имеет в Америке 21 вид, в Африке (Капская Земля) 4 вида, *Amanoa (Euphorbiaceae)* в Америке 2 вида и в Зап. Америке также 2, напротив, *Chlorophora (Moraceae)* имеет 1 вид в тропической Америке и 1 в Африке.

Возможность переноса естественными факторами семян первой группы едва ли допустима, она менее сомнительна для второй группы, но и здесь

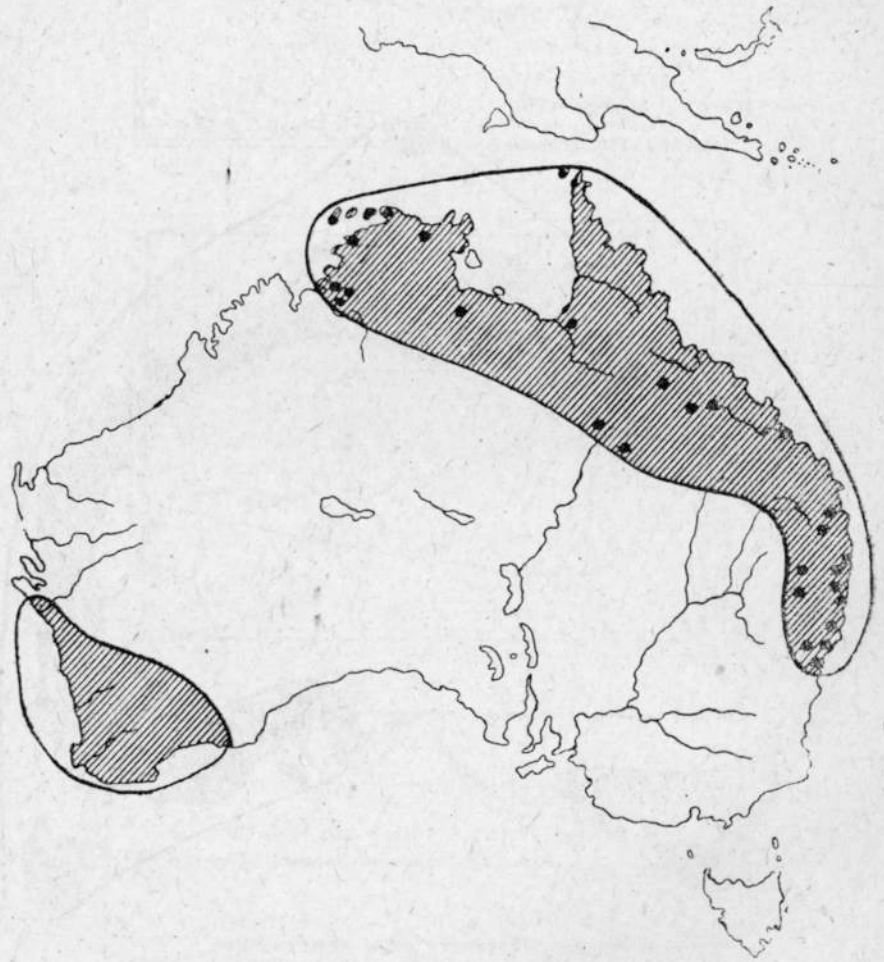


Рис. 57. Австралийское разъединение.
Ареал рода Banksia (сем. Proteaceae). (Diels 1906).

вполне вероятно существование большого числа видов на обоих материках и вымирание их в дальнейшем в Америке. Что касается третьей группы, то только детальное изучение каждого отдельного случая может показать, где нужно искать родину рода — в Новом или Старом Свете. Здесь вполне возможна миграция вида из Америки в Зап. Африку и образование им здесь вторичного центра развития ареала.

XII. Австралийское разъединение. В пределах самого материка Австралии имеются многочисленные и очень интересные случаи разъединения ареалов на восточные и западные участки, при чем зоной разъединения является центральная Австралия, образующая ботанико-географическую область, называемую Эремеа. Размеры и конфигурация этой разъединяющей зоны очень различны, вследствие чего и сами разъединенные ареалы, получают разнообразную конфигурацию. По Дильсу (Diels. 1906) они могут быть распределены на три категории: 1) восточная часть ареала расположена севернее юго-западной его части, следовательно несколько севернее 25° ю. ш., занимая тропическую, северно-восточную часть Австралии. Этот тип разъединения Дильс называет — северо-восточным типом.

Пример: ареал рода *Jacksonia.* (Рис. 56).

2) Восточная часть ареала лежит примерно на той же широте, что и юго-западная, т. е. примерно между 25° и 35° ю. ш.

Пример: ареал рода *Banksia.* (Рис. 57).

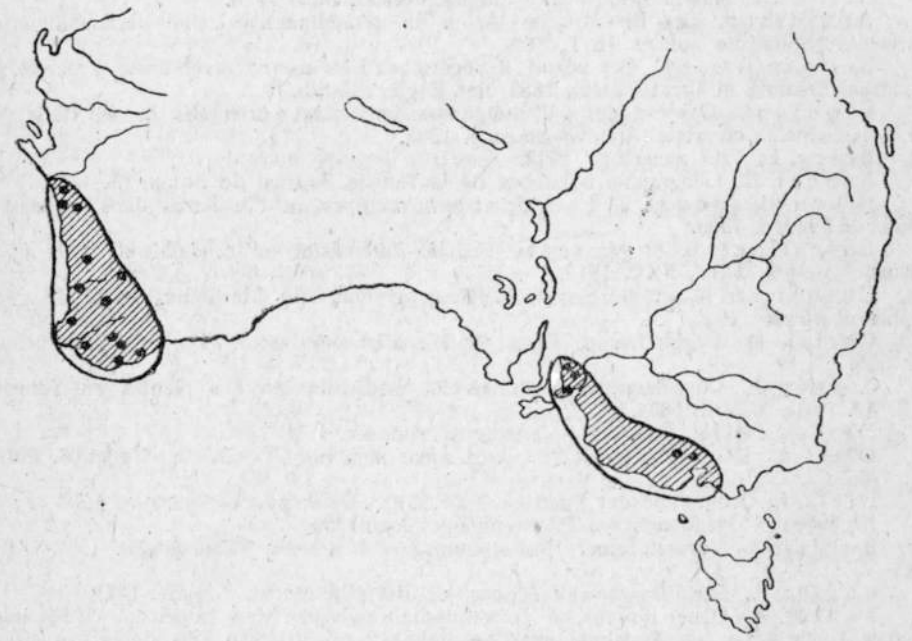


Рис. 58. Австралийское разъединение.
Ареал секции Erythrorhiza, рода Drosera. (Diels. 1906).

3) Восточная часть ареала лежит южнее юго-западной его части, т. е. южнее 35° ю. ш.

Пример: ареал секции рода *Drosera — Erythrorhiza.* Дильс этот тип называется юго-восточным. (Рис 58).

XIII. Антарктическое разъединение — выражается в разорванности ареалов видов и родов, связывающих Антарктический материк с южной частью Ю. Америки, Н. Зеландией и Австралией, Ю. Африкой и лежащими между ними островами: о. св. Георгия, Кергуелльские, Макариевы и др.

Вполне понятно, что части этих ареалов, расположенные на Антарктическом материке, представлены растениями, найденными в ископаемом состоянии.

Примеры: ареалы родов *Nothofagus, Fitzroya* и др.

Этими тринадцатью разъединениями ареалов мы далеко не исчерпали всего многообразия таковых. Достаточно указать на существование хотя бы

разъединения между странами сезерного и южного полушарий, в частности между первым и Южной Америкой, где на Огненной Земле и в южной Патагонии произрастает 51 вид бореальных растений, в число которых входит 36 однодольных, в том числе 20 злаков, и 15 двудольных, или между ним и Австралией (например ареал рода *Veronica)* и ряда других.

Но мы не ставили себе задачей показать все имеющиеся разъединения, да она была бы и не выполнима, вследствие чего предполагаем, что намеченные типы разъединений уже в достаточной степени показали существующее в этом отношении разнообразие и необходимость такого же разнообразия объяснений для понимания их происхождения [1]).

ЛИТЕРАТУРА.

Arldt, Th. Handbuch d. Palaeogeographie. I. 1919. II. 1922.

Arldt, Th. Südatlantische Beziehungen. Peterm. Mift. 1916.

Arwidsson, Th. Bizentrische Arten in Skandinavien — eine terminologische Erörterung. Botaniska Notiser. H. 1, 1928.

Balfour Bailey. The Island of Socotra and its recent revelations. Proceed. of the Royal Institute of Great Britain. 1883. Ref. Engler's Jahrb. V.

Béguinot. Osservazioni sull' indigenato del Platanus orientalis L. nell Italia del sud e nella Sicilia orientale. Archivo Botan. I. 1925.

Berry, E. Tree ancestors. 1923.

Bonnet, E. Géographie botanique de la Tunisie. Journal de Botan. IX. 1895.

Braun-Blanquet, J. L'origine et le développement des flores dans le massif central de France. 1923.

Buscalioni, L. et Muscatello, G. Endemismi ed esodemismi della flora Italiana. Malpigia. XXIV, XXV. 1912.

Chevalier, A. et Guenot, L. Biogeographie (in Martonne. Traité de géographie physique). 1925.

Christ, D. Vegetation u. Flora der Canarischen Inseln. Engler's Jahrbücher. VI. 1885.

Cosson, E. Considerations générales sur la distribution des plantes en Tunisie. C. R. Ac. Paris. XCVIII. 1884.

De Candolle. Géographie botanique raisonnée. I, II. 1855.

Diels, L. Die Pflanzenwelt von West Australien. Engl. u. Drude. Veget. d. Erde. VII. 1906.

Diels, L. Geographie der Pflanzen. 1906, 2 изд. 1929; русское издание 1908 г.

Drude, O. Handbuch der Pflanzengeographie. 1890.

Engler, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. I. II. 1879. 1882.

Engler, A. Die Pflanzenwelt Afrikas. I. 1910. (Die Veget. d. Erde. IX).

Engler, A. Ueber floristische Verwandschaft zwischen dem tropischen Afrika und Amerika, sowie ueber bie Annahme eines versunkenen brasilianisch — aethiopischen Kontinents. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1905.

[1]) В недавно вышедшей работе Ирмшер (Irmscher. 1929) делает нижеследующую попытку классификации разъединенных ареалов, которую мы приводим лишь в части ее крупных подразделений (в отношении деталей см. указанную работу), при чем 1 = Америка, 2 = Европа-Африка, 3 = Азия, 4 = Австралия; числитель = северное, знаменатель = южное полушария.

1. Разъединение 1. 2.
2. » 1. 2. 3.
3. » 1. 3.
4. » 1. 3. 4.
5. Южные разъединения.
   a) 1. 4. c) 2. 4.
   b) 1. 2. d) 1. 2. 4.
   e) $\frac{1.\ 2.}{1.\ 2.\ 4.}$
6. Ареалы распространенные в 1. 2. 3. 4.
7. » » » 2. 3. 4.
8. » » » 2. 3.
9. » » » 3. 4.
10. Ареалы ограниченные каким-либо одним континентальным массивом (1. 2. 3 или 4).
11. Ареалы растений, распространенных в морях.

Good, R. A Summary of Discontinuous Generic Distribution in the Angiosperms. The New Phytologist, vol. XXVI, № 4. 1927.

Graebner, P. Lehrbuch d. Pflanzengeographie. 1910.

Gray, Asa. Address before the American Association for the Advancement of Science on relationships of Flora of America and Asia. Proceedings American Associat. XXI, 1872.

Gray, Asa and Hooker, Joseph. Die Vegetation des Rocky Mountain-Gebiets und ein Vergleich derselben mit der anderen Welttheilen. Engler's Jahrb. II. 1882.

Heer, O. Ueber die fossilen Pflanzen von St. Jorge in Madeira. Neue Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Naturw. XV. 1857.

Herzog, Th. Geographie der Moose. 1926.

Jerosch, M. Geschichte u. Herkunft d. Schweizerischen Alpenflora. 1903.

Jhering, H. Das neotropische Florengebiet u. seine Geschichte. Engler's Jahrb. XVII. Beibl. № 42. 1893.

Irmscher, W. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. II. Teil. Mitt. aus. d. Inst. f. allg. Bot. in Hamburg. VIII. 1929.

Koso-Poljansky, B. M. Glaziale Pflanzenrelikte auf dem Orel-Kurskischen Plateau in Karsten u. Schenck. Vegetationsbilder. 19 reihe. 1928.

Koso-Poljanski. B. Androsace villosa L. als Mitglied der mittelrussischen Flora. Engler's Jahrbücher, B. 64 H. I. 1931.

Kulesza, W. Oxycoccos microcarpa Turcz. Acta Soc. Botan. Poloniae. VI № 2. 1929.

Markgraff, F. An den Grenzen des Mittelmeergebiets (Pflanzengeograph. v. Mittelalbanien). Fedde Repert. Beih. XLV. 1927.

Molisch, H. Pflanzenbiologie in Japan. XIV. Ueber der Kosmopolitismus der Pflanzen. 1926.

Novak, Fr. Zur fünfzigjährigen Entdeckung der Picea omorika. Mitt. d. d. dendr. Ges. 1927.

Oliver, W. R. Biogeographical Relations of the New Zealand Region. Journ. of Linn. Soc. (Botany). XLVII. 1925—27.

Palmgren, A. Die Einwanderungswege der Flora nach den Ålandsinseln. A. Bot. Fennica. II. 1927.

Reuben, T. Patton. Fossil Plants of the Stony Creet Basin. Proceed. of the Royal Soc. of Victoria. XL. Part II. 1928.

Ridley, H. N. The Distribution of Plants. Ann. of Bot. CXLV. 1923.

Ridley, H. N. Endemic Plants. Journal of Bot. LXIII. 1925.

Samuelsson, G. Ueber die Verbreitung einiger endemischen Pflanzen. Arkiv für Botanik. B. IX. № 12. 1909—10.

Scharff, R. F. On the evidence of a former land-bridge between northern Europe and North America. Proc. of the Royal Irish Ac. 28. 1909.

Schroeter, C. Das Pflanzenleben der Alpen, 2. Aufl. 1926.

Schroeter, C. Genetische Pflanzengeographie. Handwörterb. d. Naturwiss. IV. 1913.

Schweinfurth, G. Allgemeine Betrachtungen ueber die Flora von Socotra. Engl. Jahrb. V. 1884.

Schweinfurt. Pflanzengeographische Skizze des Gesammten Nilgebietes und der Uferländer des Rothen Meeres. Peterm. Mitteil. 1868.

Solms-Laubach, H. Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeinen Pflanzengeographie in kurzer Darstellung. Leipzig. 1905.

Steinecke, F. Glazialrelikte und Glazialformen unter den Algen. Botan. Archiv. XXII. 1928.

Szafer, W. Zur Frage der Vielgestaltigkeit, Herkunft sowie des Aussterbens von Brasenia purpurea im Europäischen Diluvium. Schröters Festschrift 1925.

Szaferowa, J. Histoire et caractéristique de l'éspèce Betula oycoviensis Bess. Ann. de la Soc. dendrolog. de Pologne. II. 1928.

Trotter, A. Un relitti di flora mediterranea nell' alto Friuli occidentale. Atti R. Instit. Veneto di Sc., Lett. et Arti 86, 2 1927; по реферату в Engler's Jahrb. B. 63. H. 2. 1930.

Tuzson, J. De subsectione „Cneorum" generis Daphne. Bot. Köslem. X. 1911.

Ulbrich, E. Ueber die system. Gliederung u. geograph. Verbreitung der Gattung Anemone L. Engler's Jahrb. B. 37. 1906.

Vierhapper, F. Ueber echten und falschen Vikarismus. Oest. bot. Zeitschr. LXVIII. № 1—4 1919.

Wagner, M. Die Entstehung d. Arten durch räumliche Sonderung. 1889.

Wangerin, W. Beiträge zur Frage der pflanzengeographischen Relikte. Abh. d. Naturf. Gesellsch. in Danzig. I. H. 1. 1924.

Wulff. Die Birke in der Krim. Mitt. d. deutsch dendr. Ges. 1931.

Буш, Н. Главнейшие термины флористической фитогеографии. Журн. Русск. Бот. Общ. II, № 1—2. 1917.

Вульф Е. Палеолит Крыма. Природа 1931.

Вульф, Е. Происхождение флоры Крыма. Зап. Крымск. Общ. Ест. IX. 1926.
Ильинский, А. Методы и задачи географического изучения древесных пород СССР. Труды по прикл. бот. XXX. 3. 1929.
Козо-Полянский, Б. Chrysanthemum L. типа sibiricum Turcz. на Среднерусской возвышенности. Бюлл. Ворон. Общ. Ест. II. 1927.
Козо-Полянский, Б. М. О Chrysanthemem Zawadskii. — Юб. сборн. Келлера. 1931.
Козо-Полянский, Б. М. В стране живых ископаемых. Москва. 1931.
Кузнецов, Н. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. И. Акад. Наук XXIV, № 1. 1909.
Литвинов, Д. И. Следы степного послеледникового периода под Петроградом 1915.
Пачоский, И. Основные черты развития флоры Юго-Зап. России. 1910.
Пачоский, И. Ареал и его происхождение. Журн. Русск. Бот. Общ. 10. № 1—2. 1925.
Пачоский, И. Основы фитосоциологии. 1921.
Сосновский, Д. Современное состояние и ближайшее будущее заказника Эльдарской со ны. Изв. Азерб. Унив. VII. 1928.
Станчинский, В. Послеледниковые изменения Европейской России по данным современного распределения птиц. Изв. Геогр. Института. Вып. 3. 1922.
Сукачев, В. Brasenia purpurea (Mischx.). в послетретичных отложениях России. Тр. Юрьевск. Бот. Сада. XV. В. 3. 1910.

ГЛАВА IV.

КОСВЕННЫЕ МЕТОДЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ИСТОРИИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ РАСТЕНИЙ.

Паразиты, как растительного, так и животного происхождения, связанные в прохождении своих жизненных циклов с определенными растениями, могут дать очень ценные указания для восстановления истории распространения своих растений-хозяев. Параллельное изучение тех и других может вскрыть их взаимоотношения, пути расселения, а также ареал их прежнего географического распространения, свидетельствуя часто об ином распределении суши и климатических зон на земном шаре. Таким образом, при помощи такого косвенного метода можно восстановить картину прежнего распространения растений, там где обычные методы — данные современного распространения и фитопалеонтологии не дают для этого достаточных указаний.

Для пояснения этого метода мы воспользуемся данными Меткальфа (Metcalf, 1929), посвятившего ему ряд работ. Следующий простой пример дает ясное представление о характере этого метода. В Южной Америке и в Австралии отсутствуют лягушки из рода Rana, за исключением лишь двух видов — R. palmipes, живущей вдоль северного побережья и R. papua, встречающейся на северной оконечности Австралии, но и тот, и другой несомненно являются современными иммигрантами с севера. В странах южного полушария лягушки представлены совершенно другой группой видов, относящихся к семейству Leptodactylidae, которые могут быть названы «южными лягушками». Последние имеют очень интересное прерванное распространение. Они найдены в Южной и Центральной Америке, вдоль южного побережья Северной Америки, на Антильских островах, в Тасмании, Австралии, на Земле Папуа и прилегающих островах, на островах архипелага Бисмарка, а также в Южной Африке.

Это интересное географическое распространение указанного семейства амфибий дало повод для многочисленных толкований его происхождения. Их можно свести к трем основным точкам зрения:

1. Страны, служащие сейчас местообитанием «южных лягушек», представляли некогда единое целое, будучи соединенными между собою сушей; их разъединение обусловило современный разорванный ареал сем. Leptodactylidae.

2. Разорванность ареала сем. Leptodactylidae объясняется параллельным развитием его представителей в странах, входящих сейчас в состав означенного ареала.

3. Родоначальные формы этого семейства имели распространение в северном полушарии, откуда они спустились на юг, где и сохранились, вымерев в своих северных местообитаниях.

Критерий для суждения о правильности одного из этих толкований, по сравнению с двумя другими, мы можем найти в географическом распространении одноклеточных ресничных инфузорий, относящихся к роду Zelleriella из сем. Opalinidae. Эти организмы живут в качестве паразитов в прямой кишке указанных амфибий, в условиях не подверженных изменению под влиянием внешних условий. Весь род Zelleriella отсутствует в Старом Свете, за исключением Австралии, а в Новом Свете встречается лишь в его южной части, доходя на севере только до побережья Мексиканского залива. Нахождение этого паразита в кишечнике, как южно-американских, так и австралийских Leptodactylidea не может не свидетельствовать о связанности их прошлого обитания. Если и можно допустить возможность параллельного развития самих лягушек в географически разобщенных странах, то допустить возможность и одновременного параллельного развития в их кишечнике одних и тех же паразитов является уже совершенно невозможным. Вследствие этого сами авторы гипотезы параллельного развития с установлением указанного факта вынуждены были от нее отказаться.

Точно также и теория возникновения Leptodactylidae в северном полушарии, вследствие отсутствия рода Zelleriella, у какого либо другого близкого рода амфибий последнего, должна быть оставлена. Исчезновение родоначальных форм этих амфибий в северном полушарии, не должно было сопровождаться одновременным вымиранием и рода Zelleriella, точно также как если бы сейчас вымерли все Leptodactylidae в местах их теперешнего распространения, то это еще не сопровождалось бы исчезновение и паразита, так как он встречается и у других амфибий в тех же местонахождениях. Таким образом, указанные рассуждения заставляют нас принять первую гипотезу.

И, таким образом, параллельное изучение паразита и его хозяев дает нам указания: 1) на родственные взаимоотношения между последними; 2) на место происхождения и пути расселения как хозяев, так и паразита, и, наконец, 3) на прежние соединения ныне разобщенных участков суши. Вместе с тем разнообразие и многочисленность форм Leptodactylidae, а также и их паразита, в Южной Америке, говорит за то, что последнюю надо считать исходным пунктом, как для тех, так и для других.

Ржавчинные грибы, как показатели распространения растений-хозяев.

Этот метод был уже неоднократно использован для выяснения происхождения и распространения различных групп животных, но получил еще незначительное применение при изучении географии растений. Тем не менее в работах Мордвилко (1925,1926), оставшихся неизвестными Меткальфу, мы имеем ценные данные, полученные путем сопоставления распространения ржавчинных грибов и их хозяев. В этом случае возможность ботанико-географических выводов основывается на особенности весеннего поколения ржавчинных грибов, образующих на растениях хозяевах так наз. эцидии. Эти эцидии развиваются лишь при наличии для них необходимых, специфических условий, имеющхся у обычного для них растения-хозяина, но не повторяющиеся ни на каких других растениях. Между прочим, эта специфичность ржавчинных грибов настолько утончена, что она дает нам иногда возможность разделять формы или даже виды растений, в которых наш глаз не улавливает разницы в морфологических чертах строения.

Между тем, летние и осенние поколения гриба являются гораздо менее специализированными, вследствие чего образуемые ими уредо и телейтоспоры могут развиваться и на новых для них необычных растениях, при чем таким

образом создается факультативная двудомность ржавчинника, переходящая затем уже в постоянную. Если эти новые растения-хозяева окажутся более выгодным субстратом, то летние поколения уже обычно на них развиваются и, таким образом, однодомный первоначально паразит, становится двудомным, хотя наравне с такими двудомными формами, часто сохраняются и первоначальные однодомные формы.

Таким образом, в тех случаях, когда существуют лишь летнее и осеннее поколения ржавчиника на вторичных хозяевах, мы можем допустить, что они возникли из однодомных форм, в местах произрастания первичного хозяина, на котором протекал весь цикл развития гриба, включая и весеннее эцидиевое поколение.

По Мордвилко, циклы ржавчинных грибов, эволюционировали таким образом: сперва образовались «лепто»-формы с несколькими поколениями телейтоспор, среди которых могли различаться лишь зимующие формы телейтоспор от летних; затем — «брахи»-формы, когда летние телейтоспоры заменяются уредоспорами и, наконец, «эв»-формы, когда первое поколение уредоспор заменяется эцидиями. Лишь эв-формы могут переходить к разнодомности. Это происходило таким образом: когда в данной области возникали новые растения или же таковые проникали в нее из других областей, то ржавчинные грибы с прежних хозяев переходили на новые, если эти последние предоставляли им благоприятные условия обитания, а со временем изменялись в новые виды и затем роды. Но такой переход на новых хозяев мог совершаться лишь у лептоформ и брахиформ; что касается же эв-форм, то здесь дело осложнялось в том отношении, что на новых хозяевах могли приживаться только поколения уредо- и телейтоспор, а эцидии могли развиваться только на первоначальных хозяевах. Сперва, следовательно, возникала необязательная, а затем и обязательная, закономерная разнодомность обитания. Отсюда вытекает, что первичные хозяева древнее вторичных, и в большинстве случаев это так и оказывается

Если все это иметь в виду, то при помощи истории ржавчинных грибов возможно выяснить некоторые явления и из истории их хозяев: какие древнее, какие новее из них, какие являются аборигенами в данной области, какие — пришельцами из других областей. Циклы могли эволюционировать лишь в умеренном климате с его сезонами, для тропиков же с их ровным постоянным климатом могут быть характерны лишь лептоформы с одинаковой формой спор, все же другие формы ржавчинников (с уредоспорами или эцидиоспорами) — это несомненно пришельцы из областей с умеренным климатом. Изучение тропических ржавчинников с указанной точки зрения могло бы дать много ценного и для выяснения истории их хозяев.

Указанные сейчас особенности биологии ржавчинных грибов и возможность их использования для целей исторической географии растений могут пояснить нижеследующие примеры.

Неполноциклые формы ржавчинных грибов происходят из разнодомных, когда в какой-либо стране или области при перемене климата (напр., умеренного на холодный или наоборот, влажного на сухой или наоборот) выпадают их первичные хозяева, на которых развиваются эцидии, но сохраняются вторичные хозяева, на которых развиваются поколения уредоспор и телейтоспор. В этих случаях грибы размножаются посредством уредоспор (эти поколения могут и зимовать), телейтоспоры же сперва появляются, как рудимент, (за выпадением первичных хозяев они теряют всякое значение), а затем и совершенно выпадают. Таким образом и происходят неполноциклые формы, которые не могут превратиться в полноциклые, даже если бы в данной местности опять появились их первичные хозяева. В Западной Европе ржавчинный гриб — *Cronartium quercium* размножается на дубах только уредоспорами, телейтоспоры же совершенно выпали; но в Сев. Америке и в Японии тот же грибок проделывает полный цикл, при чем эцидии развиваются на двуиглистых

соснах. Оказывается в третичное время в Европе существовало, по крайней мере, 2 вида сосны, которые сближаются с северо-американскими видами (*Pinus rigios* — олигоцен, миоцен с *P. taeda*, а *P. hepios* олигоцен-плиоцен, с *P. mitis*), на которых развиваются эцидии. *Cr. quercium* — *Thecospora Vacciniorum* размножается в Европе на чернике и бруснике (*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*) только уредоспорами (телейтоспоры редки), а в С. Америке тот же грибок проделывает полный цикл, причем эцидии развиваются на тсуге-*Tsuga canadensis*. Но в плиоцене Европы обнаружена *Tsuga europaea*, которая и могла быть здесь первичным хозяином *Th. vacciniorum*. В Европейской части СССР, в связи с исчезновением пихты — *Abies* и лиственницы — *Larix*, существовавших здесь еще в межледниковое время (В. Сукачев, 1908, 1929), получился целый ряд неполноциклых *Melampsoraceae*. Иногда полноциклая и неполноциклая формы встречаются рядом, например формы *Puccinia graminis* в Великобритании. Неполноциклая форма, (только одни уредоспоры на злаках), могла произойти лишь таким образом, что растение-хозяин — барбарис (*Berberis vulgaris*), существовавший там в доледниковое время, в ледниковое время исчез и возникла неполноциклая форма (с выпадением телейтоспор); когда же позднее в Великобритании опять появился барбарис (некоторые полагают, завезен человеком), то с ним появилась и полноциклая форма. Эти примеры показывают, что по неполноциклым формам можно судить о том, какие растения (первичные хозяева грибов) исчезли в данной области при происходивших здесь раньше переменах климата.

Очень интересные данные устанавливает Лащевская (1927), исследовавшая ржавчинный гриб, обитающий на третичном реликтовом растении *Schivereckia podolica*, произрастающим в б. Курской губ. в районе Старого Оскола. Эта местность характеризуется наличием ряда таких же реликтов.

Определение указанного паразита показало, что он является ржавчинным грибом — *Puccinia drabae*, представляющим собой вид исключительно горный и северный аркто-альпийского типа. Растением-хозяином этого гриба являются несколько видов рода *Draba*, произрастающих в горах Средней Европы и в Альпах, по всей арктической области, в Северной Америке, в горах Кавказа, на севере Европ. СССР, на Урале, в Западной Сибири (Алтай), на Камчатке, в горах Средней Азии и Гималаях. *Schivereckia* является родом, чрезвычайно близким к роду *Draba*, распространенным на Урале, в Сибири и на Подольской возвышенности. Нахождение этого ржавчинника в пределах Курской губ. свидетельствует о существовании в прошлом здесь условий аналогичных местам его обычного обитания, имевших место очевидно в ледниковом периоде. А это в свою очередь подтверждает реликтовый, а не заносный характер распространения *Schivereckia podolica*.

Точно также Пачоский (1920) на основании нахождения северо-американского гриба *Exobasidium discoideum* на *Azalea pontica*, произрастающей в пределах Подольской возвышенности, писал: «факт совместного обитания реликтового кустарника с реликтовым паразитом является в высшей степени знаменательным. Это, конечно, в известных случаях может служить лучшим доказательством, что данная растительная форма является действительно реликтом, т. к. занос паразита с семенами для известных форм невозможен».

Эти примеры указывают на возможность использования грибных паразитов для восстановления истории распространения их растений-хозяев, но этот метод исследования является еще очень мало разработанным и редко применявшимся.

Точно также, по всей вероятности, как раз обратное явление — имунность отдельных видов, защищающих их от поселения на них растительных паразитов, может быть использована для целей биогеографии, также как это удалось сделать для целей генетической дифференциации видов и сортов, что очень хорошо было показано Вавиловым в его исследовании иммунитета растений (1918).

Тли, как показатели распространения их растений-хозяев.

Аналогично растительным паразитам и насекомые, паразитирующие на растениях, могут точно также дать ценные указания для истории распространения их растений-хозяев. Заслуга разработки интересных биогеографических взаимоотношений тлей и растений, на которых они проходят циклы своей жизни, принадлежат также Мордвилко (1928, 1929, 1930).

У тлей, также как и у ржавчинных грибов, существует ряд циклов чередующихся поколений, проявляющихся в смене обоеполых поколений бесполыми. Эволюция тлей шла в направлении сначала замены обоеполых крылатых форм, крылатыми же бесполыми формами, а затем бесполыми, но уже бескрылыми формами. Из особей обоеполого поколения сперва самки становятся бескрылыми, а затем и самцы.

Современные тли представляют различные этапы в эволюции циклов тлей: некоторые стоят почти в начале этой эволюции, а другие — у конца. Такие циклы вырабатываются только в умеренном климате с его различными климатическими сезонами; когда же тли попадают в тропики с их ровным постоянным климатом, то там выпадает обеполое поколение, и остаются только бескрылье и крылатые бесполые формы. Когда в течение истории земли возникали новые группы растений или в данную область новые растения проникали из другой области, то тли со старых растений-хозяев могли переходить на новые, если эти последние подходили для них, например, с ив и тополей на клены, с берез на клены, с *Myricaceae, Juglandaceae* на *Tilia,* на разные мотыльковые и т. д., и здесь, на новых хозяевах они превращались сперва в новые виды, а затем и в роды.

Такой переход с одних растений-хозяев на другие, в конечном итоге, ведет к возникновению разнодомности, при которой на первоначальном хозяине развивается часть поколений, в том числе обоеполые поколения и бесполые, развивающиеся из оплодотворенных, перезимовавших яиц (т. наз. основательницы), а на новом, вторичном хозяине — летние, бесполые поколения, заканчивающиеся образованием половых крылатых форм, перелетающих для кладки яиц опять на первичного хозяина.

Вследствие этого у тлей, так же как и у ржавчинных грибов, выпадение в какой либо области их первичных хозяев ведет к образованию неполноциклых форм, представленных лишь бескрылыми и крылатыми бесполыми поколениями. Так например, в случае исчезновения вяза и фисташки, служивших первичными хозяевами для тлей, последние сохранятся на корнях злаков или других растений, в виде бесполых поколений. Таким образом, на основании распространения неплноциклых форм мы можем судить о прежнем распространении их первичных растений-хозяев. Например, вид тли — Forda formicaria имеет своим первичным хозяином фисташку—*Pistacia terebinthus,* а вторичным — корни разных злаков. Неполноциклая форма распространена теперь во всей Голарктике (Европа, Сибирь, С. Америка), и очевидно, что в третичное время приблизительно так же была распространена и *Pistacia terebinthus.* Другая тля — Trifidaphis phaseoli имеет своим первичным хозяином *Pistacia mutica,* а вторичным — корни разных травянистых двудомных. Как неполноциклая форма, она распространена от Туркестана и Египта через юг Восточной Европы, Западную Европу до Великобритании, Гренландии, Сев. Америки и даже заходит в Южную Америку (отсутствует в Сибири). Это дает основание предполагать, что приблизительно так же была распространена в третичное время и *Pistacia mutica* или форма, очень к ней близкая. Фисташковые тли (неполноциклые формы) найдены и на Формозе, Яве, в Египте, в Южной Африке. Если фисташки раньше существовали на Формозе и Яве, то это значит, что там и климат был для них подходящий. Неполноциклая Forda hirsuta (первичный хозяин *Pistacia vera*) не обнаружена

в Европе, и это показывает, что *Pistacia vera* никогда не существовала на территории Европы.

Вязовые тли (особенно Tetraneura) найдены не только там, где существуют теперь вязы — виды рода *Ulmus,* но и в разных других странах: в западной и средней Сибири, на Формозе, Яве, на Цейлоне, на юге Индостана, в Египте, в Южной Африке (Родезия). Очевидно, всюду в этих местах существовали вязы, и всюду для них был подходящий климат. Виды Hormaphis имеют первичным хозяином род *Hamamelis,* а вторичным — листья берез. Неполноциклые формы обнаружены во всей Европе и во всей Сибири, и при том они стоят ближе к японским формам, чем к северо-американским. Это означает, что в третичное время в Европе и Сибири существовали виды рода *Hamamelis,* более близкие к восточно-азиатским, чем к северо-американской *H. virginiana (Hamamelis* обнаружен в плиоцене Франции).

Если этот метод окажется действительно правильным, то значение его для восстановления ареалов растений в процессе их исторической эволюции будет очень велико. В частности, для приведенных примеров, мы будем иметь очень показательную картину сокращения ареалов видов рода *Pistacia* со времени третичного периода: достаточно лишь себе представить, что *Pistacia mutica* произрастала от Средиземноморской области до Гренландии, Северной Америки и даже до Бразилии, что *P. terebinthus* была распространена по всему голарктическому царству. А данные, говорящие об еще недавнем произрастании последнего вида совместно с *P. mutica* в Крыму и в Туркестане, как это имеет место сейчас на Балканском полуострове, говорит о продолжающемся сокращении ареалов этих видов. Эти данные делают совершенно очевидной необходимость дальнейшего углубления изучения взаимоотношений растительных и животных организмов с точки зрения их географического распространения, будут ли эти взаимоотношения носить паразитический или симбиотический характер.

ЛИТЕРАТУРА.

Metcalf, M. Parasites and the Aid they give in Problems of Taxanomy, Geographical Distribution and Paleogeography. Smithsonian Miscellan. Collections. Vol. 81. N. 8. 1929.

Mordvilko, A. Analocyclische Uredinales und ihren Ursprung. Biol. Centralbl. 45 Bd. 1925. p. 217—231.

Mordvilko, A. Die Evolution der Zyklen und die Heterözie bei den Rostpilzen. Centralbl. f. Bakteriol., Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. B. 66. 1925/26.

Mordvilko, A. The Evolution of Cycles and the Origin of Heteroecy (Migrations) in Plant-Lice. Annals and Magazine of History. Ser. 10. Vol. II. 1928. Дополнение к этому. About the origin of heteroecy in plant-lice. Докл. Акад. Наук. 1930, стр. 256—260.

Mordvilko, A. Analocyclic elm aphids Eriosomea and the distribution of elms during the tertiary and glacial periods. Доклады Акад. Наук. 1929.

Mordvilko, A. Die analozyklischen Pistazien — Blattläuse und die Verbreitung der Pistazien in der Tertiärzeit. Доклады Акад. Наук. 1929.

Mordvilko, A. Pemphigus bursarius Tullgren (pyriformis Licht.) and its analocyclic forms. Д. А. Н. 1930, стр. 50—54; Aphids of the Subtribe Hormaphidina. Там же, стр. 168—172.

Вавилов, Н. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Изв. Петровск. С.-Хоз. Акад., в. 1—4. 1919.

Лащевская, В. И. К вопросу о происхождении флоры Курско-Орловского плато. Puccinia drabae Rud. на Schivereckia podolica (Bess.) Andrz. Тр. Научно-Исслед. Ин-та при Воронежском Университете. № 1927.

Мордвилко, А. Эволюция циклов и происхождение гетерецни у ржавчинных грибов Uredinales. Защита растений от вредителей, т. II, № 7, 1926, стр. 484—501; Аналоциклические Uredinales и их происхождение. Там же стр. 501—5.

Пачоский, И. Основные черты развития флоры Юго-Западной России. Зап. Новор. Общ. Ест. XXXIV. 1910.

ГЛАВА V.

ВОЗРАСТ, КАК ФАКТОР ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ РАСТЕНИЙ.

Если принять, что ареал имеет центр своего возникновения, из которого произошло постепенное продвижение вида или иной систематической единицы в разных направлениях, то очевидно надо будет допустить, что размеры занятого ареала, при условии беспрепятственного распространения, будут зависеть от продолжительности последнего, что может быть обозначено, как «возраст» вида. С этой точки зрения границы ареалов многих видов еще далеко не являются окончательными и продвижение их еще продолжается. Так, Август Шульц (A. Schulz. 1894) считает, что только очень немногие виды флоры Средней Европы достигли в настоящее время лишь в отдельных местах, своих предельных, естественных границ, обусловливаемых их требованиям и к почве, и климату, а также и способностью к распространению. В большинстве случаев незаконченность распространения может быть легко доказана, так как нет никаких данных считать, что многие, не занятые видом пространства, и самые границы ареала обусловливаются биологическими особенностями данного вида и несоответствием их с условиями, с которыми они при своем продвижении пришли в столкновение.

В виду того, что занятие этими видами своих ареалов в пределах Средней Европы могло начаться лишь после отступания ледника, то очевидно, что протекший с тех пор промежуток времени не является достаточным для распространения их по всей доступной для них территории в Зап. Европе. Но, как всегда и здесь, это положение не имеет абсолютного значения, т. к. помимо почвенно-климатических условий могут иметь и другие, которые мы не всегда учитываем. Так, например, согласно указаниям того же автора, леса являются для многих видов непреодолимым препятствием для их дальнейшего распространения. При вырубке и уничтожении их человеком, создаются для вида, уже было закончившего свое распространение, новые возможности продвижения вперед.

В ботанико-географической литературе возраст, как фактор распространения растений, получил уже давно права гражданства, о чем могут свидетельствовать хотя бы нижеследующие цитаты. Так еще Ляйелль (Lyall) в издании 1853 г. своих Принципов геологии, в главах о распространении растений и животных писал, что если мы допустим, что вид возникает лишь в одном месте, то он должен иметь достаточно времени для того, чтобы распространиться в пределах широкого ареала. Если принять эту гипотезу, то из нее будет следовать, что современное происхождение одних видов и древность других находится в соответствии с ограниченностью их распространения. Одни из них являются местными видами, так как существуют недостаточно долго, чтобы иметь возможность широкого распространения, другие же, вследствие того, что обстоятельства живой или мертвой природы сократили ареал, когда-то ими занятый. «Как общее правило можно принять, что виды общие многим отдаленным областям или найденные в различных, очень отдаленных друг от друга частях земного шара, являются более древними ... их широкое распространение указывает на то, что они имели в своем распоряжении значительный промежуток времени для своего распространения и оказались в состоянии пережить многие и крупные физико-географические изменения».

Гукер (Hooker) в своей Флоре Новой Зеландии, по поводу последних слов Ляйелля пишет: «если это верно, то из него должно следовать, что в соответствии с древностью альпийской флоры Новой Зеландии, виды

общие Новой Зеландии и Антарктическим островам, должны быть и наиболее космополитными».

Но вместе с тем Гукер вполне отдает себе отчет, что одним возрастом все разнообразие географического распространения растений объяснено быть не может: «с другой стороны, необходимо должно быть отмечено, что имеются и другие причины, помимо давности и легкости миграции, которые определяют распространение растений: к числу их относится способность к проникновению и поселению в местностях занятых уже другими видами, и их приспособление к различным климатам; первая из этих причин имеет большее значение, чем ей обычно придают ...

Вместе с тем, хотя мы и принимаем, что большая часть видов растений-убиквистов пережила многие геологические изменения, мы не можем перевернуть это положение и утверждать, что местные виды относятся к числу лишь недавно созданных. Эти виды ..., как и индивидуумы, вымирают с течением времени, следуя неизвестным законам, действие которых мы еще не можем очертить, или же ... гибнут под влиянием естественных причин (геологических или других); и в том, и в другом случае они должны делаться редкими и ограниченными в своем распространении, в виду того, что они находятся в процессе исчезновения».

Такое же вполне отчетливое представление о значении возраста, как ботанико-географического фактора, мы находим у Бентама (Bentham 1873 в его работе об истории и географическом распространении семейства *Compositae*. Указав на точку зрения французских ботаников, в том числе Де-Кандолля, заключающуюся в том, что *Compositae* по совершенству своего морфологического строения должны быть поставлены на самом верху ботанической системы, и поэтому, следовательно, должны были возникнуть в относительно недавнее время, он пишет: «весьма вероятно, что эта точка зрения правильна; но с другой стороны мы должны помнить, что многочисленные монотипные или олиготипные хорошо различимые роды, сохранившиеся в далеко расположенных друг от друга центрах в пределах Средиземноморской области, тропической и южной Африки, южной и западной Австралии, Чили, Мексиканской области и пр., указывают на очень широкое распространение исходной формы, имевшее место в очень давний период, когда физическая конфигурация земного шара должна была очень сильно отличаться от современной; что это распространение имело место настолько давно, что протекший с тех пор промежуток времени был достаточен для полного зафиксирования вторичных, обычно очень не постоянных, признаков, и, что еще до этого распространения исходная форма должна была существовать достаточно давно, чтобы создалось то абсолютное, и иначе необъяснимое, постоянство основных признаков первостепенной важности».

Веттштейн в монографии рода *Euphrasia* (R. Wettstein. 1896) писал: «виды, находящиеся в близких родственных отношениях, которые возникли лишь в недавнее время в результате приспособления к различным климатическим факторам, географически резко разграничены, на основании чего легко могут быть узнаны. Только большой возраст, следовательно более давние родственные взаимоотношения, способствует снова, (в результате сглаживания климатических противоречий, возникновения новых приспособлений), преодолению этой резкой географической разграниченности, дает вновь возможность совместного обитания, или отделяет ареалы видов обширными промежуточными областями».

Этот же ботанико-географический фактор имеет в виду и Дильс, когда он в свой Ботанической географии (A. Diels. 1908) говорит, что «естественно ожидать, что образование новых форм должно требовать для себя более или менее значительного периода времени. И, действительно, горные флоры особенно ярко подтверждают это предположение, так как степень эндемизма их всегда тесно связана с геологическим возрастом горных си-

стем: геологически молодые горные системы, как например Балканы, очень бедны эндемичными формами».

Аналогичную точку зрения высказывает Шрётер (Schroeter. 1913), когда он говорит, что «во всех случаях разъединения ареалов мы должны допустить их связанность, имевшую место в прежнее время.. Чем больше разница между замещающими видами, тем отдаленнее время их прежней связи. Если совершенно идентичная форма имеет раздробленный ареал и осталась неизменной во всех его частях, мы должны допустить недавнее распространение... Протяженность разъединения может быть также использована для определения возраста ареала: сильно раздробленный и имеющий большее протяжение ареал, говорит за его большой возраст».

Поле (Pohle 1925) предложил называть древние виды Seniorspezies в отличие от молодых видов Iuniorspecies.

В нашей литературе точно также еще в 1892 г. Качоский отметил важность возраста, как фактора развития флор. «Флора, т. е. связанная генетически совокупность растительности данного района», пишет он, «подобно как и все в природе, подлежит естественному развитию — эволюции. Под развитием флоры я понимаю изменения ее, имеющие результатом переход более однообразной и бедной растительными формами (и формациями) ассоциации, в более разнообразную и богатую. Итак, разнообразие общего habitus'a флоры и богатство растительными формами составляют мерило степени развития данной флоры. Чем флора старше, тем caeteris paribus, она разнообразнее и богаче, и vice versa. Развитие флоры происходит по известным законам, которые однако нам далеко не столь ясны, как законы, управляющие более простыми явлениями... Само собою понятно, что для образования более богатой видами флоры, в особенности характеризующейся эндемическими формами, caeteris paribus необходимо и более продолжительное время».

Этих цитат в полне достаточно, чтобы показать, что значение возраста, никогда не упускалось из внимания ботанико-географами, хотя без всякого сомнения, по сравнению с другими биологическими факторами, ему уделялось значительно меньше внимания и важность его несомненно недооценивалась. Это обстоятельство было отмечено в ряде работ Виллисом (Willis), сведенных им позже во едино в его книге, посвященной ареалу и возрасту — Age and Area, (1922), в которой возрасту, как ботанико-географическому фактору придано исключительное значение и допущена, как мы в дальнейшем увидим, значительная переоценка его и игнорирование других, не менее важных факторов географического распространения растений.

Виллис, бывший в течение ряда лет директором Ботанического Сада на Цейлоне, последние 20 лет своей работы посвятил изучению географического распространения растений, результатом которого и явились взгляды, положенные в основу его теории зависимости географического ареала, занимаемого видом, от возраста последнего. Первый набросок этой теории был им опубликован в 1907 г., за этой работой последовал ряд других. Но окончательно значение возраста в распространении видов стало ясно Виллису после завершения им обработки флоры Цейлона. Результаты этих исследований изложены в его работе, опубликованной в 1915 г.

Эта работа не прошла незамеченной и вызвала появление ряда статей, авторы которых разделились на два лагеря: одни присоединились к взглядам Виллиса, другие резко против них возражали. В вышедшей в 1922 г. книге Виллис дает сводку всей своей работы по указанному вопросу и отвечает на все сделанные ему возражения.

Эта книга вызвала новый взрыв полемики, и новые возражения на нее Виллиса.

Теория Виллиса.

Географическое распространение растений представляет сложное явление, обусловливаемое сочетанием очень многих и разнообразных факторов. Из числа этих факторов можно указать на различные климаты и почвы, на которые растения должны так или иначе реагировать, на уже готовые группировки видов в ассоциации, в которые надо вторгаться новым пришельцам, на наличие или отсутствие препятствий в распространении, каковыми являются горы, моря, солончаковые пространства, пустыни, местные изменения климатических условий и т. п. К факторам другого порядка надо отнести, например, массовое нападение вредителей, появление новых, более приспособленных к данным условиям растений, вступающих в конкуренцию с прежними обитателями и, в конце концов, их вытесняющих, изменение геологического строения страны, например, отделение участка суши от материка, резкие изменения климатических условий, например, холод ледникового периода и др. Этого рода факторами обусловливаются случаи, когда растение, обычное в данный момент в определенном районе, в последующее время может стать очень редким или совсем исчезнуть.

Вместе с этим сочетание всех этих факторов настолько сложно, что мы часто не можем объяснить наличия в данной стране или местности одного вида и отсутствие другого ему очень близкого. Тем более, что морфологические отличия этих видов друг от друга часто такого характера, что никакого влияния на жизнь данных видов, в отношении приспособления их в борьбе за их существование, иметь не могут. Так, напр., из двух видов рода *Coleus,* из сем. губоцветных, *C. barbatus,* распространен по всей тропической Азии и Африке, *C. elongatus* — ограничен в своем распространении лишь вершиной горы Ритигала на о. Цейлоне, между тем как морфологические отличия одного от другого заключаются лишь в различии строения чашечки и соцветия.

Вполне естественно, что к указанным факторам необходимо добавить еще один и не менее важный — это возраст данного вида, так как совершенно очевидно, что чем старше вид, тем больше, следовательно, он имел времени для распространения, и тем больший ареал он может покрыть.

Забвение и игнорирование возраста, как фактора географического распространения организмов, Виллис связывает с влиянием, оказанным теорией Дарвина об естественном отборе и эволюции на основе накопления мельчайших изменений признаков от одного индивидуума к другому. Под влиянием блеска этой теории и увлечения теми горизонтами, которые она открывала, явилось естественное стремление к изучению факторов, связанных с жизненными отправлениями организмов, т. к. только они одни могли создавать разницу от индивидуума к индивидууму и от вида к виду. Реакция растений на климат и их приспособление к различным условиям обитания были изучаемы с неослабевающей и необычайной настойчивостью, между тем как чисто механические факторы, за исключением разве отрицательного влияния препятствий, были оставлены без внимания.

Автор излагаемой книги, 30 лет тому назад, будучи последователем теории естественного отбора, начал самостоятельные исследования природы, и уже через 10 лет убедился, что для понимания ее явлений могут быть найдены более простые объяснения, стоящие к тому же в большей связи с фактами. Тогда автор «попытался освободиться от тисков естественного отбора — и работать так, как если бы он очутился на другой планете, научное исследование которой находилось бы еще в самом начале». Постепенно автору стало ясно, что растения распространяются чрезвычайно медленно под влиянием различных причин на них действующих, так что при наличии сходных форм возраст является мерилом их распространения.

Изучение значения возраста на географическое распространение рас-

тений привело Виллиса к заключению, что это влияние настолько ясно, что может быть выражено арифметически, при условии, если мы будем делать свои выводы не на основании изучения отдельных видов, а целой группы связанных и экологически близких видов (не менее 10), и принимая в расчет огромные периоды времени. При этом мы будем иметь здесь ту же законность, какую дает нам статистика.

Виллис не ограничивается констатированием значения возраста, он дает целый ряд доказательств и обоснований своей теории ареала и возраста, на которых нам необходимо остановиться более подробно.

Распространение растений в новых ареалах. Изучение географического распространения растений и сопоставление размеров, занимаемых ими ареалов показывает, что наличие особых приспособлений для переноса семян ветром, водой или животными, способность вегетативного размножения и пр., а также и перенос растений разнообразными случайными факторами — птицами, ураганами и др., играют в общем очень незначительную роль, и покрываемые при помощи этих приспособлений расстояния будут относительно очень незначительны. Лучшим доказательством этого положения является зафиксированность растений для данного периода в определенном ареале.

Сравнение флор всего земного шара указывает на то, что половина всех космополитных родов совсем не имеет, или имеет очень незначительный, механизм для распространения. Помимо того, препятствия различного рода еще более способствуют медленности этого процесса, таковых же очень много, и одним из главных в их числе является чрезвычайно медленная акклиматизация растений к новым условиям. Акклиматизация в руках человека большею частью приводит к неудачам, а те немногие случаи, когда она, повидимому, удается, в конечном итоге должны быть сведены к натурализации, т. е. не к приспособлению растений к совершенно чуждым условиям, а к переносу их в условия близкие к условиям их естественного обитания. Акклиматизация растений в руках природы, действующей на протяжении длинных периодов времени и очень медленным темпом, дает иные результаты, способствуя акклиматизации видов к условиям, удивительным образом отличающимся от тех, с каких они начали свое распространение. Таким образом, эта трудность акклиматизации создает очень существенные препятствия быстрому распространению растений, преодолеваемые на протяжении лишь очень продолжительных периодов времени.

К числу других причин, обусловливающих медленность распространения растений, относится целый ряд факторов, как-то: препятствия чисто физического характера, как, например, моря, реки, горы; изменение условий обитания — разница в почвах и климатических факторах различных местностей, распределение осадков и периодов засух в течение года, изменение температур, интенсивность света и пр.; экологические условия — приспособление растений к определенным условиям, обитание их в сообществах и связанность их с последними. Словом, чем более специализировано растение, тем больше оно встретит на своем пути препятствий к распространению. Отсюда можно сделать вывод, что процесс распространения растений при нормальных условиях является чрезвычайно медленным.

И если мы в некоторых случаях, в новых для данного вида местностях, наблюдаем быстрое его распространение, то объяснение этому, согласно Виллису, и он это доказывает рядом примеров, надо искать не в том, что данный вид попал из района со сложной флорой и сложными условиями обитания в местность с более примитивной флорой и более простыми условиями жизни, вследствие чего оказался более приспособленным в борьбе за существование, как это обычно принимается, а в тех изменениях которые вносит человек своей деятельностью. Человек нарушает естественные усло-

вия природы, освобождает территории, уничтожая естественные сообщества, и тем создает свободные площади, уничтожает конкуренцию и этим самым дает новым пришельцам возможность быстрого развития и распространения.

Ареал и возраст. Изучая флору Цейлона Виллис убедился в огромной разнице в размерах ареалов, занятых различными видами одного и того же рода, из которых одни являются эндемичными для острова, другие — нет. Это привело к заключению, что эндемичные виды занимают самые маленькие ареалы на острове, виды встречающиеся также и в Индии, на Цейлоне занимают большие ареалы и, наконец, самые большие ареалы на острове занимают виды еще более широкого распространения, встречающиеся и вне Индии.

Рис. 59. Ареал эндемичного для о. Цейлона рода Doona (сем. Dipterocarpaceae), 11 видов которого сконцентрированы на относительно небольшом пространстве. Наиболее молодые виды занимают наименьшие ареалы. (Willis. 1922).

При этом количество тех и других изменяется, постепенно нарастая или уменьшаясь в зависимости от размеров ареалов. Это очень наглядно можно иллюстрировать на флоре Новой Зеландии. Если взять протяжение ареалов видов ее флоры вдоль диаметра острова, то мы получаем следующую градацию. (См. таблицу.)

Обычные представления, что эндемичные виды являются или вымирающими, реликтами, или же возникли в результате приспособления к местным условиям, не в состоянии объяснить указанный факт постепенной градации в распределении как эндемичных, так и широко распространенных видов: одних в убывающем, других в увеличивающемся порядке. Для объяснения этой законности необходимо допущение какого-либо механического фактора и лучшим, и вместе с тем наиболее простым, будет допущение возраста в качестве такого фактора. Более старые виды, имеющие широкие ареалы распространения, достигли Новой Зеландии еще до отделения ее от Австралии и имели достаточно времени, чтобы далеко по ней распространиться и занять ареалы с большим протяжением. Вследствие

	Протяжение в Новой Зеландии (в милях)	Эндемики	Широко распространенные виды
1	881 — 1 080	112	201
2	641 — 880	120	77
3	401 — 640	184	53
4	161 — 400	190	38
5	1 — 160	296	30 (виды несомненно занесенные в течение последних лет)

этого понятно, что в зонах меньшего протяжения, мы найдем небольшое количество широко распространенных видов, которые бы этой зоной ограничивали свое распространение в Новой Зеландии. Наоборот, эндемичные виды, рассматриваемые Виллисом, как вновь возникающие и притом уже в более позднее время, после того как Новая Зеландия стала островом, с увеличением расстояния от места своего возникновения делаются все более и более редкими.

Теория ареала и возраста и возможность предсказания. На основе своей гипотезы Виллис считает возможным делать предсказания о происхождении данной флоры и ее распространении. Так, например, им было предсказано, и исследования это подтвердили, что острова, окружающие Новую Зеландию, будут иметь флору, состоящую из наиболее древних и наиболее распространенных видов в Новой Зеландии. И, действительно, было найдено, что виды, распространенные в Новой Зеландии в среднем на протяжении менее 300 миль, не достигли островов.

Этот факт объясняется на основании того закона, что если какой-либо вид проникнет в новую страну и даст начало новым (эндемичным) видам, то последние, если мы разделим эту страну на совершенно одинаковые зоны, будут занимать эти зоны в количестве возрастающем от внешнего края их распространения по направлению к центру, вблизи которого родоначальный вид проник в страну. Прилагая это допущение к Новой Зеландии, было установлено, что все роды ее флоры отвечают этому правилу. Так, например, если разделить Новую Зеландию вдоль ее оси с севера на юг на зоны, то мы для ниже-перечисленных родов получим следующую картину (см. таблицу).

Эта таблица свидетельствует о том, что центры распространения видов не одинаковы для всей флоры Новой Зеландии и что мы можем установить, по крайней мере, три таких центра: на севере, на юге и в центре острова. Из приведенных примеров род *Pittosporum* и *Metrosideros* имеют максимум видов — на севере, *Ranunculus* и *Veronica* — на юге, *Drimys* и *Coprosma* — в центре. Отсюда ясно, что происхождение Ново-Зеландских видов этих родов должно быть совершенно различное, и что флора Новой Зеландии представляет из себя результат переселения видов по меньшей

Роды	Зоны в милях									
	0 до 100	100 до 200	200 до 300	300 до 400	400 до 500	500 до 600	600 до 700	700 до 800	800 до 900	900 до 1000
Ranunculus	—	2	3	5	7	11	12	18	18	10
Drimys	2	2	2	2	2	3	3	2	1	1
Pittosporum	11	11	11	11	8	7	6	6	5	5
Colobanthus	—	—	—	—	—	2	3	3	4	2
Coprosma	12	12	15	16	17	18	18	16	15	12
Metrosideros	8	8	8	8	5	6	6	2	1	1
Ligusticum	—	1	1	1	2	7	8	9	7	6
Veronica	6	6	10	14	15	39	41	43	38	26
Utricularia	3	3	3	1	1	1	1	1	—	—
Pumelea	4	4	5	5	7	8	8	6	5	4

мере по трем направлениям, центры вторжения которых должны находиться на севере, юге и в центре острова. И действительно, — северная группа видов имеет родственное отношение к Индомалайской флоре, южная и центральная — к Австралийской.

Аналогичные предсказания были сделаны Виллисом для 90 других случаев, и каждый раз проверка их подтвердила правильность этих предсказаний, и в то же время, по мнению автора, доказала правильность его теории ареала и возраста.

Вместе с тем, если данный вид распространяется в стране в соответствии с возрастом, то, согласно теории Виллиса, виды, которые относятся к родам с большим количеством видов, обгонят в своем распространении роды с малым количеством видов. Это второе положение Виллиса, обозначаемое им «Size and space» — «величина и протяжение», формули-

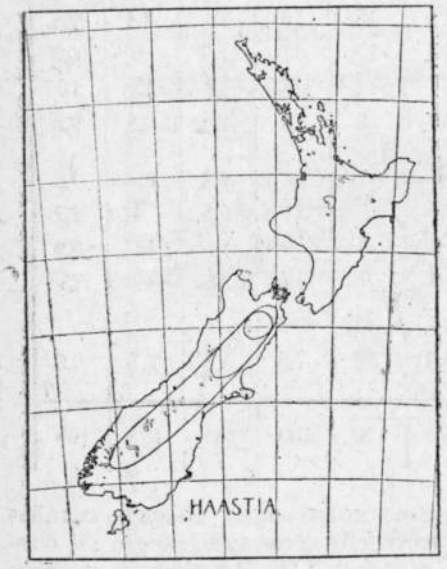


Рис. 60

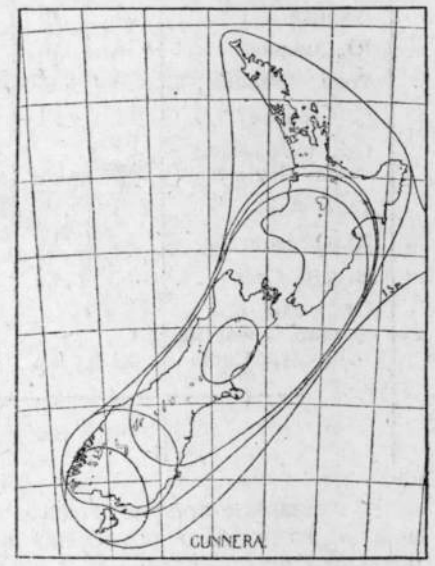


Рис. 61

Ареалы видов различного возраста (наиболее древние занимают наибольшие ареалы

Рис. 60. Ареалы видов рода Haastia (сем. Compositae)
Рис. 61. Ареалы видов рода Gunnera (сем. Halorrhagaceae) в Новой Зеландии.

руется следующим образом: «цикл связанных между собою крупных родов будет занимать большее пространство, чем группа мелких, т. к. первые имеют больший возраст, чем вторые». А отсюда уже должно вытекать и конечное следствие теории Виллиса, что монотипные роды, т. е. роды с одним лишь видом, а также эндемичные роды и виды являются новообразованиями, еще только начинающими свое развитие и только еще вступившими на путь своего географического распространения.

Монотипные роды. Из 12.571 известных родов — 4.835 или 38,6%, имеют лишь по одному виду. Родов с двумя видами уже 1.632, с тремя 921, и дальше количество родов с увеличивающимся числом видов, как например, род *Astragalus* с 1.600 видами, все уменьшается. При этом наибольший процент монотипных родов свойствен большим семействам. В небольших ареалах количество монотипных родов велико, дитипных — меньше, тритипных — еще меньше и т. д. В таком же крупном ареале, как охватывающий Старый и Новый Свет, мы имеем как раз обратное со-

отношение, причем только 66 монотипных родов встречается в Новом и Старом Свете.

Нижеследующая таблица показывает процент родов с тем или иным количеством видов в разных странах.

Страна	Количество видов в роде								
	1	2	3	4	5	10	50	75	125 сверх 125
Острова	21	14	11	8,9	7,8	3,6	—	—	—
Австралия	4,9	4,5	5	4,7	4,3	1,7	16	17	1,6
Африка	17	15	14	14	15	10	10	3,4	1,6
Ю. Америка . . .	18	16	13	12	13	11	7,3	6	0,5
Троп. Америка . .	2,9	5,7	9	11	11	17	14	13	10
С. Америка . . .	12	13	12	10	9	8	2,4	0,8	9,5
Сев. умер. часть Ст. Света . . .	8	8	8	7	7	7	7,3	6,3	1,6
Троп. Азия . . .	9	10	9	11	12	11	6,5	4	2,7
Палеотропики . .	0,7	2,9	5	6	6	9	14	13	5,9
Н. и С. Свет . . .	1,3	4,2	4,9	6	7	14	31	49	73
Отд. роды б. ч. с шир. ареалами в Стар. Свете .	5,1	6,6	9	9,3	7,8	7,6	5,8	2,7	2,5
	100%	100	100	100	100	100	100	100	100

Указанное арифметическое соотношение монотипных родов к остальным не может быть объяснено ни их реликтовым происхождением, ни специальным приспособлением к жизненным условиям. По Виллису, только объяснение, даваемое теорией ареала и возраста, как и в других, уже рассмотренных, случаях, может разъяснить это соотношение тем, что мы имеем здесь дело с молодыми, лишь еще начинающими свое распространение родами.

Эндемичные виды и роды. Эндемичные виды сосредоточены, главным образом, на островах, цепях гор, или в более или менее изолированных местностях, причем количество эндемичных видов увеличивается при переходе с севера на юг. Обычное представление, что эндемичные виды являются реликтами, правильно лишь в отношении немногих видов, составляющих — лишь 1% общего количества эндемичных видов. В большинстве же случаев предположение об их древнем возрасте является неправильным. Большая часть эндемичных видов представляет собою новые виды, отколовшиеся от какого-нибудь более старого вида; это видно из того, что ареалы этих видов не выходят за пределы ареала родоначального вида. Но если эндемичные виды в своей главной массе представляют собою лишь вновь начинающие свое развитие и распространение виды, то нет основания, чтобы то же самое не имело бы места и в отношении эндемичных родов. И действительно, вся та же законность в распространении, которую мы видели в отношении эндемичных видов, присуща и эндемичным родам, и здесь точно также мы должны прийти к выводу, что в их распространении механический фактор играл главную роль.

Виды и роды эндемичны лишь потому, что они или не имели еще времени для распространения, или же потому, что в этом им помешали препятствия физического или экологического характера.

Итак, резюмируя все вышесказанное, мы можем свести взгляды Виллиса к следующему основному положению: «возраст вида пропорционален его географическому ареалу». Если бы это положение могло бы иметь общее приложение, то оно упростило бы и разрешило бы многие проблемы ботанической географии.

Посмотрим же, каковы взгляды Виллиса на этот закон после критики, которой была встречена его книга.

Критика теории Виллиса.

Теория Виллиса была проверена прежде всего в приложении ее к фитопалеонтологии; под ее углом зрения была рассмотрена флора различных стран и распространение отдельных родов и видов.

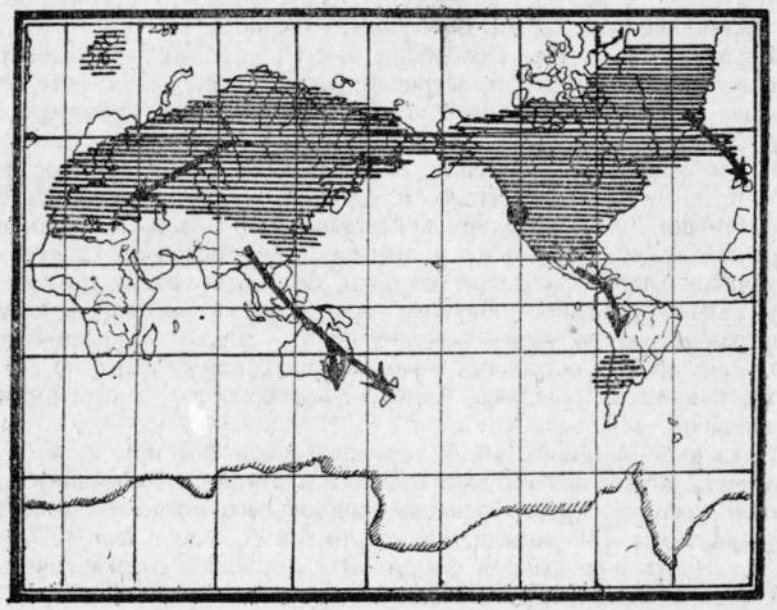


Рис. 62. Современное (черная точка) и прошлое (штриховка) распространение рода Sequoia. Стрелками показаны вероятные пути миграции. (Berry 1923).

Фитопалеонтология и теория ареала и возраста. С точки зрения фитопалеонтологии теория ареала и возраста была рассмотрена Берри (Berry 1917) и Рейдом (Reid). Первый из них пришел к заключению, что положение Виллиса — «чем старше вид, тем больше занимаемое им пространство», при рассмотрении распространения вида не только на основании его современного ареала, но и на основании его прежнего распространения, по найденным ископаемым остаткам, не всегда оказывается правильным. Вместе с тем широко-распространенные в настоящее время роды не обязательно являются более старыми, чем занимающие небольшой ареал, так как последние могут быть значительно старше первых.

Фитопалеонтологические данные приводят Берри к заключению, что затронутая Виллисом проблема далеко не так проста, как она ему представляется, и что необходимо допустить участие в определении характера

распространения видов еще ряда других факторов, многие из которых являются более могущественными, чем фактор времени.

К более благоприятным для Виллиса выводам приходит Рейд. Он считает, что наиболее трудным для согласования с теорией ареала и возраста фактом является вопрос об эндемиках. Изучение третичных флор показывает, что во многих случаях эндемичные виды являются потомками когда-то широко распространенных и процветавших рас. Эти данные, конечно, противоречат положению, что эндемичные виды, имеющие наименьшие ареалы, являются наиболее молодыми видами. Но в данном случае необходимо учесть то обстоятельство, что Виллис, не отрицая древности этих реликтовых видов, делает свои выводы из вычислений, основанных не на отдельных индивидуальных случаях, а не всей массе эндемичных видов. Согласно его данным реликтовые виды составляют лишь 1% всех эндемичных видов. Таким образом, теория ареала и возраста основывает свои выводы на 99% эндемичных видов, тогда как палеоботаника исходит из этого 1% видов. Вследствие этого палеоботанические выводы, как основанные на отдельных индивидуальных примерах, должны уступить место выводам, вытекающим из более обобщающего основания.

Флора Англии. Положение Виллиса, заключающееся в том, что виды общие материку и островам распространены на материке шире тех видов, которые на островах не встречаются, было проверено Гуппи (Guppy. 1925) на флоре района Корниша (Cornich) в Англии и остров Сцилли (Scilly). Он нашел, что растения, составляющие флору этих островов, находятся в таких же отношениях к флоре Корниша, как флора Цейлона к флоре Индии, или как флора прилегающих к Новой Зеландии островов к флоре последней. Но Гуппи, изучая флору островов Сцилли, пришел к заключению, что образующие ее виды, благодаря своему приспособлению к окружающим условиям, получили возможность расширить свой ареал, распространившись по всему земному шару. Эти исследования показали, что большие ареалы островных видов на материке зависят не столько от возраста, как от их приспособляемости, выносливости, способности к распространению.

Матьюс (Matthews. 1922) проверяет теорию Виллиса на основании изучения флоры полуострова Pertshire в Англии. Последний состоит из низменной части и горного района, занимающего почти $^2/_3$ его. Местная флора образована 738 видами, из которых 605 видов (или 82%) принадлежит к элементам умеренной флоры. Эти последние сосредоточены в низменной части полуострова и слабо представлены в горной. Такое распределение как-будто соответствует теории ареала и возраста, так как виды распространенные в низменной части являются обычными растениями в Британии, причем из 605 видов 502 вида являются видами широко распространенными.

Редкий элемент этой флоры, представленный остающимися 133 видами, растущими в горной части, состоит из видов арктическо-альпийского происхождения. Их изолированность, также как и ископаемые находки, свидетельствуют о том, что они являются остатками когда-то широко распространенной флоры. Разорванность их современного ареала создана влиянием ледникового периода и, следовательно, широко распространенная в настоящее время флора низменной части полуострова Pertshire состоит из более поздних пришельцев. Совпадение с законами распространения Виллиса является лишь кажущимся.

Флора Сев. Америки. На основе данных, полученных при изучении флоры некоторых районов Сев. Америки, Фернальд (Fernald. 1926) дает разбор ряда положений Виллиса. В восточной части области Сев. Америки, подвергшейся в плейстоцене оледенению, находится район, оставшийся непокрытым ледником. Этой местностью является пространство непосредственно окружающее залив св. Лаврентия. Здесь Фернальд изучал растительность полуострова Гаспе и острова Ньюфандленд, и вот на примере распространения этой растительности он рассматривает положение Виллиса, говорящее о том, что древняя флора имеет большой район распространения в противоположность молодой флоре, занимающей меньший район.

И полуостров Гаспе и Ньюфаундленд имеют высокие горные цепи, значительно возвышавшиеся над областью общего оледенения, вследствие чего эти горы являются единственным местом, где уцелела растительность доледникового периода. Но помимо этой древней флоры, здесь же имеется и более молодая растительность, двинувшаяся за отступавшим ледником на север и наводнившая и эти районы. Согласно рассматриваемому положению Виллиса, эта древняя растительность должна была бы занимать больший ареал, чем более молодая, распростанившаяся уже после периода оледенения. Между тем, первая занимает в среднем на полуострове 45 миль,

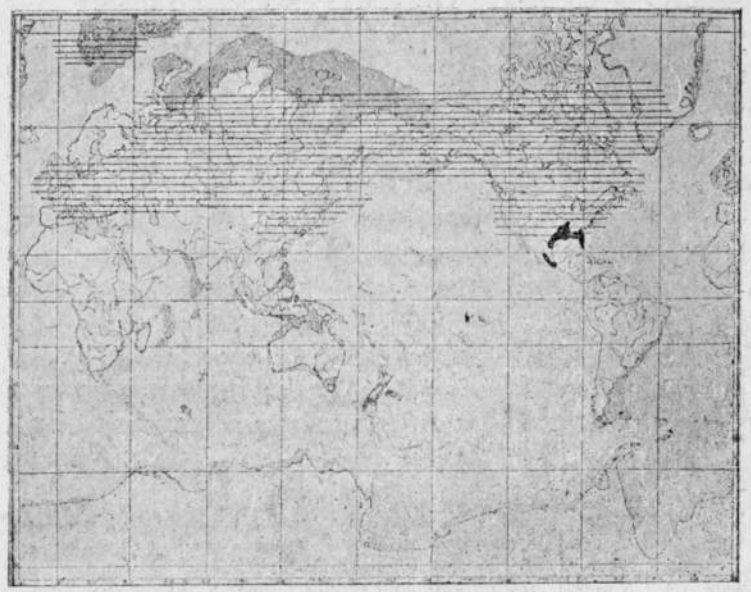


Рис. 63. Современное (черное) и прошлое (штриховка) распространение болотного кипариса Taxodium distichum. (Berry. 1923).

тогда как вторая — 72 мили. Для Ньюфаундленда мы имеем те же взаимоотношения с той разницей, что здесь древняя флора связана не только с неподвергавшимся оледенению районом, но еще кроме того с известковыми и магнезиальными скалами, к которым приурочены эти растения.

Таким образом, если при рассмотрении данной флоры мы примем во внимание геологическую историю этой области и ее экологические условия, то окажется, что рассматриваемое положение ареала и возраста приводит к диаметрально противоположным выводам.

Другое положение Виллиса, что эндемики являются молодыми видами, имеющими ограниченный район распространения, не находит себе полного подтверждения в изученной автором флоре. Последняя содержит 90 эндемиков, при чем близкие им виды произрастают на расстоянии 1500—3000 миль от них. Нельзя себе представить, чтобы эти эндемичные виды, несмотря на ограниченность занимаемого ими ареала, могли бы быть более молодыми видами, чем растительность, проникшая в Гаспе и Ньюфаундленд уже после плейстоценового оледенения. Несомненно, что мы

имеем здесь дело с видами очень глубокого возраста, эндемизм которых может быть объяснен лишь их изоляцией.

Точно также многие факты не согласуются и с третьим положением, что большие семейства и роды являются более древними и потому занимают большие пространства. Из многочисленных примеров, приводимых Фернальдом в опровержение этой законности, возьмем хотя бы род *Rubus,* достигший наибольшего развития в центральной и западной Европе, т. е. в области сделавшейся доступной для видов этого рода лишь после ледникового периода, точно также как и в подвергавшейся оледенению восточной части Сев. Америки. Совершенно аналогично этому боярышник — род *Crataegus* достиг феноменального развития в восточных штатах Сев. Америки и Южной Канаде, где он образовал множество видов в послеледниковое время. Отсюда можно сделать лишь один вывод, что древние

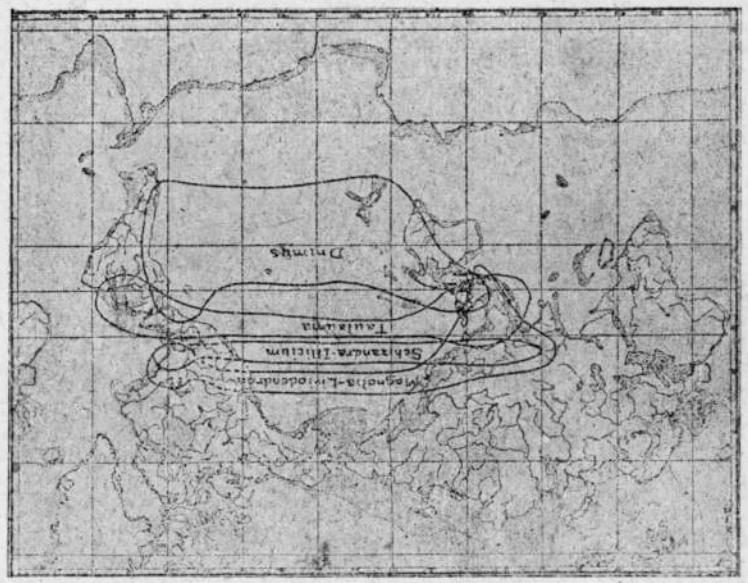


Рис. 64. Ареалы современного распространения родов семейства магнолиевых (Berry. 1923).

роды, попадая в благоприятные условия, могут образовывать целый цикл новых видов: явление, обусловливаемое не возрастом рода, а именно вот этими благоприятными для их развития условиями.

Наконец, чисто фактические данные Виллиса не всегда являются правильными: так он для умеренной части Сев. Америки насчитывает 400 эндемичных видов и во всех своих вычислениях исходит из этой цифры, между тем как по Синноту (Sinnot. 1917) этой части сев. Америки свойственно 400 эндимичных родов, а не видов.

Вывод автора сводится к тому, что теория Виллиса не имеет значения, так как окружающие условия не находятся в статическом состоянии, а постоянно изменяются, влияя на растения и их распространение.

Флора Южной Африки. На примерах распространения видов Южной Африки проверял теорию Виллиса Шонланд (Schonland. 1924). В числе других вопросов, затронутых им в своей работе, особый интерес представляет разбор одного из положений теории ареала и возраста, гласящего, что «виды и образовавшиеся из них новые формы распространяются центрифугально». Теоретически это может быть допущено, но фактически никогда не имеет места.

Если скажем вид A дает начало новым видам B, C, D и т. д., которые явятся местными эндемиками, то следовательно, чем дольше этот вид будет находиться на том же месте, тем больше согласно Виллису будет количество возникших новых видов. На основании таких эндемиков, и считая, что количество их будет наибольшим вблизи того места, где данный род впервые проник в страну, Виллис считает возможным открывать пути отдельных миграций. Между тем нет никакого основания считать, что эндемики не могут распространиться в направлении как раз обратном тому, по которому пришли его родичи, и занять больший ареал, если они лучше приспособлены к этим новым, для родоначального вида, условиям существования.

В Южной Африке имеется ряд родов различного происхождения с большим количеством эндемичных видов. Многие из последних являются чисто местными видами, но тем не менее ни один из этих родов не про-

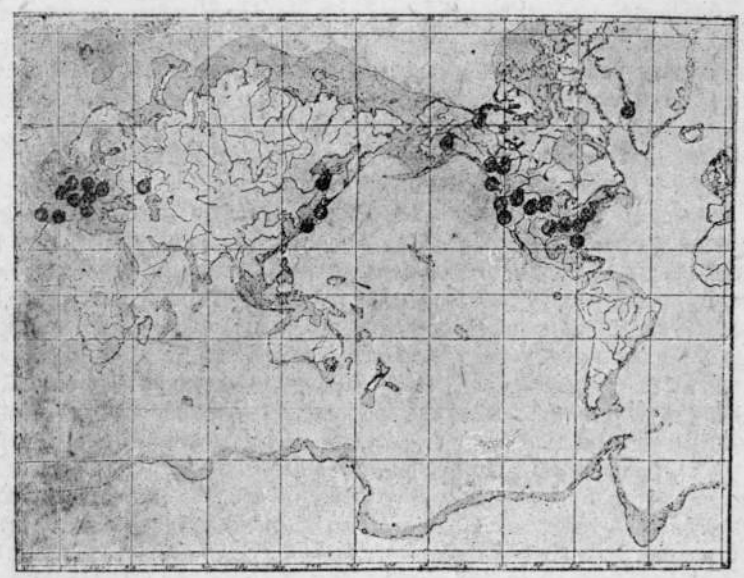


Рис. 65. Ископаемые местонахождения рода Magnolia. (Berry. 1923).

ник в страну в центре наибольшего скопления своих эндемиков. Это совершенно ясно видно на примере распространения рода *Erica,* понять которое теория Виллиса не может нам помочь даже в самой слабой степени. Род *Erica* и другие связанные с ним роды в полной мере соответствуют требованию Виллиса, что для того, чтобы получить удовлетворяющие выводы, необходимо для сравнения брать виды того же экологического типа и в количестве не менее 10. Все четыре подрода и большая часть сорока секций, на которые подразделяется род *Erica,* встречаются в преобладающем количестве к западу от Георгии в области зимних дождей.

Если мы будем рассматривать списки видов и близких родов, являющихся видами производными рода *Erica,* найденных в ареале Георгия — Книсна — Цитцикамма, и сравнивать их с такими же из окрестностей Порта Елизаветы, то на первый взгляд можно притти к заключению, что распространение в этом ареале подтверждает теорию Виллиса и показывает, что род впервые появился с юго-запада из Капской Колонии. Но если мы примем во внимание распространение всего семейства *Ericaceae,* и в частности самого рода *Erica,* то мы не можем не прийти к заключению, что

этот род возник в северном полушарии. Нет ни одного факта, который бы свидетельствовал о южном происхождении и, следовательно, путь миграции этого рода в Южную Африку должен лежать через горы тропической Африки.

Конечным выводом Шонланда является заключение, что теория Виллиса не может служить нам руководством для понимания современного и прошлого распространения растений. «Все, что мы почерпнули втечение последних лет из изучения эволюции растений, было наилучшим подтверждением правильности Дарвинской теории естественного отбора в борьбе за существование и мы не можем отказаться от естественного отбора, как созидающего фактора. Он является «рулем, которым управляется корабль», он определяет направление миграции растений, приводит их к местам, где они закрепляются, или же ведет их к уничтожению».

Влияние деятельности человека. Ридлей (Ridley, 1923) обращает внимание на недостаточную оценку влияния деятельности человека. Обычно растительность настолько густо заполняет занимаемую территорию, что для развития новых пришельцев не остается места и нет соответствующих условий для их развития. Это состояние равновесия продолжается до тех пор, пока какой-нибудь из крупных факторов его не нарушит. К числу таких факторов надо отнести изменение климата, изменение земной поверхности и изменения, вызываемые деятельностью человека. Этот последний фактор, проявившийся лишь с момента первой миграции народов, приобрел особенное значение втечение последнего тысячелетия, в особенности за последние 200 лет.

Влияние деятельности человека изучалось, главным образом, на растительности Европы, между тем как в странах Востока, значительно более населенных, и где цивилизация началась значительно раньше, чем в Европе, разрушающее влияние человека сказалось в значительно большей степени. Так, в Англии мы не знаем растения, разве кроме водяного ореха — *Trapa natans,* дающего хороший пищевой продукт, которое было бы уничтожено деятельностью человека. Между тем в Индии, Цейлоне и на Яве значительная часть древесной растительности была уничтожена две или даже четыре тысячи лет тому назад. Это обстоятельство дало во многих случаях возможность заносным видам укрепиться и широко распространиться на новой родине.

Нельзя с достоверностью сказать, что как раз все эти разнообразные широко распространенные виды очень древнего возраста, или что ареал занятый ими прежде всего зависит от возраста, как это должно следовать из взглядов Виллиса. Это несомненно не имеет места в отношении заносных растений, для многих из которых мы точно знаем год их появления в данном ареале. Быстрота их распространения зависит от ареала, условий произрастания и способности к распространению. Не отрицая правильности и важности многих данных Ридлея, нельзя все же не отметить, что Виллис, как мы это видели, в достаточной степени уделяет внимание разрушающей деятельности человека, как фактора, позволяющего видам проникать в новые территории, и что конечные выводы Ридлея, сводящиеся к тому, что «возраст имеет очень незначительное или не имеет никакого значения на размеры ареала растений», впадают в совершенно противоположную крайность.

Мы не будем дольше останавливаться на работах, в которых флора определенной страны рассматривалась бы в связи с теорией ареала и возраста. Их авторы, и в том числе Скоттсберг (Skottsberg, 1925), для флоры Жуан-Фернандеца и Гавайских островов, и Оливер (Oliver, 1925) для флоры Новой Зеландии, приходят к одному и тому же выводу, что теория Виллиса не может объяснить все особенности в распространении растений. Что во многих случаях она явно не совпадает с фактическим по-

ложением вещей и что возраст, хотя и является одним из факторов в распространении растений, но во всяком случае не единственным, что наравне с ним имеется еще ряд других, не менее важных факторов.

Рассмотрим еще работы, разбирающие распространение отдельных семейств или родов на основе теории Виллиса.

Распространение магнолиевых и теория ареала и возраста. Ареал семейства магнолиевых, согласно Гуду (Good, 1925), подразделяется на ареал в Новом Свете и ареал в Старом Свете. В обоих случаях большинство видов тесно сгруппированы и имеют материковое распространение, но и там, и тут имеется тенденция к распространению в направлении экватора и за него, приобретая тогда характер островного распространения. (Рис. 64).

Северо-американским видам соответствуют индо-китайские виды, центрально-американским — виды Малайского полуострова и Суматры, видам Вест-Индии — виды Малайского архипелага. Только два вида рода *Talauma* в Бразилии являются изолированными. Среди всех этих видов совершенно отсутствуют виды широкого распространения и нет среди них видов общих обоим полушариям. Можно с полным правом сказать, что все они являются эндемиками.

Климатические условия, при которых могут расти магнолиевые, очень ограничены, — им необходимо количество осадков не меньшее 1200 *mm* и годовая температура, не падающая ниже 10° С. Таким образом, хотя магнолиевые и распространены сейчас в очень ограниченном ареале, но этот последний является единственным, где они могут в данное время расти.

Историю магнолиевых можно представить себе следующим образом: магнолиевые должны были возникнуть в эпоху, предшествующую меловому периоду; во время последнего они получили широкое распространение. Этот ареал оставался, по всей вероятности, без значительных изменений в течение всего третичного периода. В конце плиоцена произошло сильное изменение климатических условий, сопровождавшееся сплошным понижением температуры и надвиганием льда в северном полушарии. Это климатическое изменение, которое было первым по своим размерам в жизни магнолиевых, да и всех покрытосемянных, произошло слишком быстро, чтобы вызвать приспособление магнолиевых к новым климатическим условиям и заставило их мигрировать в направлении юга. С последующим отступанием льда эта миграция была остановлена и даже, быть может, получила обратное направление. Под влиянием этой миграции магнолиевые заняли ареал, соответствующей по своим климатическим условиям их прежнему обширному ареалу. (Рис. 65).

Из сказанного следует, что современные виды магнолиевых не являются вымирающими реликтами, как это следовало бы из теории Виллиса, и что их современный ареал определился не возрастом, а направлением их миграции, вызванной изменением климатических условий.

Для данного случая очень существенной является оговорка, которую делает Виллис, заключающаяся в том, что его теория ареала и возраста может иметь место лишь до тех пор, пока условия остаются неизменными. Отсюда должно следовать, что эта теория не может быть применима к тем растениям, в распространении которых перемещение ледника сыграло роль. Иначе говоря, теория зависимости ареала от возраста не может быть применена к значительной части современной флоры северного полушария. Она может быть использована лишь при изучении ареалов тех видов, которые возникли в короткий промежуток времени, протекший со времени ледникового периода, или же при изучении тех редких растений, на распространение которых этот последний не оказал влияния.

Род Passerina и теория ареала и возраста. Одним из самых распространенных родов на Капском полуострове в южной Африке

является род *Passerina* из сем. *Thymeleaceae*. Интересным является то обстоятельство, что весь этот род эндемичен для Южной Африки и тесно связан с Капской флорой. Тодей (Thoday, 1925), изучивший распространение этого рода, обращает внимание на чрезвычайно интересную концентрацию групп его видов соответственно климатическим и почвенным условиям. Одна такая группа сосредоточена в районе зимних дождей и приурочена к песчаным почвам, другая растет в горах, уходящих далеко на север.

Изучение распространения и условий обитания всех видов рода *Passerina* показало, что они распространены в различных климатических зонах и в пределах каждой зоны в условиях различного обитания, что совершенно ясно демонстрирует физиологические особенности каждого из видов, отличающие его от других так же разко, как и морфологические признаки. Таким образом, здесь морфологическая и физиологическая дифференциация видов, обусловившая их возникновение, связана всецело с условиями обитания.

Помимо этого надо отметить, что в рассматриваемом роде нет ни одного вида, который был бы распространен во всем ареале, занимаемом родом. Поэтому, мы должны сделать из этого вывод, что родоначальные формы вымерли или сократили свой ареал под влиянием изменения климата и денудации или же, что эти формы были строго ограничены в своем распространении. Возникшие же впоследствии виды, приспособившись к различным условиям обитания, получили возможность более широкого распространения, и следовательно, физиологическая приспособляемость рода оказалась большей, чем у исходной формы.

Вековые изменения климата и конфигурации страны, обусловленные эрозией, видоизменили первоначальное распространение рода, переместивши центр его наибольшего развития. Есть основание предполагать, что климат Капской Земли был более влажным и что вслед за уменьшением количества осадков и повышением температурных условий последовало исчезновение на значительном пространстве лесов. Это обстоятельство должно было вызвать изменения в ареале видов *Passerina,* создав его разорванность, и так как изменение климата шло в направлении увеличения тепла и сухости, то надо рассматривать виды влаголюбивые или связанные в своем обитании с низкой температурой и влажностью горных вершин, как более древние.

Итак, следовательно, в данном случае ни непрерывность распространения, ни его ограниченность, ни та или иная группировка видов и занимаемые ими арелы не зависят от возраста, а определяются условиями обитания, т. ч. роль возраста усложнена здесь участием еще и ряда других факторов. А отсюда логически будет возможным сделать допущение, что распространение видов и образование эндемиков определяется не только их возрастом, а является, главным образом, результатом приспособления, как физиологического, так и экологического характера.

Количество этих не совпадений теории Виллиса с фактами можно было бы еще увеличить, но мы ими ограничимся и попытаемся лишь резюмировать все вышеизложенное. Основным недостатком книги Виллиса является недостаточно широкое охватывание затронутой им темы и недостаточное обоснование своих положений.

А между тем самый метод работ Виллиса, основанный на статистических данных, выводимых на основании изучения десяти связанных между собою видов, в применении к биологии организмов, вызывает большие сомнения. Как определена эта кабалистическая цифра — 10, из работ Виллиса не видно достаточно ясно. Поэтому, и все статистические данные, основанные на таких шатких предпосылках, в научных исследованиях, связанных с таким сложным явлением, как распространение живых орга-

низмов по земному шару, в исследованиях, где точность является необходимым условием, не могут иметь должной цены.

Работая в тропиках, с относительно однородными условиями климата и жизни растений, в зонах земного шара, где жизнь организмов не нарушалась резкими геологическими, и вызываемыми ими климатическими, изменениями, Виллис перенес свои выводы на распространение организмов в умеренных зонах, где надвигание ледника нарушило всякую правильность и спутало всякую законность в этом распространении — если она вообще существовала. Основная ошибка Виллиса заключается в недостаточной оценке геологической истории земли и тех климатических изменений, которые неразрывно с ней связаны.

Вторым существенным упущением Виллиса является недооценка физиологических и биологических особенностей растений, которыми определяется связанность их с определенными экологическими условиями. Наличие первых и многообразие вторых черезчур значительно, чтобы можно было бы их отбросить и совершенно исключить приспособление, как фактор обусловливающий распространение вида в том или ином ареале, сведя его к чисто механическому влиянию времени. Виллис много раз возвращается к своему излюбленному примеру широкого распространения *Coleus barbatus* по всем тропикам Азии и Африки и приуроченности *Coleus elongatus* к вершине горы Ритигала на Цейлоне, при наличии незначительных морфологических отличий одного от другого. Очень наивно было бы думать, а Виллис очевидно так думает, что все различие этих видов определяется теми внешними изменениями в строении чашечки, которые улавливаются нашим глазом. Как часто виды различаются нами лишь по их биологическим особенностям, по характеру их обитания, при полной невозможности дать им достаточно определенную морфологическую характеристику. Больше того, химизм таких растений часто совершенно различен, что улавливается нами лишь по той тонкости, с какой многие грибные паразиты поражают одни виды, оставляя совершенно нетронутыми тут же рядом растущие, морфологически с ними как будто сходные, другие виды, давая нам указание на более тонкий, нами на глаз не различаемый, полиморфизм.

Влияние паразитов, уничтожающих одни виды и оставляющих нетронутыми другие, хорошо известное нам из истории наших культурных растений и их селекции, может явиться чрезвычайно важным фактором в борьбе за существование, удаляя одни виды и расчищая место другим. Здесь паразитизм грибных организмов, совершенно аналогичен уничтожению человеком полезных для него растений, которое является таким же видом паразитизма, — и там, как и тут являющимся чрезвычайно важным фактором естественного отбора. Виллис отмечает наличие и того, и другого, но совершенно не учитывает их огромной важности.

Но даже если допустить, что вид на пути своего поступательного распространения не встретит ни одного препятствия, в виде гор, рек, морей, и пр., если он минует даже местные климатические и почвенные изменения, если он не подвергнется нападению и борьбе с другими организмами, то и тогда трудно себе представить, чтобы такой вид, достигший возможно максимального ареала, оставался в состоянии полной неизменяемости в течение неопределенно долгого времени. Не правильнее ли точка зрения Синнота, что такой вид, достигший распространения в большем ареале, не остается неизменным, а распадается на группу новых видов, создавая, таким образом, современный растительный мир.

Резкое разграничение эндемичных видов на современные, вновь возникшие и только начинающие свое распространение, и на реликтовые, являющиеся остатками прежней флоры земного шара, составляет одну из заслуг Виллиса. Но опять-таки здесь, сводя реликты просто к вымирающим видам, не учитывая всей сложности их современного ареала и тех

изменений в лике земли, которыми они обусловлены, и совершенно выбрасывая их из поля рассмотрения географического распространения растений, Виллис впадает в ошибку, являющуюся самым слабым и самым уязвимым местом его теории.

Закон распространения растений был формулирован Виллисом первоначально так: «Ареал вида зависит от его возраста». Если бы это было так, то закон не только для биогеографии, но и для вопросов филогенетического изучения, как это указывает Карни (Karny) являлся бы законом первостепенной важности.

Но в позднейших статьях, явившихся ответом на посыпавшуюся критику, Виллис формулирует этот закон уже совершенно иначе, с добавлением таких оговорок, которые совершенно видоизменяют его характер. В последней редакции он гласит уже так: «ареал вида, занятый в какой-либо данный момент, в какой-либо данной стране, какой-либо группой связанных между собою видов в количестве не менее 10, зависит, главным образом, до тех пор, конечно, пока условия будут постоянны, от возраста вида этой группы, но он может быть очень сильно изменен наличием преград ввиде моря, рек, гор, изменений климата от одной области до другой, с ней смежной, или другими экологическими преградами, а также деятельностью человека, и другими причинами».

Иначе говоря, «закон» перестал им быть — после всех этих оговорок от него, как и от теории Виллиса в целом, почти ничего не осталось.

Но если Виллис не создал теории и закона распространения растений, то тем не менее в его книге много глубоко продуманных и интересных мыслей, которые могут облегчить нам понимание распространения растений в последний, современный человеку период жизни земли. И несмотря на всю критику его работ, нельзя отнять у него крупной заслуги в том, что благодаря ему такой важный, но в значительной степени забытый фактор географического распространения организмов, каковым является возраст, включен опять в круг биогеографической работы.

ЛИТЕРАТУРА.

Andrews, J. The age and area hypothesis. Nature, CXI, 114, 115. 1923.

Arber, Agnes. On the law of age and area, in relation to the extinction of species. Ann. Bot. XXXIII, 211–213. 1919.

Bateson, W. Area of distribution as a measure of evolutionary age. Nature. CXI, 39—43. 1923.

Bentham, G. Note on the classification, history and geografical distribution of Compositae. Linn. Soc. Journ. Bot. XIII 1873.

Berry, Edward, W. A note on the age and area hypothesis. Science, XLVI, 539, 540. 1917.

Berry, Edward, W. Tree Ancestors. 1923.

Berry, Edward W. Age and area as viewed by the paleontologist. Am. Journ. Bot. XI, 547–557, No. 9. 1924.

Bodenheimer, S. Ueber die für das Verbreitungsgebiet einer Art bestimmenden Faktoren. Biolog. Centralblatt. B. 47, H. 1. pp. 25—44. 1927.

Calvert, Philip P. The geographical distribution of insects and the age and area hypothesis of Dr. J. C. Willis. Am. Nat. LVII, 218—229. 1923.

Chamberlain, J. C. Concerning the hollow curve of distribution. Am. Nat. LVIII, 350—374. 1925.

Clark, Hubert Lyman. Age and area and natural selection. Nature. CXI. 150. 1923.

Cunningham, J. T. Age and area and natural selection. Nature. CXI, 287. 1923.

Diels, L. Pflanzengeographie. Нем. изд. 1908 2 изд. 1929, русск. изд. 1916.

Fernald, M. Isolation and endemism in Northeastern America and their relation to the age and area hypothesis. Amer. Journ. of Bot. XI, No. 9, 558—572. 1924.

Fernald, M. The antiquity and dispersal of vascular plants. Quart. Rev. Biol. I. p. 212—245. 1926.

Gleason, H. A. Age and area from the viewpoint of phytogeography. Am. Journ. Bot. XI, 541—546. 1924.

Greenman, J. M. The age and area hypothesis with special reference to the flora of Tropical America. Am. Journ. Bot. XII, No. 3, 189—193. 1925.

Good, K D'O. The past and present distribution of the Magnoliaceae. Ann. of Bot. 39, No. 154, 409—430, 1925.

Guppy, H. The testimony of the endemic species of the Canary Islands in favour of the age and area theory of Dr. Willis. Ann. of Bot. XXXV, 513—521. 1921.

Guppy, H. A side issue of the Age and Area Hypotesis. Ann. of Bot. 39. No. 156, 805—809. 1925.

Heilborn, O. Chromosome numbers and dimensions, species formation and phylogeny in the genus Carex. Hereditas, 1924.

Holmes, S. Age and area in relation to extinction. Science, LXI, 67—77. 1925.

Hooker, J. D. Flora of New Zealand. 1853.

Jule, G. A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. Willis. Philosoph. Trans. Royal Soc. Lond. ser. B. 213. 1924.

Jule, G. Udney. A mathematical conception of evolution based on the theory of age, size and space (Abstract). Brit. Assoc. Adv. Sci. Rep. 19 th Meeting (Hull—1922), 399, 1923.

Karny, H. Die Methoden der phylogenetischen Forschung. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. IX, T. 3. H, 2.

Lyell, Ch. Principles of Geology, ad. 9. 1853.

Maillefer, A. Les courbes de Willis: Répartition des espèces dans les genres de différente étendue. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. B. 56. 1928.

Mattfeld. Refer. über Gleason H., Berry E., Fernald M., Sinnot E. Symposium Age and Area hypothesis. Zeitschr. f. Bot. XVII. 1925.

Matthews, J. The Distributions of Plants in Perthshire in Relation to Age and Area. Ann. of Bot. XXXVI, No. 143. 1922.

Newton, W. C. F. Age and area in biology. Nature, CXI, 48. 1923.

Oliver, W. R. Biogeographical relations of the New Zealand Region. The Journ. of the Linn. Soc. XLVII (Botan.) No. 313. 1925.

Pohle. Drabae asiaticae. Repert. sp. nov. Beih. B. XXXII. 1925.

Ridley, H. N. The Distribution of Plants. Ann. of Bot. CXLV. 1923.

Ridley, H. N. Endemic plants. Journ. Bot. LXIII, 182, 183. 1925

Schonland, S. On the theory of Age and Area. Ann. of Bot. 38 No 151. 1924.

Schroeter. Genetische Pflanzengeographie. Handwörterbuch d. Naturwiss. IV. 1913.

Schulz, A. Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte des Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit. 1894.

Sinnot, E. The „age and area" hypothesis and the problem of endemism. Ann. of Bot. XXXI. 1917.

Sinnot, E. Age and Area and the history of species. Amer. Journ. of Bot. XI. No. 9. 1924.

Sinnot, E. The „age and area" hypothesis of Willis. Science, XLVI, 457—459. 1917.

Skottsberg, C. Juan Fernandez and Hawaii. Bernice P. Bishop Museum Bull. 16. 1925.

Thoday, D. The geographical distribution and ecology of Passerina. Ann. of Bot. 39. No. 153. 1925.

Wettstein, R. Monographie d. Gatt. Euphrasia. 1896.

Willis, J. Age and Area. A study in geograph. distribution and origin of species. London. 1922.

Willis, J. Age and Area: reply to criticism, with forther evidence. Ann. of Bot. 37 No. 146. 1923.

Willis, J. The origin of species by large, rather than by gradual, change and by Guppy's method of Differentiation. Ann. of Bot. 37 No. 148. 1923.

Willis, J. Further evidence for age and area; its applicability to the ferns, etc. Ann. of Bot. XXXI, 335—349. 1917.

Willis, J. The inadequacy of the theory of natural selection as an explanation of the facts of geographical distribution and evolution (Abstract). Brit. Assoc. Adv. Sci. Rep. 19 th Meeting (Hull—1922). 399. 1923.

Willis, J. and Jule, G. Udney. Statistical studies in evolution. Nature. CIX, 274, 413. 1922.

Пачоский, И. Флористические и фитогеографические исследования Калмыцких степей. Зап. Киевск. Общ. Ест. XII. 1892.

ГЛАВА VI.

ЕСТЕСТВЕННЫЕ ФАКТОРЫ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ РАСТЕНИЙ.

При изучении географического распространения растений с первого же момента возникает вопрос носит ли оно массовый характер и совершается ли постепенно, шаг за шагом, завоевывая все новые и новые территории, до тех пор пока какая-нибудь преграда не положит предела такому распространению, или же продвижение вида может происходить скачкообразно, путем проникновения отдельных индивидуумов в более или менее отдаленные, изолированные от общего ареала местонахождения. В первом случае разъединенные ареалы должны явиться результатом вымирания вида в промежуточных территориях или изоляции самих территорий, вследствие геологических причин, и такие ареалы будут, следовательно, реликтовыми, во втором же случае их изоляция будет случайною причиной переноса растения или части его, например, семян на значительное расстояние от места произрастания материнского растения.

Мы знаем, что во избежание конкуренции растения обладают рядом приспособлений, дающих возможность их семенам прорастать на известном расстоянии от материнского растения, помимо того при содействии ряда естественных факторов, на которых мы сейчас остановимся, семена и плоды растений могут быть перенесены на некоторое расстояние от места своего возникновения. Здесь возникает новый вопрос, как велико расстояние, через которое можно допустить перенос семян растений с сохранением их способности к прорастанию. По этому поводу мы уже выше говорили, что существует предел такого расстояния, называемый Шрётером Disjunctionschwells — размер которого будет, конечно, не одинаков для различных видов.

Для того, чтобы притти к какому-нибудь выводу и дать ответ на сейчас поставленные вопросы, остановимся на рассмотрении присущей растению способности к распространению и тех естественных факторов, которые ей способствуют.

Биологические особенности и приспособления для распространения растений.

Распространение растений может происходить двояким путем: 1) при содействии разнообразных способов вегетативного размножения и 2) семенами, образовавшимися в результате полового процесса.

Остановимся сначала на приспособлениях растений для вегетативного размножения и посмотрим насколько оно может иметь значение в отношении расселения растений. Наиболее простым способом перемещения растений через посредство роста своих вегетативных частей является разрастание по радиусам грибницы некоторых грибов, сопровождающееся отмиранием ее центральной части, вследствие чего живая часть грибницы приобретает форму кольца, диаметр которого с каждым годом все увеличивается. Эта форма грибницы, находящейся под землей, хорошо выявляется благодаря кольцевому расположению плодовых тел, выступающих на поверхность земли.

Образование таких же колец, в народе известных под названием «ведьмины кольца», хотя и значительно реже можно наблюдать и у цветковых растений, разрастающихся при помощи подземных корневищ и побегов. Образование таких колец надземными органами — явление более редкое и известно лишь у грибов, лишайников и мхов.

Скорость нарастания колец зависит от вида гриба и условий обитания. Имеются наблюдения неподвижности колец в течение 40 лет. Средняя скорость нарастания *Hydnum suaveolens* — 23 *см* в год, *Marasmius oreades* — 12 *см*, *Psaliota arvensis* с молодости, когда рост идет скорее, нарастало на 50 *см.*, *Agaricus tabularis* на 12 *см.* в год. Возраст колец последнего вида в Калифорнии исчислен в 250 лет, а ряда отдельных мелких колец, образовавшихся от распада первоначального одного кольца — 600 лет. Кольцо *Calvatia cyathiformis* с ежегодным нарастанием в 24 см. имело более 400 лет возраста (Romsbottom. 1926).

Гораздо более распространено разрастание растений рядами, имеющее место у видов, снабженных горизонтально расположенными под землей корнями или подземными побегами, как корневища, клубни и пр. Из несомых ими почек выростают надземные побеги, расположение которых от центра растения с каждым годом, хотя и очень медленно, но все более и более увеличивается.

Аналогичное явление имеет место у растений, разрастающихся при помощи надземных протонемных нитей, столонов, плетей и ползучих стеблей. Продвижение растений таким способом может быть довольно быстрым. Хорошо известный пример последнего дает земляника *Fragaria vesca.* Она образует ежегодно значительное количество отводков, разрастанием которых первоначально занятая одним кустом площадь, под всеми образовавшимися из него растениями, увеличивается в несколько десятков раз.

Длина плетей и ползучих побегов весьма разнообразна в зависимости от вида растения, что видно из данных, собранных Кернером и приводимых в нижеследующей таблице:

Saxifraga aizoon	4 *см*
„ cunelfolia	6 „
„ geum	8 „
„ flagellaris	10 „
Ajuga reptans	20 „
Hieracium flagellare	30 „
Saxifraga sarmentosa	40 „
Geum reptans	50 „
Ranunculus reptans	60 „
Vinca herbacea	70 „
Fragaria indica	85 „
Potentilla anserina	110 „
Glechoma hederacea	126 „
Potentilla reptans	130 „
Rubus saxatilis	140 „
Fragaria vesca	150 „
Vinca major	200 „
Rubus radula	300 „
„ bifrons	650 „

Такой способ размножения может обеспечить растению лишь медленное и постепенное распространение, но имеются и такие способы вегетативного размножения, при которых части растения могут переноситься различными агентами на некоторое расстояние от материнского растения. Сюда относятся различные отводки, отделяющиеся от места своего образования и затем пассивно разносимые ветром, водой и животными. Сюда же относятся и споры низших растений. Помимо пассивного сопротивления здесь еще наблюдается и активное отбрасывание таких вегетативных частей от материнского растения. Эти способы распространения очень близки к аналогичному распространению семян и плодов цветковых растений, ввиду чего мы рассмотрим их попутно с последними.

Что касается растений, размножающихся при помощи семян, то они могут быть подразделены на две группы — автохоров или в переводе с греческого самораспространителей, т. е. растений не нуждающихся для

распространения семян в посторонних агентах, и аллохоров — нуждающихся в этих агентах. Нашей задачей в дальнейшем будет выяснить насколько распространение семян первыми и вторыми может представлять значение для расселения растений по земному шару.

Автохория — представляет собою приспособление, не дающее возможности растению отдалить в значительной степени семена от материнского растения. Вследствие этого такого рода распространение семян может быть целесообразно для растения только в том случае, когда исключена конкуренция с другими особями того же вида и вообще с остальной растительностью — это имеет место в местах с сильно разреженной, не сомнкутой растительностью, например, в пустынных местностях, на песках, солончаковых местах и др. или же при каких-либо особо благоприятных обстоятельствах.

Наиболее простой случай автохории можно наблюдать у тех растений, у которых семена просто под влиянием силы тяжести падают у самого материнского растения. Это происходит чрезвычайно редко, при чем наилучший пример такого распространения дают так называемые мангровые — биологическая группа видов различных растений, семена которых прорастают еще на самом материнском растении, а затем падая на землю под влиянием силы тяжести вонзаются в мягкий илистый грунт, в котором растут эти растения.

Другой пример автохории дают растения, отличающиеся так называемой геокарпией, т. е. способностью плодоножки оплодотворенной завязи врастать в землю, вследствие чего плод, а следовательно и семена, развиваются и прорастают в непосредственной близости к материнскому растению. К числу таких растений относится, например, всем известный земляной орех *Arahys hypogaea.*

На большее расстояние от материнского растения рассеиваются семена также автохорных растений, но обладающих приспособлениями для выбрасывания семян. Такое выбрасывание семян из плода происходит благодаря сильному напряжению, вызываемому тургором сока в тканях. При этом в одних случаях сок разрывает ткань, например, плодущих гиф у некоторых грибов, или, как например у т. наз. бешеного огурца — *Ecballium elaterium,* под влиянием внутреннего напряжения плод отрывается от плодоножки, при чем сок с семенами с силой выбрасывается через образовавшееся отверстие; точно также выбрасываются в первом случае споры соком из гиф.

В других случаях, вследствие разрыва плода, опять-таки под влиянием внутреннего давления и наличия особых приспособлений, семена выбрасываются из плода с значительной силой. Это можно наблюдать у растения, обязанного именно этой особенности своим названием «не тронь меня» — *Impatiens nolitangere,* плоды которого в зрелом состоянии при малейшем прикосновении разрываются, выбрасывая семена. Аналогичное выбрасывание семян происходит у некоторых растений при высыхании тканей их плодов. При этом в редких случаях происходит полный разрыв и распадение плода, сопровождающееся выбрасыванием на значительное расстояние семян. Известным примером такого рассеяния семян является растение из сем. молочаевых — *Hura crepitans.* Обычно же происходит лишь разрыв плода, сопровождающийся выбрасыванием семян, вызываемым скручиванием или отгибанием частей плода. Такого рода плоды имеются у бобовых (стрючки, бобы), у самшита — *Buxus sempervirens,* фиалки, у гераниевых и др.

Наконец, к последнему типу самостоятельного — автохорного распространения семян относятся растения, плоды которых имеют устройство, позволяющее им благодаря наличию гигроскопических волосков и щетинок и изменению длины последних в зависимости от условий влажности, перемещаться по почве как бы ползком. Сюда относятся плоды злаков, перемещающиеся благодаря движениям ости, плоды некоторых сложноцветных, снабженные летучкой и др.

Каковы же те расстояния, на которые плоды и семена могут, благодаря таким самостоятельным движениям, отдалиться от материнского растения. Некоторые наблюдения в этом отношении мы имеем. Так, имеются данные, что *Hura crepitans* выбрасывает свои семена при разрыве плодов на 14 м, *Dorstenia contrayerva* — растение из сем. *Moraceae,* обитающее в тропической Америке, выбрасывает свои семена на 3 — 4 м. Семена обыкновенной Иван-да-Марьи — *Viola tricolor* разбрасываются на расстояние от 2 до 4¾ м.; у других видов рода *Viola* по исследованиям Гросса (L. Gross.) эти расстояния следующие: *V. canina* — 2.68 — 4,72 м., *V. elatior* — 1.76 — 4.65 м., *V. silvestris* 0.20 — 3.75 м., *V. Riviniana* 1.83 — 4.63 м., *V. rupestris* 0.70 — 3.80 м., *V. Riviniana x stagnina* 2.15 — 4.23 м.

Растение из сем. *Portulacaceae* — *Montia fontana* выбрасывает семена дугою на высоту 60 см., после чего они падают в расстоянии 2 м. от материнского растения (Ulbrich, 1928).

Эти расстояния, как установил Кернер, находятся в зависимости от тяжести самого семени, что явствует из нижеприводимой таблицы:

Название растений	Форма семян	Длина в *мм*	Ширина в *мм*	Вес в *гр*	Расстояние падения в *м*
Cardamine impatiens .	Эллипсоидные	1,5	0,7	0,005	0,9
Geranium columbinum.	Шаровидные	2,0	2,0	0,004	1,5
„ palustre . .	Ребристые	3,0	1,5	0,005	2,5
Lupinus digitatus . . .	Бисквитовидные	7,0	7,0	0,08	7
Acanthus mollis . . .	Бобовидные	14,0	10,0	0,4	9,5
Hura crepitans	Дисковидные	20,0	17,0	0,7	14
Bauhinia purpurea . .	„	30,0	18,0	2,5	15

Таким образом, при самостоятельном рассеивании семян последние, по имеющимся наблюдениям, отбрасываются от материнского растения на расстояние примерно от 1 до 15 метров, что с несомненностью говорит за то, что такие растения самостоятельно могут распространяться лишь постепенно и разрывы в их ареалах никак не могут быть объяснены на основании данных их естественного распространения.

Перейдем теперь к другой группе растений, т. наз. аллохоров, т. е. к таким, плоды которых имеют приспособления, облегчающие их пассивное распространение при содействии посторонних агентов. Приспособления эти черезчур многочисленны и общеизвестны, чтобы на них особенно детально останавливаться, поэтому мы наметим лишь основные моменты в этих приспособлениях.

Приспособления для распространения ветром сводятся или к незначительной величине и весу семян, делающих их легко переносимыми ветром, или наличию особых летательных приспособлений, образующихся путем разрастания покровных тканей. Семена, переносимые ветром, без всяких к тому приспособлений, отличаются чрезвычайно малыми размерами и легкостью. Последнее достигается недоразвитием питательной ткани и интегументов, вследствие чего зародыши в таких семенах не снабжены питательным материалом, достаточным для длительного развития зародыша. Вследствие этого понятно, что такие, исключительно мелкие семена свойственны, главным образом, паразитам и сапрофитам, отличающимися, вообще чрезвычайно боль-

шим числом семян, образующихся в их плодах. Это достигается в свою очередь благодаря чрезвычайно малому их размеру: так, по К е р н е р у, семена заразихи—*Orobanche ionantha* весят всего 0,000001 *г*, *Monotropa hypophitys*— 0,000003 *г*, грушанки — *Pirola uniflora* — 0,000004 *г*. Такими же небольшими размерами характеризуются семена и орхидей, так, например, семена *Stanhopea oculata* весят 0,000003 *г*, *Gymnadenia conopea* — 0,000008 *г*, *Goodyera repens* — 0,000002 *г*. К незначительности величины и веса таких

Название растения	Вес семени в миллиграммах
Cephalanthera pallens	0,002
Pirola uniflora	0,004
Gymnadenia conopea	0,008
Orobanche ionantha	0,01
Gentiana nivalis	0,015
Sempervivum acuminata	0,02
Rhododendron ferrugineum	0,025 (0,02)
Parnassia palustris	0,03
Sedum maximum	0,04
Erigeron canadensis	0,05
Hypericum mont.	0,07
Spiraea aruncus	0,08
Veronica aphylla	0,1
Heliosp. quadrif.	0,12
Campanula thyrs.	0,13
Draba incana	0,16
Erigeron alpinum	0,19
Achillea nana	0,20
Arabis coerulea	0,24
Primula auricula	0,26
Draba aizoides	0,29
Erica carnea	0,3
Ranunculus glacialis	0,35
Potentilla grandiflora	0,40
Gentiana purpurea	0,48
Sibbaldia procumbens	0,50
Silene acaulis.	0,54
Crepis aurea (без летучки)	0,65
Gypsophyla repens	0,67
Silene valesia	0,70
Alsine liniflora	0,81
Aster alpinus	0,86
Silene venosa	0,92
Ligusticum simplex	1,02

семян присовокупляется еще ряд приспособлений в виде различных неровностей и выступов ткани поверхности семян, пузыревидных вздутий и пр., еще больше содействующих переносу их ветром.

У других семейств имеются также относительно мелкие семена, например, у мака, но, по сравнению с предыдущими, размеры их очень велики, чем объясняется способность их к переносу ветром лишь на более или менее незначительные расстояния. Так, У л ь б р и х (Ulbrich 1928) наблюдал перенос семян *Papaver somniferum* в своем саду примерно на растение 15—16 *м*.

В вышеприведенной таблице дается средний вес семян различных видов растений по данным К е р н е р а, К р о н ф е л ь д а, Г а р ц а и Ф о г л е р а.

К числу приспособлений для переноса ветром относятся различные пузыревидные разрастания, например, плодов у пузырника *Colutea arborescens*, у многих астрагалов, физалиса и др., служащие семенам как бы воздушным шаром, переносящим их при помощи ветра на значительное расстояние. Аналогичные пузыревидные образования, как это только что указано, образуются и непосредственно у самих семян, например, у орхидей. Другим типом приспособлений для тех же целей является наличие у плодов или семян различного типа летательных образований, в виде крыльев в высшей степени разнообразного устройства, различных волосковидных образований, покрывающих или всю поверхность плода или семени, как например, у хлопка, или же образующих как бы венчик или зонтик, служащий настоящим парашютом (сюда относятся всем известные летучки сложноцветных), единичных нитевидных волосков, превышающих размеры самого семени во много раз, так например, семя эпифитного тропического растения из сем. *Gesneriaceae* — *Aeschynanthes grandiflorus*, имеющее около 1 мм. длины, несет три многоклетчатых волоска, достигающих 20 мм. длины каждый. Наконец, последним, сюда относящимся типом, являются различные перистые образования как, например, это имеет место у клематиса, сумаха и др.

К числу приспособлений для распространения семян при помощи ветра относятся и такие, когда отрываются отдельные части растения или растение целиком вырывается ветром из почвы и, благодаря легкости, уносится от места своего произрастания. К последней категории относятся широко распространенные в наших степях т. наз. «перекати-поле».

Обратимся теперь к приспособлениям для распространения плодов и семян в о д о й. Эти приспособления имеют значение и развиты главным образом, как это в полне понятно, у растений, живущих в воде или по побережьям морей, рек и других водоемов, прорастание семян которых связано с водой. Особенности этих приспособлений имеют целью удовлетворить две основные задачи: 1) поддержание плодов или семян в плавающем состоянии и 2) предохранение семян от проникновения в них воды; последнее имеет особое значение для растений, произрастающих вдоль побережья морей, распространение семян которых связано с морскими течениями, вследствие чего проникновение соли внутрь покровов семени привело бы к гибели зародыша.

Первым из этих приспособлений является особая ткань, плавательная способность которой осуществляется наличием или воздухоносных межклеточных пространств, или мертвых клеток, заполненных воздухом, или внутренних воздухоносных полостей, функционирующих в качестве плавательных пузырей.

Что касается предохранения плодов и семян от повреждения и проникновения в них воды, то это осуществляется образованием воскового налета, предохраняющего их от смачивания, развитием мощной покровной ткани — кутикулы или пробковой ткани, не пропускающей воду, образованием прочных склеренхимных тканей, одевающих плод как бы панцырем, наконец, наличием всевозможных сосочковидных или волосковидных образований на

поверхностной ткани, а также всевозможных углублений и неровностей, промежутки между которыми заполнены воздухом, что также обеспечивает предохранение от смачивания водой.

Третью наиболее разнообразную и многочисленную группу приспособлений образуют такие, которые способствуют распространению плодов и семян животными. При этом мы можем здесь, следуя Сернандеру, различать три способа распространения: эндозоическое, когда семена с съедаемыми плодами попадают в кишечник животного и затем выбрасываются с экскрементами, эпизоическое — когда плоды и семена переносятся животными, прикрепляясь к их шерсти, перьям и пр., и, наконец, синзоическое, когда плоды и семена умышленно собираются и переносятся животными.

Приспособления, способствующие эндозоическому распространению семян, сводится прежде всего к образованию различного типа мясистых, большею частью сладких плодов. Распространителями семян этого типа плодов являются, главным образом, птицы и млекопитающие. Относительно первых имеются многочисленные данные, начиная с Теофраста, Плиния и Вергилия, подтверждающие их участие в переносе семян; относительно вторых таких данных меньше. Вследствие этого имеет значительный интерес недавно опубликованная работа Бурта (Burtt 1929) о семенах, найденных им в Вост. Африке в провинции Танганайка в экскрементах крупных млекопитающих, как слон, жираффа, гиппопотам, лось и др. Всего им приводятся семена 28 различных видов, в том числе даже таких ядовитых растений как стрихнина — *Srychnos heterodoxa* и *Renschic*. Из этих 28 видов семян к моменту написания им статьи только три вида проросли.

Вторую группу плодов, точно так же распространяемую эндозоически, образуют плоды с сухими околоплодниками. Здесь, как и в предыдущем случае преимущественно птицы, реже млекопитающие, способствуют переносу этих плодов. Как установлено Гохреутинером (Hochreutiner 1899) плоды и семена водяных растений, относящиеся к этому же типу, разносятся рыбами, проходя без повреждений через их пищевой канал и сохраняя способность прорастания.

Синзоическое распространение плодов и семян обусловливается, как и при эндозоическом распространении, употреблением их животными в качестве пищи, но в то время как при последнем плоды и семена употребляются в пищу сейчас же по нахождении, при синзоическом они собираются и складываются в запас. Вполне понятно, что для этой цели могут быть употреблены лишь плоды и семена, имеющие твердые околоплодники и оболочки. К числу таких плодов относятся в первую очередь всевозможные виды орехов, семянок и пр. Установлены и общеизвестны многочисленные случаи заготовок таких запасов плодов и семян в запас на неблагоприятное время года птицами и млекопитающими.

Особый интерес и особое значение имеет распространение семян муравьями, как это было обстоятельно доказано Сернандером (Sernander 1906) в его монографии об европейских мирмекохорах и рядом других исследований, вызванных к жизни этой монографией.

Приспособления плодов и семян к распространению их муравьями выражаются в большинстве случаев в образовании особых придаточных тканей различного морфологического строения, клетки которых богаты содержанием жиров. При этом часть мирмекохорных растений имеет приспособления для распространения их плодов и семян исключительно муравьями, другие же имеют приспособления одновременно для распространения их и другими способами.

Перейдем теперь к третьему и последнему — эпизоическому типу приспособления плодов и семян для распространения их при помощи животных. Этот последний, как уже указано, заключается в переносе плодов и семян

на поверхности тела животных и при посредстве других случайных факторов, благодаря особенностям строения плодов и семян, дающих им возможность прикрепляться к животным или предметам, приходящим с ними в соприкосновение. Эти приспособления чрезвычайно разнообразны, но могут быть сведены к двум категориям. К первой из них можно отнести плоды и семена, которые на своей поверхности выделяют клейкие вещества, благодаря которым они приклеиваются к шерсти, перьям или ногам животных. Это же может достигаться благодаря наличию способности поверхностной ткани некоторых плодов и семян ослизняться и покрываться благодаря этому клейким слоем слизи.

Второй категорией приспособлений являются всевозможные крючковидные образования на поверхности, главным образом, плодов, редко семян. Эти образования могут представлять собою видоизмененные волоски, или же, чаще, они возникают из более глубоких слоев поверхностных тканей.

Элизоические плоды и семена распространяются, главным образом, млекопитающими, затем птицами, а также и другими животными, как, например, улитки, значение которых впрочем ничтожно. Главным же распространителем плодов и семян является человек, разносящий их вместе со своими товарами, сырьем и пр. по всему земному шару.

Указанным многообразием приспособлений растения обеспечивают распространение своих семян по земному шару при содействии ряда факторов, на которых мы сейчас и остановимся.

Ветер как фактор географического распространения растений.

Движения атмосферы, вызываемые различными воздушными течениями, а в особенности более сильные движения — ветры, способствуют без всякого сомнения распространению спор и семян на значительные расстояния от места их образования.

Первые могут иметь значение, естественно, для перемещения лишь очень легких предметов, которые именно благодаря этой легкости держаться в воздухе, как бы в подвешенном состоянии, и перемещаются в стороны, а также вверх и вниз при малейших его колебаниях.

Для распространения споровых растений, споры которых чрезвычайно легки, даже незначительные воздушные течения могут играть большую роль. Фальк (R. Falck, 1927), изучавший распространение спор у грибов, установил, что споры базидиальных, а также в особенности у сумчатых грибов, вследствие тургора клеточного сока в момент созревания, с силой выбрасываются из сумки. Даже при очень неподвижном состоянии атмосферы эти споры уносятся в высоту благодаря течениям воздуха, вызываемым температурными условиями. В дальнейшем ветер и, вообще, более сильные горизонтальные движения атмосферы способствуют переносу их на значительные расстояния.

Сотрудниками Департамента Земледелия Соединенных Штатов Америки (Stakman, 1923) были произведены при помощи аэроплана очень интересные наблюдения нахождения спор в верхних горизонтах атмосферы. Споры улавливались на обыкновенные, предметные микроскопические стекла, смазанные на одной своей поверхности вазелином. Последние выставлялись на определенный промежуток времени, после чего их прятали в коробки до исследования, происходившего уже в лаборатории.

Полеты совершались в Техасе в 1921 г. в различные месяца лета, при чем удалось установить, что до 11.000 футов высоты в воздухе содержится значительное количество спор и пыльцевых зерен (до 10 на предметном стекле, выставлявшемся на 5 минут), тогда как выше — наблюдения производились до высоты 16.000 футов—их оказалось на предметном стекле не более 1-2 при экспозиции в 10 минут. Ниже же на высоте 1000 футов их

насчитывали до 450. Для цветковых растений этого рода движения атмосферы не могут иметь такого значения, так как их семена, даже самые мелкие, чересчур тяжелы, чтобы держаться в подвешенном состоянии. Для их распространения нужны более сильные воздушные движения, при чем понятно, конечно, расстояние перемещения семени от места его возникновения при помощи ветра будет зависеть от силы последнего, размера, веса и наличия приспособлений к полету семян [1]).

О значении, какое может иметь ветер, как фактор географического распространения цветковых растений, говорят многочисленные наблюдения переноса им не только семян, но и мелких животных, и других предметов на значительное расстояние. На основании сводки литературных данных, сделанной Бегино (Beguinot,[2]) 1912), мы можем привести в подтверждение этого ряд примеров. Так, известен занос пыли в Италию и другие страны европейского побережья Средиземного моря сильными ветрами — сирокко из Сахары и пустынь Либии и Арабии. В такой пыли, занесенной в Сицилию сирокко, Сильвестри (Silvestri) нашел диатомеи и другие микроскопические водоросли, инфузории и различные органические частицы, как-то: растительные волоски, пыльцу и пр. В такой же пыли, принесенной ветром в Рим в 1901 г., были кусочки сплавленной массы, которые по величине достигали 320—523 микронов и весили в среднем 0,0416 г. Лорте (Lortet) констатировал занос ветрами в Лион частиц ископаемых рачков из рода Cupridina, происходящих из Сахары длиною в $^1/_{10}$ мм. Дождь из известковых камней диаметром в 25—35 мм, наблюдавшийся во Франции в департаменте de l'Aube, описал Мёние (Meunier).

О переносе в 1870 г. кристаллов поваренной соли весом в 0,3 — 0,76 *г.* в Сен-Готард, предположительно также из Сахары, отстоящей на 1000 км, или с морского побережья, ближайшие пункты которого Венеция и Генуя лежат в расстоянии 250—300 км от С. Готарда, сообщает Фоглер (Vogler, 1901). Наконец, Ролье (Rollier) опубликовал случай заноса из Южной Франции или Испании в Швейцарию (кантон de Vaud) в 1901 г. кусочков кварца величиной с горох или мелкий срешек. Известны случаи заноса с ветром и дождем мелких рыб, моллюсков и насекомых.

Обращаясь теперь к наблюдениям переноса ветром на значительные расстояния частей растений, мы сейчас увидим, что в них также нет недостатка. Так, Визиани (Visiani) описывает перенос ветром в Мессопотамию в большом количестве лишайника-манны (*Lecanora esculenta*). Кольдвег (Koldweg) видел листья бл. Гренландии в 15 *км* от берега; Свердруп (Sverdrup) нашел листья злаков на полярных льдах на большом расстоянии от земли; Фоглер (Vogler l. c.) сообщает несколько случаев заноса листьев в верхние зоны Швейцарских Альп, лежащие значительно выше границы лесов; так листья бука были найдены на высоте 2490 *м н.* у. м., на 10 *км.* выше ближайшего местообитания бука, на высоте 2585 м. были найдены листья *Alnus viridis, Sorbus aria* и ивы и др. Бовер (Beauverd) наблюдал в Альпах на франко-швейцарской границе на вершинах Cornettes de Bise, на высоте 2439 м. на снегу сухие листья бука и плод клена, ближайшее местонахождение которых находилось в расстоянии 4 *км* и на 1000 *м* ниже. Мирбел (Mirbel) сообщает о заносе в Испанию семян растений, произрастающих на северном побережье Африки; Уолес (Wallace) пишет о семенах какого-то неизвестного вида *Salix*, принесенных ветром в большом количестве в Шанхай; Варминг (Warming) наблюдал на восточном берегу Ютландии отцветщие цветы с заключенными в них плодами видов *Calluna* и *Erica,* занесенные ветром из Швеции, отстоящей не менее чем на 16 миль.

[1]) По вычислениям Шмидта (Schmidt W. 1918) распространение воздушными теченими спор могло бы быть безграничным и во всяком случае превышать окружность земного шара, если бы в атмосфере не происходило процессов конденсирования влаги в мельчайшие капли. Это конденсирование и происходит обычно вокруг пылинок, спор и пр., подвешенных в воздухе, вследствие чего последние очень быстро падают на землю.

[2]) См. у него сводку литературы.

О значении ветра в распространении альпийской растительности пишет Фоглер (l. c.) в специальной статье, посвященной этому вопросу. Путем статистического изучения флоры Швейцарии, он показал, что среди чисто альпийских видов имеется 59,5%, приспособленных к распространению плодов и семян ветром, тогда как у не-альпийских видов их 37,9%. Второе интересное заключение, которое позволили сделать эти данные, сводится к тому, что в Альпах по мере поднятия над уровнем моря процент видов, имеющих приспособления семян и плодов для распространения их животными, постепенно уменьшается, между тем как процент ветрораспространяемых увеличивается.

Этих данных нам уже вполне достаточно, чтобы не сомневаться, что распространение семян и плодов ветром имеет место и что сильными ветрами они могут переноситься на значительные расстояния от места своего образования. Это заключение в достаточной степени бесспорно и оспариваться никем не может. Другой вопрос — это насколько такие семена имеют возможность укореняться и размножаться в новых условиях, а также каково протяжение тех расстояний, на которые семена могут переноситься ветром, и то значение, которое может иметь ветер, как фактор скачкообразного распространения растений на большие расстояния. К сожалению, мы имеем чрезвычайно мало вполне конкретных данных о переносе ветром семян и плодов, а приблизительным данным или косвенным доказательствам можно всегда противопоставить им противоречащие факты. Этим обстоятельством и объясняется та разноголосица, которая существует в отношении оценки значения ветра на перенос семян на большие расстояния.

Одним из авторов, признающим за ветром такое значение и считающим, что разъединенные ареалы могут возникать благодаря переносу семян ветром, является Фоглер, который в своей уже упомянутой работе привел 12 конкретных фактов такого распространения. Среди них имеются данные о переносе семян через горные вершины, превышающие 2000 м. высоты. Максимальное горизонтальное расстояние переноса семян, которое мы находим в этих примерах являются 25 *км* для *Cadamine resedifolia,* затем идет 9 *км* для *Galeopsis speciosa,* 3 *км* для *Serratula rhaponticum* и *Arabis turrita.*

Несмотря на все значение, придаваемое Фоглером ветру в отношении распространения растений, мы в его конечных выводах находим для этого мало оснований. Один из пунктов его заключительного вывода гласит (l. c. p. 95): перенос семян на большие расстояния, даже на сотни километров возможен, но фактически имеет в отношении распространения растений лишь очень ограниченную роль. Большее значение имеет перенос на 3 — 40 *км,* а также перенос даже через высокие горные хребты.

Таким образом, работа Фоглера, как это и сам он указывает, показала с несомненностью на значение ветра как фактора постепенного распространения растений и в особенности в отношении заселения территорий и участков с еще незанятыми другой растительностью почвами, недоступных скал и расщелин. Для доказательства же скачкообразного расселения растений, для понимания разъединенных большими пространствами ареалов она ничего не прибавила, так как те изолированные местонахождения, о которых он говорит, или расположены в относительно небольшом расстоянии, или явно свидетельствуют о своем случайном характере, или же не превышают тех пропусков в сплошном распространении вида, которые вполне объясняются топографией его ареала.

Противопоставим теперь этой группе исследователей взгляды авторов о незначительности роли ветра на распространение семян на большие расстояния. Де Кандолль в своей географии растений указывал, что ветер

является наиболее обычным фактором распространения растений путем переноса их семян в пределах страны их обитания. Во многих случаях семена попадают в места, где их прорастание и дальнейшее развитие невозможно, вследствие чего они обречены на гибель, но бывают и случаи, когда, вследствие вдруг изменившихся условий, такие накопившиеся быть может в течение ряда лет и лежавшие без движения семена вдруг получают возможность развития. Такие случаи имеют место, например, при вырубке леса, когда можно наблюдать неожиданное развитие ряда видов, которые не могли раньше произрастать в этом лесу, но семена которых ежегодно заносились в лес и частично уцелели, и сохранили свою способность прорастания. В горных местностях ветер переносит семена через холмы и горные перевалы, поднимает на значительные высоты, откуда они затем падают в небольшом расстоянии; так, по данным Гумбольдта, Буссенго (Boussingault) видел как семена были подняты ветром на высоту 5400 м, откуда они затем падали по соседству от прежнего своего места.

Но несмотря на наличие и несомненность таких фактов, Де Кандолль сомневается в переносе ветром семян на большие расстояния: он никогда не слышал о наблюдениях переноса семян западными ветрами из Англии во Францию, или из Ирландии в Англию, никогда не был констатирован перенос семян из Африки в Сардинию, из Сардинии в Корсику, из Корсики на побережье Генуи или Ниццы, несмотря на силу дующих здесь южных ветров. Он ссылается при этом также и на авторов, занимавшихся вопросом распространения растений как Гуссоне, Годрон, Ляйелль, а также на опросы моряков, которые наблюдали занос ветром на палубы судов крылатых насекомых или пыли, но никогда не видели семян.

Такие ураганы, как свирепствующие, например, на Антильских островах, в морях вдоль побережья Китая, должны конечно уносить и множество семян и даже плодов, но эти ураганы по большей части носят чисто местный характер и вращаются в круге, диаметр которого не очень велик.

Важным соображением, высказываемым Де Кандоллем, является указание на то, что ветер мог бы иметь значение для переноса семян в случае лишь массового скопления их, это же никогда не имеет места. Кернер в своей работе, посвященной специально влиянию ветра на распространение семян (1871; 1902, p. 644), указывает на действитольно имеющее место в солнечные безветренные дни поднятие на значительную высоту восходящими воздушными течениями большого количества семян и плодов, снабженных летучкой из волосков. Кернер пробовал определить количество поднимающихся семян и мог сосчитать в течение минуты 280 семян, пролетевших мимо него, поднимаясь в струе воздуха, так что можно предполагать, что общее число переносимых воздушными течениями семян в течение дня исчисляется миллионами.

Тем не менее для распространения растений на большие расстояния это не имеет значения, так как после захода солнца эти семена и плоды снова спускаются на незначительном расстоянии от того места, откуда они были подняты. «Такие полеты имеют значение не столько для распространения растений на большие протяжения, сколько для поселения на карнизах и в трещинах крутых склонов и отвесных скал, куда семена иным способом едва ли могли бы попасть. Текущие в горизонтальном направлении воздушные массы хотя и могут перенести держащиеся в воздухе плоды и семена через большие пространства земли, но обыкновенно об этих расстояниях составляют себе весьма преувеличенное представление. Исследование плодов и семян, занесенных бурями на вершины Альп и там отложенных на фирне ледников, показали, что среди них не было ни одного, происходящего из далеких местностей, и на основании этого приходится убедиться, что в горах даже самыми сильными воздушными течениями плоды и семена едва ли переносятся дальше, чем от одного склона долины до дру-

гого». Помимо того, Кернер еще отмечает, что у некоторых растений летательные приспособления остаются в соединении с плодами и семенами лишь во время первого перелета: стоит им где-либо осесть, чтобы они сейчас же отделились бы. Так это происходит у семени сосны, которое после первой посадки уже не в состоянии летать, это имеет место и у многих сложноцветных, у которых, при малейшем столкновении плывущего, благодаря своему парашюту из волосков, в воздухе семени с каким-нибудь препятствием летучка мгновенно отделяется и семя падает на землю.

Ридлей (Ridley 1930, p. 131) в отношении плодов, снабженных летучкой, указывает что при оценке расстояния, на которое они могут относиться ветром, следует различать перенос плода вместе с летучкой или одной летучки, отделившейся от плода. Имеющиеся наблюдения дальнего переноса относятся большею частью лишь к одной летучке, а как далеко она летела с плодом никаких данных не имеется.

По вычеслениям Шмидта (Schmidt W., 1918) расстояние, на которое распространяются ветром семена и плоды, снабженные специальными летательными приспособлениями, определяют в несколько километров, а в некоторых случаях даже лишь метров, напр. береза — 1,6 км, клен — 0,09 км, ясень — 0,02 км.

Бентам (Bentam, 1873) в своей работе об истории и географическом распространении сем. *Compositae* указывает, что роль заноса семян в распространении видов этого семейства, по его данным, оказалось ниже, чем в сем. *Leguminosae, Labiatae* и др., не имеющих никаких приспособлений для распространения семян.

Эти же исследования показали, что лишь 60 видов этого семейства, т. е. не более $^2/_3\%$ всего количества видов *Compositae,* могут считаться распространившимися при помощи различных факторов, включая сюда и не преднамеренный занос человеком. Между тем остальные $99^1/_3\%$ видов или остались в пределах своих первоначальных ареалов, или же распространились, постепенно расширяя свой ареал.

Рассматривая ветер, как фактор географического распространения семян, в частности семян сложноцветных, Бентам подтверждает заключение Де Кандолля и Кернера о непригодности летучки для переноса плодов на большие расстояния, в частности через моря. Самый сильный ветер не в состоянии перенести их дальше двух или трех миль из-за того, что как только летучка попадает во влажный воздух, она сейчас же слипается, а плоды, упавшие на землю, лишь очень редко могут быть перенесены дальше ветром. Единственно чем может содействовать летучка в миграции видов — это в переносе семян на близкое расстояние от их родителей и способствовании попаданию их в текущую воду, в тюки товаров, в почву, берущуюся в качестве балласта, откуда они случайно могут быть перенесены уже дальше. На незначительность роли летучки указывает еще то обстоятельство, что из упомянутых 60, распространившихся заносом, видов только 22 или 23 вида, т. е. около $^1/_3$, имеют летучку, между тем, как больше $^2/_3$ видов семейства *Compositae* наделены ею.

Ридлей (Ridley, 1930 p. 71 и 130), несмотря на свою сильную тенденцию придавать естественным факторам, и в частности ветру, очень большое значение в вопросе распространения растений, тем не менее пишет, что плоды и семена, снабженные крыловидными летательными приспособлениями способны переноситься ветром на относительно очень небольшое расстояние, которое он определяет примерно в 1 милю (= 1609,3 м.).

Эти возражения достаточно вески и обоснованны, чтобы считать, что ветер является очень важным фактором в распространении семян на близкие расстояния, но имеющим мало значения при переносе их на дальние расстояния и что, следовательно, большинство разъединенных ареалов, как мы их выше формулировали, его действием объяснены быть не могут.

Вода, как фактор географического распространения растений.

Приспособления для распространения растений водой, как мы видели, свойственны, главным образом, растениям, живущим в воде или у воды, но тем не менее, благодаря плавательной способности большинства плодов, семян и других частей растений, возможность их распространения водой имеет полную вероятность, причем мы должны здесь различать распространение водных и наземных растений. Что касается первых, то распространение их при посредстве воды — течениями, реками и пр. достаточно очевидно и не требует каких-либо особых доказательств. В отношении же наземной растительности мы можем принять возможность распространения при посредстве морских течений, рек и водных потоков, а также, косвенно, через посредство плавающих островов, льдин и пр. Остановимся же на каждой из них в отдельности.

Морские течения. Уже в 1605 г. — Клузиус, а затем в 1696 году Слоан (Sloane) опубликовали работы, в которых обратили внимание на плоды, приносимые течениями Атлантического океана к берегам Шотландии, Ирландии и Оркнейских островов. Позже Линней писал о плодах и семенах растений американских тропиков, принесенных Гольфстремом к берегам Норвегии, повидимому с Антильских островов. С тех пор в литературе неоднократно приводились аналогичные факты переноса плодов ,семян, плавающих деревьев и других частей растений — нам нет надобности их перечислять (подробнее см. у Hemsley. 1885).

Но несмотря на это, самый вопрос о возможности, перенесенных морскими течениями, семян прорасти, укорениться и послужить для дальнейшего распространения этих растений, был еще очень мало затронут. Одним из первых уделивших ему серьезное внимание был Дарвин (1859). Он произвел ряд опытов, показавших, что семена многих растений после длительного погружения в морскую воду сохраняют способность прорастания. Другой опыт заключался в наблюдении продолжительности плавания сухих веток растений с имевшимися на них плодами, а также и самих плодов. В результате этих опытов он пришел к заключению, что семена $^{14}/_{100}$ видов растений какой-нибудь страны могут в продолжении 28 дней носиться по морю под влиянием его течений, сохраняя при этом свою способность к прорастанию. Принимая среднюю скорость морских течений в 33 мили в день, Дарвин приходит к заключению, что эти растения могут проплыть 924 мили и прорастут в случае, если достигнув берега, они будут перенесены ветром в какое-нибудь благоприятное место. К этим вычислениям он делает поправку, уменьшая количество растений до $^{10}/_{100}$, на основании допущения, что растения, будучи предоставлены действию волн, плавали бы гораздо меньше, чем в ставившихся опытах, при которых они были защищены от сильных движений.

Несмотря на полученные благоприятные данные, хотя нельзя не отметить примитивности и малой доказательности этих опытов, конечные выводы Дарвина являются все же далеко не радужными. Он считает, что «флоры различных материков не могут смешиваться под влиянием таких причин и остаются настолько различными, насколько мы это видим в настоящее время. Благодаря направлению морских течений, последние никогда не заносят семян из Северной Америки на Британские острова, но они могут занести, и действительно заносят, семена из Вест-Индии на наше западное побережье, где они, если не погибли от чрезвычайно продолжительного пребывания в морской воде, не могут вынести нашего климата». (1898 стр. 254).

Интересные опыты по сохранению всхожести семян в морской воде были предприняты Густавом Тюрэ (G. Thuret) под влиянием А. Де Кан-

долля, при чем семена только 10 растений, выжили и сохранили свою всхожесть. Эти семена следующих растений: *Silene atocion, Hibiscus speciosus, Medicago sativa, Mesembryanthemum crystallinum, Apium graveolens, Cichorium endivia, Campanula laciniata, Lycopersicum esculentum, Phytolacca sp.* и *Beta vulgaris*.

Случайность подбора этих семян, отсутствие среди них как раз береговых растений, заставили Тюрэ, и присоединившегося к нему Де Кандолля, прийти к заключению, что за исключением растений, обитающих обычно на береговых песках, трудно допустить, чтобы семена, переносимые морскими течениями на побережья, могли бы найти подходящие условия для своего развития и размножения.

Гемслей (Hemsley. 1885 p. 42) называет семена свыше 120 видов растений, относящихся к 48 семействам и распространяемых морскими течениями. В частности относительно Бермудских островов он считает, что 45 видов их флоры именно такого происхождения. Но несмотря на несомненность значения морских течений в распространении семян, в особенности в отношении заселения лишенных растительности островов, как например, коралловых островов, имеются факты, указывающие на не абсолютность этого фактора географического распространения. К числу таковых может быть отнесено распространение кокосовой пальмы — этого типичного берегового растения. Космополитное распространение его в пределах тропиков, способность плодов в течение долгого времени сохранять свои семена от повреждения их морской водой, все это говорит за значительность роли морских течений в распространении этой пальмы. Так, например, она в большом количестве произрастала на Кокосовых островах, в Индийском океане к моменту поселения на них человека — в 1827 г.

Но с другой стороны странно, что кокосовая пальма, обитающая на Тихоокеанском побережье Центральной Америки отсутствует на относительно близко расположенных Галапагосских островах, лежащих как раз на пути течений, идущих от берегов Америки и приносящих к побережью этих островов, как установлено наблюдениями, различные семена. С другой стороны отмечают бедность и даже отсутствие кокосовой пальмы на Молуккских островах.

Эти обстоятельства заставляют некоторых исследователей считать, что хотя морские течения и разносят, без всякого сомнения, плоды кокосовой пальмы, но для укоренения ее семян этого еще мало. Орехи попадающие на почву большею частью не прорастают, для этого необходимо их внедрение в самую почву. Вследствие этого можно предполагать, что распространение этой пальмы на некоторых островах Тихого океана обязано первоначальной посадке их рукою человека (Hemsley l. c. p. 306).

Той же точки зрения придерживается и Кук (Cook. 1901), рядом веских фактов доказывающий невозможность допущения распространения кокосовой пальмы морскими течениями, в противоположность Бекари (Becari. 1916), признающего такую возможность. «Полное отсутствие кокосовой пальмы во всей тропической зоне Австралии, за исключением мест, где она была посажена европейскими колонистами, является громадным экспериментом, указывающим, что кокосовая пальма не распространяется без помощи человека даже в таких местах, где она впоследствии с успехом была введена в культуру».

Другим интересным примером, недостаточности простого переноса семян растений на новые места для их прорастания и увеличения территории их ареала, является пальма — *Lodoicea sechellarum,* обитающая только на Сейшельских островах, вдоль их побережий. До 1743 года, когда были открыты эти острова, были известны лишь громадные орехи этой пальмы, прибиваемые к берегам Индии и островов Малайского архипелага (о. Маль-

дивия) или находимых плавающими в море. Неизвестность самого растения, дающего эти плоды, создала вокруг них целые легенды и вызвала предположения о произрастании самих деревьев на дне моря. Эта таинственность сказалась в названии этих орехов «дарами моря», о них писали, как о «mirum miraculum naturae» — «чуде чудном природы». (Hooker. 1827). Но несмотря на перенесение морскими течениями плодов этой пальмы на такие дальние расстояния, она до сих пор, кроме Сейшельских островов, нигде не растет.

Из других работ, касающихся этого вопроса, упомянем еще наблюдения Шимпера (Schimper, 1891) над приспособлениями плодов для плавания и противостояния действию морской воды семян береговой растительности островов Индо-Малайского архипелага, на основании которых он устанавливает около 100 видов растений, распространяющихся через посредство морских течений. На основании своего изучения мангровых по побережью тропической Африки, он показал, что видовой состав последних на восточном и западном побережьях Африки совершенно различен: все виды западного побережья встречаются и в Вест-Индии, тогда как мангровые восточного побережья состоят из элементов Ост-Индии. Это обстоятельство он ставит в связь с протекающими вдоль этих побережий крупными морскими течениями. Вдоль восточного побережья проходит течение, идущее от Индии через Сейшельские острова и Мадагаскар, и не огибающее с юга Африку. С другой стороны вдоль западного побережья идут течения, берущие начало от побережий Америки. Этим объясняется, что мангровые Африки являются с одной стороны индийского, с другой — американского происхождения. К этой же категории фактов относятся известные нахождения видов рода *Panadanus* на коралловых островах, куда они также могли быть занесены морскими течениями.

Гёк (Höck. 1901), изучивший распространение береговой растительности вдоль побережья Северной Германии, разбивает эту растительность на три группы и приходит к заключению, что первая из них, включающая исключительно береговые растения, распространялась вдоль побережий при современных условиях распространения воды и суши. Что касается двух других групп — растений степного характера и арктическо-альпийского — то для объяснения их современного распространения вдоль указанного побережья надо привлечь исторические причины и допустить существование в момент их расселения иного распределения суши и моря, и других климатических условий.

Ридлей (Ridley. 1931. 250) отмечает, что почти все распространяемые морскими течениями виды относятся к родам, имеющим большее количество видов, неприспособленных к такому распространению. Как правило можно принять, что у таких родов всего 1 или 2 вида могут быть распространяемы морскими течениями. Нижеследующие интересные данные иллюстрируют это утверждение.

Название рода	Общее количество видов	Количество видов, распр. морскими течениями
Derris	111	2
Dalbergia	237	1
Cassytha	23	1
Caesalpinia	144	3
Sophora	59	2
Spinifex	7	1
Ischaemum	80	1
Scaevola	106	2
Calophyllum	122	1
Terminalia	252	1
Crinum	153	1
Casuarina	23	1

Реки и водные потоки. Перенос плодов, семян и других частей растений реками и водными потоками, стекающими с гор и возвышенностей на равнины, хорошо известен. Помимо того имеются указания на ряд фактов выноса плодов и семян реками далеко в море. Бегино (Béguinot, 1912) нашел на протяжении двух километров на речных выносах в устье реки Тибра семена до 25 видов различных растений и клубни цикламена. На острове Сакра, отстоящем на 50 *м* от устья Тибра, он констатировал нахождение около десятка молодых, еще не цветущих экземпляров *Jucca aloefolia* и несколько других более взрослых со зрелыми плодами. Растение, происходящее из Сев. Америки и Зап. Индии, попало на этот остров несомненно заносным путем и надо думать что семена его были сюда принесены Тибром из Рима.

Несомненна также и роль рек в обсеменении заливных лугов и вообще речной поймы во время весеннего половодья. Келлер (1922) на основании изучения речного мусора, оставляемого р. Воронеж после своего весеннего разлива, установил целый ряд плодов и семян, принесенных рекой, в том числе, например, плоды *Aristolochia clematitis, Iris pseudacorus, Rumex crispus,* несколько видов осок и ряда других. Анатомическое изучение этих плодов обнаружило наличие в их строении различных плавательных приспособлений.

Ледниковые и моренные валуны. Перенос ледниками и плавучими льдинами валунов, камней и кусков земли уже давно известен, что и дало в свое время повод Ляйэллю поставить вопрос о возможности случайного занесения, таким образом, и семян растений, что могло иметь особенное распространение и значение во время ледникового периода. Это мнение первоначально встретило очень широкое сочувствие, причем этим способом считали возможным объяснить, между прочим, и заселение далеко отстоящих островов. Так, Дарвин, приняв во внимание северный характер и наличие бо́льшого числа общих Азорским островам и Европе видов, чем это имеет место на других осторовах Атлантического океана, лежащих ближе к экватору, высказал предположение, что Азорские острова были снабжены семенами отчасти при участии плавающих льдов во время ледникового периода. Энглер (1882, p. 158) основываясь на существовании и в настоящее время в Южной Америке, спускающихся до уровня моря, глетчеров и их большого развития во время ледникового периода, объясняет нахождение южно-американских растений на Кергуеллах, Тасмании, южной части Новой Зеландии, Аукландских островах и др. путем переноса их семян пловучими ледниками, отколовшимися от этих глетчеров.

В настоящее время к этому фактору географического распространения растений относятся с большой осторожность. Так, всем известный факт переноса движущимися глетчерами семян с гор в долины, давал повод таким путем объяснять проникновение в далеко отстоящие равнинные местонахождения высокогорных растений через посредство ледников во время ледникового периода, когда протяжение их было значительно больше чем сейчас. Выдвинутое Христом (Christ) предположение о распространении во время ледникового периода через посредство валунов мхов и некоторых папоротников, например, *Asplenium septentrionale,* сделанное на основании их теперешнего нахождения на них, не может иметь серьезного значения, как это показал Аманн (Amann, 1894). Он подверг изучению виды мхов, обитающих на таких валунах, и установил, что они относятся, главным образом, к видам избегающим известковый субстрат и потому поселившимся на гранитных валунах, как представляющих единственное, вследствие известкового характера скал Швейцарии и Юры, соответствующее их биологическим особенностям местообитание. Далее, данные распространения этих видов показали, что в числе обитателей валунов нет ни одного настоящего альпийского, высокогорного вида, очень мало имеется субальпий-

ских видов, встречающихся и в нижележащих поясах, а также имеются и виды, обитающие во всех поясах и поэтому не могущие дать никаких данных для суждения об их происхождении. Вследствие этого Аманн пришел к заключение, что мхи валунов Швейцарии не могут служить доказательством переноса глетчерами семян альпийских растений с гор в равнины во время ледникового периода. Гораздо вероятнее, что они поселились на последних позже, в течение уже современного геологического периода.

Плавающие острова. Под плавающими островами обычно понимают внезапно или периодически появляющиеся острова, обязанные своим происхождением скоплениям, главным образом, частей растений. Такие скопления, образующиеся в реках или озерах, часто создают препятствия судоходству.

В тропиках дождевые потоки сносят в реки громадные количества травы, которые скопляясь и переплетаясь между собою образуют такие пловучие острова, толщина слоя которых достигает 2—3 *м*. Они свободно выдерживают тяжесть нескольких людей и животных, вследствие чего образующийся на них в дальнейшем травостой эксплоатируется под выпас скота и укос.

Другой формой образования пловучих островов является разростание береговой растительности озер, состоящей из злаков, мхов и различных живущих в воде растений, вглубь последнего и переплетение ее корневых систем, приводящее в конечном итоге к образованию плавающего полуострова, который оторвавшись превращается в остров. На таких островах впоследствии поселяются уже не только травянистые, но и деревянистые растения. К числу таких островов относятся пловучие сады ацтеков в Мексике, часто устраиваемые и искусственно, на которых возделываются хлебные злаки, виноград, артишоки и пр.

Плавучие острова достигают иногда значительных размеров — в несколько сот метров, так что известны случаи, когда на таком острове выпасалось свыше 300 голов рогатого скота. Если такой остров сорвется с места после сильной бури под влиянием разрыва корней, прикреплявших его к грунту, то он превращается в подвижный остров, до тех пор пока корни опять не врастут в неподвижный грунт и не закрепят его на месте. Тогда деревья или кустарники, растущие на острове, служат как бы парусом, и ветер перемещает остров от одного берега до другого. На пловучих островах поселяются часто, заносимые на них большею частью ветром, растения, не встречающиеся в ближайших окрестностях: так, например, в Америке, вблизи Newburg Port имеется остров, достигающий 450 *м* длины при 380 м ширины, который весь зарос кизилом — *Cornus mas,* совершенно не встречающимся в окружной местности. Перемещения пловучих островов от одного берега к другому, периодическое закрепление их на новых местах, несомненно может способствовать распространению растений вдоль побережья данного водоема, но, конечно, здесь не может быть и речи о факторе переноса растений на большие расстояния.

Таким образом, все вышеприведенное с несомненностью свидетельствует о значении воды, в различных ее проявлениях, как фактора географического расселения растений (см. также Guppy, 1917) вдоль морских, озерных и речных побережий, но не дает существенных данных для утверждения о возможности заноса растений на очень большие расстояния вглубь материков. Даже там, где семена растений морскими течениями переносятся на большие расстояния, это редко имеет какое-либо значение для создания новых, оторванных местообитаний этих растений.

Альфонс Де Кандолль совершенно верно указал, что реки, несущие семена и плоды растений с Альп в равнины или текущие с севера на юг, или с юга на север переносят действительно растения на большие расстояния, но вместе с тем и в такие условия, в которых они не могут существовать. Точно также и морские течения, заносящие семена растений на громадные расстояния, даже если последние, несмотря на длительное пребывание в морской воде, сохраняют свою всхожесть, играют, с ботанико-географической точки зрения, очень незначительную роль, если они протекают в направлении меридианов и переносят семена в совершенно чуждые им климатические условия, не говоря уже о том, что одного или немногих семян для натурализации растения и внедрения его в состав уже существующей растительности в большинстве случаев является совершенно не достаточно.

Животные, как фактор географического распространения растений.

Роль животных в распространении растений несомненна и мы уже говорили о многочисленных приспособлениях, способствующих этому распространению. Но вместе с тем очевидно, что в большинстве случаев здесь может итти речь о заносе животными семян растений на относительно небольшие расстояния. Для выяснения же интересующего нас вопроса — возможности объяснения прерывистого распространения, дизъюнктивных ареалов видов заносом семян могут иметь значение лишь немногие категории животных и прежде всего птицы и, быть может, рыбы, разносящие семена водяных растений. Таким образом, нам необходимо остановиться на роли птиц в распространении растений. На то значение, которое могут иметь птицы на распространение растений указывалось многократно, начиная с Теофраста, отметившего распрастранение омелы — *Viscum album,* птицами. Приведем некоторые из этих указаний.

Обстоятельные, как всегда, данные, подтвержденные собственными наблюдениями, приводит Дарвин (1859). Птицы могут служить распространению семян на большие расстояния двояким путем: выбрасывая непереваренные семена с экскрементами (эндозоическое распространение) и перенося их на перьях, лапах и пр., иначе говоря на поверхности своего тела (эпизоически). В качестве иллюстрации первого служат факты, сообщаемые Дарвином, который в течение двух месяцев добыл в своем саду из экскрементов мелких птичек семена 12 различных видов, некоторые из которых впоследствии проросли. Семена овса, пшеницы, проса, канареечного семени, конопли, клевера и свекловицы проросли после пребывания в желудке птиц от 12 до 21 часа, два же семячка свекловицы проросли, пролежав в желудке птицы двое суток и четырнадцать часов. Но вместе с тем, как указывает Дарвин, он ни разу не наблюдал, чтобы «питательные семена» проходили бы кишечник птицы неповрежденными. В этом отношении может иметь значение лишь долгое хранение птицами семян в зобу. При заглатывании большого количества семян, они постепенно проглатываются птицей, так что часто семена продолжают лежать нетронутыми в зобу до 12—18 часов. За это время птица, принимая во внимание скорость полета в 35 миль, может перелететь пространство в 500 миль. При нападении хищными птицами на таких утомленных птиц «содержание их разорванных зобов при этом может легко выпасть наружу». (1898, стр. 252). Дарвином были сделаны наблюдения и над переносом семян с землею, приставшей к лапкам птиц. Он приводит ряд случаев нахождения в таких комочках земли семян. Из комочка земли весом в 6½ унций, снятого с присланной ему ноги куропатки, по прошествии трех лет проросло 82 растения, в числе которых было 12 однодольных и 70 двудольных, относящихся к трем видам. Хотя это и очень трудно допустить, но мы не можем не верить Дарвину. Эти данные дают ему основание поставить вопрос: «имея перед собою подобные факты, можем ли мы сомневаться, что многие птицы, ежегодно переносимые ветром через большие пространства океана и совершаю-

щие ежегодные странствования, как, например, миллионы перепелов, перелетающих через Средиземное море, могут случайно перенести с собою в приставшей к их ножкам или клювам сухой земле несколько семян». (1898, стр. 253).

Большое значение птицам, как фактору распространения растений, склонен придавать Гемслей (Hemsley l. c.). Он отрицает возможность переноса таким образом семян на громадные расстояния, как это допускает Гуппи (Guppy — до 5000—6000 миль), но считает вполне вероятным распространение птицами семян, например, с одного острова Полинезии на другой. Птицы и морские течения должны играть большую роль в заселении растительностью островов, в особенности коралловых островов, которые без этого были бы лишены цветковой растительности и, следовательно, необитаемы.

В частности Бермудские острова в значительной степени обязаны своим растительным населением этим двум факторам. Гемслей дает список 38 видов болотистых растений, семена, которых могли бы быть перенесены птицами вместе с частицами ила, приставшего к их ножкам. Помимо того семена 13 других видов растений, имеющих мясистые плоды могли быть занесены птицами же эндозоическим путем.

Но тем не менее эти факты нельзя считать универсальными и имеется целый ряд случаев, когда изолированное местонахождение вида может быть объяснено лишь прежним существованием соединения этих разорванных частей ареала участком суши. В качестве примера Гемслей приводит *Philica nitida* — растение из сем. *Rhamnaceae,* имеющего большой ареал произрастания, захватывающий ряд значительно удаленных друг от друга островов, как Тристан да Куна и др., растущего также на островах Реунион (Бурбонский), Маврителых, Амстердамских и, быть может, и на Мадагаскаре. Характер распространения и отдаленность одного местонахождения от другого — едва ли может дать основание для допущения случайного распространения этого растения птицами.

Кернер (1902) произвел опыт кормления 16 видов птиц семенами 250 различных видов растений. В общей сложности было проведено 520 опытов. Данные, полученные из этих опытов, могут быть разбиты на три группы: к первой относятся птицы, как голуби, клест, снигирь, щегол, чиж, синица, сойка, утка, индейка, курица, которые размельчают все, даже самые твердые плоды и семена в своих мускулистых, снабженных терками и обыкновенно соедржащих песок или мелкие камешки, имеющие такое же назначение, желудках, помимо того эта группа птиц, большею частью, при схватывании семян, облупляет их и губит зародыш. В испражнениях этих птиц не было ни разу найдено ни одного годного к прорастанию семени. Лишь в случаях очень сильного перекармливания птиц, например, уток и куриц, когда желудок их был переполнен свыше нормы, были находимы неперетертые, всхожие семена.

Вторую группу составляют птицы, как вороны и галки, у которых косточки и твердые семена съеденных мясистых плодов без вреда проходят через кишечный канал, между тем как мягкокожие семена и плоды разрушаются. В испражнениях этих птиц, после кормления, были находимы вишневые косточки до 15 *мм* в поперечнике, которые все были всхожи.

К третьей группе Кернер отнес несколько птиц, как дрозд и певческие птицы, проглатывавших большей частью мелкие семена и выбрасывавших семена диаметром уже в 3—5 *мм*. Особенностью этой группы птиц было очень быстрое прохождение семян через кишечник: семена *Sambucus nigra* выводились наружу уже через ½ часа, *Ribes petraeum* через ¾ часа, обычно же для этого требовалось от 1¾ до 3 часов. Из числа этих семян проросло от 75 до 80%.

Таким образом, выводом из этого опыта может быть заключение, что сухие семена и плоды едва ли могут быть эндозоически распространяемы птицами, так как при прохождении через желудок, употребляющих их в пищу птиц, они размалываются. Это не имеет места в отношении семян мясистых плодов, но здесь, как указано, имеется другое препятствие для дальнего их распространения — кратковременность пребывания их в зобу и в кишечнике птиц. Это дает основание Кернеру считать, что соответственные растения такими птицами «в течение одного года распространяются не более, как на несколько миль и лишь в течение многих лет, так сказать, шаг за шагом, на большие пространства земли. Можно также думать, что распространение происходит преимущественно в ту сторону света, куда дрозды и певческие птицы при наступлении столь богатой зрелыми мясистыми плодами осени медленно направляются».

Интересно в этом отношении заключение Зажурило (1931) относительно распространения *Daphne Sophia,* очень близкого вида алтайской *Daphne altaica,* в Харьковской губ. Относительно этого, несомненно реликтового, местонахождения много велось споров, много было высказано различных догадок, одной из которых является допущение заноса этого растения с Алтая в Европу птицами. Согласно данным Зажурило распространителем этого растения мог бы быть лишь дрозд. Между тем, согласно исследованиям Кернера, пищеварение у дрозда совершается очень быстро, так что съеденные семена выбрасываются уже через 1½—3 часа, а некоторые через 30—45 минут. Если принять расстояние между алтайским и европейским местонахождением этих видов в 2 000 *км,* то дрозду, чтобы пролететь его, потребовалось бы не менее 24 часов, промежуток времени во много раз превышающий длительность его пищеварения. «Вообще те растения, плоды и семена которых разносятся дроздами, распространяются весьма медленно, шаг за шагом захватывая новые участки земли. Таким образом, можно говорить о заносе птицами *Daphne altaica* в Восточную Европу только при существовании между этими двумя местонахождениями непрерывности условий среды. В настоящее время этого нет, и поэтому занос плодов *Daphne altaica* дроздами или сходными птицами, если он вообще произошел должен быть отнесен к тем временам, когда эта непрерывность условий существований имела место, т. е. к концу третичного периода». Но если непрерывность этих условий существовала, то мы должны, следовательно, допустить и возможность наличия сплошного ареала исходной формы, давшей в дальнейшем, вследствие образовавшейся изоляции, два указанных вида.

Что касается до распространения семян птицами на поверхности своего тела, то и Кернер считает его вполне возможным, но предполагает, что число таких растений не велико. Это большею частью береговые и болотные растения и, при том, главным образом, как это показали его личные наблюдения, мелкие, однолетние растения.

Распространением, через посредство птиц, объясняет Кернер замечательный ареал очень маленького злака — *Coleanthus subtilis,* свойственного Индии, но встречающегося также на краях прудов и в других местах Европы, а также в Вост. Азии и Сев. Америке; в 1816 г. он был обнаружен в Пильзене, в 1837 г. — в южной Норвегии, в 1852 г. в Боцене, а в 1863 и 1865 г.г. в южной Франции, в 1904 г. — в Фрейбурге и Саксонии. Таким же образом он объясняет нахождение тропического *Scirpus atropurpureus* на берегу Женевского озера и южного растения — *Anagallis tenella* на берегу Черного озера близ Китцбихель в Северном Тироле.

Марлот (Marloth) приписывал перелетным птицам перенос семян северных растений через экватор в Южную Африку, но в противоположность этому датский орнитолог Винге (Winge, по Schroeter'y, 1913), исследовавший тысячи перелетных птиц, разбивавшихся о датские маяки, всякий раз без исключения находил у них желудки пустыми, а на их перьях,

клювах и ногах ни разу не были обнаружены семена или плоды. Точно также Гринбах и Мослей (Moseley) приписывают альбатросу и многим видам птиц из родов Porcellana и Puffinus, гнездящимся в густой растительности и совершающим дальние заокеанские перелеты, большую роль в распространении семян. Но, в противоречие этому, может быть приведено указание Верта (Werth), что он на этих птицах, прилетавших на Кергуельские острова, не нашел ни разу приставших семян или плодов, из чего можно заключить, что если таковые и были, то они счищались в океане во время отдыха птицы.

Биргер (Birger, 1907) исследовал 170 птиц более чем 35 видов, с целью найти на поверхности их тела — на ногах и перьях — приставшие семена или частицы земли с последними, но ни в одном случае это не имело места.

Что касается до эндозоического распространения семян птицами, то Биргер выдвигает еще необходимость учитывать помимо чисто механического воздействия, испытываемого семенами при прохождении через желудок птицы, еще и химическое влияние пищеварительных соков, которое, даже при прохождении семян через пищеварительные пути в неизмененном виде, может вызвать потерю содержащихся в них питательных веществ.

Хотя он нашел в желудках птиц семена свыше 40 видов в всхожем состоянии, но особо крупного значения этому способу распространения семян, повидимому, не склонен придавать, вследствие очень короткого времени пребывания семян в пищеварительных путях птицы. В этом его убеждает еще то обстоятельство, что процент видов с мясистыми плодами в составе флоры, например, Швеции очень незначителен. Если отбросить виды *Rosa и Rubus,* из которых последние сосредоточены только в южной Швеции, то число видов с мясистыми плодами в составе флоры Швеции будет равно всего 4,3%.

Другие результаты получились при учете дающих мясистые плоды растений, обитающих в Швеции и Норвегии эпифитно, а также на недавно возникших, вследствие понижения уровня моря островах. На острове, всего за 4 года перед тем ставшим сушей, из 112 явнобрачных было всего 5 таких видов, а на острове, уже за 10 лет перед тем поднявшимся над уровнем воды, из 177 цветковых растений было 7 видов, на 22-летнем острове из 191 цветковых было 18 видов с съедобными плодами.

Отсюда вытекает и конечное заключение Биргера, что там, где имеется вновь заселяемая территория, виды с мясистыми плодами играют значительную роль и тут это должно объясняться ролью птиц в заносе семян.

К сказанному можно еще добавить выдвигаемое Жакотом (Jacot, 1929) предположение о возможности заноса семян морскими птицами вместе с материалами, употребляемыми ими для устройства гнезд. Он утверждает, что материал для своих, очень часто крупных гнезд, приносится этими птицами на острова с материков. Допуская возможность распространения семян с этими материалами, мы тем самым получим возможность отказаться от ряда, допускаемых сейчас для объяснения распространения флор некоторых островов, ранее существовавших материковых связей.

И в последнем предположении и в предыдущих, к сожалению, имеется очень мало фактических данных и, кроме того, нет ни одного фактического наблюдения переноса птицами семени какого-либо растения, укоренения и распространения его в новом месте обитания. Все имеющиеся наблюдения в этом и других случаях распространения растений естественными факторами имеют тот недостаток, что они охватывают лишь отдельные моменты, лишь отдельные звенья в цепи процесса распространения семени. Так, мы знаем о сохранении некоторыми семянами, в процессе пищеварения птицы, своей целости и всхожести, мы знаем для некоторых случаев

продолжительность пребывания семени в пищеварительных путях птицы, знаем быстроту и направление полета многих птиц, но тем не менее никто не проследил, да и не мог проследить, судьбы проглоченных птицей перед полетом семян. Вследствие этого все выдвигаемые доказательства и возражения против них носят чисто гадательный и очень поверхностный характер. Единственно, что мы можем с большей уверенностью сейчас сказать — это то, что действительно в отношении некоторых, очень немногих семян, преимущественно болотных и береговых растений, можно предположить перенос их птицами в новые местообитания и укоренение их в них.

Значение естественных факторов в распространении растений.

Все вышеизложенное позволяет нам сейчас приступить уже к рассмотрению всего вопроса в целом и попытаться дать ответ на поставленный вопрос: могут ли известные нам естественные факторы распространения растений объяснить все особенности современного характера распределения их по земному шару, или же какие-то другие причины вызвали нарушения в постепенности и непрерывности их расселения. В растительном, как и в животном, царстве существует естественное стремление к размножению и к завоеванию для своего потомства все новых и новых территорий. По словам Дарвина любое органическое существо естественно размножается в такой прогрессии, что, если бы не было факторов, вызывающих уничтожение части потомства, последнее от одной лишь пары покрыло бы всю землю. Линней высчитал, что если бы какое-нибудь однолетнее растение производило бы всего 2 семени (а видов с такой незначительной репродуктивной способностью не существует), то через 20 лет его потомство возросло бы до миллиона особей. Тщательные вычисления Кернера показали, что ежегодно в среднем одна особь *Sisymbrium Sophia* развивает 730.000 семян, *Nicotiana tabacum* — 360.000, *Erigeron canadensis* — 120.000, *Capsella bursa pastoris* — 64.000, *Plantago major* — 14.000, *Raphanus Raphanistrum* — 12.000 и *Hyoscyamus niger* — 10.000 семян. Каждое из этих семян может в следующем году дать начало новой особи и каждая из этих особей способна произвести вышеуказанное число семян. Если, таким образом, один экземпляр белены в одном году дал 10.000 семян и если каждый индивидуум потомства будет давать опять по 10.000 семян в год, то через 5 лет потомство этого одного исходного экземпляра белены составляло бы 10.000 биллионов растений. Так как вся поверхность суши на земном шаре равна 136 биллионам квадратных метров, а на одном квадратном метре имеется места, приблизительно, для 73 экземпляров белены, то, предполагая, что все вызревшие семена получат возможность дальнейшего существования, через 5 лет вся земная суша была бы покрыта беленой. *Sisymbrium Sophia* же, как обладающая большей способностью размножаться, уже через 3 года, в случае беспрепятственного размножения и расселения, заняла бы пространство, превышающее земную сушу в 2000 раз.

Количество спор у низших растений образуемых одним индивидуумом еще больше. Так, Ридлей (Ridley, 1930) приводит следующие количества спор, образуемых одним индивидуумом грибов:

Psaliota (Agaricus) campestris	1.800.000.000
Coprinus comatus	5.000.000.000
Polyporus squamosus	11.000.000.000
Lycoperdon bovista	7.000.000.000.500

При таком массовом размножении, даже учитывая относительно ничтожный процент выживающих особей, в случае если факторы естественного

распространения действительно имели бы то серьезное значение, которое им многими приписывается, и распространенные, таким образом, особи получали бы возможность легкого укоренения и дальнейшего развития, нет никакого сомнения, что растительность земного шара в пределах одних и тех же климатических зон была бы в значительной степени однородной. Между тем даже в отношении споровых растений, как например, мхи и папоротники, споры которых, как мы видели, с такой легкостью разносятся не только ветром, но и относительно небольшими воздушными течениями, имеется совершенно определенная локализация видов в ограниченных ареалах, дающая возможность говорить о географии этих растений, точно так же как это имеет место и в отношении высших растений.

Герцог (Herzog, 1926) в своей географии мхов указывает, что данные распространения мхов с почти полной идентичностью повторяют аналогичные факты у высших растений. Приспособленность мхов к определенным климатическим условиям, связанность их с определенными почвенными и социальными условиями обитания настолько хорошо выражены, что нет сомнения, что мхами для разрешения различных ботанико-географических вопросов можно в такой же мере пользоваться, как и высшими растениями. Эти обстоятельства указывают на ошибочность существующего до сих пор предвзятого мнения относительно способности к распространению мхов, благодаря легкости их спор по сравнению с весом семян, значительно большей, чем присущая цветковым растениям. Вследствие этого считалось, что сочетание мхов с какой-либо формацией высших растений, как и вообще распространение их, являлось чисто случайным. Из факта легкости спор и способности их распространения случайными факторами делались заключения и о случайности географического распространения мхов без достаточного изучения последнего.

В частности в отношении переноса спор ветром, казалось бы имеющего в данном случае безусловное значение, Герцог указывает, что теоретические заключения о возможных дальних расстояниях, на которые споры могут быть отнесены воздушними течениями, фактически не имеют значения, так как: 1) постоянные воздушные течения длительной продолжительности и большого протяжения, которые требуются для данного случая, очень редко имеют место; 2) воздушные течения имеют в большинстве случаев не прямое направление, а форму замкнутой кривой, и поэтому приносят подхваченные ими споры и семена к их исходному пункту; 3) в случае же уноса последних на дальнее расстояние, с увеличением последнего все больше и больше изменяются условия прорастания и обитания по сравнению с присущими этим растениям, становясь часто для них совершенно неподходящими. Вследствие этого ветер и воздушные течения в таких случаях скорее бывают вредны, чем полезны для сохранения вида.

Точно так же Котилайнен (Kotilainen, 1929) показал, что легкости распространения спор противостоит ряд факторов, к числу которых относится незначительное количество образующихся у мхов спор и малочисленность благоприятных для них мест обитания, которые ограничивают распространение последних. Это обстоятельство объясняет тождественность во многих случаях распространения цветковых растений и мхов. В частности, изученные этим автором островные ареалы арктических видов мхов в Ладого-Карелии вполне соответствует характеру распространения в ней и арктических цветковых, что одинаково указывает на реликтовый характер ареалов как тех, так и других, имевших здесь некогда более широкие границы.

Аналогичный вывод закономерности географического распространения папортников делает и Христ (Christ, 1910) на основании своего многолетнего изучения их географии, при чем и он приходит к заключению, что распространение папортников идет также совершенно параллельно рас-

пространению цветковых растений. Флоры папортников, примерно, так же отграничены одна от другой, как флоры цветковых. Папортники в равной степени имеют свои реликтовые и эндемичные виды, при чем очень часто изолированные местности земного шара, богатые эндемичными цветковыми большею частью богаты и эндемичными папортниками, и также, как и у цветковых, имеются и у папортников разъединенные ареалы, которые носят отпечаток исторической причинности их возникновения.

Фактам специализации и локализации распространения папортников, как и в отношении мхов, обыкновенно не придается серьезного значения вследствие существующего предвзятого мнения о случайном и диффузном их распространении, в пределах допускаемых климатическими условиями. Это мнение в данном случае также основывается на незначительном весе спор и легкости распространения их ветром, между тем, как указывает Христ, в распространении папортников значительно большую роль играет не перенос на новое местообитание самой споры, а наличие соответствующих условий для образования проталлиума, осуществление процесса оплодотворения и развития бесполого поколения. Между тем благоприятные условия для образования проталлиума и развития папортников имеют место очень редко. Даже такие папортники как *Danaae* и *Angiopteris*, имеющие многочисленные синангии с десятками тысяч спор, не образуют сплошных зарослей, а растут разрозненно в лесах и считаются редкой находкой. Наличие же немногих видов с огромными ареалами распространения не может в данном случае служить доказательством легкости распространения папортников, так как тут мы имеем дело с очень древней группой, длительный возраст жизни которой, здесь в полном согласии с теорией Виллиса, обусловил и соответствующий размер ареалов этих видов.

Но, помимо указанных доводов, мы можем привести еще ряд обстоятельств, заставляющих быть очень осторожными с оценкой значения случайных факторов распространения растений. И прежде всего можно отметить, что наличие самих приспособлений для переноса плодов и семян очень часто не приносит для распространения особей тех результатов, которые от них казалось бы можно было ожидать. Мы уже приводили мотивированные указания такого авторитета как Бентам, что виды сложноцветных, снабженные летучкой, вовсе не являются наиболее распространенными видами этого семейства. Точно так же, согласно его же указаниям, такие приспособления на плодах сложноцветных как крючковидные образования, шипы, клейкие выделения и пр., которым обычно приписывается очень большое значение, при проверке оказываются играющим не такую уж большую роль. Многие из колючих *Compositae*, как *Acanthospermum*, имеют сравнительно ограниченный ареал. Род *Echinospermum* из сем. *Borragineae* с колючими орешками, как правило, имеет меньшее распространение, чем *Myosotis* с гладкими плодами, точно также и *Arctium lappa* из сем. *Compositae*, известная по прицепкам своих плодов, расселилась значительно меньше, чем *Cnicus arvensis*.

В качестве другого примера можно указать на недавнюю работу Шемерзона (Chemerzon, 1924) о распространении семян некоторых осок. Он установил у плодов некоторых видов сем. *Cyperaceae* наличие особой губчатой, плавательной ткани, клетки которой наполнены воздухом. Изучению было подвергнуто около 30 видов этого семейства, при чем на основании последнего представилось возможным разбить их на три группы: 1) с совершенно неплавающими или очень недолго плавающими плодами, 2) с плодами с средней и 3) с продолжительной плавательной способностью, при чем оказалось, что виды, плоды которых как раз совершенно лишены плавательной способности, имеют наиболее обширный ареал распространения. Очевидно, здесь должен быть принят во внимание ряд еще других обстоятельств, как прорастание, ускорение, приспособление к новым усло-

виям обитания, которых мы не можем в достаточной мере учесть. Это дает автору, упомянутых исследований, право сказать: «следовательно, не существует необходимой зависимости между приспособлениями, о которых здесь идет речь, и размером ареала, занятого сейчас видом; наличие воздухоносной ткани увеличивает, в некотором отношении, шансы распространения плодов водой, но тем не менее на основании этого нельзя делать выводов о фактическом распространении растения».

Роль препятствий в распространении растений.

Далее, необходимо еще особенно подчеркнуть наличие и значение препятствий в распространении растений, которые во многих случаях являются непреодолимыми даже при постепенном, медленном, вековом продвижении растений, не говоря уже об особях, случайно занесенных в единичном или немногом числе. Наметим же основные препятствия, преграждающие растению путь к свободному распространению по земному шару.

Такими препятствиями прежде всего являются для наземных растений водные пространства и в первую очередь, конечно, моря и широкие морские проливы, для водных же растений — пространства суши. Кернер (1902) совершенно справедливо указывает, что тот несомненный факт, что значительное число американских растений нашло себе приют в Европе не при помощи переноса их перелетными птицами, не благодаря воздушным или водным течениям, а лишь при посредстве человека, доказывает, что определяемые морем границы являются действительно непреодолимыми, но вместе с тем и временными, т. е. имеющими значение только до тех пор, пока сохраняется без изменения теперешнее распределение воды и суши. Если бы образовалась полоса суши между Европою и Америкой, то этим самым была бы дана возможность многим растениям переселиться постепенно или скачками по этой полосе земли, и вышеназванные растения, которые, как достоверно известно, попали в Европу из Америки при посредстве человека, могли бы и без его помощи переселиться и распространиться в Европе. Внешние условия столь же мало препятствовали бы их произрастанию в последней, как они не мешали этому и после занесения их человеком. Как раз обратное имело бы место при опускании участков суши и возникновении соединения двух водных бассейнов.

Совершенно аналогично этому химический состав и физический характер почвы во многих случаях могут являться непреодолимым препятствием для распространения наземной растительности. В качестве очень наглядного примера может служить Крымский полуостров, древняя, горная часть которого, вышедшая из-под вод моря уже в конце юрского и мелового периодов, отделена от южно-русской суши всей своей равнинной частью, северный участок которой еще в третичное время был покрыт морем, а сейчас, благодаря наличию в почве большого количества соли, образует полынные степи. Полоса этих солончаковых степей для большинства растений и многих животных, как например, амфибии, молюски и др., представляет непреодолимую преграду для распространения крымских обитателей на север, а обитателей южно-русской суши на юг. Вследствие этого и флора и фауна Крыма приобрели островной характер и в их составе мы находим значительный процент эндемичных видов, а сам Крым с биологической точки зрения может скорее считаться островом, чем полуостровом.

Очень существенное препятствие для расселения растений оказывают горы, часто чрезвычайно резко разграничивающие характер растительности по одну и по другую их сторону. Помимо чисто механической преграды, горы препятствуют распространению растений вследствие влияния, оказываемого ими на климатические условия. Разница в последних, создаваемая горными массивами, хорошо видна из нижеследующих табличек, даваемых Ганном (Hann, 1908).

Направление ветров и облачность в Южной Норвегии.

Западное побережье	7,0	5,0	4,6	6,0	7,2	8,3	8,5	7,9
Восточное „	4,2	5,7	7,3	7,8	7,6	5,7	3,8	2,5

Эта климатическая разница еще виднее при сравнении относительной влажности для тех же склонов и при тех же ветрах.

Западное побережье	80	77	74	74	72	79	83	83
Восточное „	75	79	82	82	86	80	72	66

Температурная разница, создаваемая горными хребтами, особенно резко сказывается в случаях расположения последних с востока на запад и создания в таких случаях барьера для холодных северных ветров. Нагляднейшим примером могут служить Альпы. Для каждого, кому приходилось зимой проезжать с северного склона Альп через Сен-Готардский, Симплонский или другие тоннели, выводящие путешественника сразу на противоположный склон хребта, этот резкий переход от зимнего ландшафта, серого неба и туманного дня к голубому небу, залитым солнцем цветущим садам и плантациям северного побережья Средиземного моря был достаточно ясен. Ту же картину, в миниатюре, мы имеем у нас в Крыму, где Крымский главный хребет — Яйла — является также резкой климатической границей между его северным и южным склонами. Аналогичное явление имеет место и в Венгрии, где Карпаты служат преградой для северо-европейских ветров.

Но особенно яркий пример значения горных систем, как климатических границ, представляют Гималаи, обусловливающие климатические условия Индии, что хорошо видно из нижеследующей таблицы, рисующей разницу температурных условий, примерно, на той же широте южного Китая и Индии.

Температура зимы по Цельсию.

I.	Китай	Кантон шир. 23° 12′	t.	12,5°
	„	Макао „ 22° 11′	„	15,4°
II.	Индия	Калькутта шир. 22° 23′	„	20,9°
	Китай	Шанхай шир. 31° 12′	„	3,9°
	Индия	Мумтан „ 31° 10′	„	13,9°
	„	Лагор „ 31° 34′	„	14,0°

Таким образом, разница в зимней температуре для мест, расположенных на одной и той же широте в Индии и в Китае, составляет в первом случае около 7°, во втором 10°.

С другой стороны, в летние месяцы горы обусловливают своей защитой от морских, холодных ветров высокие летние температуры местностей, лежащих по другую от них сторону, внутри страны. Аналогичными примерами климатических контрастов могут служить местности, лежащие по обе стороны Алданских гор в Восточной Сибири: в то время как с одной их стороны всегда лежит холодный туман, почти не пропускающий лучей солнца, по другую сторону стоит ясная, жаркая, летняя погода. Такую же разницу создает и Калифорнийский хребет, обусловливая наличие чрезвычайного температурного контраста, на относительно небольшом расстоянии: в то время как на ограниченной им с востока прибрежной полосе на 36,8° сев. шир. проходит изотерма июля месяца в 16°, по другую его сторону на расстоянии едва 3,5° долготы, проходит изотерма в 34°, т. е. мы имеем здесь увеличение температуры почти на 5½° на каждый градус долготы или на 6° на каждые 100 километров.

После всего вышесказанного не может, конечно, оставаться сомнения в значительности роли горных хребтов и систем, как преград в рас-

селении растений; даже в тех случаях, когда имел бы место перенос семян случайными факторами с одной стороны хребта на противоположную, разница в климатических условиях создала бы для переселившихся растений совершенно необычные условия обитания.

Но если горы отчасти обусловливают изменения климатических условий, создающие препятствия для расселения растений, то распределение климатических факторов и прохождение климатических границ, словом условия климата в целом, являются одним из существенных моментов в распределении растительности на земном шаре и поэтому определяющими в большинстве случаев пределы распространения видов.

Распределение климатических факторов по земному шару подвержено разнообразным, видоизменяющимся влияниям, обусловливаемым распределением материков и суши, прохождением теплых морских и воздушных течений, горными возвышенностями и другими факторами. Тем не менее в общем климатические элементы распределены в пределах определенных границ, дающих нам возможность говорить о климатических зонах и поясах земного шара. Из сказанного ясно, что это деление имеет место при современном соотношении и распределении материков и морей, и при современном положении полюса. Если представить себе возможность перемещения материков и изменение направления земной оси, то этим самым мы должны будем допустить и изменения климатических зон, что не может не сказаться на распределении живого населения земли.

Этой климатической зональности соответствует и растительная зональность, вызываемая тесной зависимостью жизни растения от климатических факторов. Как мы увидим дальше, способность акклиматизации растений, т. е. приспособление к совершенно иным условиям обитания, чрезвычайно ограничена, вследствие чего климатические границы являются для растительности очень существенными преградами в ее распространении. К этому еще нужно добавить, что значение в отношении последнего имеет не только совокупность климатических факторов, т. е. климат в целом, но и каждый фактор в отдельности. В одних случаях здесь играют роль температурные условия, в других продолжительность дневного освещения, так как мы имеем растения короткого и длинного дня, в одних случаях растения не выносят сухой атмосферы и гибнут даже при наличии почвенной влаги, в других — влажный воздух является препятствием для обитания растений.

Таким образом, растение, перенесенное действием случайных факторов в несоответствующие ему климатические условия обитания, не сможет получить развития и обречено на гибель, даже в том случае, если семена его прорастут. Но то же самое надо сказать и о других условиях обитания — физическом и химическом строении почвы, почвенной влажности и ее температурных условий и пр., которые в целом и каждая в отдельности могут являться преградой для поселения вида или, наоборот, ограничивать его обитание только данными условиями — мы знаем, например, виды, обитающие только на определенной по химическому составу почве или свойственные только пескам, или только солончакам и т. д.

Но, это еще не все трудности, которые вид должен преодолеть в своем завоевании новых территорий. В последнее время новая отрасль ботанической географии — синэкология или учение о произрастании растительности в сообществах, показала нам то огромное значение, которое это обстоятельство играет в обитании и распространении растений.

Как недавно подчеркнул Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928) основным различием между растительным и животным сообществом является характерная для первого борьба за существование, неограниченная никакими принципами полезности, разделения труда и действия соединен-

ными усилиями или другими моментами, диктуемыми сознательной деятельностью участвующих в сообществе организмов.

Эта борьба за существование между отдельными видами и индивидуумами имеет незначительные размеры в так называемых открытых сообществах, на песках, скалах, солончаках, где растительность не образует сплошной массы, а расположена с большими или меньшими пропусками между растениями. Здесь условия обитания настолько неблагоприятны и специфичны, что лишь немногие виды к ним приспособлены.

В других же случаях, где имеются налицо благоприятные почвенные и физико-географические условия, растительность образует замкнутые сообщества, где каждый клочек земли, каждый луч солнца используется их сочленами. В таких сообществах соревнование между образующими его растениями является наиболее характерной их чертой. Это соревнование происходит за территорию обитания, свет и пищу.

Борьба идет, главным образом, между индивидуумами одного и того же вида или между видами, претендующими на одни и те же жизненные условия. Обычно же, в уже сложившихся сообществах, мы имеем победивших, основных сочленов, пользующихся наибольшими благами жизни, и ряд второстепенных, использующих остатки этих благ, непотребленных главными участниками сообщества. Деревьям в лесу принадлежит наибольшая часть территории обитания и солнечного света, кустарниковый подлесок использует промежутки между деревьями и лучи света, проникающие между кронами деревьев, травянистый покров покрывает почву в тех местах, где он может еще получить достаточно света и пищи для своего существования, мхи, папортники и лишайники, а в тропических лесах и цветковые эпифиты поселяются на стволах деревьев, пользуясь последними благами, объедками от стола первых трех.

При такой борьбе за жизнь, при таких формах соревнования совершенно очевидно, что такое растительное сообщество настолько поглотило все существовавшие возможности существования, что оно является совершенно замкнутым, недоступным для проникновения в него пришельцев. Но и в пределах сочленов такого уже сформировавшегося сообщества тем не менее равновесие не устанавливается. С размножением растений усиливается борьба за существование и слабые гибнут, уступая свое место более сильным.

Браун-Бланке указывает, что на квадратном метре сообщества *Sueda maritima-Kochia hirsuta* в начале мая им сосчитано 2000 проростков *Sueda*, к осени же на той же площадке осталось лишь 6—8 плодоносящих экземпляров. По Каяндеру пятидесятилетняя сосна требует для своего обитания площадь в 2 кв. метра, в возрасте 75 лет — 3,8 кв. метра, в 125 лет — 11 кв. метров, в 150 лет — 15 кв. метров.

Закарян (1930) в работе о борьбе за жизнь между всходами делянок на заповедном участке Муганской опытной станции, показала, что недельный процент гибели всходов петросимонии — *Petrosimonia brachiata* колеблется в пределах от 0,9% до 2,5%, максимальная же гибель достигала 9,6% — 14,2%. На квадратах, где помимо петросимонии имелись и другие виды, первая оказывалась всегда победительницей. Так, например, при наличии в марте месяце 126 экземпляров *Salsola crassa*, 64 — *Petrosimonia brachiata* и 21 — *Sueda splendens*, несмотря на подавляющее количество *Salsola*, последняя, также как и *Sueda*, к осени погибает на 100%, а остается одна *Petrosimonia*.

По данным Морозова (1912) эта борьба за существование в лесу выражается в гибели части деревьев этого леса по мере увеличения его возраста. Так, для Ленинградской губернии на 1 десятину леса деревьев 1 бонитета в 20-летнем возрасте насчитано 5.060, из числа которых через 10 лет вымирает 1.310 деревьев и остается следовательно 3.750, на 60-том году остается 1.300, на 100-ом году — 580, на 140-ом — 440 деревьев.

По данным лесоводов в молодом лесу, образующем еще чащу, на гектаре может произрастать от 100 до 300 тысяч деревьев и больше, между тем как на той же площади в спелом лесу в возрасте 100—120 лет их может быть уже лишь от 400 до 1000. Это указывает на страшную борьбу, происходящую в лесу, при которой до 95% деревьев, образовывавших его в молодом возрасте, гибнут и только 5% доходят до состояния зрелости. Но эта борьба за место и борьба за жизнь не ограничивается индивидуумами одного и того же вида, она идет и между видами в пределах сообщества, и между самими сообществами в пределах формации.

Эти формы жизни сообществ заставляют нас со значительно большей осторожностью и с большей критикой отнестись к утверждениям и старых авторов, мало вникавших в эти вопросы жизни растительности, но также и современных авторов, придающих серьезное значение случайным факторам распространения растений для заселения ими земного шара. То, что сейчас нами сказано достаточно ясно говорит о почти полной невозможности случайно занесенному семени дать жизнь растению и последнему войти в состав ему чуждого сообщества. Для того чтобы это имело место нужны особые условия, нужно существование пригодной для жизни, но еще не занятой другими обитателями свободной территории.

Такого рода небитаемых мест, не считая тех где жизнь невозможна, в настоящее время на земном шаре не существует — вся поверхность земного шара, где мало-мальски имеются подходящие условия для существования организмов, заселена. Но такие пространства могут возникать благодаря каким-нибудь случайным, катастрофическим обстоятельствам — аллювиальным наносам, уничтожающим находившуюся на их месте растительность, горным обвалам, вулканическому образованию островов, пеплу и лаве, выбрасываемым в громадном количестве вулканами, поднятию суши из вод моря и уничтожению растительности деятельностью человека.

По Комесу (Comes) первые растения, появившиеся на остывшей лаве Везувия, были одноклеточные водоросли, за ними последовали лишайники, затем мхи, папортники и затем уже цветковые растения. Из этого следует, что для обитания высших растений, нужно, чтобы стерильные почвы подверглись видоизменению под влиянием жизнедеятельности низших организмов (Chevalier, 1925).

Другой случай заселения свободного пространства описывает Ульбрих (Ulbrich, 1928), наблюдавший в течение ряда лет появление растительности на участке, служившем для выемки песка для железнодорожных насыпей близ Берлина. Эта выемка была затем в 1894 г. заброшена и в течение последующих 30 лет заселялась растениями. В 1900 г. на ее территории было собрано 109 видов, в том числе 50 споровых растений, в 1903 г. их было уже 268 цветковых и 113 споровых, в 1922 г. — 959 видов, из них 429 цветковых. Наибольший процент последних принадлежал растениям, семена и плоды которых распространяются ветром. Большая часть растений принадлежала к видам, обитавшим в окружающих местностях, но были такие, которые не произрастают на протяжении 150 км. от места наблюдения.

Очень часто при внезапном, катастрофическом освобождении территории ее обитателями, на ней сначала появляется очень однородная растительность, возникающая иногда, вследствие появления и массового развития одного лишь вида, который затем начинает вымирать под влиянием конкуренции своих же особей и затем мало по малу вытесняется постепенно прибывающими, запоздавшими поселенцами, обстоятельство, на котором мы остановимся еще позже. Интересный случай такого массового появления растения описывает Молиш (Molisch, 1927), наблюдавший его сейчас же после землетрясения в Японии в 1923 году. Стволы деревьев на улицах и в парках Токио во время землетрясения, вследствие пожаров, охвативших весь город, оказались с поверхности совершенно обугленными, вследствие чего вся рас-

тительность, эпифитно на них произраставшая, была уничтожена. На этой свободной от других конкурентов территории чрезвычайно быстро расселился гриб — *Monilia sitophila,* покрыв все такие обугленные стволы деревьев. Обычно этот гриб в Японии встречается редко и Молиш видел его иногда лишь на выброшенных, лежащих на сырой земле початках кукурузы.

Интересный пример заселения девственной территории, расположенной на близком расстоянии, дают исследования растительнысти Аландских островов Пальмгрена, которому удалось восстановить весь процесс заселения последних и показать зависимость его от размеров заселяемой территории и биологических особенностей переселяющихся видов, на изложении которых представляет интерес остановиться несколько подробнее.

Количество видов и случай, как факторы географического распространения растений.

Уже Альфонс Де-Кандолль обратил внимание на зависимость, существующую между количеством видов во флоре данной страны и площадью ею занимаемой, и показал на неправильности, вытекающие при сравнивании численности видов двух стран, неодинаковых по размерам своей поверхности. Точно также Жакар (Jaccard, 1902), касавшийся в ряде работ этого вопроса, говорит о богатстве флоры, как функции ее территории.

Этим вопросом о взаимоотношении между числом видов и размерами территории страны, на которой они обитают, более детально занялся Пальмгрен (Palmgren, 1922, 1925) при своем изучении растительности Аландских островов.

Последние, являющиеся архипелагом многочисленных островов различного размера, вследствие ограниченности и изолированности своей территории, очень благоприятны для различных ботанико-географических изысканий.

Эти острова во время ледникового периода значительно меньше выступали над поверхностью моря, чем в настоящее время. По имеющимся данным они были погружены в воды моря на 24 метра глубже, чем это имеет место сейчас, так что над поверхностью его могли выступать лишь 13—14 скалистых шхер — вершин теперешних островов. Их скалистая поверхность, лишенная почвенного покрова, исключала возможность произрастания лесной растительности.

В послеледниковое время началось поднятие островов, которое продолжается и в настоящее время, при чем, в течение примерно каждых 100 лет, поверхность островов поднимается над уровнем моря на 0,5—0,6 метра. Имеются данные предполагать, что размеры этого поднятия оставались теми же в течение последних 4 — 6.000 лет, так что еще 1.000 лет тому назад уровень моря лежал на 5 метров выше, чем сейчас. Благодаря этому обстоятельству здесь имеется редкий случай, когда мы имеем возможность изучать заселение растительностью девственной территории, происходившее в относительно недавнее время. Помимо того — интерес изучения истории этой растительности увеличивается благодаря тому, что постепенность освобождения территории островов от покрывшей их воды не могла не иметь значения на состав и характер их флоры, которые несомненно были бы иные, если бы это поднятие совершилось сразу. Эти обстоятельства создают обширное поле для изучения постепенного развития растительного покрова и распространения видов.

Острова, исследованные Пальмгреном, расположены на различном расстоянии друг от друга: в одних случаях можно перебросить камень с одного острова на другой, в других — расстояние между ними доходит до 25 км. Точно также разнообразна и величина островов, так что наибольшее протяжение их колеблется между 250 и 2000 м. В составе растительных

сообществ мы встречаем как травянистые виды, так и деревья, и кустарники.

При исследовании флоры Аландских островов Пальмгрен установил наличие большого количества составляющих ее видов. Всего здесь имеется 650 видов, что, принимая во внимание северные условия и незначительные размеры территории — 1.426,1 кв. км., должно считаться большим числом, тем более еще, что многие части территории островов изобилуют бесплодными почвами.

Среди этих видов надо отметить значительный процент редких видов, произрастающих притом не единично, а группами. Эти виды являются не эндемиками и не реликтами, а вполне приспособленными к современным климатическим условиям Аландских островов, что выражается в их нормальном, ежегодном размножении, вследствие чего причину их ограниченной встречаемости надо искать не в климатических и не в исторических причинах.

В результате своих исследований, Пальмгрен установил наличие зависимости числа видов от размеров обитаемой ими территории, при чем последние могут быть разбиты на три категории: 1) самые меньшие, характеризующиеся 153—164 видами, 2) превышающие последние размерами в 3—4 раза, имеющие 202—203 вида, и, наконец, 3) ареал которых в два раза больше последних, имеют 210—216 видов.

Отсюда следует вывод, что определенному ареалу, при наличии известных условий, соответствует определенное число видов, или, иначе говоря, с увеличением ареала увеличивается, согласно определенному закону, и число видов.

Какова же причина этой зависимости между ареалом и числом обитающих в его пределах видов. Эту причину Пальмгрен видит в чисто механическом отсутствии свободного места для большого числа видов. Данный ареал может включить лишь определенное и ограниченное число видов. Растения, проникающие в этот ареал тогда, когда территория его уже насыщена предельным числом видов, которые она может вместить, попадают уже в замкнутое сообщество, кладущее предел проникновению в него новых видов.

Чем же обуславливается именно тот, а не иной видовой состав обитателей данного ареала. Пальмгрен считает важным фактором, играющим здесь основную роль, — случай: ранее достигшие территории ареала виды, благодаря ли каким-либо своим приспособлениям, благодаря ли каким-либо другим причинам, получат преимущество перед более поздними пришельцами для того чтобы в нем обосноваться. Поэтому при большей или меньшей зафиксированности числа видов, умещающихся в данном ареале, видовой состав их не будет носить характера какой-либо определенности, находясь в зависимости от случайного более раннего проникновения в пределы ареала тех, а не других видов.

Видовое разнообразие, наблюдаемое в одинаковых растительных формациях на различных территориях, но при сохранении тождественных условий обитания, объясняется указанной законностью: отдельные местообитания редко достаточно велики, чтобы включить все виды данного экологического типа. Вследствие этого виды, обладающие большими способностями для распространения, получат преимущество в своем закреплении в этом ареале. Многие виды не найдут себе места только потому, что они «пришли слишком поздно».

Аландские острова, как мы уже говорили, заселялись по мере поднятия их над уровнем моря, главным образом из Швеции, а также в меньшей степени из Финляндии и южного побережья Балтийского моря. Их относительно недавнее поднятие из волн моря, наличие девственной не заселенной территории создает редкий для настоящего времени объект изучения географического распространения растений.

Установленная Пальмгреном законность предельной численности

видов, занимающих определенную территорию и значение случая, как фактора, определяющего заселение ее видами, хотя и не может всегда быть применима в тех случаях, когда нет сочетания условий, имеющихся на Аландских островах, но тем не менее его выводы имеют большее значение, так как они указывают на те трудности, которые приходится преодолеть виду при распространении его естественными факторами в современных условиях, в случае если он попадает в уже заполненные видовым составом растительные сообщества. Они же дают нам лишнее указание на относительно незначительное значение этих последних факторов, в отношении распространения растений на далекие расстояния, за исключением случаев попадания их на еще девственную, почему-либо еще не заселенную растительностью территорию.

Рис. 66. Карта островов Зондского архипелага.

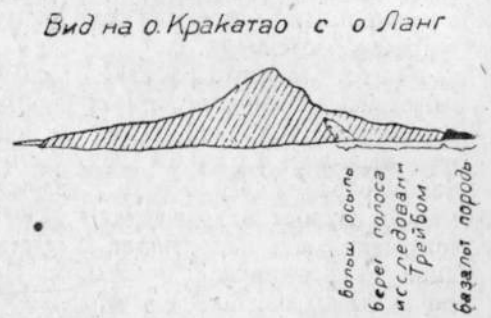


Рис. 67. Схематический рисунок о. Кракатао с указанием участка, на котором велись ботанические исследования. (Baker. 1929).

Таким образом, все изложенные факты, число которых можно, конечно, еще во много раз увеличить, при всем их интересе тем не менее не могут служить доказательством переноса семян на большие расстояния — но объект такого изучения у нас все же имеется — это остров Кракатао, изучение заселение которого растительностью имеет свою историю, на которой мы сейчас и остановимся.

Остров Кракатао и проблема распространения растений.

Остров Кракатао является вулканическим островом площадью приблизительно в 14 кв миль, входящим в состав островов Зондского архипелага и расположенным в 40 км от от. Явы и в 37 км от о. Суматра. (Рис. 66).

В 1883 году в результате сильного вулканического извержения роскошная растительность острова была уничтожена пеплом и камнями, выброшенными вулканом и засыпавшими остров горячим и толстым слоем.

В северной части острова серия извержений началась 20 мая 1883 г. и продолжалась в течение 3 месяцев. Кульминационный момент, а вместе с тем и окончание извержения имело место 27 августа того же года и сопровождалось погружением в море части острова — южной половины мыса Ракатa, в котором очевидно находился кратер, не принимавший участия в последнем извержении.

О прежней растительности острова мы не имеем никаких точных данных, известно лишь, что 10 и 11 августа, т. е. за 2 недели до окончания извержения, в то время как в северной части острова можно было видеть отдельные голые стволы деревьев, весь южный склон возвышенной части острова, по наблюдениям геолога Вербека (Verbeek), был еще покрыт зеленой и густой растительностью, и только в самый последний момент извержения эта часть полуострова была засыпана пеплом и пемзой.

Через 3 года после этой катострофы директор Бейтенцорского бота-

нического сада на о. Яве Трейб (Treub, 1888) совершил поездку на остров с целью изучения возобновления на нем растительности. Он установил наличие около 16 различных видов цветковых растений на побережье острова, и 8 видов в глубине острова (6 из них не найдены на побережье), совместно с большим количеством — 11 видов — папортников. Таким образом, результат своего исследования Трейб мог формулировать следующим образом: «через 3 года после извержения новая флора Кракатао была образована почти исключительно папортниками. Явнобрачные были находимы лишь изолированно, то тут, то там на побережье и на самой горе».

Исходя из утверждения, что вся первоначальная флора острова, включая и подземные части растений и семена, была уничтожена во время извержения, что вследствие необитаемости острова растения не могли быть занесены человеком, Трейб приходит к выводу, что морские течения и ветер, а позже и птицы являются теми факторами, которые способствуют заселению островов растениями.

С этого момента работа Трейба сделалась тем, что называется Paradebeispiel значения случайных факторов в распространении растений, стала доказательством, основанным на действительном наблюдении фактов, а конечный вывод Трейба почти что законом. Последний формулирован им таким образом: «В момент появления новой флоры на каком-либо вулканическом острове, находящемся в условиях Кракатао, явнобрачным будут всегда предшествовать папортники, вследствие меньшей, повидимому, физиологической дифференциации последних. После того, как остров, или часть материка, была опустошена извержением и покрыта вулканическими продуктами последнего, сосудистые тайнобрачные — и именно папортники и получают исключительное значение, которое было им очень часто присуще в те отдаленные времена, когда они играли доминирующую роль на земной поверхности».

С тех пор время от времени различные ученые посещали остров Кракатао и опубликовывали данные своего исследования его растительности. Главнейшими из последних были в 1897 г. Трейб (вторично) и Пенциг (Penzig), в 1906 г. — Эрнст (Ernst) и Бакер (Backer), в 1908 г. Бакер (вторично), в 1919 г. — Ван-Лёвен (Van Leeuwen).

Количество собранных растений с каждым разом все увеличивалось, но способ их появления на острове не вызывал никакого сомнения — для всех этих исследователей основное положение, выдвинутое Трейбом, о полнейшем уничтожении растительности на острове, считалось непреложным, исходным моментом [1]).

Только в 1929 году Бакер, не раз посещавший остров Кракатао, и державшийся той же, общей для всех, точки зрения, занялся сводкой данных всех исследований растительности острова и пересмотром полученных результатов [1]) что заставило его совершенно отказаться от своего первоначального взгляда и представить весь вопрос в совершенно новом освещении.

Остров Кракатао, как указано, отличается довольно значительными размерами и представляет собою, как это видно из прилагаемого рисунка, высокую гору, достигающую 250 фут. высоты с очень крутыми, за исключением самой нижней береговой части, склонами. Поверхность острова очень

[1]) Только Lloyd Praeger (1923) указал на необходимость осторожного подхода к проблеме Кракатао, в виду полной возможности сохранения семян первоначальной растительности в почве и в расщелинах скал, и позже точно также Шарф (Scharf, 1925) высказал сомнение в правильности этой точки зрения, отметив, что вновь найденные растения появились не на побережье, как это можно было ожидать при допущении заноса, а в центре полуострова, что ставит весь вопрос о заселении острова Кракатао случайными факторами под сомнение, и вызывает также сомнение и в отношении утверждения Трейба о действительно полном уничтожении растительности во время землетрясения 1883 года.

[1]) См. у него сводку литературы.

неблагоприятна для исследований, так как она изрезана по всем направлениям глубокими провалами и пропастями, достигающими 40 м глубины. а также по отсутствию на поверхности пресной воды и тяжелым климатическим условиям. Вследствие этого все ботанические исследования велись лишь на незначительном участке острова (см. рис. 67), лежащем на его наименее возвышенной и прилегающей к побережью части. Самая возвышенная часть, наименее подвергшаяся действию вулканического извержения, так как благодаря своей крутизне и высоте она менее других была засыпана продуктами последнего, совершенно не была подвергнута исследованию. Далее промежутки между исследованиями были очень велики, часто до 10 лет, и сами исследования носили черезчур поверхностный, кратковременный характер. Вследствие этого нам совершенно неизвестен точный состав растительности в течение первого и, следовательно, наиболее важного десятилетия после происшедшей катастрофы.

Все это вместе взятое заставляет Бакера придти к следующему заключению: расположение, размеры и природа острова Кракатао неблагоприятны для детального и точного исследования; до настоящего времени лишь незначительная часть острова подверглась исследованию, при чем последнее носило крайне поверхностный характер; промежутки между исследованиями были черезчур длинны; исследователи не были достаточно знакомы с флорой Индии и ее экологическими факторами; в отношении характера проникновения новой флоры были сделаны многие предположения, но совершенно не было предпринято серьезных исследований для выяснения их правильности; сборы растений и исследования велись в разных местах острова, так что точное сравнение последовательности изменений растительности выполнено быть не могло.

Без сомнения можно указать много уважительных причин, препятствовавших проведению исчерпывающих исследований, но нельзя извинить, что такие серьезные выводы были сделаны без достаточно точных данных.

Детально разбирая выводы, делаемые Трейбом из произведенных им исследований, Бакер приходит к следующим выводам:

1. Не доказано, что первоначальная растительность Кракатао была целиком уничтожена извержением. В защищенных местах, которые не были покрыты толстым слоем горячих продуктов извержения, а также там, где этот слой быстро исчез, некоторое количество растений могло сохраниться.

2. Неизвестно, когда впервые появились на острове после извержения первые пионеры новой растительности, но имеются свидетельства не ботаников о произрастании некоторого количества растений уже через год после извержения, а через 3 года Трейб с большого расстояния видел довольно крупные растения, росшие у вершины горы. По всей вероятности, после того как дождь принес нужное количество влаги и местами смыл наносный слой, развилась новая растительность, состоявшая частью из уцелевших растений, частью же из сохранившихся спор, семян и плодов.

3. Неизвестно, какие растения появились первыми, какие за ними последовали. Не доказано и невероятно, чтобы где бы то ни было высшим растениям предшествовали папортники, а этим последним водоросли. Из факта нахождения в слое водорослей, привезенном в Бейтенцорг, одной проросшей споры папортника рискованно делать заключение о смене растительности в последовательности — водоросли — папоротники — цветковые.

Поскольку не доказано уничтожение первоначальной растительности острова и неизвестна эта последняя до извержения, не может быть установлено какие из растений были занесены после извержения, а какие нет. Возможно, что тропические береговые растения, найденные Трейбом на побережье, были принесены морскими течениями, поскольку первоначальная береговая растительность была без всякого сомнения уничтожена, но со-

вершенно неизвестно была ли таким же образом или как-нибудь иначе занесена растительность, найденная в 1886 г. в глубине острова. Исследования Трейба совершенно не доказали, что плоды, семена или споры папортников были принесены ветром через морское пространство.

5. Трейб нашел в 1886 г. на Кракатао 3 растительные ассоциации и всего 34 вида растений. Но несомненно, что на острове, только незначительная часть которого была им осмотрена, в это время было значительно большее количество растений. Между тем эта неисследованная часть острова, на южной и восточной стороне которого находятся высокие обрывы, с которых наносный слой очень скоро исчез, представляла наибольший интерес.

Эти обрывы на северо-западной стороне Кракатао были впервые обследованы, хотя и очень поверхностно, лишь 23—25 лет спустя после извержения (в 1906 и 1908 г.г.) Бакером, Эрнстом и их спутниками. Они поднялись примерно до половины высоты возвышенности острова — до 400 м и видели молодой лес, образовавший как бы авангард более старого леса, расположенного выше по склону.

Другой частью острова, где можно также ожидать сохранения прежней растительности, является самая восточная оконечность острова — Zwarte Hoek, склоны которой покрыты твердой лавой и ее обломками, и изрезаны многочисленными расщелинами и провалами, образовавшимися, повидимому, во время застывания лавового потока. Эти базальтовые скалы образовались не во время последнего извержения, а являются древним покровом Кракатао. Благодаря их крутизне, падавшие продукты последнего извержения не могли на них задерживаться, а скатывались к их подножию.

Из 11 папортников, найденных Трейбом как раз вблизи этого мыса, 7 относятся к числу обитателей скал и вполне вероятно, что корневища и споры этих видов, также как корни и семена других растений, могли сохраниться в целости в этих расщелинах во время извержений.

6. Но мы очень мало знаем о растительности и условиях ее произрастания и исследованных Трейбом мест, даже допуская, что им были собраны все произраставшие в этот момент растения, включая и молодые проростки.

7. Резюмируя можно сказать, что о растительности Кракатао в 1886 г. мы знаем так мало, что не можем сделать никаких заключений ни о ее состоянии в этот момент, ни о ее развитии в промежутке между 1883 и 1886 г.г.

Разобравши не менее детально все последующие экспедиции на остров, в том числе и те, в которых он принимал личное участие, Бакер считает, что и они ничего не прибавили к разрешению тех основных вопросов, которые так тесно связывали с исследованиями Кракатао. И мы после прочтения этой работы Бакера не можем не согласиться с ним:

1) что совершенно не доказано, что вся растительность Кракатао была уничтожена землетрясением 1883 года;

2) что если бы даже это было доказано, то тем не менее мы ничего не знаем о том каким образом растительность, за исключением береговой флоры, появилась вновь на острове — имеются лишь догадки, лишенные научного значения и совершенно неподтвержденные ни наблюдениями, ни опытом;

3) вследствие этого проблема Кракатао не сможет быть разрешена ни теперь, ни в будущем, а потому ее можно считать не имеющей никакого значения для ботанического знания.

Эти выводы лишают случайные факторы распространения их основной опоры и еще раз предостерегают нас от придания им чрезмерного значения. Нет никакого сомнения, что там, где идет речь о распространении плодов и семян на небольшие расстояния, или где мы имеем дело с береговой или водной растительностью, мы не можем не учитывать их значения, но там где речь идет о больших, иногда громадных расстояниях, прибегать к их помощи более чем рискованно. Вследствие этого объяснение многих разобщенных большими пространствами ареалов заносом семян ветрами, птицами или другими естественными факторами, благодаря их полной недоказательности, ни на иоту не приближает нас к пониманию происхождения этих ареалов.

И, таким образом, все вышеизложенное приводит нас к заключению, что из двух, намеченных в начале этой главы, возможностей распространения растения, мы должны остановиться на первой: т. е. что распространение растений как правило, исключая, конечно, отдельные случаи, носит массовый характер и совершается постепенно, шаг за шагом, завоевывая все новые и новые территории [1]).

ЛИТЕРАТУРА.

Amann, I. Woher stammen die Laubmoose der erratischen Blöcke der schweizerischen Hochebene und des Jura? — Ber. d. Schweiz. Botan. Geselsch. H. IV. 1894.

Backer, C. A. The problem of Krakatau as seen by a botanist. Java. 1929.

Beccari O. H. Il Genere Cocos Linn. e le Palme affini. Firenze 1916.

Beguinot, A. Osservazioni e documenti sulla disseminazione a distanza. 1902.

Bentham, G. Notes on the Classification, History and Geographical distribution of Compositae. Journ. of the Linnean Soc. Botany. XIII. 1873.

Birger, S. Ueber endozoische Samenverbreitung durch Vögel. Svensk. Bot. Tidskrift. B. I. H. 1. 1907.

Böhme, H. Schwimmende Inseln. — Petermann's Geogr. Mitteil. B. 72. 1926.

Brauer, A. Biogeographie. Die Kultur der Gegenwart. III, 4. B. 4. 1914.

Braun-Blanquet, I. Pflanzensoziologie. 1918.

Brockmann-Jerosch, H. u. M. Betrachtungen über Pflanzenausbreitung. Verh. d. Naturf. Ges. in Basel XXXV. 1923.

Burtt, B. D. A record of fruits and seeds dispersed by mammals and birds from the Singida district of Tanganyika Territory. — The Journal of Ecology. XVII. № 2. 1929.

Chemerson, H. Sur la dissémination de quelques Cyperacées. — Bull. de la Soc. Bot. d. France. LXXI. 1924.

Chevalièr, A. et Guenot, L. Biogeographie, 10. Peuplement des espaces vides. 1925.

Christ, H. Pflanzenleben der Schweiz 1882.

Christ, H. Die Geographiè der Farne. 1910.

Cook O. F. The Origin and Distribution of the Cocoa Palm. Contrib. the U. S. Natk. Herb VII № 2. 1901.

Engler, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. II. 1882.

[1]) Настоящая глава была закончена задолго до того, как нами была получена новая книга Ридлея — Ridley, The dispersal of plants throughout the world. 1930. Вследствие этого многочисленный материал о распространении или, вернее, о рассеянии растений, приводимый автором, в значительной степени не был использован при составлении этой главы.

Впрочем, для нашей цели книга Ридлея мало что может дать, т. к. подход автора к разрешению основного для нас вопроса: определения расстояния, на которое могут быть переносимы семена естественными факторами, и значение последних в отношении характера современных ареалов растений, — является совершенно не критическим. Расстояние от материка острова, на котором найден тот или иной вид, является уже достаточным критерием для определения вместе с тем и расстояния, на которое могут быть перенесены семена действием естественных факторов. Никакого анализа общего состава флоры этих островов и ее происхождения совершенно не делается. Автор продолжает придавать преувеличенное значение распространению спор, совершенно не упоминая, или быть может даже не зная, о существовании прекрасных исследований Герцога, Христа и Ирмшера о географии мхов и папортников, исключающих случайность в характере их распространения. Автор продолжает обосновывать дальность расстояния семян примером флоры Кракатао, повидимому не подозревая о существовании книги Бакера, ставящей все данные по возобновлению этой флоры под большое сомнение. Во всяком случае, всех этих работ, в списке использованной им литературы, не имеется.

Наконец, совершенно отрицая значение возраста в распространении растений, Ридлей впадает в еще большую крайность, чем Виллис, переоценивший этот, без всякого сомнения чрезвычайно важный фактор географического распространения растений.

Falck, R. Ueber die Grössen, Fallgeschwindigkeit und Schwebewerte der Pilzsporen und ihre Gruppierung mit Bezug auf die zu ihrer Verbreitung nötigen Temparaturströmungs-Ceschwindigkeiten. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. B. XLV. H. 5. 1927.

Guppy, H. Plants, seeds and currents in the West Indies and Azores. 1917.

Hemsley, W. Botany of the Challenger Expedition. Report of the scientific Results. Vol. I. 1885.

Herzog, Th. Geographie der Moose. 1926.

Hildebrand, Fr. Die Verbreitungsmittel d. Pflanzen. 1873.

Hochreutiner. Dissemination des graines par les poissons. Bull. de Labor de Botan. génér. III. 1899.

Höck. Die Verbreitung der Meerstrandpflanzen Norddeutschlands u. ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Genossenschaften. Beih. z. Bot. Centralbl. X. 1901.

Hooker, W. Lodoicea sechellarum in Curtis Bot. Magazine. New Ser. I. 1827. tab. 2734—2738.

Huth, E. Die Verbreitung der Planzen durch die Excremente der Thiere. Samml. naturw. Vorträge. III. 1889.

Jaccard. Lois de distrubition florale dans la zone alpine. Bull. de la Soc. Vaudoise des Sc. Nat. XXXVIII. № 144. 1922.

Jacot, A. P. Insular biota and dispersal agents. Science LXX. № 1820. 1929.

Kerner, A. Der Einfluss der Winde auf die Verbreitung der Samen im Hochgebirge. Ztschr. d. deutsch.-oesterr. Alpenver. 1871.

Kotilainen, M. Ueber das boreale Laubmooselement in Ladoga-Karelien. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fennicae. XI. № 1. 1929.

Krämer, A. Die Entstehung und Besiedlung der Koralleninseln. 1927.

Letzmann, I. Die Schwimmenden Inseln des Pastoratssees von Trikaten und anderer Seen. — Sitzungsber. d. Naturf. Ges. d. Univ. Doprat, XXVIII. 1921.

Molisch, H. Im Lande der aufgehenden Sonne. Wien. 1927.

Palmgren, A. Ueber Artenzahl und Areal, sowie über die Konstitution der Vegetation. Acta Forestalia Fennica 22. 1922.

Palmgren, A. Die Artenzahl als pflanzengeographischer Character, sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. Fennia. B. 46. № 2. 1925.

Palmgren, A. Chance as an element in plant geography. Proceed. of the Intern. Congr. of Plant Sciences I. New-York. 1929.

Praeger Lloyd. Dispersal and distribution. Journ. of Ecolog. XI. 1923.

Ramsbottom, I. Rate and Growth of Fungus Rings. Nature № 2935. 1923.

Scharf, R. F. Sur le problème de l'île de Krakatau C. R. Congr. Ass. franc. Grenoble (Biogeogr.) 1925 (no Bot. Centralbl. B. 153. 1927).

Schimper, A. Die Indo-malayische Strandflora. Mitteil. aus d. Tropen. H. III. 1891.

Schimper, A. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 1908.

Schmucker, Th. Beiträge zur Kenntnis der Hochgebirgsflora Javas und zur Theorie der Pflanzenausbreitung. — Beih. z. Botan. Centralbl. XLIII. 1927.

Sernander. Entwurf einer Monographie der Europäischen Myrmekochoren. — Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handling. Bd. 41. N. 7. 1906.

Schmidt, W. Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung. Oester. Botan. Zeitschr. LXVII. 1918.

Solms-Laubach, H. Die leitenden Gesichtspunkte einer allgem. Pflanzengeographie V. Besiedelung des Standorts durch die Art. 1905.

Stakman, E., Henry, A. etc. Spores in the Upper Air. Journ. of Agricut. Researsh. XXIV. № 7. 1923.

Treub, M. Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. — Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg. VII. 1888.

Ulbrich, E. Biologie der Früchte und Samen. 1929.

Vogler, P. Ueber die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. — Flora. B. 89. Ergänzungsband. 1901.

Дарвин, Ч. Происхождение видов. 1859. Русск. изд. 1898.

Зажурило К. К. К класификации орнитохорных плодов и семян. Журн. Русск. Ботан. Общ. № 2—3. 1931.

Закарян, С. Борьба за жизнь между всходами солянок. Материалы по опытно-строительным работам на Мугани. Вып. 6. 1930.

Келлер, Б. А. О плодах и семенах, распространяемых весенней водой в заливных долинах рек. Русск. Гидробиол. журн. I. 1922.

Кернер, А. Жизнь растений. II. Русск. изд. 1903 г.

Морозов, Г. Учение о лесе. 1912.

ГЛАВА VII.

ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА, КАК ФАКТОР ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ВИДОВ.

Если, как мы сейчас видели, распространение растений в большинстве случаев не имеет ярко выраженного скачкообразного характера, а совершается постепенно захватывая не только отдельные особи, но целые виды, сообщества и даже флоры, то возникает вопрос, каковы же те движущие силы, которые выводят растительность из состояния равновесия и неподвижности и заставляют изменять районы своего обитания.

На одни из этих сил мы уже указали — это, во-первых, отдаление потомства от материнского растения действием различных приспособлений, предоставляющих ему лучшие возможности существования, и во-вторых, перемещения на небольшие расстояния действием естественных факторов. Благодаря им происходят медленные и постепенные передвижения растительности до тех пор, пока она не встретит на своем пути преграждающего препятствия орографического, климатического или почвенного характера.

Но эти перемещения растительности являются недостаточными и лишенными какого-либо определенного направления, чтобы объяснить известные нам случаи, когда целые флоры приходили в состояние движения, изменяя ареалы своего распространения.

Попытку разрешения этого вопроса представляет собою только что опубликованная Гудом (Good, 1931) теория распространения растений. В качестве предпосылок для нее являются следующие шесть положений:

1. Распространение растений определяется распределением климатических условий.

Это положение доказуется совершенно очевидными взаимоотношениями, существующими между климатическими условиями и растительностью, проявляющимися в соответствии зонального распределения тех и других по земному шару. Оно сказывается и в поясном распределении растительности в горных районах.

2. Распространение растений определяется распределением эдафических условий.

Большинство растений может существовать лишь в определенных эдафических условиях, вследствие чего расположение растений в пределах ареала определяется местонахождениями, обладающими соответствующими для данного вида условиями эдафического характера. Тем не менее эти последние в распространении растений носят лишь подчиненный характер: климатические условия играют первенствующую роль, определяя границы ареалов, за пределами которых обитание вида даже при наличии отвечающих его биологии, эдафических условий является невозможным. Распределение этих условий очень не регулярно и не подчинено никакой зональности, как это имеет место в отношении климатических условий. Редко можно найти однородный в климатическом отношении ареал, который не был бы в то же время чрезвычайно разнообразен по своим эдафическим условиям.

3. Большие перемещения флор происходили в прошлом и имеют место и в настоящее время.

Имевшие место перемещения видов или совокупности ряда видов, то что в сущности и называется миграцией растений, доказываются происходившими смещениями одних флор другими. Фитопалеонтология дает многочисленные свидетельства таких смещений, начиная от очень древних времен, и нет никакого основания для допущения, что это не происходит и в настоящее время.

4. Перемещение видов осуществляется благодаря продвижению отдельных индивдуумов растений в процессе их размножения.

Вследствие неподвижности подавляющей массы растительности, положение совершенно очевидное.

5. В течение геологической истории происходили многочисленные изменения и колебания климатических условий.

Геологическая история земли, изучение ископаемой растительности и колец наростания древесных видов, например таких древних деревьев, как гигантские секвои в Северной Америке, дают многочисленные подтверждения этому положени. [1])

6. За время существования растительности имели место, и по всей вероятности значительные, изменения в распределении суши и морей.

Существование в прошлом соединений, между материками, является необходимым заключением, вытекающим из современного распространения животных и растений. Для объяснения этих соединений были выдвинуты две теории — теория мостов суши и теория перемещения материков (см. гл. X), обе требующие громадных изменений в распределении материков и морей по земному шару.

Эти шесть положений взаимно связаны друг с другом и вытекают одно из другого. Суммирующим выводом из них является то положение, что современное распространение растений представляет собою результат сложных перемещений растительности под влиянием климатических изменений, осуществляемых благодаря процессу рассеяния и модифицируемых благодаря характеру топографии ее ареала.

В этой концепсии отсутствует лишь один момент — объяснение того, почему и каким образом климатические изменения могут вызвать перемещения растительности. Если воспользоваться сравнением с паровозом, то отсутствие этого объяснения будет соответствовать отсутствию указаний на существование в последнем системы механизмов, передающих силу пара из его котла к колесам. Климатические изменения будут в этом примере соответствовать пару, рассеяние растений при помощи их семян и других видов размножения — колесам паровоза. Остается ответить на вопрос, что же соответствует системе передаточных механизмов последнего. Вот на этот вопрос и отвечает, выдвигаемая Гудом, теория. Она основывается, главным образом, на том факте, что эволюция биологических и физиологических особенностей растения при приспособлении к новым условиям существования, не может итти с такой же быстротой, с какой могут изменяться эти последние. Вследствие этого, в таком случае, растение должно изменить место своего обитания или оно обречено на гибель. А тем, что оно может изменить место своего произрастания, оно обязано своим приспособлениям к рассеянию своего потомства. Это то обладание растением способности до известного лишь предела претерпевать изменения во внешних условиях своего обитания при переходе за его пределы и служит импульсом к изменению местообитания в направлении возвращения в рамки присущих ему условий жизни. Вот это и является выражением той теории распространения растений, которую Гуд назвал theory of tolerance, что на русский язык можно перевести, как теория выносливости вида.

Самая постановка этого вопроса в такой форме по существу не представляет чего-либо вполне нового. Уже Форбс, как мы видели (см. гл. II),

[1]) Гуд говорит в своей работе лишь о покрытосемянных — Angiospermae, но все его положения совершенно очевидно имеют приложение и ко всему растительному миру.

в 1842 г. основывал свои заключения о составе флоры Британских островов на перемещениях растительности под влиянием изменений климатических условий. В 1859 г. Дарвин в «Происхождении видов» писал: «процесс распространения совершается часто очень медленно и зависит от климатических и географических изменений, от удивительных случайностей и от постоянного приспособления новых видов к различным климатам, в которые им приходится попадать». В 1876 г., а затем в 1882 г. Блитт (Blytt, 1876, 1882), писал о смешанном составе флоры Норвегии, образованной группами видов различного происхождения, возникшем вследствие медленных перемещений видов, вызванных изменениями климатических условий. В том же 1882 г., во втором томе своей истории развития растительного мира, Энглер (Engler, 1882, p. 325) писал, что большую роль в распространении растений играет жизнеспособность типа (Lebensfähigkeit). Жизненнеспособность сказывается прежде всего в способности производить потомство, но это не является высшей степенью ее проявления. Последняя заключается в способности производить поддающееся изменчивости потомство, так как на этом основывается возможность для этого потомства приспособиться к происшедшим климатическим изменениям и тем самым удержать за собой ареал своего обитания, или в борьбе с менее жизненными видами его расширить. «Можно сказать, пишет он, что эта жизнеспособность должна рассматриваться, как один из самых главных факторов географического распространения растений». Благодаря этой жизнеспособности растения, при уменьшении количества выпадающих осадков, постепенно превращаются из гидрофильных в ксерофитные, при подъеме страны над уровнем моря — из мегастотермов в мезотермов, или из мезотермов в микротермов. Признаком этой жизнеспособности является приспособление растениями своих вегетативных органов к изменениям и сокращениям вегетационного периода произрастания, когда они, вместо беспрерывно вегетирующих надземных органов, развивают подземные стебли в виде корневищ, клубней и пр., способных находиться в состоянии покоя в неблагоприятные периоды года.

Жизнеспособность вида имеет значение, главным образом, в материковых странах, где внедрение видов в чужие ареалы происходит постоянно. В островных же ареалах растения с меньшей жизненной способностью могут легче сохраниться, так как: 1) на островах климатические изменения большею частью приобретают значительно меньшие размеры и 2) конкуренция с другими видами не имеет здесь такого значения, как на материках.

В этом определении жизнеспособности вида Энглером почти не уделено внимания перемещениям растительности, происходящим под влиянием изменений условий обитания, т. е. как раз тому, на чем построена теория Гуда и в чем заключается ее наибольший интерес и наибольшее значение. Но вместе с тем несомненно, что и Энглер подразумевал перемещения вида, когда он говорил о расширении территории его ареала.

Таким образом, термин жизнеспособность нам кажется более широким и охватывающим все вопросы, связанные с рассматриваемой нами темой, чем термин «выносливость». Этот термин (Vitalität и Vitalité) приобрел уже некоторые права гражданства в экологической географии растений. Здесь под ним понимают степень преуспевания, достигнутой видом. Это последнее проявляется в соответствии биологических особенностей вида с условиями его обитания. Если это имеет место, то вид совершает весь свой жизненный цикл, начиная от вегетативного развития и кончая цветением, плодоношением и образованием семян. Если же этого соответствия не имеется, то некоторые стадии этого цикла развития выпадают: растение, например, цветет, но не дает плодов, или ограничивается лишь вегетативным развитием. В экологической географии растений намечаются следующие градации прохождения растениями всех стадий своего развития (Braun-Blanquet et Pavillard, 1925).

1. Растения проходят весь нормальный цикл своего развития.

2. Растения с неполным циклом развития, но с сильным развитием вегетативных органов.

3. Растения с неполным циклом развития и со слабым развитием вегетативных органов.

4. Растения только иногда дающие проростки и в дальнейшем погибающие.

Причины этой дисгармонии растений с условиями своего обитания коренятся в происшедшем изменении этих условий, а виды или отдельные их особи, не изменившие своего местообитания, стоят перед дилеммой или приспособиться к новым условиям или в конечном итоге погибнуть.

Таким образом «жизнеспособность», «приспособленность», «выносливость» — все это является синонимами того понятия, которое Гуд выразил в своей theorie of tolerance, к каковой мы можем уже и перейти.

ТЕОРИЯ ГУДА.

Определения понятия «жизнеспособность». Главным исходным моментом теории Гуда является утверждение, что вид может занять лишь ту часть земного шара, внешние условия которой находятся в соответствии со степенью жизнеспособности[1]) этого вида. Вид может нормально существовать и размножаться только при наличии определенных климатических и эдафических условий.

Весь ареал, пригодный для обитания вида, может быть назван как его «потенциальный ареал». Способность вида занять этот ареал в особенности если последний не сплошной, а разорванный, будет зависеть, во-первых, от степени распространения его в этом ареале и, во-вторых, от той конкуренции, которую он встретит. Если потенциальный ареал будет велик, то и сочетание растительности в различных его частях будет различно, вследствие чего и характер конкуренции будет не повсюду одинаков. Размер потенциального ареала будет изменяться в зависимости от изменений во внешних условиях обитания.

Жизнеспособность вида определяется приспособленностью к совокупности условий обитания, но, обычно, один какой-либо из факторов получает доминирующее значение. Так, например, вид может обладать различной степенью приспособленности к температуре, осадкам и эдафическим условиям ,но ареал его будет определяться тем из этих факторов, который будет находиться в минимуме. Таким образом, ареал вида не может превышать границ этого последнего фактора. Если мы допустим, что вид приспособлен к различного рода факторам существования в такой степени, что это дает ему возможность произрастать по всему земному шару, за исключением температуры, то степень приспособленности именно к этой последней и определит фактический ареал вида.

К сожалению, установление каким именно из факторов определяются границы ареала является чрезвычайно затруднительным, так как часто, помимо одного, кажущегося нам доминирующим, фактора имеется еще ряд других замаскированных и связанных с ним факторов. Это выявляется со всей очевидностью в тех случаях, когда вид, в своем диком распространении ограниченный каким-либо определенным фактором, при введении в культуру и при устранении, следовательно, всякой конкуренции с другими видами, прекрасно развивается и при отсутствии условий, определяющих этот фактор. Таким образом, в этом случае выявляется совсем другая причина, ограничивающая распространение вида, чем это нам до сих пор представлялось.

Принимая во внимание существование большого количества видов растений и относительно узкую гамму внешних условий, определяющих их существование, мы можем легко себе представить, что не один, а ряд видов будут обладать той же степенью жизнеспособности в отношении определенных факторов. Это заключение находится в полном согласии с наблюдаемой конкуренцией одних видов с другими, и достаточным объяснением ее. И, действительно, если два, сходных в основных чертах, вида будут слегка отличаться в степени своей жизнеспособности, то именно вот эта незначительная разница и будет служить определяющим моментом в конкуренции этих двух видов между собой. При этом в одних случаях может установиться известное равновесие между этими видами без какого-либо преимущества на стороне того или другого их них. В других же случаях один из видов получит преимущество перед другим, что приведет к развитию его за счет другого, в результате большого соответствия приспособленности победившего вида условиям обитания, чем его конкурента.

Поскольку приспособленность к условиям обитания родственных видов не является абсолютно тождественной, постолько приспособленность рода по отношению к отдельным факторам может носить непрерывный и прерывный характер. В первом случае приспособленность рода к отдельным факторам будет полной, соответствуя всей скале жизнеспособности рода от минимума и до максимума; во-втором же случае в этой скале будут пропуски, соответствующие отсутствию видов в составе рода, совокупность приспособленности которых отвечает всей скале действия данного фактора.

Это положение может быть пояснено следующим примером. Допустим существование какого-нибудь рода, включающего шесть видов, ареал которого определяется одним фактором, скажем температурой. Степень приспособленности к температуре входящих в него видов может представлять собою непрерывную цепь, начиная скажем от 10° и до 45° включительно, или же в этой цепи могут быть пропуски. В первом случае мы будем иметь виды, со следующей, например, степенью приспособленности к температурным условиям: 1) 10°—20°, 2) 15°—25°, 3) 20°—25°, 4) 20°—35°, 5) 30°—40°, 6) 39°—45°. Приспособленность рода к температуре будет носить непрерывный характер в пределах от 10° до 45° и ареал рода будет целиком покрыт ареалами образующих его видов; потенциальный ареал рода будет носить непрерывный характер. Допустим другой случай, при котором температурная скала жизненности видов будет такая: 1) 10°—15°, 2) 20°—25°, 3) 20°—30°, 4) 35°—40°, 5) 37°—40°, 6) 40°—45°. Таким образом, здесь как и в предыдущем случае, приспособленность рода к температурным условиям будет колебаться в пределах от 10° до 45°, но в этом случае она будет иметь прерывный характер, так как в составе этого рода не имеется видов, жизненность которых определялась бы температурными условиями в пределах 15°—20° и 30°—35°. Если мы допустим, что в пределах ареала рода будут находиться районы с этими последними температурными условиями, то в этих местах данный род представлен не будет, и эти пропуски в его распространении и обусловят прерывность его ареала.

«Жизнеспособность» вида, как импульс к его миграции. Для того чтобы показать каким образом жизнеспособность вида, в случае изменения условий существования, может вызвать перемещение его с целью изменения местообитания, возьмем наиболее простой и чисто теоретический случай, когда жизнеспособность вида определяется лишь одним фактором, скажем температурой. Предположим, что жизнеспособность нашего воображаемого вида опреляется годовой температурной скалой в пределах 10°—20° С. и допустим, что потенциальный ареал вида будет непрерывным. Предположим далее, что наш вид покрыл весь ареал, отвечающий его приспособленности к температурным условиям, и что, следовательно, ареал вида и протяженность действия указанной скалы температур будут совпадать один с другой.

[1]) Здесь, как и повсюду в дальнейшем, мы будем переводить термин Гуда — «tolerance», как «жизнеспособность».

В каждом поколении вида, если это будет однолетнее растение, или в каждый репродукционный год, если это будет многолетнее растение, образующие его индивидуумы будут давать семена (или другие единицы размножения), которые будут распространяться по всем направлениям от родительских растений. В случае если эти семена получат возможность прорасти в пределах ареала вида, выросшее из них растение будет иметь все условия для нормального развития и существования. Но если эти семена будут перенесены за границы ареала вида, т. е. за пределы, отвечающих жизненности вида температурных условий, то развившиеся из них растения будут обречены на гибель или не смогут получить нормального развития. Это положение будет сохраняться до тех пор пока внешние условия и характер жизнеспособности вида будут неизменными, при чем часть семян каждой репродукции не будет иметь возможности развиться.

Теперь допустим, что произойдет изменение климатических условий, выражающееся в понижении температуры, при чем избранные нами пределы температурных условий от 10° до 20° передвинутся в направлении экватора. Вследствие этого потенциальный ареал вида переместится соответствующим образом, сократив свое протяжение на севере и увеличив его на юге.

Что произойдет тогда с нашим видом? Представители последнего, занимавшие северную часть ареала, также как и образуемое ими молодое поколение, с момента изменения климата окажутся в условиях, лежащих за пределами их жизнеспособности, и поэтому будут обречены в конечном счете к гибели, если не успеют приспособиться к новым условиям жизни. Если это изменение климатических условий будет продолжаться в том же направлении, то точно также будет расширяться и зона вымирания вида в северной оконечности его ареала.

В южной же оконечности ареала условия обитания вида изменяются в диаметрально противоположном направлении. В то время как раньше семена, переносившиеся за пределы ареала, оказывались в условиях несоответствующих их жизнеспособности, в настоящее время они получают полную возможность нормального развития, что обусловит расширение территории распространения вида к югу, которое будет продолжаться до тех пор пока не осатновится процесс перемещения климатической зоны. Таким образом, вымирание вида в северной части ареала и продвижение его к югу, с соответствующими изменениями на его западной и восточной оконечностях, вызовут перемещение центра ареала и изменение его положения.

Очерченный процесс перемещения вида будет иметь место лишь в том случае если, при изменении внешних условий обитания, жизнеспособность вида остается неизменной. Здесь находится критический момент всей теории, так как если допустить параллельность их изменений, то никакого перемещения вида не произойдет и вся теория отпадает. Но обычно это не имеет места, так как эволюция вида идет значительно более медленными шагами, чем изменения внешних условий его обитания. Так, например, громадные климатические изменения ледникового периода продолжались с эволюционной точки зрения в большинстве случаев недостаточно долго, чтобы вызвать изменения в жизнеспособности видов. Наблюдаемые нами перемещения флор, как уже было указано, служат достаточным доказательством того, что изменения этих явлений происходят не одновременно. Они могли бы совпадать лишь при условии внезапного, мутационного изменения жизнеспособности вида.

В описанном нами выше примере со всей очевидностью выступила разница в условиях жизни вида, в северной и южной частях его ареала при перемещении последнего. Соотношение между климатом и ареалом в передовой части последнего никогда не подвергается серьезному нарушению: здесь имеет место лишь количественное увеличение территории ареала, в пределах которого рассеяние семян является имеющим значение для распространения вида. В тыловой же части ареала имеют место диаметрально противоположные обстоятельства. Здесь потенциальный ареал вида находится в состоянии постоянного сокращения, так что возможность нормального рассеяния для многих индивидуумов вида делается все более и более ограниченной, и они перестают находиться в гармонии с условиями своего обитания.

Приведенный нами, чисто гипотетический, пример является наиболее простым случаем, какой мы можем себе представить — на самом деле происходящее в природе является значительно более сложным. Так, в этом примере только один вид оказывается затронутым происшедшим изменением климатических условий, на самом же деле такого рода явления отражаются сразу же на целой совокупности видов. Несомненно, что приспособленность всех этих видов к климатическим условиям будет не одинакова, вследствие чего законы отбора здесь вступят в силу.

Так допустим еще раз, что изменения температурных условий отразятся одновременно на ста видах, при чем характер и степень реагирования последних на эти изменения будут, конечно, различны. На части этих видов изменения температуры почти не отразятся, поскольку в определении их жизнеспособности доминирующую роль играют другие факторы. Такие виды не изменят положения своего ареала. Другая часть, наоборот, придет в движение, перемещаясь соответственно перемещению температурных условий. Это создаст благоприятный материал для процесса отбора.

Дальнейшим усложнением является то обстоятельство, что изменения внешних условий, в частности климатических условий, редко происходят на ограниченной территории, а большею частью захватывают громадные районы того же полушария, а иногда отражаются и на всем земном шаре, вызывая смещение климатических зон. Вследствие этого географическая зона получит рано или поздно растительность, характеризовавшую до этого рядом лежащую зону. В результате произойдет не только перемещение флор, но и смешение их элементов, так как виды не изменившие своего положения или оставшиеся в ариергарде в одной зоне смешиваются с видами, идущими в авангарде, перемещающейся флоры предшествовавшей зоны.

Перемещение видов изменяет форму и размеры ареала, так как нельзя себе представить, чтобы смещение видов происходило настолько регулярно, чтобы их положение в дальнейшем ничем не отличалось от первоначального. Наоборот, разнообразие рельефа земного шара, распределение суши и морей исключают возможность повторения формы ареала в его прежнем виде. Вследствие этого, в результате перемещений, ареалы одной части видов увеличатся, другой же — уменьшатся в своих размерах. Ранее сплошной потенциальный ареал вида, вследствие топографических условий, может распасться на две или больше частей, образуя разорванный или даже островной ареал. Далее увеличение потенциального ареала может произойти значительно быстрее распространения вида, благодаря чему, временно или постоянно, последний перестанет занимать всю территорию своего возможного распространения.

Таким образом, резюмируя все вышеизложенное можно сказать, что теория Гуда знакомит нас с механизмом перемещения видов и объясняет почему и как последнее происходит.

Доказательства теории Гуда.

Отсутствие прямых доказательств. Описанные процессы географического распространения растений требуют для своего осуществления чрезвычайно длительные промежутки времени, не укладывающиеся в масштаб жизни человечества. Вследствие этого ни о непосредственном наблюдении, ни об опытной проверке изложенных положений не может быть и речи, и для установления их правильности надо искать косвенные доказательства.

Сходность степени жизнеспособности индивидуумов одного и того же вида. Таким косвенным доказательством может служить то обстоятельство, что индивидуумы одного и того же вида более или менее одинаково реагируют на внешние условия, будучи сходны в степени своей жизнеспособности, как и в отношении своего морфологического строения. Это выявляется с достаточной очевидностью, в отношении климатических факторов, при культуре растений, благодаря устранению конкуренции. Правда, в этом случае наблюдаются индивидуумы, отличающиеся большей выносливостью в отношении внешних факторов, чем другие, но они представляют собою отдельные расы или зарождающиеся виды, обладающие им присущей самостоятельной жизнеспособностью.

В подтверждение этому можно привести мнение Вайта (White, 1926, 1928), считающего, что вид, ареал которого охватывает различные климатические зоны, без всякого сомнения состоит из нескольких рас, характеризующихся своим различным отношением к температурным условиям. Этим объясняется известная практикам особенность экземпляров, вывезенных с северной части ареала вида, лучше переносить низкие температуры, чем взятых из его южной части. Отличия этих рас не проявляются в морфологическом строении растений или если и проявляются, то наш глаз не способен уловить этой разницы. Помимо того, Вайт указывает, что способность выдерживать низкие температуры, у видов к ним не привычным, объясняется исключительно образованием мутационным путем холодостойких рас.

То же самое можно сказать, и в отношении эдафических факторов. Так, например, среди растений, избегающих известковые почвы, трудно найти хотя бы один экземпляр, который от этого уклонялся. Эта биологическая особенность в некоторых случаях может быть устранена в культуре, но этим создается новая форма с ей присущим, отличающимся от обычного, характером жизнеспособности. Это показывает насколько скорее идет процесс изменения жизнеспособности в отношении приспособления к новым условиям обитания при культуре, по сравнению с тем, что имеет место в дикой природе.

Акклиматизация растений. Второе доказательство дает акклиматизация растений, хотя она по существу должна была бы являться противоречием изложенной теории. На самом деле, в большинстве случаев, то что обычно называют акклиматизацией представляет собою культуру растений, хотя и вне их обычного ареала, но в пределах потенциального ареала, так как, как мы видели, вид очень часто по тем или другим причинам не занимает всего ареала на земном шаре, который отвечает его жизнеспособности. Помимо того, амплитуда жизнеспособности вида может быть шире тех условий, в которых он обычно растет, что и проявляется при культуре его вне этих обычных условий, выявляя объем его потенциального ареала. Но вместе с тем, сплошь и рядом наблюдается гибель таких растений, казавшихся вполне акклиматизированными, в случае наступления необычных условий, например, очень низких температур, представляющих собой крайние проявления климатических факторов данной местности. Такая неполная акклиматизация является подтверждением существования у растения определенных пределов его жизнеспособности, вне которых оно уже существовать не может. Настоящая же акклиматизация вне предела потенциального ареала имеет место очень редко (см. гл. VII).

К этому мы можем еще добавить ряд соображений другого порядка.

Реликтовые местонахождения. Мы видели, что при перемещении вида, вызванном изменениями условий обитания, растения, занимающие ту часть ареала, которая подверглась наибольшему воздействию этих изменений, окажутся в дисгармонии с новыми условиями жизни. Они вынуждены будут перемещаться, следуя направлению изменения в ареале вида. Эти перемещения будут доступны лишь молодому поколению, образовавшемуся из семян родительских растений, которые обречены оставаться на своих местах. Что же произойдет с последними? Мы имеем многочисленные свидетельства сохранения таких растений, в наиболее благоприятных местах их бывшего ареала. Таким образом, создаются реликтовые местонахождения и образуются разрывы с основным ареалом вида, о чем выше мы уже говорили с достаточной подробностью.

Эти местонахождения могут иногда иметь чрезвычайно ограниченное протяжение: отдельная гора или ущелье, какая-нибудь горная порода, например, меловые скалы, могут представлять собою единственное убежище этих реликтовых растений. В пределах этого ограниченного обитания, эти виды будут продолжать размножаться семенами, если они сохранят еще способность их образования, или вегетативно, если они будут лишены ее. Эти оставшиеся растения смешаются с новыми пришельцами и образуют один из элементов новой флоды данного района.

Возникает вопрос, не сможем ли мы изучая биологию этих остатков прежней флоры, выявить их прошлую историю и определить те изменения, которые они претерпели в условиях своего обитания. На этот вопрос мы можем ответить утвердительно, так как ряд моментов в жизни этих растений является тому достаточным подтверждением.

Периодичность произрастания растений. Существование известной последовательности в чередовании вегетативных процессов, а также цветения и плодоношения, представляет собою хорошо известное явление, по вопросу о причинах которой существует значительная литература (см. Drude, 1913). Это чередование вегетативных и репродуктивных процессов, представляющее собою периодичность в протекании фаз развития, является особенностью присущей всем, во всяком случае высшим, растениям, независимо от места их обитания на земном шаре. Эта ритмичность присуща в равной степени и растительности тропиков, несмотря на ровность их климатических условий. Как показал Шимпер (Schimper, 1898) в тропическом лесу, несмотря на незначительность проявления климатической периодичности, существует периодичность в жизни образующих их деревьев, выражающаяся в сбрасывании в определенные интервалы листьев, в смене даже у вечнозеленых видов периодов интенсивного роста с периодом покоя.

Мы не будем вдаваться в вопрос, представляющий собою предмет нерешенного спора, является ли периодичность в жизни растения явлением первичного характера, независящим от внешних условий, которые могут лишь направлять ее в ту или иную сторону (Schimper l. c., Volkens, 1912), или же она является результатом этих внешних условий обитания, поскольку абсолютной неизменяемости климатических условий в течение всего года — на земле не существует нигде (Klebs, 1911). Для нашей цели разрешение этого вопроса не представляет значения, нам важно констатировать наличие периодичности явлений в растительном царстве и существование взаимоотношений между нею и климатическими условиями обитания. Вторым для нас более важным моментом является установление того положения, что присущая растению периодичность в большинстве случаев является наследственно закрепленной и не поддающейся скорому изменению при изменении климатических условий.

Опыт, поставленный Дильсом (Diels, 1918), в котором ряд лесных видов Германии, путем культуры в оранжерее, был освобожден от климатических условий своего обычного существования, это очень хорошо показал. По характеру развития этих растений их можно было разбить на три группы, при чем изменения, происшедшие в их периоде покоя, в первом случае, выразились в полном его устранении (тип — *Asperula*), во-втором, в частичном устранении (тип — *Leucojum*) и в третьем — в полном сохранении периода покоя (тип — *Polygonatum*). Эти изменения с ясностью выявили географические родственные взаимоотношения растений, участвовавших в опыте. Так

Asperula, с переносом в оранжерею утратившая период покоя и росшая без перерыва, выявила свои родственные связи с тропическими родами того же семейства; род *Leucojum,* с повышением температуры, в осенние месяцы в период покоя не вступал, но в летние месяцы продолжал его сохранять, указывая на свое средиземноморское происхождение, и, наконец *Polygonatum* сохранял период покоя, соответствующий климатическим условиям Средней Европы, свидетельствуя о своем голарктическом происхождении.

Вследствие этого несовпадение климатической периодичности с периодичностью фаз развития растения должно указывать на какое то несоответствие последнего с условиями его обитания. Этот вопрос подверг детальному разбору Шарфеттер (Scharfetter, 1922) и указал, на следующие пять основных типов периодичности растений флоры Средней Европы: 1. Развитие листьев, затем цветение, затем плодоношение. Эта периодичность является правилом для травянистых и редким явлением у деревянистых растений. Последнее представляют собою большею частью иноземные растения, как конский каштан, сирень, жасмин, робиния; из европейских деревьев такую периодичность имеет, например, липа.

2. Сначала развиваются цветы, затем листья и плоды. Как правило у наших деревянистых растений и как исключение у травянистых.

3. Цветы и плоды развиваются ранней весной, после которых уже распускаются листья. Типично для высокогорных и арктических растений.

4. Последовательность — листья, плоды, цветы — имеет место у некоторых луковичных растений, например, безвременника осеннего — *Colchicum autumnale,* у которых цветение происходит поздней осенью, а плод развивается только весной, после образования листьев.

5. Облиственность в течение круглого года с несколько раз повторяющимся цветением и плодоношением, например, маргаритка — *Bellis perennis, Glechoma hederacea* и др.

Это разнообразие периодичности можно разбить на две группы: в первую войдут виды, периодичность жизненных циклов которых будет отвечать периодичности среднеевропейского климата, при чем растение использует все подходящее для его развития время. Так например, яблоня имеет период покоя зимой, цветет весной, затем развивает листья и к осени плодоносит. Климатическая и вегетационная периодичность находятся в полном соответствии.

Вторую же группу, в противоположность этому, образуют виды, вегетационная периодичность которых расходится с климатической периодичностью. В качестве примера могут быть приведены растения, как указанный безвременник осенний, цветущие поздней осенью, когда образовавшиеся завязи наиболее подвержены гибели от зимних морозов, и плоды которых созревают лишь весной следующего года, после чего вегетация растения на весь летний период, в противоположность другим видам, совершенно замирает.

Здесь с полной очевидностью выявляется периодичность климата Средиземноморской области с двойным перерывом в вегетации растений: первым — летом, вследствие недостатка осадков, и вторым — зимой, вследствие понижения температуры.

Наличие видов с аналогичной периодичностью своей вегетации очень характерно для флоры Крыма. Здесь такие виды, как *Sternbergia colchiciflora, Crocus Pallasii и speciosus, Colchicum umbrosum,* цветущие осенью, прерывающие свою вегетацию на зимние месяцы и возобновляющие ее весной, чтобы прекратить опять на лето, с очевидностью указывают на свой средиземноморский характер. При этом интересно отметить, что эти виды распространены в Крыму не только по его южному побережью, имеющему средиземноморские условия климата, но и в северной части горного Крыма, которая этих условий сейчас уже не имеет, что является еще лишним доказательством ранее существовавшей однородности климатических условий для всей горной части полуострова.

Отсюда можно сделать вывод, что если климатическая и вегетационная периодичность протекают параллельно одна другой, то родиной этого растения является данная страна и условия его обитания не подверглись изменению. И, наоборот, если эта параллельность отсутствует, то естественным выводом будет заключение, что данное растение возникло при других климатических условиях. Шарфеттер считает, что в этом случае родину растения надо искать в другом месте, а его самое считать за переселенца в данную страну. Этот вывод не является обязательным, так как указанное несоответствие периодичности условиям обитания может быть как раз объяснено изменениями климатических условий, как мы сейчас видели на приведенном примере, являясь одним из подтверждений теории Гуда.

Это сохранение некоторыми растениями вегетационной периодичности, не отвечающей общему ритму растительности, совместно с ними обитающей, создает для них условия, ставящие их вне конкуренции с другими видами той же растительной формации. Это дает нам нить к пониманию сохранения этих видов в местах, входивших раньше в область их потенциального ареала, а сейчас очутившихся вне его. Наличие же такой разнородности периодичности видов, входящих в состав современной флоры Европы, легко может быть объяснено теми многочисленными изменениями климатических условий, которые она претерпевала и которые вызывали неоднократные перемещения ее видов.

Несоответствие биологических особенностей некоторых видов современным условиям их обитания. Во многих флорах различных стран земного шара, а Европы в особенности, можно найти ряд видов, биологические особенности которых находятся в несоответствии с условиями их обитания. В этой дисгармонии мы имеем еще одно доказательство, имевших место изменений климатических условий, вызвавших перемещение флоры, отдельные представители которой еще сохранились на территории своего прежнего обитания. Эти последние во многих случаях, в конце концов, будут окончательно вытеснены видами, биология которых находится в полном соответствии с условиями своего произрастания.

В качестве чрезвычайно характерного примера таких растений укажем на род *Cyclamen,* включающий 20 видов, распространенных преимущественно в Средиземноморской области, в особенности в ее восточной части. Этот род несомненно древнего, третичного происхождения, что подтверждается его резкой отграниченностью и изолированностью от близких родов. Во всех местах своего обитания, он сохранил с поразительным постоянством все особенности своей биологии, вполне гармонирующей с условиями средиземноморского климата, но для многих входящих в него видов совершенно не вяжущейся с условиями их современного произрастания.

Большая часть видов цикламена цветет поздней осенью, почти зимой, а весной или ранним летом, когда наступает самый расцвет вегетации растительности, сбрасывает листья и остается в состоянии покоя в течение нескольких месяцев, до наступления поздней осени, когда вступает опять в период развития. Этот жизненный цикл вполне понятен при условиях Средиземноморской области с ее жарким и сухим летом и теплой, богатой осадками осенью, дающей возможность запыленной, высохшей за лето растительности вновь ожить, покрыться свежей листвой и цветами. Но в условиях среднеевропейской растительной области, с ее дождливым летом и холодной зимой, эта периодичность вегетации идет совершенно в разрез с периодичностью климатических условий.

Этот период покоя менее выражен у европейского вида — *Cyclamen europaeum,* не сбрасывающего листья и цветущего летом, вообще же эта периодичность сохраняется и в культуре, и только у *Cyclamen persicum,* из-

любленого растения наших цветочных магазинов, древняя культура ее устранила (Hegi).

Замечательно интересен, в этом отношении, другой восточно-средиземноморский вид цикламена — *Cyclamen coum,* растущий также в Крыму и на Кавказе. Для Крыма этот вид был приведен в крымско-кавказской флоре Биберштейна, опубликованной в 1808 г. и позже Стевеном в 1857 г., при чем было указано лишь одно местонахождение его в дубовых лесах северного склона Крымского хребта, лежащих уже близ северной границы горного, именно древнего Крыма. С тех пор это растение больше никто не находил и указание его для Крыма считалось сомнительным. И в этом нет ничего удивительного, так как никому не приходило в голову искать его зимой. А между тем в 1925 г., совершенно случайно, оно было найдено вторично, в том же самом лесу, чуть ли не под снегом, в декабре месяце в цветущем состоянии. К сожалению, не удалось проследить его дальнейших фаз жизни, но, по всей вероятности, его потому никто не находит, что весной он сбрасывает листья и, в течение всего лета, остается скрытым под землей.

Нет никакого сомнения, что весь горный Крым в третичном периоде имел однородные климатические условия, претерпевшие значительные изменения во время ледникового периода, когда, вследствие охлаждения климата, а затем последовавшего уменьшения количества осадков, древняя его растительность или вымерла, или укрылась на узкой полосе его южного побережья, где установилась средиземноморская периодичность климата. *Cyclamen coum,* очевидно, вымер на всем протяжении своего крымского ареала, уцелев лишь каким-то образом в этом одном местонахождении. За последние 120 лет он не сдвинулся ни на шаг с своего места обитания, с каждым годом очевидно уменьшаясь в числе особей. В этом нет ничего удивительного, так как, при цветении в декабре месяце, завязи его должны ежегодно вымерзать, размножение же происходит только вегетативно, и не далеко, конечно, время, когда он из состава флоры Крыма исчезнет окончательно.

Другим примером несоответствия периодичности жизни растения условиям климата может служить плющ, распространение которого совпадает, примерно, с распространением бука. Он цветет в сентябре, редко в северных районах с августа, в некоторых местах до января, т. е. в самые холодные месяцы года, а плоды его созревают большею частью лишь к весне. Вследствие этого в диких условиях произрастания цветение плюща можно наблюдать редко и то только в защищенных и теплых местах, в культуре же оно имеет место значительно чаще. Плющ несомненно древнее третичное растение, произрастание которого в Европе установлено с миоцена, когда зима не вызывала такого резкого перерыва в его развитии. И хотя он и приспособился к условиям холода и проник в послеледниковое время даже в Скандинавию, но тем не менее периодичность его цветения сохранилась неизменной, совершенно не согласуясь с климатическими условиями большей части его современного местообитания (Chevalier, 1927).

Не отвечающим также современным условиям обитания цветением отличается безвременник Биберштейна — *Colchicum Biebersteinii,* распространенный в Малой Азии, на Балканском пол., на юге СССР и в Крыму. Род *Colchicum* подразделяется в настоящее время на два подрода: более древний *Archicolchicum* и более поздний — *Eucolchicum.* Указанный вид относится именно к первому, древнему подроду. В Крыму он распространен, как в степном районе, так и в горном, на степных и плотно-песчаных почвах, встречаясь и там, и тут крайне редко. Причиной этому является очень раннее цветение, начинающееся обычно в январе, т. е. в самый холодный в Крыму месяц года, и заканчивающееся к марту, когда только еще начинается цветение остальной крымской растительности.

Семейство вересковых—*Ericaceae,* несомненно сохранившееся в Европе с третичного периода, характеризуется ксерофитным строением своих

листьев, отвечающим характеру его обитания в областях с зимним периодом дождей и в горных районах, но совершенно не соответствующим их местообитаниям в болотистых местностях. Так, например, обычный у нас на севере, вереск *Calluna vulgaris* имеет листья с ясно выраженным ксерофитным характером строения. Этот вид распространен сейчас очень широко от Испании, Азорских островов и Марокко и до Норвегии, Лапландии и Зап. Сибири. В СССР на юге этот вид доходит до Тульской губернии, имея главное свое распространение в его северных районах.

Ископаемые местонахождения этого вереска установлены лишь начиная с диллювия, так что его распространение и перемещения до четвертичного периода нам не известны, но тем не менее совершенно очевидно, что его ксерофитизм является закрепленной особенностью строения, сложившейся при совершенно иных условиях обитания, чем имеющиеся в настоящее время на большей части протяжения его ареала (Hegi).

Другого характера дисгармонию имеет, относящаяся к этому же семейству, *Erica carnea,* растущая в альпийской зоне Западной Европы. Соцветия ее развиваются к концу лета и цветы готовы к распусканию к моменту наступления холодов, прерывающих дальнейшую вегетацию растения. В таком состоянии, под прикрытием снежного покрова, она остается до весны, когда с наступлением тепла возобновляется ее развитие и цветы распускаются. Этот вид, близкий средиземноморской *Erica mediterranea,* в третичном периоде без сомнения не имел таких перерывов в своем развитии, так как ровность климатических условий не создавала этому повода (Chevalier, 1927).

Уже упомянутый выше третичный реликт *Daphne lulia,* переживший ледниковый период и уцелевший в степях Воронежской губернии, после дождливого лета сохраняет листья до следующего вегетационного периода. Таким образом, присущая роду *Daphne* способность «вечно-зеленого» состояния, еще не вполне утрачена и у *Daphne lulia,* являясь совершенно чуждой степной растительности и климатическим условиям е жизни в данное время (Koso-Poljansky, 1928).

Аналогичное явление такого физиологического атавизма мы наблюдаем у наших дубов и буков: уже давно установлено, что некоторые экземпляры обоих деревьев, в особенности же дуба, сохраняют свою листву до весны следующего года. Это дало повод различать у них «летние» и «зимние» формы. Чем может быть объяснено это явление сохранения листвы, когда все остальные древесные виды с опадающей листвой, теряют ее осенью сейчас же по наступлении первых холодов? Единственное объяснение, которое можно дать этому явлению — это лишь допущение, что эти виды в прошедшие времена обитали в другом, более теплом климате, лишенном такой резкой периодичности, которая существует сейчас в наших широтах, и потому дававшему возможность существования вечно-зеленым, т. е. теряющим свои листья не сразу в определенный период, а постепенно и одновременно развивающим молодые листья, взамен отживших.

Подтверждение правильности этого предположения дают нам данные анатомии. Обычно у видов с опадающей листвой наблюдается к осени, ниже места прикрепления черешка листа, образование пробковой ткани и развитие особого рыхлого слоя клеток благодаря которому черешек с листом, изолированный от ветки, на которой он был прикреплен, пробковой тканью, легко отваливается. Место отрыва листа оказывается уже заранее закрытым этим слоем пробковых клеток.

В то время как, следовательно, обычно листья отпадают чисто механически, вследствие опробковения и отмирания тканей в месте отрыва черешка, у дуба и бука последнее остается в живом состоянии, и в течение всей зимы, сохраняет зеленую окраску.

Дальнейшим подтверждением, сделанного предположения, является еще

совпадение момента опадения листьев у дуба и бука с развитием их почек, наблюдаемое точно также и у вечнозеленых растений. У последних лист опадает в тот момент, когда начинается развитие заложенной в его пазухе почки. То же самое имеет место и у форм наших дубов и буков, сохраняющих в течение зимы свою листву.

Наши виды и дуба, и бука имеют родственные виды с вечнозелеными листьями и вполне обоснованным будет допущение, что указанные биологические особенности свидетельствуют, что эти виды в прошлом были приспособлены к иным климатическим условиям. Об этом говорят еще и имеющиеся наблюдения сохранения иногда в Южной Европе такими видами, как *Quercus pedunculata* и *sessiliflora* своих листьев в течение всей зимы в зеленом состоянии.

Таким образом, тысячелетия не смогли окончательно подчинить периодичность жизни этих видов дуба и бука ритму климата в их теперешних местообитаниях (Magnus, 1913).

Виды не имеющие полного цикла развития. В пределах растительных сообществ нередко встречаются виды, как мы уже указывали, не проходящие полного цикла своего развития, т. е. они вегетативно нормально развиваются и цветут, но не плодоносят, или ведут только вегетативный образ жизни и не образуют ни цветов, ни плодов, или, наконец, не достигают даже нормального вегетативного развития. Такие виды сразу выдают свое чуждое данному сообществу происхождение. Приведем несколько примеров, сообщаемых Алехиным. На наших лугах некоторые осоки, как *Carex vesicaria, C. gracilis* и др. нормально вегетативно развиваются, но не цветут, тоже самое наблюдается в отношении степной вишни, находимой в южных, тенистых дубовых лесах; далее, *Caltha palustris,* растение растущее обычно близ воды и в болотах, встречается иногда на лугах, где она не цветет и слабо вегетативно развивается, свидетельствуя о прежней заболоченности этих мест. Лиственные, светолюбивые растения, остающиеся в подлеске в темных еловых елсах, как и ряд травянистых видов, нормально развивающиеся при условии лучшего освещения, здесь перестают цвести и имеют слабое вегетативное развитие. Такие дисгармонии в жизни растений не всегда могут служить показателями для целей изложенной теории, так как изменения в их обитании могут быть вызваны чисто искусственным путем деятельностью человека, или нахождение растений в чуждых условиях может быть обязано случайному их заносу.

Вымирание видов. Если изменение климатических и иных условий обитания, действительно вызывало перемещение видов, то часть из них, оставшаяся в месте своего прежнего ареала, должна была, как выше уже было указано, погибнуть. Подтверждение этого обстоятельства было бы лучшим доказательством изложенной теории. И мы, действительно, имеем многочисленные подтверждения этого положения. Фитопалеонтология наполнена свидетельствами вымирания видов под влиянием изменения климатических условий. Одним из известных примеров является нахождение в ископаемом состоянии субтропических растений в местах, находящихся сейчас за полярным кругом и покрытых вечным снегом (см. ниже в гл. X). Но помимо этого и в современной флоре мы можем наблюдать этот процесс отмирания видов, вследствие происшедших изменений в климатических условиях их обитания.

Такого рода интересную сводку в отношении еще продолжающегося отмирания арктических растений в горах Южной Европы дает Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1923). Занятие этих местообитаний арктическими видами произошло во время ледникового периода, когда понижение температуры в Европе и продвижение ледников на юг, вызвали соответствующее продвижение полярной растительности в том же направлении. Происшедшее затем повышение температуры, вызвавшее отступание ледника,

сопровождалось и аналогичным движением растительности. Но часть этих арктических видов уцелела в западно-европейских Альпах вне своих потенциальных ареалов.

И постепенно, с увеличением сухости климата, происходит все большее и большее сокращение числа местонахождений этих видов. Так, согласно свидетельству Ламотта, *Ligularia sibirica* с 1878 г. исчезла из своего местообитания в центральном массиве Франции, *Saxifraga hirculus,* распространенная раньше бл. Нантуи, сейчас там отсутствует; Каруель указывает на вымирание видов — *Oxycoccus quadripetalus, Caltha palustris, Liparis Loeselii, Rhynchospora fusca* и *alba, Eriophorum angustifolium,* вследствие происшедшего высыхания торфяных болот бл. озера Биотина в Тоскане. Благодаря исчезновению указанных видов род *Oxycoccus,* к которому относится и наша северная клюква, окончательно исчез из флоры Средней Италии, сохранившись еще пока лишь в ее северной части на южном склоне Альп. Точно также отодвинулись к северу пределы распространения *Ehynochospora alba* и рода *Liparis,* южнее долины реки По уже не встречающихся. Аналогичные отодвигания пределов обитания к северу видов, уцелевших от своего распространения во время ледникового периода, наблюдаются и в Германии, при этом имеются данные, что этот процесс вымирания этих видов, начался не сейчас, а продолжается еще с доисторических времен. Об этом свидетельствует ряд находок таких северных видов в ископаемом состоянии в пределахСредней и Южной Европы. Так, например, Андерсон указывает на нахождение в болотах, прилегающих к Гардскому озеру, большого количества плодов *Najas flexilis,* сейчас в Италии совершенно не растущей.

Наконец, нахождение при изучении болот пыльцы различных видов, уже указанных нами (см. гл. II), часто в районе этих болот уже отсутствующих, дает много доказательств происшедшего отмирания и перемещения видов.

Это отмирание видов является в значительной степени результатом старения видов и прогрессирующей утратой ими способности к изменчивости. Эта ограниченная способность к варьированию, характерная для всех таких древних реликтов, делает их неспособными к борьбе за существование и обрекает на неминуемое вымирание (Rosa, 1903). «На крайней грани своего распространения, эти элементы, находящиеся в стадии сокращения своего ареала, являются чувствительными к малейшему изменению условий обитания. Незначительное изменение равновесия в сообществе, в состав которого они входят, может вызвать их гибель, вследствие угрожающей им конкуренции. Таким образом, на наших глазах происходит смена циркумбореальных элементов средне-европейскими видами, находящимися в полной гармонии с современным климатом Средней Европы. Мы присутствуем, таким образом, при последних стадиях грандиозной тысячелетней смены растительности, начавшейся с момента окончательного отступания четвертичных ледников» (Braun-Blanquet, 1923).

Все вышеизложенное, на наш взгляд, с достаточной очевидностью свидетельствует о влиянии исторических причин на современное распределение растительности по земному шару, но прежде чем приступить к изложению этих исторических изменений в лике земли, нам необходимо остановиться еще на одном чрезвычайно важном факторе — человеке и его влиянии на растительный мир, и установить степень его участия в характере ареалов современной растительности.

ЛИТЕРАТУРА.

Blytt, A. Essay on the immigration of the Norwegian Flora during alternating rainy and dry periods. Christiania. 1876.

Blytt, A. Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate. Engler's Jahrbücher, II. 1882.

Braun-Blanquet, I. L origine et le développement des flores dans le massif central de France. Paris. 1923.
Braun-Blanquet, I. et Pavillard, I. Vocabulaire de sociologie végétale. 2 éd. 1915.
Chevalier, A. Biogeographie. (in Martonne. Traité de géographie physique, III) Paris, 1927.
Diels, L. Das Verhältniss von Rhytmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Ber. d. deutsch bot. Ges. XXXVI. 1918.
Drude, O. Die Oekologie der Pflanzen. 1913.
Engler, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. II. 1882.
Good, D. O. Plant distribution. Nature. Vol. 127, No. 3204. 1931.
Good. D. O. R. A theory of Plant Geography. The New Phytologist, XXX. No. 3. 1931.
Hegi. Flora von Mitteleuropa. B. V/2—V/3.
Hildebrand, Fr. Die Cyclamen-Arten, als ein Beispiel für das Vorkommen nutzloser Verschiedenheiten im Pflanzenreich. Beih. z. Bot. Centralbl. XXII. 1902.
Hoernes, R. Das Aussterben der Arten und Gattungen. Graz. 1911.
Klebs, G. Ueber die Rhytmik in der Entwicklung d. Planzen. Sitzungsb. Ac. Wiss. Heid, 1911. Abh. 23.
Koso-Poljansky, B. Glaziale Pflanzen-relikte auf dem Orel — Kurskischen Plateau in Schenck u. Karsten. Vegetationsbilder. Reihe 19. H. 1/2, 1928.
Magnus, W. Die physiologische Atavismus unserer Eichen. Biolog. Centralblatt. XXXIII, No. 6, 1913.
Rosa Daniel. Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zum Entstehung der Arten. Jena, 1903.
Scharfetter, R. Klimarhytmik, Vegetationsrhytmik und Formationsrhytmik. Oest. bot. Zeitschr. No. 7—9. 1922.
Schimper, A. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 1898.
Volkens, G. Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin. 1912.
White, E. O. Geographical Distribution and the cold — resisting character of certain Herbaceous Perennial and Woody Plant Groups. Brooklyn Bot. Garden Contributions No. 46. 1926.
White, E. O. Mutation, adaptation to temperature differences and geographical distribution in plants. Jbid. Contrib. No. 53. 1928.
Wiesner, I. Biologie der Pflanzen. Cap. V. Rhytmen der Vegetationsprocesse. 2 Aufl. 1902.
Алехин, В. Фитосоциология (учение о растительных сообществах) и ее последние успехи у нас и на Западе.

ГЛАВА VIII.

ИСКУССТВЕННЫЕ ФАКТОРЫ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ РАСТЕНИЙ.

Под искусственными факторами географического распространения растений понимают, главным образом, изменения в этом распространении, вызываемые умышленной или невольной деятельностью человека.

Примеры таковой черезчур многочисленны и всем хорошо известны, чтобы была какая-либо надобность и возможность останавливаться на них во всех деталях. На этом основании мы ставим себе задачей рассмотреть лишь общие вопросы, связанные с влиянием человека на распространение растений, и установить степень значения, которое деятельность человека может иметь, для объяснения моментов в географическом распространении растений, являющихся объектом изучения рассматриваемой нами здесь отрасли науки.

1. Влияние человека на характер ландшафта.

Начиная с ледникового периода, с момента появления человека на земной арене, начинаются его воздействия на растительность, принимающие уже вполне ощутимый характер с неолита, ко времени котораго можно отнести начало оседлой жизни и агрикультурной деятельности. Это влияние человека на растительность и на естественные ландшафты с тех пор с каждым

годом все более и более усиливалось, вследствие чего в настоящее время почти не сохранилось мест на земном шаре, не испытавших в той или иной степени влияния деятельности человека.

Момент начала этого воздействия человека на растительный ландшафт совпал с моментом борьбы леса и степных сообществ, возникновение которых, например в Германии, относят к последнему межледниковому периоду или даже к сухому послеледниковому времени. По данным многочисленных исследований, поселения времени неолита были расположены на открытых безлесных местах, которые человек ограждал от зарастания лесом, так что в его лице степные растения получили могущественного союзника в своей борьбе с лесом.

Аналогичное явление препятствования человеком распространению лесных видов и, наоборот, содействие расширению ареала степных и луговых видов мы видим на лугах, в поймах рек, и на границе леса и степей (Крылов. 1915).

По мнению некоторых исследователей (Gradmann, 1906) существует теснейшая связь между распространением степных растений в Германии и древнейшими местами поселения человека, так что часто по наличию степных сообществ можно заранее предполагать наличие здесь местообитаний человека. Эта зависимость стоит в связи с наличием длительных и густых поселений на ровных или незначительно холмистых местах.

Существует предположение, что в случае исчезновения человека, Германия, примерно, через сто лет, покрылась бы на большей части своего протяжения лесом (Hausrath, 1911). Вместе с тем нужно отметить, что современный видовой состав большей части наших лесов не является естественным, а вызван вмешательством человека в борьбу видов внутри леса путем препятствия развитию одних и содействия другим. Девственный лес несомненно представлял из себя гораздо более разнообразное сочетание видов, чем это имеет место в настоящее время.

Но этим не ограничивается воздействие человека на растительный ландшафт. Если в упомянутых случаях мы могли видеть примеры длительного и незаметного для глаз наблюдателя влияния человека на растительность, то гораздо больше можно указать случаев явного и преднамеренного изменения человеком окружающего его ландшафта.

Не останавливаясь на бесчисленных примерах в этом отношении, достаточно будет напомнить, что ландшафт всей области Средиземноморья, этого древнего местообитания человека, далеко не является естественным, а представляет из себя результат жесточайшего воздействия человека на растительность путем уничтожения ее рубкой и выпасом скота, в особенности коз. Но особенно разительный пример полнейшего изменения растительного ландшафта дает история деятельности человека по эксплоатации островов, сопровождавшейся хищническим уничтожением растительности. Разрушение и уничтожение естественных сообществ создавало условия для натурализации и массового размножения иноземных растений, умышленно или невольно ввезенных человеком, чем совершенно изменялся первоначальный облик этих островов.

Так, например, остров Мадейра претерпел по словам Гукера (Hooker, 1866) за последние 400 лет такие изменения своей растительности, которые «при действии естественных природных факторов должны были бы измеряться геологическим хронометром». К моменту занятия этого острова португальцами, он был покрыт непроходимыми лесами, спускавшимися до самого побережья моря. Они подожгли эти леса, которые по преданию горели в течение 8 лет, так что временами туземцы вынуждены были спасаться на лодках от невыносимой жары (Heer, 1857). За этим последовала интродукция европейской растительности, получившей возможность широкого распространения и угнетения оставшихся представителей абогиренной флоры.

Аналогичное уничтожение лесов имело место на острове Порто Санто, за ним последовал ввоз кроликов, которые не только совершенно уничтожили туземную растительность, но и стали причинять такой вред культурной растительности, что создалась угроза самому пребыванию на острове человека. В настоящее время этот остров, кроме немногих экземпляров финиковой пальмы и отдельных кустов *Tamarix canariensis* и *Elaeagnus angustifolia*, не имеет больше представителей древней растительности.

Но особенно разительный пример разрушительной работы человека дает остров св. Елены. Этот остров был открыт около 400 лет тому назад. В то время он был сплошь покрыт лесом. В настоящее время картина совершенно изменилась — этих лесов уже не существует. Это изменение обязано ввозу в 1513 году коз, распространившихся настолько быстро, что уже в 1588 г. количество их исчислялось тысячами. В начале XIX столетия выпас коз был воспрещен и было организовано введение в культуру экзотических растений. Последние, найдя совершенно свободную территорию, размножились с такой быстротой, что совершенно вытеснили остатки туземной растительности.

Но, помимо этих непосредственных воздействий на растительность, человек может косвенно вызывать полнейшие изменения растительности и ландшафта. Достаточно указать на влияние выпаса скота, уничтожающего одни виды растительности и тем самым создающего условия для массового развития других; на осушение болот и орошение засушливых мест, вызывающее коренное изменение биологических условий обитания и полную смену растительности; на вырубание древесной растительности в пустынных местностях, вызывающее занос занятой ею территории песками и возникновение пустынного ландшафта и пустынных сообществ растительности.

Эти примеры в достаточной степени рисуют нам те изменения в ландшафте, которые может вызвать человек своей деятельностью и которые он, в той или иной степени, и вызывал на протяжении всей территории своего обитания. Вместе с тем на этих же примерах мы видим те возможности расселения и размножения, которые получает интродуцированная растительность, попадая в местности, в которых человек расчистил ей дорогу путем уничтожения аборигенной флоры.

2. Распространение растений человеком.

Но помимо такого косвенного содействия самостоятельному распространению растений, человек является непосредственным агентом по переносу растений с одного местообитания на другое. При этом мы можем, в данном случае, различать преднамеренное изменение обитания растения, часто путем переноса на очень большие расстояния, и невольное содействие изменению растением своего местообитания. В первом случае мы имеем в виду растения, вводимые человеком в культуру, культурные или культивируемые растения и их производные, во втором случае — сорные или заносные растения, произвольно сопутствующие человеку в его жизни и сопровождающие его во время его перемещений по земному шару.

Останавливаясь прежде всего на культурных растениях, мы будем говорить сейчас лишь о случаях их натурализации и перехода к условиям самостоятельного существования, как говорят «одичавшего» состояния, отложивши рассмотрение самого культурного растения, как объекта исторической географии растений до специально посвященной этому вопросу главы.

Переход культурного растения к самостоятельному существованию может происходить различным образом. В одних случаях культурные растения могут оставатся на местах их прежней культуры — это будут культутурные реликты, как их называет Теллунг (Thellung, 1915). В других случаях они могут при посредстве различных естественных

факторов распространиться за пределы места их культуры. Последнее происходило с давних времен преимущественно на местах, где растительность была уничтожена и условия ее обитания нарушены человеком, как мы это уже отмечали в предыдущей главе. Тем не менее число таких растений, по причинам, к которым мы дальше перейдем, очень не велико.

Деятельность человека сыграла значительно большую роль в распространении растений, сопутствующих самостоятельно его культурам или сопровождающих его в его передвижениях. Эту категорию растений обозначают как заносную или сорную. Остановимся на различных случаях такого непроизвольного распространения растений человеком.

Наиболее обычным случаем распространения растений деятельностью человека является занос их с семенами культурных растений. Такие сорняки, сопровождающие посевы культурных растений, известны еще с доисторического времени. Так, среди зерна хлебных злаков, найденных в свайных постройках Швейцарии, которые должны быть отнесены к неолитическому времени, имелись уже плоды или семена таких сорняков, как *Lolium temulentum, Agrostemma githago, Centaurea cyanus* и др., которые и в настоящее время являются постоянными спутниками культуры хлебных злаков. Но и сейчас нет недостатка в растениях, которые на глазах у нас становятся спутниками наших культур.

Такому сопутствованию содействует ряд причин, из числа которых засоренность почвы, в течение ряда лет используемой под посевы, является одной из существенных. Так, по данным Мальцева (1926), на полях б. Екатеринославской губ. было обнаружено путем специального исследования почвы, по расчету на гектар, 997 миллионов сорных семян, а на заброшенных пашнях даже до 4 миллиардов сорных семян, что во много раз превышает количество высеваемых семян культурных растений. Семена этих сорных растений благодаря одновременному созреванию вместе с семенами основной культуры, а также во многих случаях благодаря значительному сходству по окраске и форме с последними, попадают в общий обмолот и затем распространяются вместе с семенами культурного растения.

Помимо того, животные, преимущественно домашние животные, и другие агенты естественного распространения, как например ветер, способствуют дальнейшему распространению этих заносных растений, тем более что плодовитость их, в смысле образования большого числа семян, громадна.

Но помимо этого имеются категории сорняков, хотя и тесно связанных с культурными почвами, но расселяющихся самостоятельно без непосредственного в этом участия человека. По данным Мальцева (1926) сорная растительность в культурах может распределяться по трем ярусам. К первому ярусу будут относиться такие растения как, например, осот, будяк и др., перерастающие культурное растение и созревающие еще до уборки посева. Они распространяются самосевом, часто на значительные расстояния. Ко второму, среднему ярусу, относятся растения, о которых мы уже говорили, созревающие одновременно с возделываемым растением; они скашиваются и связываются в снопы вместе с последним, а при обмолоте их семена смешиваются с семенами культурного растения. Наконец, третий, самый нижний ярус занимают растения, не захватывающиеся при скашивании первых двух; они продолжают после уборки последнего свое развитие, обсеменяются на месте и засоряют почву своими семенами.

Не меньшее значение в распространении семян растений, часто путем переноса их на громадные расстояния, играет торговая деятельность человека и его способы передвижения. Перевоз семян культурных растений из одной страны в другую, и с одного материка на другой всегда сопровождается и заносом сопутствующих им сорняков, оказывающихся часто в новой стране в чрезвычайно благоприятных для себя условиях, дающих возможность массового развития. То же самое имеет место при перевозке различного сырья,

в особенности шерсти и хлопка, а также и того балласта, который берут с собой корабли, идущие негруженными за товаром.

По данным Теллунга (Thellung, 1915) вокруг складочных помещений для зерна и мельниц в Средней и Западной Европе можно наблюдать чуждые местной флоре растения, развившиеся из иноземных семян, большею частью русских или американских, выброшенных при очистке зерна, подлежащего перемолу. Пивоваренные заводы являются также местом нахождения сорняков, завезенных вместе с ячменем. Точно также места очистки шерсти и хлопка являются известными местонахождениями интересных заносных растений. Как шерсть, так и хлопок всегда содержат плоды и семена различных растений, имеющих приспособления в виде крючков, клейких веществ и пр. для прикрепления. К числу таких растений, получивших широкое распространение и путь расселения которых исторически прослежен, относится, например, *Xanthium spinosum.*

Классическим местом скопления такой экзотической растительности является бывший Порт-Ювенал близ Монпелье, в гавань которого в течение целого столетия со всех концов земного шара доставлялась, и тут же очищалась и промывалась, шерсть. На это место впервые в 1813 г. обратил внимание Авг. Де Кандолль, после чего оно стало объектом изучения многочисленных ботаников, выявивших в непосредственной близости к городу в общей сложности, до 500 видов растений чуждых этой части южной Франции. Интересно географическое происхождение этих растений: до 1815 года здесь были находимы исключительно восточные и алжирские растения; около 1830 года впервые появляются южно-американские, а после 1870 г. и австралийские растения, так что по этим растениям можно с точностью восстановить историю торговых сношений Франции с различными странами земного шара.

При исследовании этой растительности было описано вновь 95 видов, из которых 37 сохранили свое значение до сих пор, при чем происхождение 18 из них до сих пор неизвестно. О месте их первого нахождения свидетельствуют их видовые названия: *Triticum Juvenale, Grepis Juvenalis* и др. Аналогичное явление наблюдалось и в Марселе, и в германских местах очистки шерсти.

В качестве балласта для судов обыкновенно берут песок, а вместе с ним и семена растений, заносимых сюда ветром или животными. Происхождение многих видов сорной растительности вокруг портовых городов должно быть объяснено именно этим способом ее заноса. Но и помимо балласта способы сообщения, в частности пароходное передвижение, играют большую роль в распространении растений. Об этом свидетельствует ряд опубликованных исследований, касающихся сорной растительности как морских, так и крупных речных портов, на основании которых вполне выявилось географическое происхождение этой растительности, и можно легко проследить и пути ее заноса. Среди такой сорной растительности вокруг европейских портов найдены американские, американских — европейские виды. Типичным примером такого заноса пароходным движением, приводимым Теллунгом (Thellung, 1915), является *Paspalum distichum s. sp. paspaloides,* растение раньше бывшее свойственно только тропической Америке, а теперь ставшее не только космополитным пантропическим растением, но проникшее и в западную часть Средиземноморской области. Хорошо известно значение и сухопутных передвижений в отношении распространения растений. Уже давние передвижения народов сыграли в этом отношении большую роль и имеется ряд растений, современное распространение которых вполне определенно связывается с этими переселениями. К таковым, например, относят дурман — *Datura stramonium,* занос которого в Европу приписывают цыганам. Но, помимо этого, и в настоящее время передвижение стад даже оседлых народов способствует несомненно обогащению сорной растительности. Так,

например, после запрещения выпаса овец на австрийском Карсте, владевшие ими деревни перевели все свои стада в степи южной России и Крыма, где они выпасались в зимнее время, а затем каждую весну перегонялись на жаркое время года на горное плато главного Крымского хребта — Яйлу. Количество овец в этих стадах до 1914 г. исчислялось свыше 150 тысяч, так что нет ничего удивительного, что флора Яйлы обогатилась рядом степных видов, занесенных сюда, вследствие переноса их семян или плодов овцами в своей шерсти. На аналогичное явление для центрального массива французских Альп указывает Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1923).

Большой интерес представляет то влияние, которое оказали войны на перемещения обитаний растений, сводку имеющихся наблюдений по которым дает Шалов (Schalow, 1922). О растениях, занесенных во время военных передвижений древности мы не имеем, конечно, никаких точных данных, хотя считается, что *Sherardia arvensis* и *Parietaria officinalis* занесены в Германию римскими легионами. Таковые начинают появляться лишь в более позднее время, уже тогда, когда были начаты ботанические изучения местных флор. Так, например, установлено, что *Euclydium syriacum* занесен в Австрию турками во время осады Вены в 1863 г. Наполеоновские войны дали возможность многим растениям расширить ареал своего распространения. Южноамериканское растение — *Galinsoga parviflora,* превратившееся в Европе в широко-распространенного сорняка, как точно установлено, проникло в Восточную Пруссию в 1807 г. вместе с французскими войсками, почему ее там и называют «французской травой». С другой стороны, русские войска, преследовавшие наполеоновские армии, занесли с фуражом много растений в З. Европу. Так, с этими военными событиями связывают появление в Бреславле юго-восточно-европейского злака *Beckmannia erucaeformis* или в Шлезвии — кавказской *Nepeta grandiflora.* Франко-германская война 1870 г. обогатила также Европу несколькими растениями, занесенными вспомогательными войсками, перевезенными из Сев. Америки и образовавшими так называемую «осадную флору» — *florula obsidionalis.* Это большей частью кормовые растения с юга Франции или Алжира. Опубликован уже ряд данных, свидетельствующих об аналогичной роли в отношении заноса растений, сыгранной последней мировой войной. (См. напр., Brandicourt, 1931).

В настоящее время такие передвижения войск способствуют заносу растений еще в большем масштабе, во-первых, вследствие вовлечения в войну все большего и большего количества людей, а во-вторых, вследствие усилившихся перевозок провианта, фуража и грузов, благодаря наличию железных дорог. Роль последних не только в военное, но и в мирное время очень значительна, так как помимо перемещения грузов и людей, а вместе с ними и семян различных растений на большие расстояния, железные дороги, благодаря своему полотну, засыпанному песком и лишенному собственной растительности, играют очень большую роль в заносе растений деятельностью человека.

О заносе растений через посредство железных дорог имеется целая литература, разбор которой не входит в наши задачи, но в качестве примера будет достаточно привести недавнюю работу Литвинова (1926) о нахождении им в 1920—21 г.г. на северных станциях, незадолго перед тем построенной Мурманской железной дороги, у полярного круга, вдоль железнодорожного полотна ряда южных заносных растений, свойственных полям черноземной части СССР. Из числа их назовем *Silene noctiflora, Brassica juncea, Conringia orientalis, Camelina microcarpa, Triticum prostratum* и др. Занос же растений вдоль полотна железных дорог в места менее резко отличающиеся в климатическом отношении от исходных пунктов произрастания этих растений возможен, конечно, еще в более широком масштабе. В течение последних лет автомобильное сообщение сыграло также свою роль в распространении растений. К числу более или менее доказанных примеров отно-

сится распространение *Matricaria discoidea:* ввезенная во Францию из Америки в 1875 г., но оставшаяся локализированной вокруг вокзалов некоторых городов, сейчас благодаря автомобильному сообщению она распространилась вдоль всех дорог Западной Европы.

В заключение упомянем еще о значении различных международных выставок, когда в определенный город свозятся экспонаты со всех концов земного шара, что всегда сопровождается появлением в районе такой выставки заносной растительности самого разнообразного происхождения.

Сказанное в достаточной степени подтверждает значение, которое играет человек в распространении растений, и это обстоятельство способствовало еще не так давно приданию деятельности человека, как фактору географического распространения растений, первенствующего значения. Исходя из разнообразия и многочисленности различных возможностей заноса растений человеком и обилия наблюдающихся сорных растений, крайними защитниками роли человека был сделан вывод, что все уклонения в распространении растений, разорванные ареалы, изолированные местонахождения, растения, относимые к реликтам, не гармонирующие с современной растительностью и условиями ее обитания, могут быть объяснены заносом этих растений человеком. И, как во всяком увлечении, самые фантастические предположения и ничем не доказуемые положения считались научными и обоснованными, стоило лишь сказать, что распространение данного растения есть результат заноса его человеком, в противоположность им выдвигаемым заключениям о влиянии исторических причин на современное распространение растений.

Но если мы сейчас констатировали действительно большую роль человека в заносе семян и создании сорной растительности, то этим далеко еще не указана степень возможности для этой растительности в местах ее проникновения в чуждые ей области земного шара вторгаться в состав уже имеющейся местной флоры и делаться ее полноправным сочленом. Отдельные примеры, почти космополитного распространения человеком некоторых растений, еще не говорят о беспредельной возможности натурализации растений вне зависимости от нормальных для них экологических условий обитания и географических условий распространения. На этом вопросе нам необходимо в дальнейшем остановиться.

3. Значение деятельности человека как фактора географического распространения растений.

Потеря растениями, сопутствующими культурным растениям, способности самостоятельного существования и распространения.

Прежде всего возникает вопрос может ли растение, находящееся в культуре, с прекращением последней переходить в состояние самостоятельного существования. Иначе говоря не оказывает ли человек влияния на находящееся в культуре растение в смысле изменения его строения, лишающее его в той или иной степени преимуществ в борьбе за существование, которые выработались в нем в течение всего предшествующего периода истории его существования. В отношении культурных растений, в течение веков используемых человеком и селекционируемых им соответственно своим потребностям и удобствам, положительный ответ на этот вопрос вполне очевиден. Эти изменения могут быть чрезвычайно многообразны, но основные из них мы можем на основе сводки Цингера (1909), Гильдебрандта (Hildebrandt, 1873), Теллунга (Thellung, 1915) и др. сейчас отметить.

1. Превращение многолетних растений в однолетние под влиянием культуры явление довольно распространенное. Мы

знаем, например, у злаков, для многих случаев, что однолетние культурные формы произошли от многолетних родичей. Так, культурная рожь имела многолетних родичей (Batalin, 1892), а близкая к ней горная рожь *Secale montanum* является многолетним растением.

Культурный лен — *Linum usitatissimum*, являющийся однолетним растением, связан в родственном отношении с многолетним дикорастущим видом — *Linum angustifolium.* Молиш (Molisch, 1929, p. 60) приводит исключительное по своему интересу сообщение Веттштейна, видевшего в Южной Бразилии экземпляры культурного льна, выведенные одним германским эмигрантом из семян, полученных им с родины. Эти экземпляры находились в течение двух лет в состоянии вегетации, цвели и плодоносили. Стебель их имел 1 *м* высоты, а основание его сильно одервенело и имело 3—4 *см* в диаметре. Таким образом, однолетний лен превратился в многолетнее растение, свидетельствуя, что превращение его в однолетнее растение носит вторичный характер.

2. Увеличение размера семян, происходящее за счет уменьшения их количества, а следовательно и количества зародышей, чем в сильной степени уменьшаются шансы растения на размножение.

Хотя в отношении пшеницы утверждение Геера (Heer) о меньших размерах ее плодов, находимых в доисторических свайных постройках Швейцарии, частично и опровергаются в настоящее время (Фляксбергер 1929, 1930), но тем не менее в отношени других растений это несомненно. Ниари (Nyary по Цингеру, 1909) дает следующие данные по изменению с течением культуры размеров семян рыжика — *Camelina sativa.*

Семена в *мм*	Длина	Ширина	Толщина
Каменного века:			
maximum	1,71	1,05	1,05
minimum	1,58	0,92	0,66
Современные:			
maximum	2,10	0,92	1,05
minimum	1,71	0,92	0,92

3. Утрата защитных приспособлений плодов и семян. Так, голозерные злаки имеют плоды, лишенные защищающих их колосковых чешуей. Слой механической ткани в створках стручков бобовых, имеющийся у дикорастущих, исчезает у культурных видов.

4. Утрата естественных приспособлений для разбрасывания и распространения семян. Сюда может быть отнесено распадение колосьев злаков на членики, весьма сильно выраженное у дикорастущих видов и исчезнувшее или слабо выраженное у культурных; распадение плодов зонтичных на половинки, обычное у диких видов, сильно ослаблено у культурных. Так, например, западно-европейские формы кориандра имеют слабую распадаемость плодов, между тем как у подвергшихся меньшему влиянию человека средне-азиатских форм этот признак выражен очень сильно. Опадание плодов тех же зонтичных в момент созревания — признак очень важный для растения при самостоятельном существовании и неудобный в хозяйсвенном отношении, будучи связан с необходимостью разновременного сбора плодов и большой потерей урожая, у культурных форм менее выражен, чем у диких, а у некоторых сортов, например, тмина, путем селекции совершенно устранен.

Виды растений, имеющие в диком состоянии плоды, так или иначе к моменту созревания раскрывающиеся и дающие тем самым возможность семенам рассеиваться ветром, в культурном состоянии теряют эту способность. Так, плоды культурного льна или снотворного мака в момент созревания не раскрываются, между тем как мак-самосейка именно этой способности обязан своим видовым названием.

Утрата механической ткани в стручках бобовых, о которой мы уже говорили, уменьшает интенсивность скручивания створок стручков, понижая вместе с тем способность разбрасывания семян.

Вообще, сокращение развития у многих культурных растений механической ткани хорошо известный факт, стоящий повидимому в зависимости от густого расположения растений в посевах, создающего для них свои локальные условия обитания, характеризующиеся большей влажностью, большей затененностью, вызывающей более сильный рост, и защитой от ветра (Цингер, 1909).

Таким образом, растения, имеющие в большей или меньшей степени ксерофитное строение и обитающие в ксерофитных климатических условиях, в культуре могут превращаться в гидрофитов, но вне культуры, в одиночку они делаются уже совершенно не жизнеспособными. То же самое мы видим у деревьев: в лесу дерево имеет высоко расположенную слабо развитую крону, при изолированном же произрастании короткий мощный ствол и сильно развитую крону. Такие деревья легко сопротивляются действию ветра, между тем как лесные деревья, будучи изолированы, например при вырубке леса, сильно подвержены ветровалу.

5. Махровость цветов, обусловленная превращением тычинок в лепестки и стаминодии, представляет из себя вполне понятно уклонение, делающее данную особь неспособной к жизни без вмешательства человека.

6. Утрата в культуре всевозможных защитных приспособлений, как колючки, шипы, волосяной покров и пр. делает растение беззащитным от травоядных животных и более подверженным действию испарения.

7. Чрезмерное увеличение плодов, резко выделяющее культурные растения от диких, не служит на пользу растению, так как затрудняет поедание их животными и распространение тем самым семян.

8. Улучшение вкусовых свойств плодов влечет за собой переваривание их животными целиком, включая сюда и семена.

9. Образование партенокарпических бессемянных плодов, точно также как и махровых цветов, исключает возможность самостоятельного существования такого растения.

Все вышеуказанные особенности, проявляющиеся и у дикорастущих растений в виде ненормальных уклонений, путем отбора, сознательного или бесознательного, закрепляются и получают сильное развитие у культурных растений.

10. Наконец, имеющее в некоторых случаях место полное отсутствие плодоношения у культурных растений, обусловленное или редукцией половых органов, например в значительной степени у сахарного тростника, или отсутствием опылителей в местах культуры, отдаленных от мест естественного произрастания, например виды *Jucca* в Европе, или по другим причинам, как и в предыдущих случаях, делает такие растения самостоятельно не жизнеспособными.

Вследствие этого, при прекращении культуры, такие подвергшиеся изменению человеком растения в направлении целесообразном только для его надобностей, но являющимся ненормальным и вредным для самого растения, как самостоятельного организма, естественно должны будут исчезнуть и способствовать расширению ареала данного вида не могут.

Чрезвычайно важным является то обстоятельство, что совершенно ана-

логичные изменения биологических особенностей и морфологического строения наблюдается не только у растений преднамеренно культивируемых, но и у тех сорняков, которые являются непременными спутниками определенных культур, благодаря чему невольно культивируются человеком и по существу могут считаться в значительной степени культивируемыми растениями.

Как это показано Вавиловым (1917, 1926) такие сорняки, совершенно незаметно для самого человека, могут превращаться в непосредственный объект его культуры. Такому происхождению несомненно обязаны культурные рожь, овес, конопля, кориандр, оно весьма вероятно для некоторых бобовых, кенафа — *Hibiscus cannabinus,* канатника — *Abutilon avicennae* и других.

Доказательством существования такой невольной селекции сорных растений, позволяющей им в дальнейшем выйти в культуру, служит наличие у многих сорняков, преднамеренный отбор которых человеком совершенно исключается, аналогичных изменений строения и биологии, которые мы выше отметили для культурных растений.

Сводку данных по этому вопросу дает Теллунг (Thellung, 1925), из которой мы узнаем об отборе однолетних сорняков, обусловливаемом ежегодной вспашкой земли, и превращении многолетних растений в однолетние, примером чему может служить *Phalaris brachystachys* — средиземноморский сорняк, отличающийся от ему очень близкого, но произрастающего на естественных местообитаниях *Ph. truncata* лишь однолетностью.

У сорняков, также как и у культурных растений, можно наблюдать увеличение размера семян за счет их количества, потерю защитных приспособлений плодов и способности их естественного рассеяния.

Примеры этих изменений мы можем почерпнуть из работы Цингера (1909) о засоряющих культуру льна видов *Camelina*. Из их числа *C. glabrata* и *C. linicola* являются постоянными спутниками льна, образуя так называемые «*plantae linicolae*». По данным Цингера они «не имеют ни одного из свойственных нашим диким однолетникам приспособлений, согласующих их развитие со сменой времен года: они не способны выжидать удобного для развития стебля и цветов момента, ни в форме розетки, как их ближайшие родичи, ни в виде долго покоящихся семян, подобно многим другим однолетним растениям; плоды у них созревают почти одновременно, а не последовательно в течение долгого времени, что всегда обеспечивало бы возможность сохраниться хотя части потомства, которую застигнет зима в удобной для перезимовки стадии развития. Виды эти у нас могут правильно совершать цикл своего развития лишь при условии, что семена их по созревании будут собраны, сохранены зимою в амбаре и высеяны весною. Семена этих видов, случайно просыпанные зимою или весною, дадут сорные, как бы одичавшие, экземпляры, но у потомства этих экземпляров крайне мало шансов закончить свое развитие и дать семена».

Хорошо известный, широко распространенный сорняк куколь—*Agrostemma githago* имеет многосемянный сборный плод, который хотя и раскрывается, но так устроен, что семена самостоятельно выпасть не могут. Колос хлебного сорняка *Bromus secalinus* и близкого к нему *Bromus grossus* по наблюдениям Браун-Бланке (Braun-Blanquet), лишь поздно и не целиком распадается на членики, тогда как у очень близких к ним *Br. racemosus* и *pratensis* такое распадение колосков происходит очень легко. При этом ости у *Br. secalinus* сильно укорочены или совсем недоразвиты, что стоит несомненно в связи с утратой способности и надобности в самостоятельном распространении.

Погремок — *Alectrolophus apterus,* являющийся сорняком ржи, потерял способность самостоятельного обсеменения, вследствие того, что семена его утратили крыловидные летательные придатки. Одновременное его созрева-

ние с рожью обеспечивает ему попадание в посевы вместе с семенами последнего.

Эта потеря приспособлений, обусловливающих возможность самостоятельного существования, приводит в некоторых случаях к полному прекращению обитания в диком состоянии и настолько тесной связанности с каким-либо из культурных растений, что в конце концов происхождение таких культивируемых сорняков от дикорастущих родичей бывает также трудно восстановить, как и у многих культурных растений. Теллунг указывает в качестве примера таких безродных сорняков, сопутствующих всегда культурному льну, на *Silene linicola* и повилику — *Cuscuta epilinum*.

Изложенное указывает на одно из препятствий, ограничивающих значение распространения растений человеком как ботанико-географического фактора. Но это препятствие не является единственным.

Акклиматизация и натурализация.

Не меньшее значение на возможность произрастания растений в новых местообитаниях, в которые они были искусственно перенесены теми или иными агентами, играют те климатические и эдафические пределы, вне которых данное растение существовать не может.

С открытием Америки, установлением регулярной навигации и торговых сношений с южными странами, в Европу хлынула масса совершенно новых растительных продуктов, до того времени в ней совершенно неизвестных, которые очень скоро настолько вошли в обиход жизни населения, что сделались в ней совершенно необходимыми. Точно так же богатство растительности южных стран не могло не вызвать стремления обогатить и улучшить относительно бедную растительность Европы.

И, действительно, уже начиная с XVI столетия, но в особенности с начала XIX столетия, мы можем констатировать вполне определенную деятельность, направленную на введение в культуру в Европе иноземной, преимущественно южной, растительности. Эта деятельность выразилась, как в многочисленных мероприятиях в этом направлении отдельных частных лиц — любителей садоводства, так и в создании специальных правительственных и общественных т. н. акклиматизационных учреждений.

Флаго (Flahault, 1899) указывает на существовавшее в начале XIX столетия во Франции стремления ввести в культуру все растения Северной Америки и Австралии, мало-мальски представлявшие какое-либо практическое значение, но уже к 60-м годам прошлого столетия наступает разочарование, вследствие многочисленных неудач, постигших эти акклиматизационные мероприятия.

Введение в культуру какого-либо нового растения, перевозимого из другой страны его естественного обитания, является далеко не такой простой задачей, как это кажется на первый взгляд, и возможность его осуществления не является безграничной и зависящей исключительно от желания и умения человека, а, главным образом, от способности данного растения акклиматизироваться или натурализоваться в новых условиях обитания.

В эти два последние термина различные исследователи большею частью вкладывают совершенно различное содержание, а сплошь и рядом не делают между ними никакого различия. По существу же вся проблема введения в культуру иноземных растений может быть подразделена на ряд моментов, для разграничения которых можно воспользоваться указанными терминами, несмотря на то, что они, конечно, безусловного значения иметь не могут, так как эти моменты не являются резко разграниченными, а переходят один в другой. Под акклиматизацией в истинном смысле этого слова надо понимать привыкание или приучение растения к резко отличающимся от места его родины условиям обитания. В частности в отношении климатических

условий существует определенный минимум климатических факторов, который и определяет географические пределы обитания данного растения. Таким образом, акклиматизацией в истинном смысле этого слова будет привыкание или приучение растения к условиям существования, начиная лишь с момента перехода указанного минимума (Любименко, 1912).

В противоположность этому под натурализацией мы должны понимать перенос растения в страну с близкими к ее родине условиями обитания, в частности в отношении климатических факторов, находящуюся внутри пределов этих минимумов.

Одним из первых определением самого понятия натурализации и вкладываемого в него содержания занялся Альфонс Де Кандолль (l. c.). Согласно его формулировке, впоследствии несколько видоизмененной другими исследователями, мы натурализованным должны считать такой вид, который не будучи обитателем данной страны, при переносе его преднамеренно или невольно человеком, приобретает в дальнейшем все особенности присущие дикорастущим видам, т. е. способность расти и размножаться своими естественными способами размножения, как полового, так и вегетативного, без содействия человека, проявлять последнее более обильно и с большей регулярностью в более соответствующих ему местообитаниях, и который просуществовал уже в течение ряда лет, во время которых имели место необычные для данного растения климатические явления. Иначе говоря вполне натурализованное растение ничем не будет отличаться от аборигенного и его искусственное внедрение в чуждую ему флору данной страны может быть установлено лишь на основании историчеких данных.

Но достижение такой стадии натурализации является далеко не частым явлением, как мы это сейчас увидим, и во всяком случае требует многих лет постепенного приспособления растения к новым условиям обитания и преодоления конкуренции с представителями местной флоры.

Останавливаясь теперь на этих двух различных возможностях растений изменять первоначальный ареал обитания, мы должны констатировать, что мы по существу не знаем почти ни одного примера настоящей акклимитазиции растения, имевшей место за время истории человечества. Де Кандолль в качестве отрицательного примера указывает на финиковую пальму, которая уже несколько тысячелетий известна человеку и которая, несмотря на все попытки расширить пределы ее обитания, не может преодолеть пределы своего климатического минимума. Больше того, хотя она и произрастает в культуре за широтой своего естественного обитания, например, на Средиземноморском побережье Южной Европы, но или совсем не дает плодов, или дает не вызревающие плоды.

Таким образом, если мы и можем говорить об акклиматизации растений, то только при условии допущения очень длительного промежутка времени, измеряемого уже геологическими периодами, постепенного приспособления растения к изменяющимся условиям обитания, промежутка времени, который надо думать, должен превышать продолжительность того времени, в течение которого человек начал действовать в качестве фактора географического распространения растений. И в этом отношении Виллис (Willis, 1922) совершенно прав, указывая, что акклиматизация вовсе не должна обязательно сопровождаться переносом растений. В истории растительности она неоднократно имела место при происходивших в течение геологических периодов сменах климатических условий обитания. «Акклиматизация в руках человека, нетерпеливого в получении результатов, является причиной частых неудач и ошибок, но мы имеем основание предположить, что это обстоит иначе в руках природы, действующей в течение очень длинных периодов и с чрезвычайной постепенностью. Поэтому имеются виды, акклиматизировавшиеся к условиям поразительно отличающимся от тех, с которых они начали свое произрастание».

Иначе говоря, при рассмотрении искусственных факторов этого распространения мы должны иметь в виду лишь натурализацию, а не акклиматизацию растений, что является уже первым, и при том весьма существенным ограничением возможностей создания новых сочленов флоры деятельностью человека.

Останавливаясь теперь на натурализации, мы должны констатировать, что известен ряд случаев, когда она действительно имела и имеет место, что показывает, как это уже отметил Де Кандолль, что различные местности земного шара получили далеко не все виды, которые они могут прокормить и которые в них могут жить.

Но в то же время провести такую грань между акклиматизацией и натурализацией нельзя, так как на земном шаре, даже при наличии близких климатических условий, не существует двух совершенно идентичных по общим условиям стран, вследствие чего натурализующееся растение должно пройти ряд длительных этапов в своем приспособлении к новым условиям, прежде чем его можно будет считать действительно натурализованным.

Эти этапы постепенного приспособления к новым условиям касаются почти исключительно климатических и, главным образом, температурных условий. Едва ли можно допустить способность растений постепенным приспособлением изменить свои требования в отношении почвы или влаги. Но в отношении холода, в отношении способности переносить низкие температуры постепенное приспособление и естественный отбор холодостойких рас несомненно вырабатывается.

В качестве примера можно привести маслину — *Olea europaea,* культивируемую в Крыму. Она была размножена от многих, очень старых экземпляров, сохранившихся на Крымском побережье от древних греческих и генуэзских поселений. Эти экземпляры несомненно приспособились к низким температурам, имеющим место в районе их культуры на Южном Берегу Крыма — этом северном пределе возможности культуры маслины. Это обстоятельство дало даже повод к выписке в 1832 г. посадочного материала маслины, в такие давние районы ее культуры как Италия и Испания, для высокогорных насаждений. (Вульф, 1925).

Эти этапы в отношении приспособления к низким температурам можно хорошо иллюстрировать на примере акклиматизационной деятельности Никитского Сада (Wulff, 1926). Здесь мы можем констатировать примерно четыре различные стадии натурализации. К первой будут относиться растения вполне, в смысле Де Кандолля, натурализовавшиеся, т. е. самостоятельно размножающиеся, выходящие за пределы культурных участков и, вообще, дичающие, к таким растениям бесспорно относятся *Daphne laureola, Maclura aurantiaca, Mahonia aquifolium, Cytisus laburnum, Bupleurum fruticosum.*

Вторую группу образуют виды, обильно размножающиеся семенами на местах культуры, но не дичающие и за пределы последних не выходящие; например, кедры, веерная пальма — *Trachycarpus excelsa* и др.

Третью группу, объединяющую большую часть растений Никитского Сада, образуют виды нормально плодоносящие и дающие всхожие семена, но самостоятельно самосевом не размножающиеся.

К четвертой группе, наконец, относятся виды, вегетативно нормально развивающиеся, но не достигающие нормальных условий жизненности, вследствие чего они или не цветут совсем, или же если цветут, то не образуют плодов, или образуют плоды без семян, или, наконец, дают не всхожие семена. К числу таких растений в Крыму относятся — *Pinus Gerardiana, Pseudotsuga taxifolia, Clematis Jacqmannii, Pueraria Thunbergiana* и др.

Что степень натурализации растений в отношении холода постепенно повышается путем естественного отбора, происходящего при вымерзании части культивируемых индивидуумов и выживании холодостойких рас, ука-

зывают следующие наблюдения того же Никитского Сада. Так, *Picea morinda,* посаженная впервые в 1839 г., принесла в 1852 году первые шишки, но без всхожих семян, между тем как произрастающие сейчас экземпляры дают всхожие семена. Веерная пальма *Trachycarpus excelsa,* введенная в культуру около 50 лет тому назад, требовала еще около 20 лет тому назад прикрытия на зиму, между тем как сейчас она переносит даже необычно суровые зимы. Американская сосна — *Pinus montezumae* в 1925 г. впервые за 30 лет культуры дала шишки, но лишенные всхожих семян.

Эти наблюдения подтверждаются установленным С. Л. Ивановым (1929) фактом изменения маслообразовательных процессов у растений под влиянием изменения температурных условий. Растение в северных широтах и в горных условиях образуют максимальное количество линоленовых кислот. Количество последних с продвижением к югу уменьшается почти до минимума. При этом, как установлено многократными наблюдениями, растения способны изменять содержание этих ненасыщенных жирных кислот в зависимости от изменений климата. Эта особенность и обусловливает способность растений приспосабливаться к изменениям климата в сторону постепенного похолодания, она же позволяет постепенным приучением растения к низким температурам добиваться его полной натурализации. (Eckart, 1930).

В отношении же почвенных условий наблюдения дают как раз обратные примеры: растения, не переносящие извести, как например каштан, магнолия, чай, азалея, рододендрон и пр. вересковые, нисколько не повышают своей степени натурализации и растут, но продолжают оставаться в угнетенном состоянии, как например, первые два, или же совсем погибают, как все последние. Все попытки их натурализировать на южном побережьи Крыма в течение целого столетия, и в отношении чая, азалеи, рододендрона, ни к чему не привели.

Эти обстоятельства указывают на препятствия, которые стоят перед растением даже при переносе его из областей близких в отношении общих условий обитания. Ими же объясняется тот в общем ничтожный процент видов, кооторые действительно вошли в состав дикой флоры страны и не только перешли границы ботанических садов и плантаций, но и получили возможность распространения в них. А между тем многовековая деятельность ботанических и акклиматизационных садов сопровождалась введением в культуру десятков тысяч видов, значительная часть которых и по сей день продолжает расти в пределах этих садов под защитой человека и при его уходе, не делая никаких попыток к эмансипации от этой зависимости. Примеров в этом отношении можно привести сколько угодно. Тот же Никитский Сад имеет сейчас в культуре около 1 000 видов, но количество таковых, вводившихся в культуру, несомненно, как это указывают сохранившиеся списки и архивные данные, было в несколько раз больше, и я думаю, что не ошибусь, если приму эту цифру за 10 000 видов. То что сохранилось до настоящего времени, представляет из себя почти исключительно древесные формы, а между тем мы имеем исторические данные, говорящие о существовании в Никитском Саду значительных, и при том в течение его существования несколько раз возобновлявшихся, коллекций травянистых растений. От них совершенно ничего не осталось.

Недавно Станков (1925) опубликовал статью, в которой перечислил одичавшие в южном Крыму виды, вышедшие за пределы парков, где они некогда были введены в культуру. Результаты получились поражающе ничтожны. К числу таких, не вызывающих сомнения растений, относится всего 19 видов: *Andropogon arundinaceus, A. glaucescens, Morus alba, Maclura aurantiaca, Ficus carica, Clematis flammula, Mahonia aquifolia, Spartium junceum, Cytisus laburnum, Ailanthus glandulosa, Daphne laureola, Hippophaëa rhamnoides, Elaeagnus angustifolius, Bupleurum fruticosum, Vinca major, Antir-*

rhinum majus, Centranthus ruber, Calendula officinalis. При этом необходимо отметить, что местонахождения этих растений, за очень немногими исключениями, находятся вблизи мест их бывшей культуры, широкого их распространения совершенно не наблюдается и характер их, как одичавших растений, не вызывает никакого сомнения.

От знаменитого ботанического сада графа Разумовского в Горенках бл. Москвы, существовавшего в начале XIX столетия, во флоре Московской губернии не осталось, насколько мне известно, ничего, если не считать американского вида *Sisyrinchium anceps*, найденного в одичалом состоянии Кречетовичем (1926), происхождение которого быть может связано с этим садом. А между тем список растений Горенского сада имел свыше 8000 номеров, из которых значительная часть культивировалась в грунту (Catalogue, 1812)

Вместе с тем мы знаем многочисленные случаи, когда невольно или искусственно занесенные виды чрезвычайно обильно размножались, а на местах с нарушенным растительным покровом приобретали доминирующее значение, а потом также внезапно исчезали, как и появлялись.

Флаго (Flahault, 1899) указывает, что Мартен (Martins) приводил в 1856 году для ботанического сада в Монпелье 24 натурализованных вида, которые позже все перестали самостоятельно размножаться.

В 1893 г. в том же саду было 57 цветковых видов чуждых местной флоре, распространявшихся повсюду на территории сада и представлявших неприятных сорняков, с которыми приходилось вести борьбу. Через шесть лет, в 1899 г., 7 из них уже совершенно исчезли, 4 перестали быть повсеместно распространенными. Вместо этого появилось 9 новых видов, занявших место им предшествовавших. И ни одно из этих растений не перешло границ сада.

Интересное наблюдение над внезапным появлением и таким же внезапном исчезновении *Deshampsia caespitosa* в Степной опытной станции Воронежской губ., любезно сообщено мне А. И. Мальцевым. Это растение было завезено с севера войсками в 1918 г. Очень быстро распространилось, покрыв все участки вокруг зданий станции. В 1923 г. оно внезапно совершенно исчезло, не выдержав очевидно засушливого 1922 года. Им также налюдалось массовое появление (периодическое) и затем исчезновение *Senecio vernalis,* видов *Carduus, Verbascum* и др.

Эти явления внезапного исчезновения заносных видов, приобревших уже как будто полные права гражданства, если не в пределах местной флоры, то во всяком случае в пределах территории обрабатываемой человеком или окружающей места его обитания, объясняются именно неполной натурализацией этих растений. Достаточно проявления одной из крайних вариаций какого-либо из условий обитания, чтобы эти растения были целиком уничтожены или настолько пострадали, что утратили бы способность бороться с другими конкурентами.

А насколько многообразны условия обитания растения и как трудно нам подчас понять причину неполной его натурализации, могут свидетельствовать следующие два примера бесплодия культивируемых растений, сообщаемые Каммерлоером (Cammerloher, 1927). Одно из этих растений лиана из семейства акантовых — *Thunbergia grandiflora,* достигающая 30 *м* длины. Она в диком состоянии произрастает в Индии, а уже на Яве, где она прекрасно растет и разводится из-за красивых, крупных цветов, — никогда не плодоносит, несмотря на наличие нужных опылителей. Искусственное опыление оказалось также безрезультатным. Это непонятное явление, как было устновлено, объясняется тем, что все произрастающие на Яве экзмпляры этого растения произошли лишь от одного растения, вывезенного из Индии, путем вегетативного размножения и поэтому представляют из себя, так называемый, клон или по существу части одного индивидуума. Отсутствие плодов объясняется самостерильностью этого растения, что и было доказано доставкой нового экземпляра из Индии, пыльца которого вызвала развите завязи у цветов старого, до того времени бесплодного экземпляра. Аналогичной причиной объясняет Гиммельбаур (Himmelbaur, 1926) бесплодность шафрана — *Crocus sativus,* размножаемого всегда луковицами.

Другой пример—это древовидный кирказон *Aristolochia arborea,* культивируемый в Бейтенцоргском Ботаническом саду, также на о. Яве, в количестве трех экземпляров, привезенных из Мексики, и также хотя и обильно цветущих в течение почти всего года, но не дающих плодов. Подозрение на отсутствие опылителей было устранено, так как они имеются и искусственное опыление вполне удавалось.

Причиной бесплодия, в данном случае, оказалась зависимость биологии растения от влажности климата. Этот вид характеризуется разновременным развитием пестиков и пыльников: первые развиваются прежде созревания пыльников, при чем эти оба момента резко один от другого отграничены и происходят в течение двух, следующих один за другим, дней.

Наблюдения над цветами в момент их распускания показали, что в раскрытом состоянии цветы находятся уже во второй, мужской стадии своего развития, а в момент женской стадии они всегда закрыты. Это обстоятельство объясняется влиянием бо́льшей влажности климата Явы, чем в Мексике на родине этого вида, задерживающей раскрывание цветов на один день. Вследствие этого в момент полного развития рылец цветок еще закрыт и насекомые не могут в него проникнуть, когда же он раскрывается, то рыльца уже увяли и утратили свою восприимчивость к пыльце.

Эти два примера с достаточной наглядностью свидетельствуют о многочисленности и тонкости биологических особенностей приспособлений растений к многочисленным и для нас очень часто неуловимым условиям обитания, часто незначительное уклонение от которых делает растение не способным к нормальному и самостоятельному существованию.

Если к этому добавить не прекращающуюся борьбу за существование и конкуренцию с аборигенной растительностью, то не придется удивляться тому относительно незначительному количеству видов, превращающихся из заносных спутников человека или им культивировавшихся видов, в полноправных сограждан местной флоры.

Этим объясняется, например, то обстоятельство, что многочисленные виды, распространяемые железнодорожными сообщениями, дальше полотна железной дороги отходят лишь в очень редких случаях. Так, Литвинов (1926) в работе, которую мы уже упоминали, о распространении южных растений в пределах железнодорожных путей Мурманской дороги, пишет: «давно было известно, что на станциях железных дорог лесной области России нередко находят такого рода заносные южные растения, чуждые местной флоре. Иногда их из года в год видят на одном и том же месте, на станционных путях, ближайших откосах или на обочинах железнодорожного полотна, как ни тревожат их здесь ремонтом. Появление других бывает более или менее непродолжительным, но замечательно, нельзя указать примеров, чтобы они от железной дороги распространялись дальше по окрестностям станции, откуда ведь те же хлебные грузы следуют гужем и в стороны; нет следов заноса южных растений, или по крайней мере они не сохранились, и на тех строго определенных путях, по которым в прежнее время, до железных дорог миллионы пудов хлеба, пеньки и проч. следовали из степей на север, пересекая всю лесную полосу по направлению к балтийским портам».

Причину этого явления надо несомненно искать в наличии песчаной насыпи вдоль полотна железной дороги и отсутствующей конкуренции — этого могущественного фактора в жизни организмов.

Этой же совокупностью причин объясняется незначительное обога-

щение флоры Монпелье теми многочисленными видами, занесенными с шерстью в Порт-Ювенал, о которых мы уже упоминали.

Из 557 установленных видов, Теллунг (Thellung, 1912) считает «более или менее натурализованными» всего 19 или 3,6%, вообще же вошедших в состав флоры Монпелье, начиная с XVI века, благодаря заносу различными проявлениями деятельности человека — 107 видов или 3,8% общего числа видов этой флоры, принимаемой им в 2792 вида.

Это обстоятельство объясняется в значительной степени той же конкуренцией с местной флорой и полнейшей использованностью территории, о чем мы уже неоднократно говорили. Поэтому распространение заносных растений имеет место в большинстве случаев в местах, где естественный растительный покров нарушен человеком и изменены условия обитания ранее произраставших на этой территории сообществ. И особенно благоприятные для этого условия создаются в тех случаях, когда человек из года в год, обрабатывая свои культурные земли не дает местной растительности восстановить свои права. Но стоит предоставить такой участок самому себе, как на нем начинается борьба между проникающими на него растениями местной флоры и новыми пришельцами, оканчивающаяся большей частью победой первых.

Флаго считает, что в Зап. Европе распространение растительного населения находится в таком состоянии равновесия и приспособленности к условиям обитания, которое уже не допускает проникновения новых видов.

Именно таким уничтожением местной флоры и резким изменением условий ее обитания, производимым человеком, объясняется массовое и быстрое распространение заносной растительности как на островах, так и на континентах на вновь используемых и заселяемых человеком территориях, и как раз там, где предварительно были уничтожены естественные сообщества растительности. В особенности это имеет место в тех случаях, когда происходит уничтожение лесов и вновь вводимая растительность получает местообитания с богатыми, не истощенными почвами и притом освобожденные от конкурентов. Но и в таких случаях, эти новые пришельцы большею частью сохраняют свое господство только при условии содействия человека, не дающего аборигенной растительности восстановить свои нарушенные права. Стоит человеку покинуть какое-либо из своих местообитаний, как дикая растительность данной местности с поразительной быстротой возвращается на свои места и это в особенности бросается в глаза в пределах лесных районов, где заброшенные культурные земли и места поселений зарастают опять до полной неузнаваемости лесом.

Интересные данные мы находим в статье Гроссгейма и Макашвили (1929) о сорной растительности чайных плантаций Кавказского побережья. Помимо растений, свойственных диким ассоциациям растительности окружающих местностей, пытающихся восстановить свои права на отнятую у них территорию, которые по существу не должны считаться сорняками, имеются настоящие сорняки, занесенные часто из отдаленных мест, например, 13 видов, сопутствующих культуре чая в Юго-Восточной Азии, включая сюда и Японию.

Обычные для указанного района сорняки, по наблюдениям авторов, в нормальных, малоизмененных человеком условиях, почти не играют никакой роли в растительном ландшафте и ютятся по опушкам, берегам рек, на оползнях и т. п. Но на чайных плантациях, где искусственно устранена конкуренция с местной флорой, они получают возможность пышного развития.

Тем не менее на всех чайных плантациях состав и характер распространения сорных растений поражает своей однородностью. Благодаря однородности ежегодно, и притом в известной периодичности, повторяющихся приемов обработки, сорная растительность приобрела характер подобия растительной ассоциации, существование которой естественно прекратится сейчас же, как только человек изменит приемы обработки или прекратит ее совсем.

«Надо никогда не забывать того факта, пишет Флаго (Flahault, 1899), что границы вида зависят от среды в гораздо большей степени, чем это допускалось еще лишь несколько лет тому назад, и что малейшее уклонение угрожает существованию вида и может даже обусловить гибель его в борьбе за существование».

Этим обстоятельством обусловливается тот факт, что во многих случаях заносная растительность, кажущаяся вполне натурализовавшейся, прекращает плодоносить и самостоятельно распространяться, как только человек предоставит ее самой себе и лишит ее своей преднамеренной или невольной защиты.

4. Географичность заносной растительности.

Существует ряд заносных растений, для которых вышеуказанные препятствия как будто не имеют значения, путь распространения которых прослежен шаг за шагом и заселение которыми земного шара, как будто, не имеет границ, находясь вне зависимости от законов географического распространения растений. К числу таких растений относятся: *Elodea canadensis, Amaranthus retroflexus, Impatiens parviflora, Veronica Tournefortii, polita* и *agrestis, Linaria cymbalaria, Solidago serotina,* ряд американских видов *Aster, Erigeron canadensis, Xanthium spinosum, Matricaria suaveolens, Galinsoga parviflora* и др.

Но и здесь космополитичность этих видов при более тщательном и детальном изучении оказывается, несмотря на крайне широкую амплитуду приспособляемости этих видов, тем не менее имеющей свой географический предел. В качестве примера можно указать на ряд родственных видов секции *Agrestis* рода *Veronica,* являющихся крайне распространенными и обычными сорняками на значительном протяжении северного полушария. Распространение этих видов было изучено Леманном (Lehmann, 1908), при чем вырисовалась вполне определенная картина их географического распространения. Из их числа *V. agrestis, V. polita* и *V. opaca* настолько сходны по своим признакам, признаки эти настолько незначительны и так мало бросаются в глаза, что многие систематики отказались совсем от их различения и обозначали их одним названием *V. agrestis.* Между тем, как оказалось, эти виды обладают каждый совершенно самостоятельным ареалом географического распространения, вследствие чего такого рода соединение совершенно не соответствует действительному положению вещей. Леманн ввел эти виды в культуру и благодаря этому ему удалось найти признаки, характерные для каждого из них, на основании которых он смог, просмотрев большой гербарный материал, определить и границы их географического распространения. При этом выяснилось, что *V. agrestis* дальше всех этих видов заходит на север — крайняя известная точка ее распространения лежит около 64°48′ с. ш. Эта вероника растет по всей Зап. Европе и Средиземноморской области, где она встречается, главным образом, на высоких горах. В СССР она распространена от 61 — 62° с. ш. (З. Финляндия) до 52° с. ш. (Саратов).

Северная граница второго вида — *V. opaca* почти совпадает с таковой *V. agrestis,* находясь приблизительно около 61° с. ш. Что же касается южной границы, то она проходит между 50—55° с. ш. В СССР эта граница проходит по 53 — 54° с. ш. (Могилев, Гродно).

Что же касается третьего вида — *V. polita,* то единичные ее местонахождения известны на 64 — 62° с. ш., но сплошной границей северного распространения ее нужно принять 59°. В СССР эта граница лежит около 56°. Зато на юг пределы распространения этого вида идут значительно дальше, чем у предыдущих видов, переходя границу СССР.

Очень близкий к последнему виду ареал распространения имеет четвертая из этих вероник — *Veronica Tournefortii*. Родиной этого вида является Малая Азия, до Персии и Кавказа. Отсюда в первой половине XVIII столетия этот вид начал расселяться по земному шару, при чем сейчас его ареал уже почти совпадает с ареалом *V. polita* с той разницей, что в Средней Азии последняя доходит до Китая включительно, тогда как *V. Tournefortii* дальше Гималаев не идет, но зато распространена уже в Восточной и Южной Африке, в Южной Америке и Новой Зеландии.

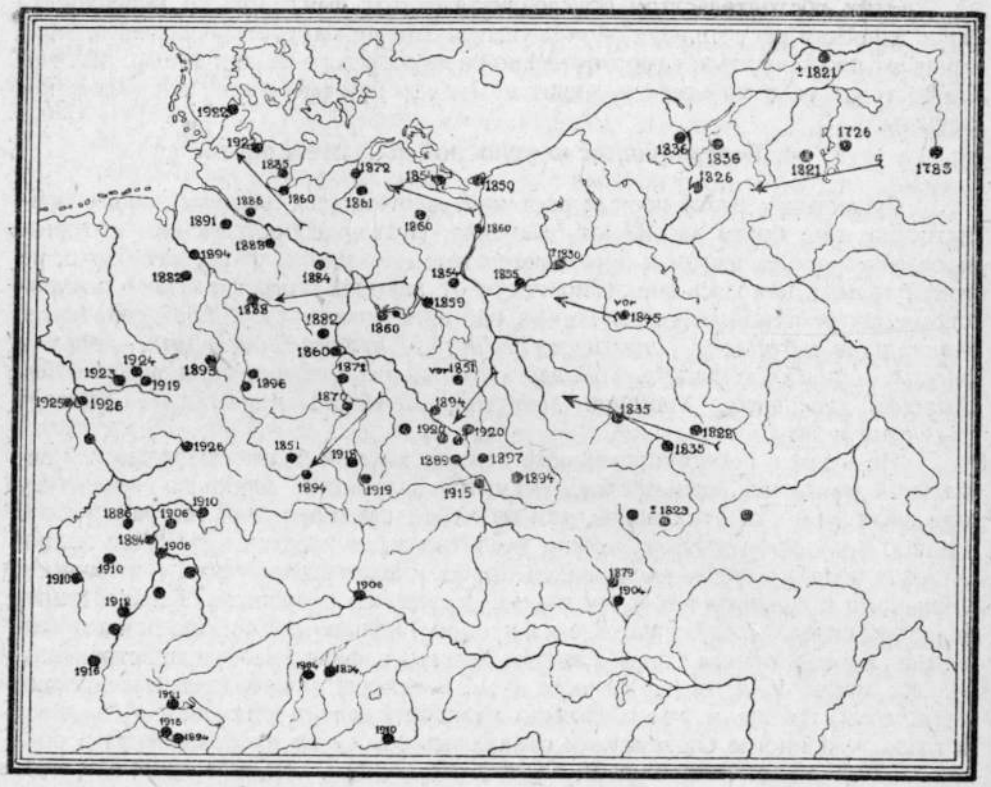


Рис. 68. Карта показывающая постепенность расселения заносного растения Senecio vernalis с востока в Зап. Европе, начиная с 1756 г. (Berger из Hegi).

Еще более конкретные данные на географичнсть сорных и заносных растений дает Мальцев (1926). Соглано выводам, сделанным им на основании многолетнего и тщательного изучения, только немногие из этих сорных видов, как например, пырей — *Agropyrum repens,* пастушья сумка — *Capsella bursa pastoris,* лебеда — *Chenopodium album,* одуванчик — *Taraxacum officinale,* имеют большие ареалы распространения, что объясняется наличием у них многочисленных форм и рас, приспособленных к разным условиям существования. А в некоторых случаях, как например в отношении *Taraxacum officinale,* монографическое изучение этого вида выявило сборный характер и необходимость расчленения его не только на отдельные расы, но и виды, что быть может ожидает в дальнейшем и остальные из сейчас перечисленных видов.

Большинство же сорных растений имеет более ограниченные ареалы распространения, за пределы которых они не имеют возможности выйти. Так овсюг — *Avena fatua s.sp septentrionalis* распространен только на севере европейской части СССР, тогда как на юге его замещает уже другая форма — *Avena fatua s.sp fatua.*

Многие сорные виды своим распространением в точности очерчивают черноземную полосу, из пределов которой они не выходят, например *Allium rotundum, Falcaria Rivini, Vaccaria parviflora* и др., появляясь затем опять уже в Крыму и на Кавказе. Самые обычные в средних губерниях СССР сорняки, как *Cirsium arvense, Sonchus arvensis, Agrostema githago* др., на юго-востоке утрачивают свое сорное значение и заменяются совершенно другими сорняками. Крайний юг имеет своих сорняков как *Centaurea picris,* виды *Caucalis* и др. Сорные растения лесной области при переходе в степную область утрачивают свой сорный характер.

Некоторые сорные виды, как например синий василек *Centaurea cyanus,* известный древним авторам, при продвижении на юг, обнаруживает даже перерыв в своем распространении, исчезая в степной, засушливой полосе и появляясь опять в Крыму и на Кавказе (Пачоский, 1911; Королева, 1930).

В отношении географического распространения видов сорных растений Мальцев разделяет всю территорию европейской части СССР на шесть районов и приходит к очень важному для нас выводу, что «старое мнение о том, будто сорные травы распространены всюду одни и те же — совершенно ошибочно; каждый более или менее значительный район, с особыми природными условиями, имеет и свой особый состав сорной растительности. С другой стороны, такое распределение сорной растительности по районам показывает, что географическое распространение сорных растений связано не только с деятельностью человека, но прежде всего определяется природными условиями, климатом, и, в частности, особенно условиями увлажнения».

Изложенного вполне достаточно, чтобы сделать из него соответствующие выводы, которые с нашей точки зрения могут быть лишь нижеследующими: значение человека в изменении растительного покрова земли, в особенности в отношении нарушения его естественного состояния, громадно, роль его в распространении растений по земному шару без всякого сомнения очень значительна, но пределы ее тем не менее сильно ограничены географическими условиями обитания растений. Вследствие этого значение деятельности человека в распределении видов в современном растительном покрове земли в сильной степени преувеличено и нет никакого сомнения, что оно приобрело такие значительные размеры лишь в последние столетия. Только современное развитие путей сообщения и беспрестанное передвижение людей и грузов по всему земному шару, а также расширение культурных площадей и введение в культуру растений отдаленных стран, придало роли человека такой первенствующий характер среди других факторов географического распространения растений. Совершенно очевидно, что значение его с удалением от современного момента вглубь веков должно оцениваться все меньше и меньше. И вследствие этого не может существовать сомнения, что для объяснения ранее выдвинутых нами сложных вопросов исторической географии растений, для понимания современных ареалов древних видов растительного царства, для разрешения тех задач, которые связаны с разорванными обитаниями растений, деятельность человека является фактором черезчур юным. И сейчас, как и в предшествующих главах, мы не можем не притти к заключению, что разрешение всех этих сложных вопросов мы должны искать в истории самих материков и ее отражении в истории растительности.

ЛИТЕРАТУРА.

Batalin, A. Das Perenniren des Roggens. Acta Horti Petrop. XI вып. 2. 1892.

Brandicourt V. La botanique et la gerre. La Nature. № 2853. 1931.

Braun-Blanquet, J. L'origine et le développement des flores dans le massif central de France. 1923.

Cammerloher, H. Javanische Studien. I. Ueber einige Fälle von Unfruchtbarkeit kultivierter Pflanzen fremder Florengebiete. Oest. Bot. Zeitschr. LXXVI, H. 1. 1927.

Catalogue du Jardin des plantes à Gorenki. Moscou. 1812.
Chevalier, A. Le rôle de l'homme dans la dispersion des plantes tropicales. Rev. de bot. appl. XI. 1931.
De Candolle, A. Géographie botanique raisonnée. II. Chap. 8. 1855.
Eckart W. Das Akklimmatisationsproblem der Pflanzen. Peterm. Mitt. B. 76. H. 1/2 1930.
Engler, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. I. Cap. 18. Aenderungen der ursprünglichen Flora durch Ausbreitung des Menschen. 1879.
Flahault, M. La naturalisation et les plantes naturalisées en France. Bull. soc. de France. 3 sér. VI. 1899.
Gradmann, R. Beziehungen zwischen Pflanzengeographie und Siedlungsgeschichte. Geographische Zeitschrift. XII. 1906.
Hausrath, H. Pflanzengeographische Wandlungen der deutschen Landschaft. 1911.
Heer, O. Ueber die fossilen Pflanzen von St. Jorge in Madeira. Neue Denkschr. Schweiz. Naturw. Ges. IV. 1857.
Hildebrandt, Fr. Die Verbreitungsmittel d. Pflanzen. 1873.
Himmelbaur, W. Zur Entwicklungsgeschichte von Crocus sativus L. in Tschirch-Festschrift. 1926.
Hooker, J. Lecture on insular floras. Brot. Assoc. at Nottingham. 1866.
Lehmann, E. Geschichte und Geographie der Veronica Gruppe Agrestis. Bull. d. l'herb. Boiss. 2 sér. VIII. 1908.
Lehmann, E. Wanderung und Verbreitung v. Veronica Tournefortii Gm. Abh. d. Ges. Isis in Dresden. 1906.
Molisch, H. Die Lebensdauer der Pflanzen. Iena. 1929.
Schalow. Ueber die Beziehungen zwischen der Pflanzenverbreitung und den ältesten menschlichen Siedlungsstätten im mittelsten Schlesien. Engl. Bot. Jahrb. 57. 1923. Beibl. Nr. 127.
Schalow, E. Vom Einfluss der Kriege auf die Pflanzenverbreitung. Naturw. Wochenschr. Nr. 37. 1922.
Schalow, E. Pflanzenverbreitung und vorgeschichtliche Besiedlung. Naturwissensch. Wochenschr. XXI. № 13. 1922.
Thellung, A. La flore adventice de Montpellier. Mitteil. d. botan. Mus. Zürich. LVIII. 1912.
Thellung, A. Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen. Bericht d. Vereinig. für Pflanzengeographie. 1915.
Thellung, A. Die Entstehung der Kulturpflanzen. 1930.
Wettstein, R. Die Innovations-Verhältnisse von Phaseolus coccineus L. Oester. Bot. Zeitschr. 1897 Nr. 12 u. 1898 Nr. 1.
Willis, J. Age and Area. Chapt. IV. Acclimatisation. 1922.
Wulff, E. Der Nikitsky Botanische Garten in der Krim. Mitteil. d. deutsch. dendrol. Gesellschaft. B. 37. 1926.
Вавилов, Н. Центры происхождений культурных растений. Тр. по прикл. бот. XVI. в. 2. 1926.
Вавилов, Н. О происхождении культурной ржи. Тр. по прикл. бот. X. 1917.
Вульф, Е. Материалы к истории опытной деятельности Никитского Ботанич. Сада за 1813—1860 г.г. Зап. Ник. Сада VIII. 1925.
Гроссгейм, А. А. и Макашвили, А. К. К вопросу о происхождении, составе и характере сорной растительности чайных плантаций Зап. Грузии и Аджаристана. Тр. по прикл. бот. XXII. 4. 1929.
Иванов, С. Л. Факторы маслообразовательного процесса в растительном мире. Труды всес. съезда по генетике. III 1929.
Королева, А. Обзор литературы по синему васильку — Centaurea cyanus L. Труды по прикл. бот. XXII. в. 5. 1930.
Кречетович, Л. М. О находке американского растения Sisyrinchium anceps Cav. на болоте у Малаховки, близ Москвы. Дневник Всес. съезда ботаников в Москве. 1926.
Крылов, П. К вопросу о колебании границы между лесной и степной областями. Тр. бот. Музея Акад. Наук XIV. 1915.
Литвинов, Д. О южных заносных растениях на северных станциях Мурманской жел. дор. Изв. Акад. Наук. XX. 1926.
Любименко, В. Н. Имп. Никитский Сад и акклиматизация растений. Зап. Никитского Сада. V. 1912.
Малеев, В. П. Методы акклиматизации в применении к фитоклиматическим условиям Ю. Крыма. Зап. Ник. Сада. X. в. 4. 1929.
Мальцев, А. Новейшие достижения по изучению сорных растений в СССР. Достижения и перспективы в области прикладной ботаники. 1929.
Мальцев, А. Сорные растения СССР и меры борьбы с ними. Ленинград. 1926.
Назаров, М. И. Адвентивная флора средней и северной части РСФСР за время войны и революции. Изв. Главн. Ботан. Сада XXVI. в. 3. 1927.
Пачоский, И. О сорной полевой растительности Херсонской губ. 1911.
Станков, С. О некоторых характерных культурных и одичавших растениях Южного Берега Крыма. Тр. по прикл. бот. XIV в. 4. 1925.
Цингер, Н. О засоряющих посевы льна видах Camelina и Spergula и их происхождении. Тр. бот. Музея Ак. Н. VI. 1909.
Фляксбергер, К. Triticum compactum antiquorum Heer. Изв. Главн. Ботан. Сада. 1930.
Фляксбергер, К. О вхождении пшеницы в культуру. Природа, № 11. 1929.

ГЛАВА IX.

КУЛЬТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ, КАК ОБЪЕКТ ИСТОРИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ.

1. Ареалы культурных видов.

Насколько нам известно, впервые культурные растения были включены в круг изучения географии растений Робзамом, который в 1813 году написал диссертацию, представленную к защите Тунбергом, о географии культурных растений — «*Dissertatio geographiam plantarum cultarum*» *(Thunberg et Robsahm.* 1813*)*.

Несколько позже, в 1836 г. Мейен (Meyen) включил в свои «Основы ботанической географии» и культурные растения, как самостоятельный объект исследования, и дал ряд карт их географического распространения, указав в самом заглавии, что его руководство сопровождается «подробным исследованием о родине, возделывании и пользе главнейших культурных растений». Хотя эти «подробные» исследования, точно также как и указанная диссертация, с нашей теперешней точки зрения и являются весьма поверхностными, но тем не менее этими двумя работами впервые культурные растения рассматривались в качестве равноправного объекта географии растений. Тем не менее до настоящего времени культурные растения большинством ботанико-географов исключаются из сферы своей работы, так как считаются всецело продуктом творчества человека, определяющего и их распространение, и поэтому не могущих служить основой для каких-либо ботанико-географических выводов.

Но, как и в предыдущих указанных нами случаях, роль человека в распространении культурных растений далеко не так безгранична. Уже Гумбольд говорил о границах, в особенности высотных, распространения культурных растений. Де Кандолль обратил на последние серьезное внимание и уделил им много места в своей Geographie botanique raisonnée, а также и в расширенных главах из этого труда о происхождении культурных растений, вышедших позже отдельной книжкой под заглавием — Origine des plantes cultivées (1883).

В этих работах он устанавливает наличие границ географического распространения культурных растений как широтных, так и высотных.

Продолжателем этих исследований Де Кандолля явился Вавилов, а за ним и его сотрудники, которые в ряде работ, посвященных происхождению культурных растений, показали, что последние имеют не только предельные границы распространения, но и вполне конкретные ареалы. Этим самым культурные растения становятся весьма ценным объектом ботанико-географического изучения вообще и исторической географии растений в частности. На какие же вопросы последней мы можем почерпнуть ответы в распространении культурных растений?

Прежде всего нам необходимо конкретизировать понятие «культурные растения», так как оно является далеко не однородным, что в свое время

уже было подчеркнуто Фляксбергером (1923). Среди культурных растений имеются такие, которые окончательно утратили свою связь с дикой флорой, которые не только сами не произрастают в диком состоянии, но и установление исходных форм которых является затруднительным. Ко второй категории относятся виды, связь которых с дикими представителями может быть легко намечена, но которые сами в диком состоянии не встречаются. И те, и другие и являются культурными растениями в полном значении этого слова — часто они в культуре настолько изменили черты своей биологии, как мы уже это указывали в предыдущей главе, что совершенно утратили возможность самостоятельного существования, без поддержки человека.

Наконец, третью категорию образуют виды, которые еще сохранились в диком состоянии или в районе самой культуры, или в местах часто далеко от них отстоящих. В этом последнем случае мы имеем дело с малоизмененными или совсем не измененными человеком дикими видами, которые более правильно будет называть «культивируемыми» видами, в противоположность вышеочерченным «культурным» видам.

От этой категории видов уже один лишь шаг к дикорастущим видам, используемым человеком в диком состоянии, путем сбора. Это первая ступень возникновения культурных растений, которая в отношении одних из них является еще сегодняшним днем, тогда как для других уже давним прошлым.

Мы должны себе представить возникновение культуры какого-нибудь растения в виде процесса прохождения им ряда последовательных стадий его одомашнивания. Начиная со случайного ознакомления с растением в его диком состоянии, затем его преднамеренного сбора ,и кончая сознательным введением его в культуру и постепенным отбором, наиболее удовлетворяющих потребностям человека, форм — таковы этапы, которые прошло или еще проходит каждое культурное растение в своей эволюции. Все эти стадии превращения дикого растения в культурное мы можем наблюдать сейчас одновременно. Так, мы имеем ряд растений, которые используются человеком просто путем сбора — достаточно указать например, на многие технические растения и др. Мы можем привести ряд примеров использования дикорастущих зарослей растений, путем некоторого улучшения их состояния, путем обработки земли, внесения удобрения и уничтожения других совместно произраставших видов. Мы можем восстановить, да и наблюдать в настоящее время превращение дикорастущих, засоряющих посевы сорняков, в культивируемые растения, о чем мы уже упоминали выше.

Таким образом, уже такой поверхностный анализ того, что мы называем «культурные» растения сам по себе позволит выделить виды, и их будет большинство, изучение распространения которых сможет дать ряд ценных данных для исторической географии растений. Значение последних еще более усилится при более углубленном изучении культурных растений.

К сожалению, значительным препятствием для восстановления истории происхождения культурных растений является их незначительная систематическая изученность. Только для немногих из таких видов мы имеем монографические исследования, в большинстве же случаев научное исследование их еще почти не коснулось. Это объясняется существованием уже указанного предвзятого и неправильного мнения, обычного для ботаников и ботаников-географов, работающих над дикорастущей растительностью, что культурные растения, как продукты деятельности человека, не представляют интереса для ботанического изучения. Вследствие этого монографическое изучение культурных растений выпало на долю немногих ботаников, работающих в молодой еще отрасли ботанического знания — прикладной ботаники. Выпущенные ими за последние годы работы, на которых мы сейчас более детально остановимся, развернули перед нами чрезвычайно интересную картину распространения и происхождения культурных растений.

Одной из основных заслуг этих монографических работ является выявление сборности и условности названий, которыми мы обозначаем культурные растения. Они показали, что в большинстве случаев такие названия, как *communis, vulgaris, officinalis, sativus, domesticus* и пр. никакого систематического значения не имеют и выражают лишь только то, что обозначаемые ими растения так или иначе используются человеком. Приписывание этим обозначениям систематического значения и отсутствие критического изучения самих растений, привело к совершенно ошибочному представлению об обширности распространения видов культурных растений, вне географических необходимостей, а исключительно подчиняясь воле человека. При таких условиях не могло быть и речи о каком-либо ареале культурных растений и, вообще, о какой-либо возможности использования их для биогеографических исследований.

Ошибочность такого вывода выявилась сразу, как только культурные растения были подвергнуты правильному монографическому исследованию, направление которого определилось методом, введенным Вавиловым и названным им «дифференциально ботанико-географическим методом» (1926).

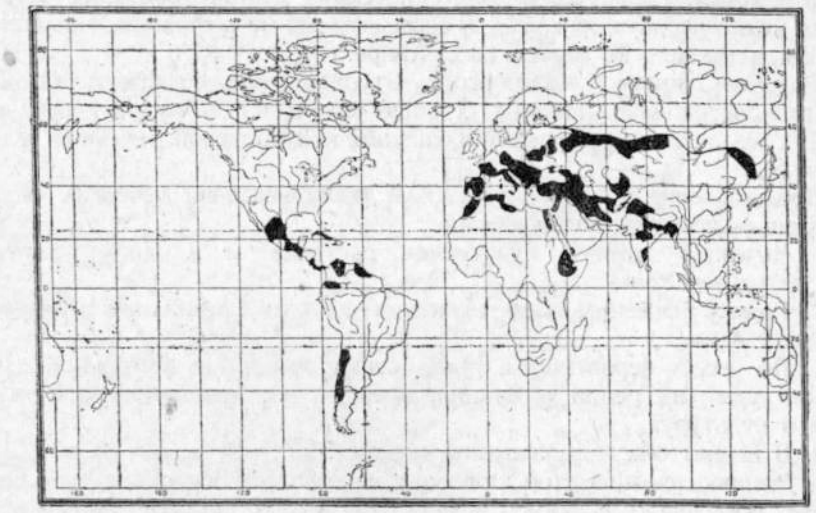


Рис. 69. Ареал культуры обыкновенной чечевицы Lens esculenta. (По Барулиной. 1930).

Этот метод заключается: 1) в выявлении из конгломерата форм, объединяемых этими сборными названиями, путем разнообразных методов: морфолого-систематического, морфолого-географического, гибридологического, цитологического и др., самостоятельных систематических единиц; 2) в опрделении ареалов этих единиц, как в настоящее время, так по возможности и в предшествовавшее для установления изменений в ареале, обусловленных расширением территории культуры; 3) в ботаническом определении расового и разновидностного состава в пределе этих единиц; 4) в установлении распределения по странам и областям земного шара указанных наследственных форм и разновидностей; 5) в установлении центров скопления наибольшего разнообразия этих систематических единиц; 6) в установлении центров наибольшего скопления эндемичных форм; 7) в установлении центров наибольшего разнообразия видов, наиболее близко стоящих к изучаемому культурному растению.

Изучение культурных растений этим методом раскрыло совершенно до тех пор скрытую для глаза наблюдателя картину происхождения, развития и распространения этих растений.

В качестве примера возьмем географическое распространение чечевицы — *Lens esculenta,* монографическая обработка которой недавно опубликована Барулиной (1930).

Указанное видовое название — *Lens esculenta* объединяет все формы известные сейчас в культуре под названием собственно чечевицы (французская и одноцветковая чечевица относятся к роду *Vicia).* Ареал культуры чечевицы занимает огромную территорию, изображенную на прилагаемой карте. (Рис. 69).

До тех пор пока считалось, что чечевица представляет собою не сборный вид, благодаря человеку получивший современное почти циркумполярное распространение, конечно, не могло быть и речи о каком либо использовании данных изучения этого растения для ботанической географии. Но сейчас, после выхода означенной монографии, потребовавшей для своего выполнения десятилетний период времени, перед нами раскрывается совершенно иная картина.

Lens esculenta в диком состоянии до настоящего времени нигде найдена не была. Культура ее известна с очень давнего времени, о чем свидетельствуют находки, сделанные в доисторических местах обитания челевека, начиная уже с неолита (рис. 70), и сосредоточенные в странах, прилегающих к Альпам, а также в М. Азии и на о. Кипре.

Род *Lens,* помимо указанного культурного вида, содержит еще четыре вида, распространение которых хорошо видно из нижеследующей карты (рис. 71). Из этих видов наиболее близким к культурной чечевице является *L. orientalis.*

Представление Де Кандолля о происхождении чечевицы сводится к следующим четырем положениям :

1. Чечевица древнее культурное растение и в диком состоянии сейчас не встречается.

2. Родину чечевицы надо искать в области Средиземного моря или в Западной Азии.

3. По всей вероятности, она существовала в умеренной части Западной Азии, в Греции и Италии, прежде чем доисторический человек ввел ее в культуру.

4. В Египет она была занесена позднее.

5. Распространение этой культуры на Западе и Востоке, т. е. в Европе и Индии, произошло в эпоху менее отдаленную, но все таки едва ли историческую

Изучение чечевицы и ее распространения дифференциальным методом Вавилова внесло коренные изменения в эти представления о происхождении чечевицы.

Детальное морфолого-систематическое изучение большого количества образцов из разнообразных географических районов показало наличие значительного разнообразия форм чечевицы, позволившее Барулиной выделить 39 наследственных признаков. Но в этом огромном разнообразии форм удалось установить вполне определенную географическую законность, позволившую выявить сборный характер вида *Lens esculenta* и разбить его на два подвида — s. sp. *microsperma* Bar. и s. sp. *macrosperma* Bar., характеризующиеся вполне определенными географическими ареалами (рис. 72). Ареал первого подвида — *microsperma,* характеризующегося мелкими семенами, очень резко очерчен и ограничен странами Юго-Западной Азии и отчасти Северо-Восточной Африкой. В Афганистане, Индии, Кашмире, Персии, а также в Абиссинии и Эритрее культивируют исключительно мелкосемянную чечевицу. Крупносемянных сортов во всех этих странах, несмотря на большое количество образцов из этих мест, Барулиной обнаружено совершенно не было; они начинают встречаться в виде примеси к мелкосемянной чечевице лишь начиная от Персии, и чем дальше на запад, тем

эта примесь все более и более усиливается, приобретая в конце концов доминирующее значение.

Таким образом, мы можем принять наличие здесь двух ареалов, в местах соприкосновения которых произошлю смешение обоих типов, при чем здесь как раз имеются и промежуточные формы, размер семян кото-

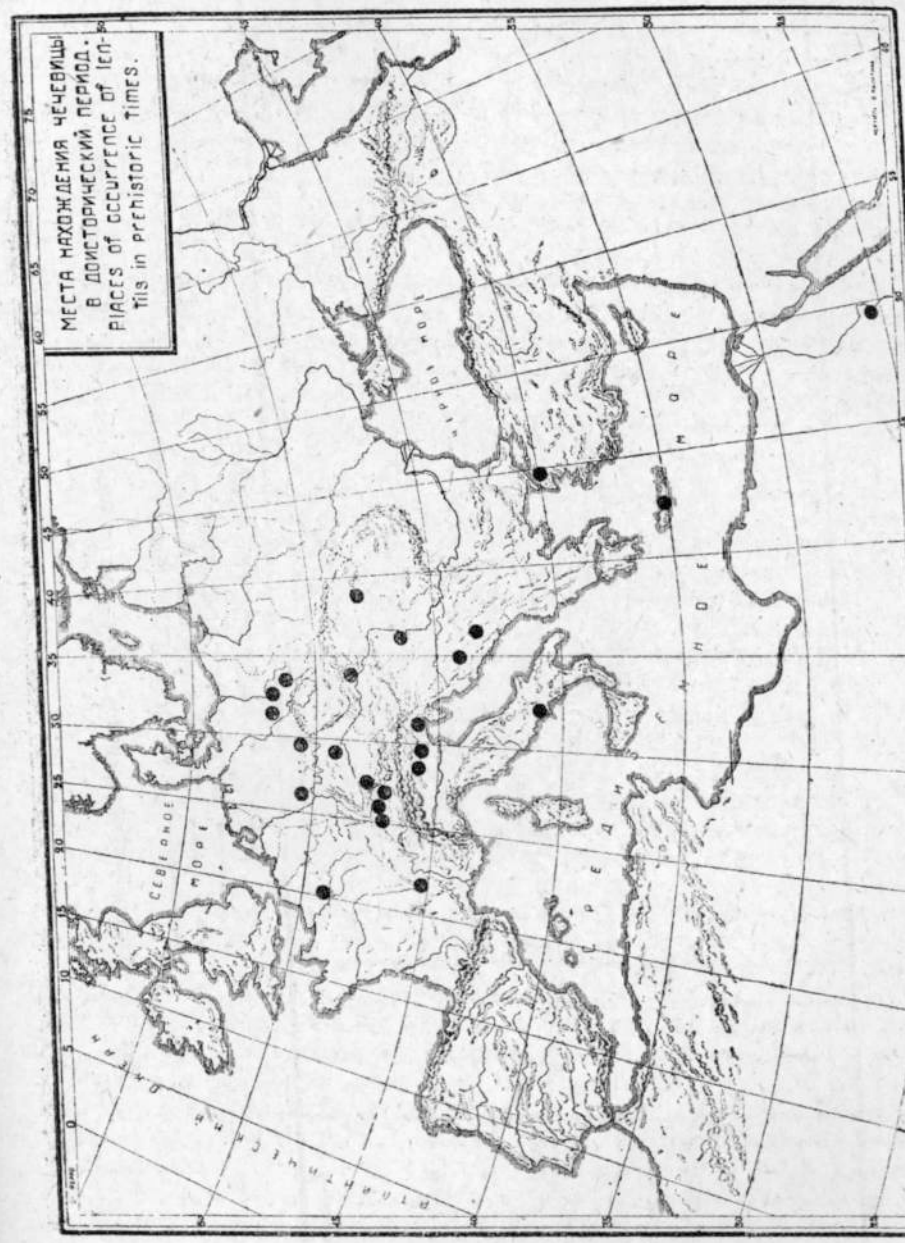


Рис. 70. Места нахождения чечевицы в доисторических местообитаниях человека. (Барулина. 1930).

рых занимает среднее место между мелкосемянными и крупносемянными формами.

Останавливаясь теперь на формах подвида *microsperma,* мы можем констатировать наличие среди них ряда эндемичных, узко локализированных разновидностей, при чем количественно сосредоточие последних далеко не одинаково. В то время как в Греции и М. Азии имеется всего одна энде-

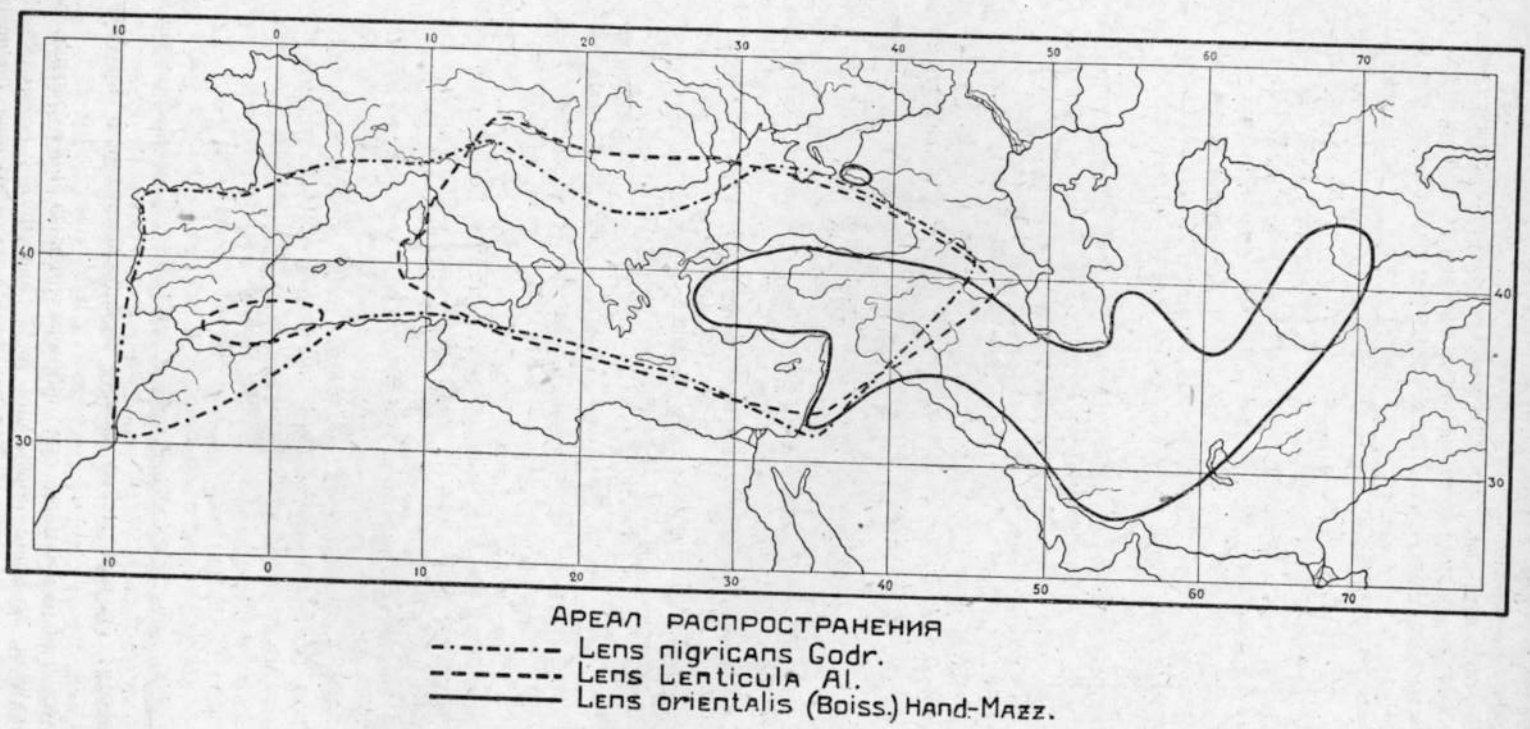


Рис. 71. Ареалы распространения дикорастущих видов рода Lens. (Барулина, 1930).

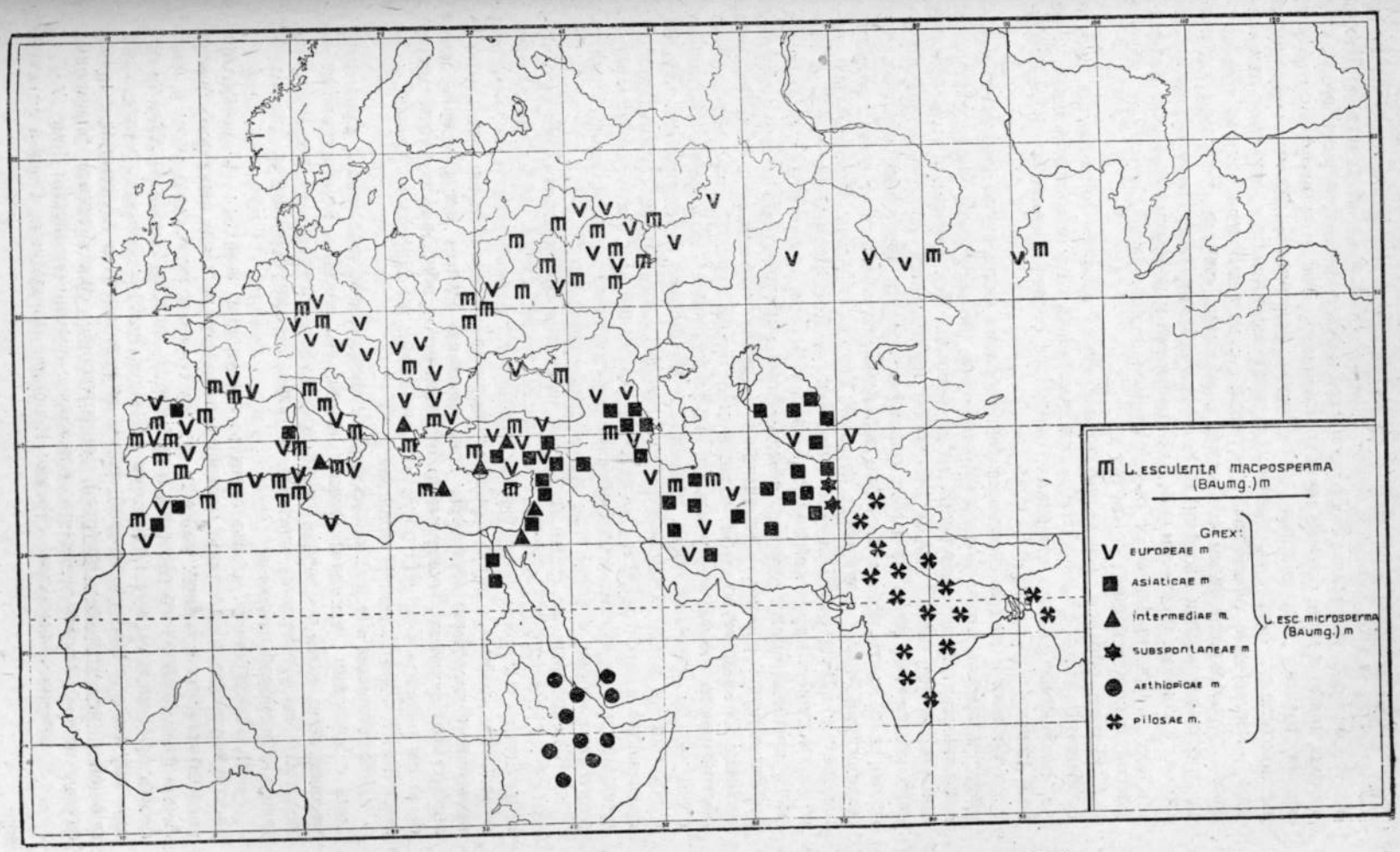


Рис. 72. Ареалы распространения подвидов Lens esculenta. (Барулина 1930).

мичная разновидность, в Сирии и Палестине — 2, а в Италии и Испании их совсем нет, в Юго-Западной Азии, включая сюда и северо-западную Индию их 9. Согласно указаниям Барулиной здесь сконцентрированы все редкие формы, нигде в мире больше не встречающиеся. Так, в прииндийском районе юго-восточного Афганистана обнаружены эндемичные формы, совершенно не похожие на обычную чечевицу, и наиболее близкие к дикорастущим видам — карликовые эфемерные растения, с мельчайшими, почти шаровидными, темноокрашенными семенами, с мелкими синими цветками, с легко растрескивающимися плодами. В Кашмире и Индии возделываются мохнатые формы с синими, розовыми и белыми цветками и черными семенами. В Афганистане и Среднеазиатских республиках нашлись расы с большой зеленой массой, с полулежачим кустом и т.д.

Таким образом, все разнообразие форм подвида *microsperma,* и что особенно важно — разнообразие, основывающееся на организационных, а не на приспособительных признаках, оказалось сосредоточенным в Юго-Западной Азии.

От этого центра скопления разнообразия форм по направлению к периферии ареала этого подвида происходит убывание как числа форм, так и количества характеризующих их признаков. Исключение в этом отношении составляет Малая Азия, в которой наблюдается скопление значительного количества форм, при чем сравнительное их изучение показало, что большая их часть представлена не эндемичными, а обыкновенными формами, распространенными в соседних странах Европы и Азии. Помимо того, наблюдается вполне определенное тяготение мелкосемянных форм к востоку и юго-востоку, крупносемянных к западу и северу, тогда как имеющиеся здесь промежуточные среднесемянные формы не приурочены ни к какому определенному району. Аналогичная картина наблюдается в некоторых странах Средиземноморской области и в Закавказьи. В силу изложенных обстоятельств, а также учитывая промежуточное положение указанных стран между ареалами обоих подвидов и давнишние передвижения народов, с востока на запад и наоборот, для которых эти страны служили как бы связывающим мостом, есть достаточно оснований для того, чтобы считать имеющееся в их пределе разнообразие за вторичное и рассматривать центры этого разнообразия точно так же за вторичные.

В некоторых из стран культуры чечевицы совершенно отчетливо выявился ее заносный характер. К числу таких стран могут быть отнесены Египет и страны французской Африки. Культивируемая в них чечевица отличается крайним однообразием и носит явные следы влияния стран, откуда произошло внедрение культуры: так чечевица Египта представлена двумя азиатскими формами, совершенно отличными от абиссинских, хотя можно было бы ожидать как раз обратного, чечевица же Марокко, Алжира и Туниса носит следы влияния Франции.

Сопоставляя центры многообразия культурной чечевицы — *Lens esculenta* с ареалами указанных диких видов, мы должны констатировать их несовпадение, хотя восточная часть ареала *Lens orientalis* — вида наиболее родственного культурной чечевице, и очень близко подходит к азиатскому очагу культурной чечевицы.

Из изложенного можно сделать следующие выводы: 1) монографическое изучение культурной чечевицы показало наличие основного центра, расположенного в горных районах, из которого должно было итти к периферии вхождение этого растения в культуру, — в Юго-Западной Азии (в особенности область между Гималаями и Гиндукушем); возможно, что дальнейшее изучение выявит и второй разобщенный центр в Абиссинии с прилегающей к ней горной Эритреей, заключающие своеобразные эндемичные формы мелкосемянной чечевицы, близкие к афгано-индийским (рис. 73).

2) Средиземноморские страны: Испания, Португалия, Греция с остро-

вами, М. Азия, Сирия и Палестина, а также Закавказье должны быть отнесены к вторичным центрам скопления разнообразия признаков чечевицы.

И мы можем лишь присоединиться к выводу, делаемому Барулиной, что ее исследования показали, что несмотря на многочисленность переселений народов, колонизацию, случайное занесение сортов можно с достаточной отчетливостью установить основные области эндемичных форм и области первичного сортового разнообразия.

Какие же данные мы можем почерпнуть из изложенного примера для целей исторической географии растений? Прежде всего, перед нами возникает вопрос об ареале культурных растений, о центре его возникновения и исто-

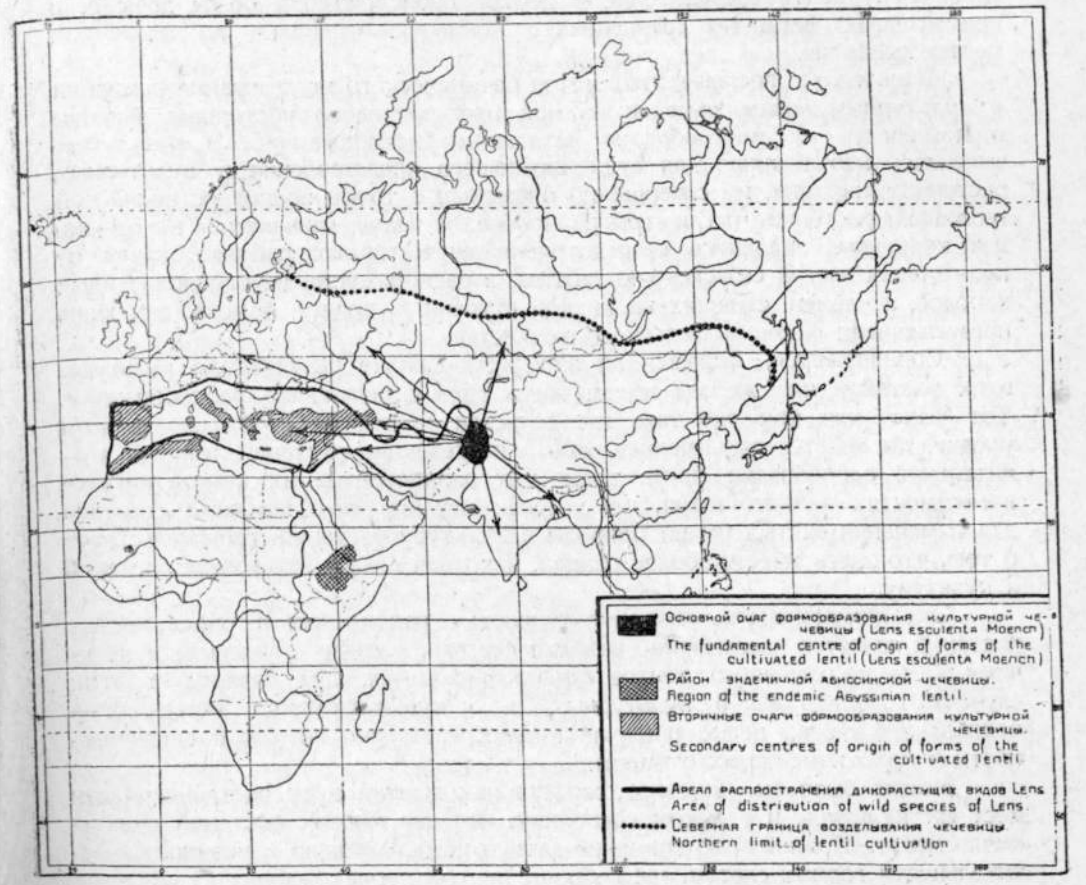


Рис. 73. Центры формообразования чечевицы Lens esculenta. (Барулина 1930).

рии его происхождения. Значительным затруднением для ответа на эти вопросы является отсутствие произрастания многих культурных растений в диком сотоянии. Остановимся прежде всего на устанавливаемых сейчас центрах ареалов культурных растений, и посмотрим, насколько мы можем идентифицировать их с центрами ареалов дикорастущих видов.

В отношении последних мы видели, что при возникновении вида в каком-либо пункте своего будущего ареала создается центр прежде всего размножения вида — центр обилия его ареала, а затем происходит и дифференциация его на ряд форм различной систематической ценности — создается массовый центр ареала. У молодых видов второй центр может или совсем отсутствовать, или же он будет совпадать с первым центром. В дальнейшем такое совпадение нарушится, так как первичный массовый центр

должен остаться в месте своего возникновения, первоначальный же центр обилия может заглохнуть и возникнуть вновь в каком-либо из пунктов миграции форм, вышедших из первичного центра образования вида. Как было также указано, вид в процессе своего расселения может при особо благоприятных условиях войти в фазу нового формообразования, в результате которого возникнет вторичный массовый центр ареала, который в отличие от первичного центра его происхождения явится центром последующего развития ареала и будет характеризоваться наличием форм более молодого возраста. Установление вторичности такого центра может быть достигнуто совокупностью методов ботанического изучения, которые должны показать сосредоточие в центре происхождения более древних и примитивных форм по сравнению с концентрированными во вторичном центре развития.

Вавилов впервые этот метод ботанического исследования применил к культурным видам, выделив из них предварительно настоящие линеоны и подвергнув их многообразие детальному исследованию. В результате выявилась неожиданная для существовавшего представления о культурных растениях картина, но совершенно очевидная с точки зрения исторической географии растений, что центры разнообразия видов, явившимися исходными для культуры, оказались сосредоточенными в горных районах, вдали от культурных очагов сельского хозяйства, в распоряжении не цивилизованных народов, а племен, стоящих на низкой ступени культуры, обладающих лишь примитивными формами сельского хозяйства.

Спрашивается, является ли это разнообразие результатом культуры этих растений или же мы имеем здесь дело с первичным разнообразием. Тот факт, что как раз там, где сельское хозяйство стоит на высоком уровне, где ведется планомерная работа по селекции растений, имеется значительное однообразие форм, тогда как разнообразие их констатируется в местностях земного шара, где человек меньше всего прилагал старания для изменения взятых им из природы в культуру растений, свидительствует о том, что здесь имеется более ранняя, исходная стадия вхождения растений в культуру.

Эта примитивность, «малокультурность» разводимых в таких местах растений является чрезвычайно важным фактом, в связи с указанным наличием здесь несомненного центра формообразования. Мы должны в этих случаях говорить не о культурных, а о культивируемых растениях — человек здесь брал целые популяции непосредственно из дикой растительности и мало изменил их отбором.

Можно было бы, конечно, ожидать нахождения этих растений вблизи мест их культуры и в диком состоянии, что для многих растений еще не имело место. Принимая во внимание далеко недостаточную изученность растительности горных систем, где собраны центры происхождения культурных растений, можно еще в дальнейшем ожидать находок дикорастущих видов, которые окончательно прольют свет на эту проблему, к разрешению которой мы сейчас подходим такими окольными путями. Но можно допустить и возможность отсутствия этих растений в естественных местообитаниях, где они могли быть уничтожены человеком, путем массового сбора, нарушения условий обитания, разрушением растительных ассоциаций, в состав которых они входили, выпасом скота, гибельное влияние которого на растительность в горных районах хорошо известна.

Очень важным моментом в предпосылках, с которыми Вавилов приступил к своей работе, является отказ от поисков диких родичей культурных растений в местах сосредоточия их культуры и обитания человека, и обращение всего внимания на горные системы — эти убежища древнего населения земли и не только примитивных народов, но и реликтовых растений и животных.

Не даром еще в середине прошлого столетия создатель «миграционного закона» Мориц Вагнер (1868) писал: «Все горные системы были и являются и сейчас, хотя и в значительно меньшей степени, совершенно аналогично островам, естественными опытными станциями нового формообразования в том случае, если равнинным видам удается, отделившись от прежнего местообитания, на них поселиться и закрепиться. Поэтому вполне понятно, что для иммигранта поселение будет в значительной мере затруднено, если горные высоты будут уже заняты другими близкородственными видами. Только в особо благоприятных случаях отдельные поселенцы будут в состоянии создать новую, постоянную колонию и вместе с тем и исходный пункт для образования нового родоначального вида».

Естественно поэтому, что такие переселения могли происходить в значительно большей степени «в более ранние эпохи истории земли, когда грандиозные геологические явления и перевороты, как, например, образование островов, поднятие целых материков, в такой степени изменяли условия обитания организмов, которым человеческая культура не ставила никаких препятствий для их свободных переселений, что создавались гораздо более благоприятные условия для более частого видоизменения форм, чем сейчас».

То что в природе имело место с незапамятных времен, в жизни человечества происходило в течение последних, немногих тысячелетий. «Не лишено глубокого значения, пишет далее Вагнер, сказание, указывающее на горные высоты как на колыбель наиболее древних культурных народов. Гималаи, Куень-лунь и Тянь-шань для монгольских рас, группа Арарата и Армянского Тавра для семитов, Гиндукуш, горы Ирана и Кавказа для арийцев были не только первоначальными центрами их образования, но и исходным пунктом их позднейшего завоевательного шествия. В Восточной Африке горные страны Абиссинии и Нубии, в Северо-Западной Африке Атласские горы, в Америке горные страны Мексики, Перу и Гундинаманхи в равной степени создали более сильные и интеллигентные роды, сыгравшие там совершенно аналогичную роль».

Но если горные области были местом создания разнообразия растительных форм, то они же, а также и острова, сыграли еще большую роль в длинной истории времен, явившись местом сохранения этих форм.

Но для окончательного установления наличия именно древнего центра формообразования культурного растения мало констатирования одного лишь качественного и количественного многообразия форм, необходимо показать, что эти формы являются древними, и в этом отношении, точно так же как и в отношении дикорастущих видов, мы имеем лишь два критерия: это будут наличие эндемиков и наличие форм, характеризующихся древними, реликтовыми признаками.

В отношении первых Вавилов (1926) указывает следующее: «изучение культурной растительности Старого Света обнаружило один чрезвычайно важный факт, именно, что несмотря на интернационализацию культурных растений, несмотря на многочисленные переселения народов, колонизацию, глубокую древность земледелия, до сих пор при систематико-географическом изучении можно устанавливать области определенных эндемичных разновидностей и рас, можно устанавливать области максимального первичного разнообразия сортов и ряд закономерностей в распределении наследственных форм».

Каковы же те черты, которые могут свидетельствовать о древности, примитивности центров формообразования культурных растений. Вавилов (1927) считает за таковые, помимо сосредоточения большого количества форм, наличие большого числа доминирующих признаков, тогда как вторичные центры и периферия ареала характеризуются наличием и разнообразием преимущественно рецессивных признаков.

За доминантные признаки, как установлено исследованиями, мы должны принять темную окраску, например, черноколосые, красноколосые, коричневоколосые пшеницы, сильно выраженную опушенность, наличие большого количества антоциана в растении в момент созревания семян и др., рецессивными же признаками будет отсутствие или бледность окраски (альбиносы), отсутствие или слабое опушение, различные уклонения от нормального строения (уродливости) и др.

Интересным подтверждением этих выводов, сделанных на основании изучения растений, является аналогичная пестрота и сосредоточие доминантных форм в составе домашнего скота — коз, овец и рогатого скота в Абиссинии, Эритрее и юго-восточном Афганистане, т. е. там же где уж наметились первичные центры вхождения в культуру одомашненных человеком растений.

От этих центров идет постепенное убывание доминантов к периферии ареала. Европа характеризуется обладанием белоколосых пшениц, белоколосыми рожью и ячменем, исчезают опушенные формы и заменяются голоколосыми формами злаков, уменьшается или совсем исчезает опушение стеблей и листьев, исчезают шипы и колючки. Светлеют породы животных — темная, большею частью коричневая или черная окраска рогатого скота, коз, овец и лошадей превращается в красную, желтую, белую.

Этот процесс свидетельствует о том, что у форм сосредоточенных в исходном центре миграции вида, имеются в потенциале все признаки, но часть из них выявляется затем при удалении от этого центра, будучи первоначально скрытой доминантными признаками. При продвижении же вида к периферии происходит постепенная дифференциация генов и выявление рецессивных генов.

Если сопоставить условия обитания в центре ареала и на периферии, то мы сможем констатировать сильную спецификацию условий обитания и параллельную с ней специфичность и расы, приспособленной к таким условиям обитания и выделившейся из исходной менее специализированной формы.

Наблюдаем ли мы подобную же картину спецификации дикорастущего вида, безразличного к условиям обитания в центре своего ареала и все более ограниченного специфичностью этих условий на его периферии? Нет никакого сомнения, что мы можем на этот вопрос ответить вполне утвердительно.

Мы уже указывали (см. гл. III), что в центре ареала, где в целом условия обитания приближаются к оптимальным, вид большею частью произрастает в разнообразных условиях, как климатического, так и почвенного характера. Между тем как при приближении к окраине ареала все реже и реже имеют место эти оптимальные условия и, в конце концов, местами они не дают даже того минимума, который необходим для жизни данного вида. В качестве примера мы приводили бук, безразлично относящийся к почвенным условиям в центре своего ареала и тесно приуроченный к известковым почвам на его периферии.

Эта специфичнсть бука морфологически как будто ни в чем не проявляется и никакого систематического отличия между теми и другими ф мами мы не делаем. Надо думать, что это отсутствие отражения в систематических признаках является лишь кажущимся, вытекающим из недостаточности нашего изучения дикорастущих видов. Если бы мы, не полагаясь только на остроту нашего, далеко несовершенного, зрения, подвергли бы такой вид культуре, повторяемой в течение ряда лет, в числе нескольких сотен образцов, взятых со всей территории его обитания, если бы мы провели изучение его признаков всеми методами исследования, которые дает нам уровень современного знания, словом если бы мы применили бы к нему дифференциально-ботанический метод исследования Вавилова, как это

делается по отношению культурных растений, то нет никакого сомнения мы выявили бы целый ряд ускользавших от нашего внимания признаков, и многие до того загадочные моменты в обитании растений получили бы свое объяснение.

Чем же объясняется этот процесс выступания рецессивных форм взамен доминантных? Вавилов объясняет этот процесс наличием изолирующих факторов. Таковыми являются острова, горы и пустыни, а также самое пространство. Формы, обособленные пространством, отделяясь от доминантных типов и размножаясь в себе (путем инцухта), дали начало рецессивным расам и разновидностям, уцелевшим именно благодаря этой изолированности. Мы бы к этому лишь добавили, что не просто самое пространство является таким расслаивающим и изолирующим фактором, а именно та специфичность условий обитания, которая по мере продвижения от центра ареала к его периферии делается все более и более ощутимой и отбирающей из того комплекса признаков, которым характеризуется вид на месте концентрирования своей исходной формы. Эта специфичность условий обитания является благоприятной лишь для этих рецессивных форм, благодаря чему они освобождаются от конкуренции с другими формами, в борьбе с которыми они вне изоляции неминуемо погибли бы.

В работах Вавилова и его школы мы находим ряд примеров указанных изоляторов: так Хивинский оазис, изолированный окружающими его пустынями и водами Аральского моря, содержит целые массивы белозерных, белоцветных, рецессивных рас льна, точно также в другом таком же географическом изоляторе — Кашгарии (Китайский Туркестан) лен представлен рецессивной белоцветной, белосеменной формой с гофрированными (рецессивный признак) лепестками венчика, в горах Астурии, в отрогах Пиренеев были найдены целые заросли белоцветного дикаго льна — *Linum angustifolium,* белосеменные рецессивные формы табака — махорки найдены в пределах СССР, изолированные громадным пространством от центра образования этого вида в Ю.Америке.

Эти черты сходства между дикими и культурными растениями могут быть продолжены нами лишь до того момента, пока мы не коснемся самого характера распространения видов. В отношении диких видов мы имеем распространение, как правило, естественными факторами; в отношении же культурных растений этим фактором явился преимущественно человек.

Но и здесь можно указать, что помимо массового, преднамеренного передвижения народов, последние во времена меньшей населенности земного шара находились еще в состоянии постоянного перемещения. Эти перемещения, происходившие постепенно, километр за километром, в течение десятилетий сыграли значительно более важную роль в отношении распространения культурных растений, чем известные в истории массовые переселения народов.

Всякое перемещение народа сопровождается его пространственной дифференциацией. Пустынные области, доступные лишь охотничьему народу или номадам, выпасающим свои стада, являются вследствие неблагоприятных условий для земледелия препятствиями, подобно морям, лежащим на пути движения народов. Наглядным примером этого может служить внутренняя Азия, лежащая между двумя культурными областями земного шара — Средиземноморской областью и областью Восточной Азии, народы которой вступили в более тесный контакт кружным морским путем лишь через тысячелетия своего существования. Оазисы Средней Азии — Хива, Бухара и др. служат примером того же. «Океанический период, — пишт Вавилов, (1929) — вступление народов земного шара во взаимное общение — пока медленно находил отображение в Хорезме ... В ботанико-агрономическом отношении ... Хивинский оазис особенно интересен своим оригинальным, своеобразным подбором культур и сортов, сочетанием их, неповторяемым

в других оазисах Азиатского Востока. Оригинальность типа земледелия Хорезма отпечатывается и на своеобразии его техники и типе хозяйства . . .» То же самое имеет место и в отношении Африки, что дает право Бауману сказать: «Пустыни, окружающие обитаемые области, ставшие почти непроходимыми, благодаря воинственным номадам, имели изолирующее влияние, вследствие чего народы, живущие вдали от караванных путей, могли сохраниться в исключительной первобытности».

Но из этого не следует заключать, что подвижность чужда земледельческим народам, или что существует такая стадия их существования, когда они находятся в совершенно неподвижном состоянии. Первобытные народы, обрабатывающие лишь незначительные участки земли, и по исчерпании плодородия последних сменяющих их на рядом лежащие, являются точно также подвижными, как и народы, переносящие свою культуру за десятки километров от покинутого места.

Эти передвижения охватывают большие пространства там, где они на своем пути не встречают никаких препятствий и ограничивают свое обитание узкими пределами там, где природа создала препятствия их движению. Отсюда понятно частое нахождение небольших народов на островах и в горах, а раньше и в трудно проходимых лесах. Все народы, оставшиеся на низких ступенях развития занимают небольшие пространства. В горных долинах живут древние маленькие народы,, замкнутые, как на островах, от сношений с окружающим миром. Эти горные районы являются островными обитаниями таких народов и хранилищем древних обычаев и навыков человечества.

Но в отношении широконаселеннных народов нет никакого сомнения, что каждая раса и каждый народ вышли из одной какой либо ограниченной области и продолжали распространяться до тех пор, пока сильная конкуренция не положила предела этому распространению.

При рассмотрении распространения дикорастущих видов растений деятельностью естественных факторов, мы пришли к заключению, что распространение растений происходит, главным образом, последовательным продвижением и завоеванием новой территории. Помимо собственных способов рассеяния семян, распростанение растений происходит благодаря переносу последних на относительно небольшие расстояния указанными естественными факторами.

Естественные факторы при распространении культивируемых растений сохраняют несомненно также свое значение, но их роль выполняет также и человек в процессе своего постепенного расселения. Как мы уже видели и более подробно увидим еще в дальнейшем, прежние представления о происхождении культурного растения лишь из одного центра, из которого произошло преднамеренное или невольное расселение его человеком по всей территории ареала культуры этого растения, согласно новейшим исследованиям, должны быть оставлены. Как сказано, ботаническое изучение культурных видов показало их неоднородность и полифилетичность их происхождения.

Вследствие этого понимание распространения культурных растений в значительной степени упрощается, так как при расчленении этих сборных видов на их составные части, ареалы последних в большинстве случаев будут значительно меньше ареала сборного вида в целом. Кроме того вырисовывавшаяся картина существования центров ареалов культурных видов, проявляющихся как раз в сосродоточении разнообразия форм, у примитивных народов, обитающих в этих центрах, заставляет нас допустить, что именно отсюда в процессе расселения этих народов или их торговых сношений происходило постепенное продвижение культурного растения от этого центра к периферии ареала. Эти передвижения (в большинстве случаев массовые переселения народов, в особенности земледельческих народов — явление на

такое уже частое в истории), должны были носить медленный и постепенный характер. Только за последние 200 или 300 лет переброска растений на громадные пространства, как из Америки в Европу или в обратном направлении, приобретают большое значение, но этот промежуток времени в истории растительности настолько незначителен, что изменения, внесенные этими новейшими перемещениями растений, могут быть легко обнаружены и не мешают установлению процесса расселения культурных растений. А этот-то последний и оказывается медленным, поступательным расселением по расходящимся от центра радиусам.

Это обстоятельство в свою очередь делает нам понятным то сходство в самом характере распределения и выделения рецессивных, более специализированных форм в процессе рассеяния вида по его арелу, которое установлено в отношении как диких, так и культурных растений.

Посмотрим теперь насколько указанная закономерность в построении ареала культурных видов и распределения их в нем подтверждается выполненными до настоящего времени исследованиями.

Пшеница.

Линней выделял в роде *Triticum* семь видов, Ламарак свел их к трем, затем последовало описание целого ряда видов, которые тем не менее опять Кернике были сведены к трем видам. Но подразделение пшениц на твердые, мягкие, английские, польские пшеницы, полбы и др. укоренилось уже давно, хотя тем не менее даже такие выдающиеся ботаники, как Де-Кандолль, не придавали этой дифференциации особого систематического значения и не связывали с этими обозначениями понятий о самостоятельных видах пшениц, за исключением — *Triticum monococcum*. Происхождение последнего Де-Кандолль относил к Малой Азии и Балканскому полуострову, где он был найден в диком состоянии, в противоположчость другим пшеницам, которые он выводил из Азии.

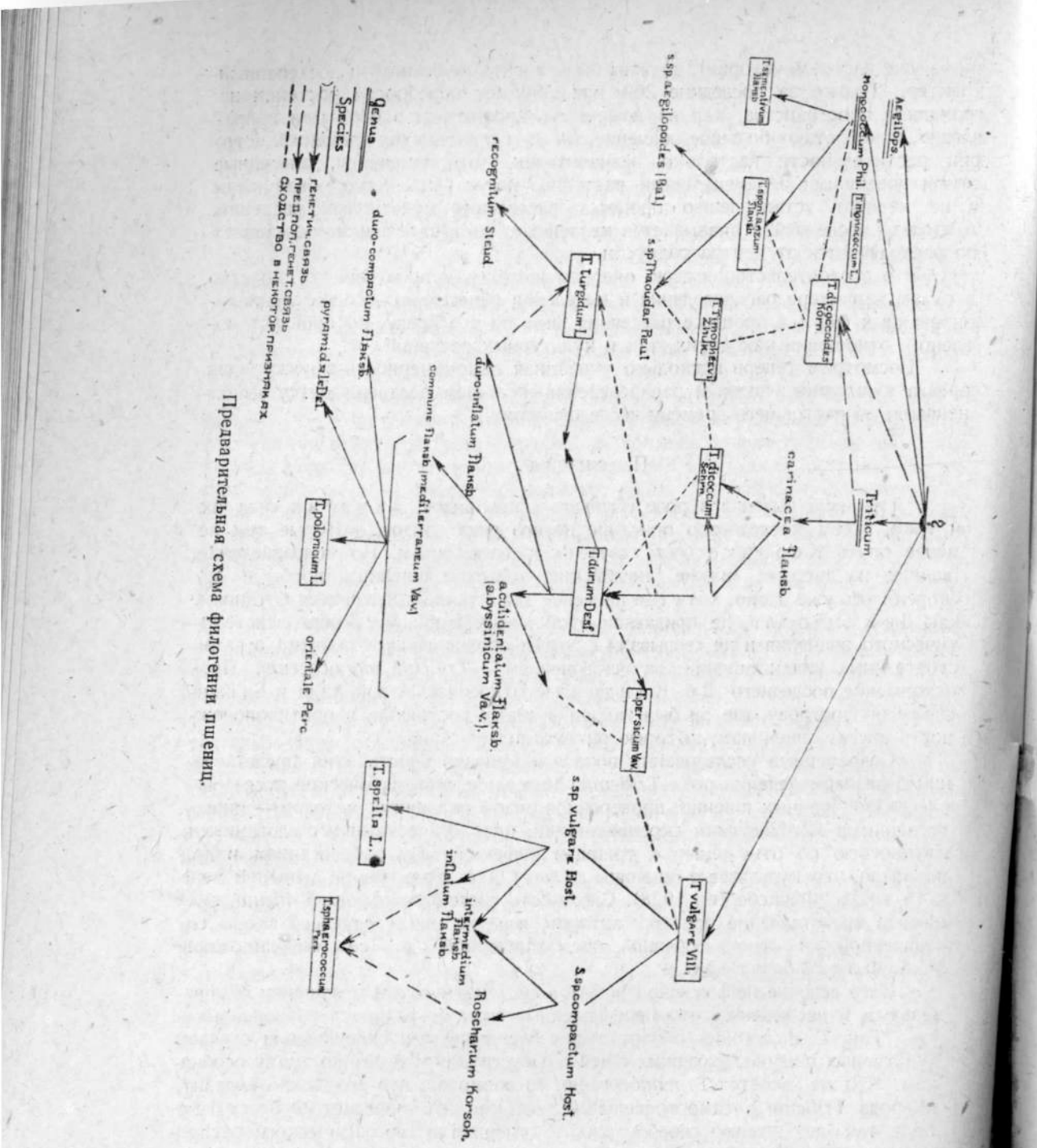
Современные исследования показали неправильность этих представлений о видовом делении рода *Triticum*. Детальное систематическое исследование разнообразных пшениц, проверенное рядом различных методов — многочисленными межвидовыми скрещиваниями, цитологическими исследованиями, имунностью по отношению к грибным инфекционным заболеваниям и др., показало, что культурные пшеницы должны быть отнесены по меньшей мере к 15 видам (Фляксбергер 1928). Сложность систематики рода *Triticum*, сменявшая представление прежних авторов, ясна из нижеследующей схемы составленной и мне любезно предоставленной до ее опубликования К. А. Фляксбергером.

Это деление нельзя еще считать в систематическом отношении окончательным и несомненно, что перечисленные виды не являются равноценными.

Так, *T. dicoccoides* обнаруживает бесплодие при скрещивании с рядом культурных пшениц, входящих с ней в одну группу и стоит по этому особняком. Что жа касается *T. monococcum*, то возможно что его нужно выделить из рода *Triticum* в самостоятельный род, как это и делает Фляксбергер, так как помимо своеобразности строения и географического распространения он дает бесплодное потомство со всеми видами предшествующих групп.

Изучение географического распространения этих видов пшениц выявило поразительную приуроченность многообразия форм культурных пшениц к определенным и очень немногим — всего двум центрам. Этими центрами, как выяснилось, являются Абиссиния и небольшая территория Средней Азии, примыкающая к южному подножью Гиндукуша и Западных Гималаев (рис. 74).

Как установили исследования Вавилова, в Абиссинии в культуре имеется большое сосредоточие видов пшениц, причем некоторые из этих



Предварительная схема филогении пшениц.

видов оказались представленными совершенно исключительным многообразием форм. Так, здесь были найдены: *Triticum durum s. l., Tr. turgidum, T. polonicum, Tr. dicoccum, Tr. vulgare.* Для первых двух видов установлено свыше двухсот разновидностей, а для остальных трех — более шестидесяти. Среди этих форм многие оказались эндемичными.

Второй мировой центр пшеницы — афгано-индийский — включает изумительное разнообразие форм, входящих в состав двух видов *Tr. vulgare* и *Tr. compactum.*

Так, для Индии известны 32 разновидности *T. vulgare* и отсутствие *T. compactum,* но зато наличие эндемичного вида *T. sphaerococcum,* для Афганистана 38 разновидностей *T. vulgare* и 50 разновидностей *T. compactum,* тогда как *T. turgidum* представлен всего 1—2 разновидностями, имеющими явно иное происхождение. По мере удаления от этого центра происходит постепенное убывание этого разнообразия При этом причину последнего нет никакого основания искать в экологических условиях обитания, так как наравне с этим ячмени, обитающие в Афганистане в разнообразных условиях повсюду, где имеются посевы пшеницы, никакого разнообразия не обнаруживают (Кобелев, 1928).

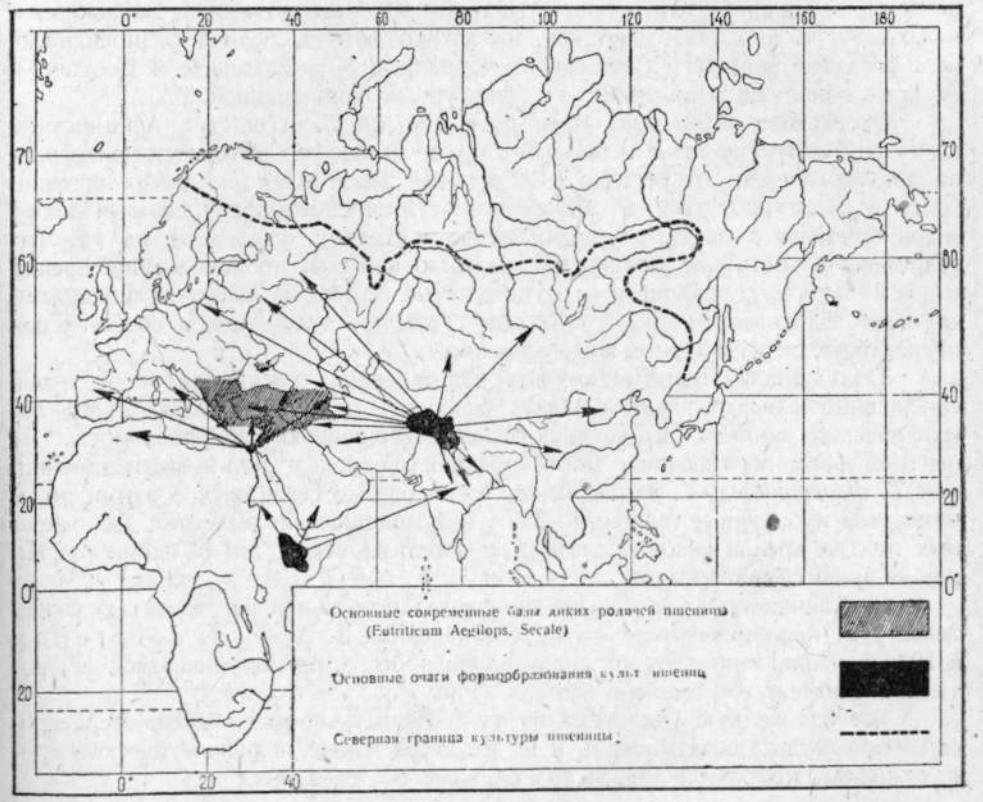


Рис. 74. Основные очаги формообразования культурных пшениц. (Вавилов. 1926).

На всем остальном пространстве распространения пшеницы, мы нигде этого разнообразия не найдем. Даже страны Средиземноморской области — эти местности древнего поселения человека и развития человеческой культуры, оказались сравнительно бедными разнообразием своих форм пшениц.

Таким образом, есть полное основание считать, что эти два указанные центра, занимающие очень небольшое пространство по сравнению с общей территорией распространения культуры пшеницы, являются исходными пунктами всего разнообразия культурных пшениц земного шара.

Помимо этого в Закавказьи обнаружилось наличие известного разнообразия форм двух эндемичных видов пшеницы *Tr. persicum* и *Tr. Timofeevi,* но ряд данных заставляет принять этот центр за вторичный, тем более, что быть может эти виды окажутся имеющими гибридное происхождение.

Очень интересным является изолированность, от указанных двух центров обитания пшеницы, баз ближайших к культурной пшенице диких видов родов *Eutriticum, Aegilops* и *Secale.* Относящиеся сюда виды диких пшениц *Triticum dicoccoides* и *Tr. aegilopoides* произрастают в южной Сирии, Армении и Северной Палестине. Главным центром развития рода *Aegilops,* по исследованиям Жуковского и Эйга, является также восточное Средиземье. Дикие виды ржи — рода *Secale,* близкого к пшенице, во всем их разнообразии сосредоточены, главным образом, также в восточном Средиземье, в Малой Азии и Закавказьи. К этой же группе родичей пшеницы относится также и *Triticum monococcum,* точно также в своем распространении связанный со странами восточной части Средиземноморской области — Малой Азией, Сирией, Палестиной, Мессопотамией, Закавказьем и Крымом, т. е. с областью, как мы уже отметили, бедной разновидностным составом пшениц. Специальные поиски в Юго-Западной и Восточной Азии не обнаружили ни диких, ни культурных однозернянок.

Отсутствие видов рода *Aegilops и Triticum dicoccoides* в Афганистане к югу от Гиндукуша, т. е. в районе, в котором как раз находится центр разнообразия пшениц; отсутствие в Абиссинии видов *Aegilops,* диких пшениц, дикой и культурной ржи, а также трудность скрещивания указанных диких видов пшеницы с ее культурными представителями, указывает на то, что современное восточное Средиземье не было центром происхождения ареала видов культурных пшениц, и что упомянутые родичи не являются исходными формами, давшими начало ветви рода *Triticum,* обнимающей современных представителей культурных видов пшеницы.

Такой анализ понятия «культурная пшеница» раскрывает перед нами совершенно новые горизонты и дает ряд чрезвычайно ценных ботанико-географических данных. Мы устанавливаем совершенную изолированность, от центров формообразования, диких родичей пшениц и диких видов пшениц, как *T. dicoccoides* и *T. monococcum,* более близко связанных с этими родичами, чем культурные пшеницы. Мы с несомненностью выделяем два основных центра ареала видов последних и констатируемых для большинства видов наличие самих ареалов.

О наличии ареалов у видов пшениц с достато.ной наглядностью свидетельствует нижеприводимая карта, составленная К. А. Флаксбергером в 1923 и исправленная им согласно нашей просьбе, по накопившимся за протекший промежуток времени данным. (Рис. 75).

Все изложенное указывает на ту сложность происхождения и распространения культурных пшениц, и на их несомненное полифилетическое происхождение, которые вскрыли современные исследования.

Овсы и овсюги.

Очень ясную картину взаимоотношений диких видов и культурных форм, а также географического распространения этих последних в секции *Euavena* Griseb. рода *Avena* дает в прекрасной монографии Мальцев (1930). Он показал наличие очень большого полиморфизма этой секции, обусловившей выход в культуру некоторых из этих форм.

Вся секция *Euavena* должна быть подразделена на две подсекции — *Aristulatae* и *Denticulatae,* имеющих вполне резко очерченные ареалы и совершенно различное происхождение.

Исследования показали, что центры ареалов этих двух подсекций лежат примерно на одной и той же широте — около 40° с. ш., но отстоят друг от друга на громадные расстояния: в то время как центр ареала секции *Aristulatae* находится в горах западной части Средиземноморской области — Пиренеях и Атласе, центр ареала секции *Denticulatae* расположен в северо-западных Гималаях. Из этих центров произошло постепенное расселение исход-

Рис. 75. Ареалы распространения видов рода Triticum L. (Флаксбергер).

ных форм — одних на запад, других — на восток, при чем по мере удаления к периферии ареала происходила их дифференцировка, приведшая к современному полиморфизму. Эта дифференцировка сказалась не только во внешней морфологии, но и во внутренней кариотипической дифференцировке, выразившейся в наличии различного числа хромозом в различных группах форм этих секций.

Из прилагаемой филогенетической схемы секции *Euavena* (стр 216) составленной Мальцевым, видно, что наиболее древняя группа форм представлена, например, у соборного вида, *A. strigosa* Schreb. s. l., один из подвидов которого — *hirtula,* имеющий 14 хромозом, сменяется затем подвидами *barbata* и *Wiestii,* уже с 28 хромозомами. Все эти подвиды имеют резко очерченные ареалы и рассматриваются Мальцевым в качестве равноценных «географическим видам» других авторов. В частности подвид *hirtula,* имеющий, как сказано, 14 хромозом, географически расположен, главным образом, в западной части Средиземноморской области, где на небольшом пространстве сев.-западной Испании и Португалии сосредоточено все разнообразие признаков, происходящих от него культурных форм s. sp.

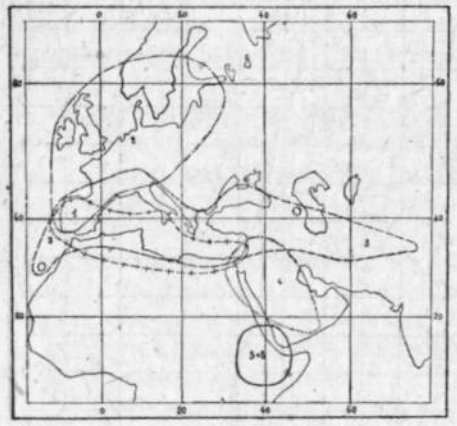


Рис. 76.

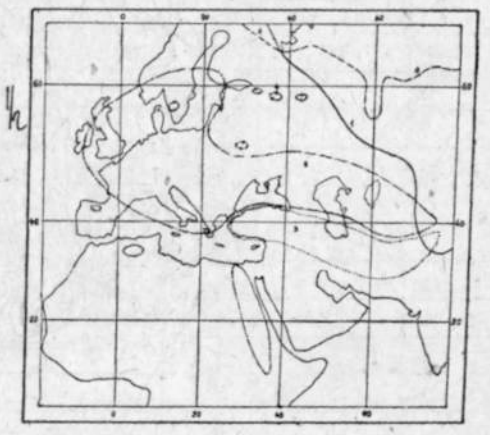


Рис. 77.

Рис. 76. Ареал распространения Avena strigosa Schreb. s. ampl. (s. sp.: 1. hirtula. 2. strigosa. 3. barbata. 4. Wiestii. 5 — 6. Vaviloviana и abyssinica),

Рис. 77. Ареал распространения Avena fatua L. (s. sp.: 1. septentrionale зап. граница. 2. fatua. 3. meridionalis. 4. cultiformis. Сев. граница земледелия). (Мальцев 1930).

strigosa — prol. *brevis* — prol. *ruda,* распространившихся отсюда в Западной Европе (Мордвинкина, 1929). Следующие 28-хромозомные подвиды *Wiestii* и *barbata* выходят уже за пределы Средиземноморской области: первый из них распространен, главным образом ,в пустынях Северо-Восточной Африки и Аравии, а второй доходит даже до Юго-Западной Азии и до западных Гималаев. Ни тот, ни другой из этих подвидов культурных форм не дали.

Наконец, третий подвид этой же 28-хромозомной группы форм — *Vaviloviana* — распространен в качестве сорного растения в Абиссинии и Эритрее, будучи географически разобщен от ареалов предшествующих подвидов. Этот подвид дал начало особым культурным овсам — s. sp. *abyssinica,* распространенным в Абиссинии. Подвид *Vaviloviana* отличается от типичных пустынных форм подвида *Wiestii,* помимо прочих разных признаков, сильно укороченными остями на конце нижней цветочной чешуи, признак, сближающий его с 42-хромозомными формами *Avena,* входящими уже в подсекцию *Denticulatae,* к которой мы сейчас перейдем.

Эта подсекция представлена двумя видами — *Avena fatua* и *A. sterilis,* имеющими, как указано, 42 хромозомы. Главный центр разнообразия *A. fatua* находится в горах Юго-Западной Азии — особенно на Памире, куда сходятся оси современных ареалов всех четырех подвидов, образующих этот сборный вид. При этом, каждый из этих подвидов дает производные культурные формы.

Такую же морфологическую дифференцировку, но в другом географическом сочетании, дает второй вид этой подсекции — *A. sterilis.* Главный современный центр наибольшего разнообразия форм этого вида лежит уже в Малой Азии, где сходятся ареалы всех трех образующих его подвидов.

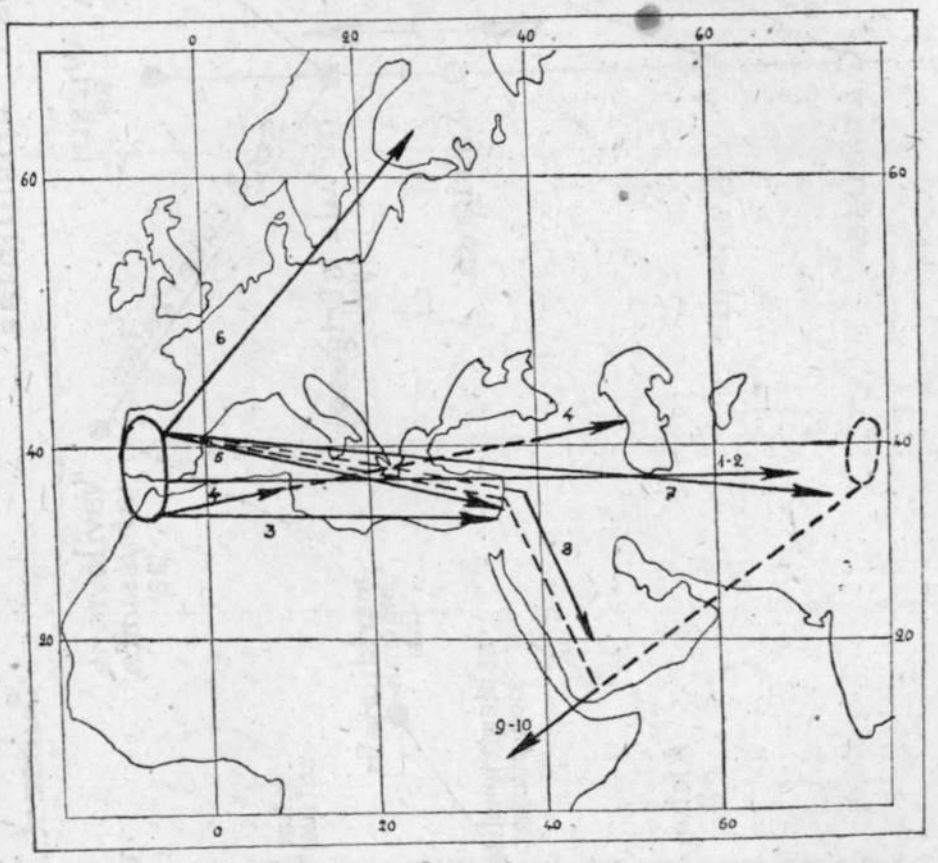


Рис. 78. Центр происхождения подсекции Aristulatae секции Euavena и направление осей ареалов: 1 — 2. A. clauda и pilosa. 3. A. longiglumis. 4. A. ventricosa. 5. A. strigosa s. sp. hirtula. 6. s. sp. strigosa. 7. s. sp. barbata. 8. s. sp. Wiestii. 9 — 10. s. sp. Vaviloviana и abyssinica. (Мальцев 1930).

А именно: s. sp. *trichophylla* распространена, главным образом, в Малой Азии, захватывая также горный Крым и Завказье, которые как это сейчас уже может считаться доказанным, до начала четвертичного периода составляли одно целое и были разобщены лишь позже, вследствие образования современной впадины Черного моря; s. sp. *macrocarpa* — примыкает к этому ареалу с запада и охватывает всю Средиземноморскую область и, наконец, третий подвид — s. sp. *Ludoviciana* примыкает с востока, будучи распространенным до Афганистана и гор Юго-Западной Азии. Все эти подвиды дают культурные производные.

Мальцев, на основании морфологических и гибридолоческих данных, высказывает предположение, что указанный центр *A. sterilis* в Малой Азии

должен рассматриваться как вторичный, свое же начало этот вид берет там, где и *A. fatua,* а именно в Юго-Западной Азии, откуда он продвинулся на запад, дифференцировавшись на указанные подвиды, возникавшие по мере географической удаленности от исходного центра.

Таким образом, устанавливается дифилетическое происхождение всей секции *Euavena* и полифелитическое происхождение культурных форм современных овсов.

Археологические находки показали, что вхождение в культуру диких форм этого рода происходило не в одном месте и не одновременно. Так,

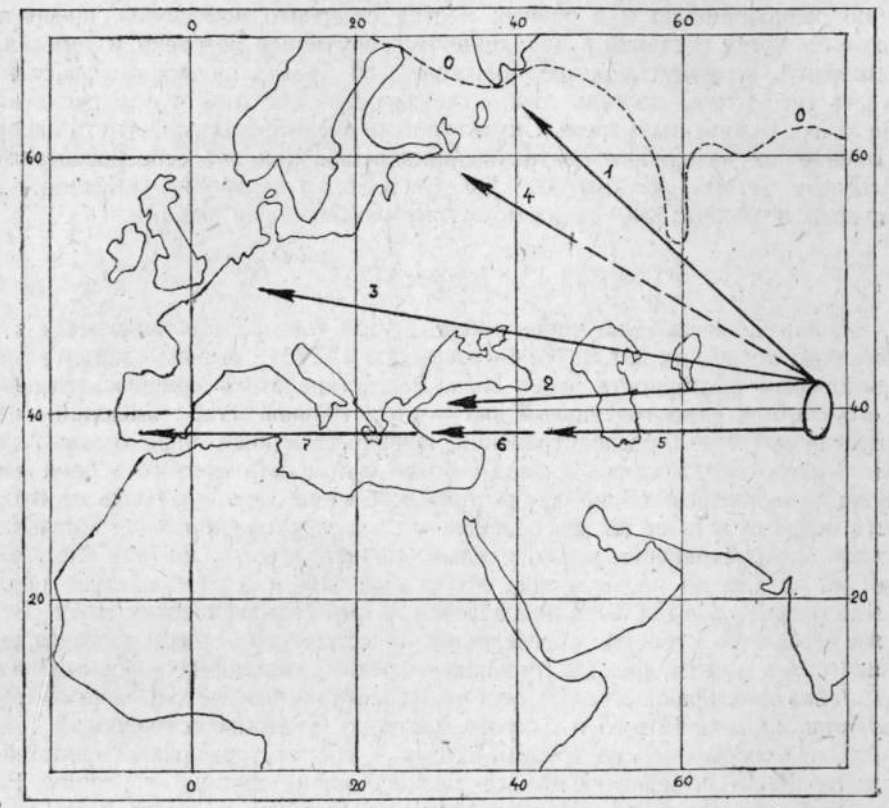
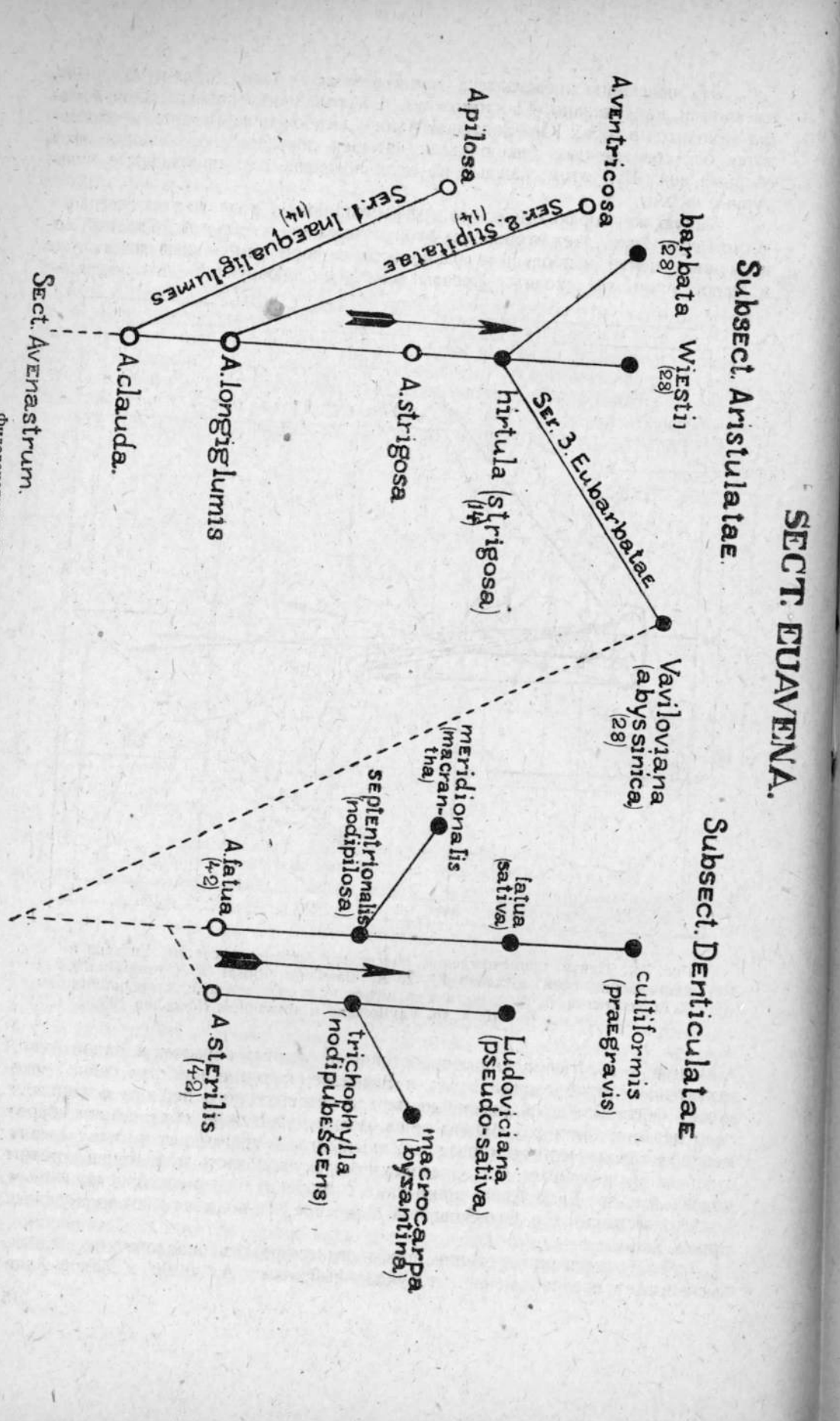


Рис. 79. Центр прохождения подсекции. Denticulatae секции Euavena и направление осей ареалов: 1. A. fatua ssp. septentrionalis, зап. граница ареала. 2. ssp. meridionalis. 3. ssp. fatua. 4. ssp. culitformis. 5. A. sterilis. ssp. Ludoviciana, вост. часть ареала 6. ssp. trichophylla. 7. ssp. macrocarpa, 0 — сев. граница земледелия. (Мальцев 1930).

A. strigosa s. sp. *strigosa* была найдена в свайных постройках, относимых к неолиту и, главным образом, к бронзовому веку; *A. fatua* s. sp. *fatua,* и отчасти s. sp. *sativa,* в остатках железного века, и, наконец, s. sp. *sativa* — в целом ряде находок, относящихся уже к позднему древне-историческому времени. Из этого следует, что овсы были спутниками человека в Европе уже на самой заре перехода его к оседлой жизни, причем *A. strigosa* начала использоваться раньше, чем *A. sativa.*

Таким образом, все известные культурные овсы происходят от трех диких видов — *A. strigosa, A. fatua* и *A. sterilis,* но в пределах этих видов представлены различными группами форм, входивших в культуру самостоятельно и разновременно в разных областях. Как же происходило



Филогенетическая схема секции Euavena (Мальцев, 1930).

это вхождение в культуру? Мы имеем целый ряд исторических данных, указывающих на первоначально сорный характер овсов, постепенно превращавшихся в культурные растения. Так, уже в историческое время, в писаниях Плиния мы находим фразу: «самый главный порок хлеба — овес, и ячмень перерождается в него, так что овес сам становится хлебом, германцы даже сеют его и питаются этим родом кащицы». Таким образом, римляне еще знали овес лишь как сорное растение, которое, в их времена, в Средней Европе уже начинало превращаться в культивируемое растение.

И так, на основании изложенного, мы можем с совершенной отчетливостью установить центры ареалов и самые ареалы культурных овсов, совершенно разновременно и в разных местах северного полушария, превратившихся из диких растений в одомашненных спутников человека и тем самым подтвердить выдвинутые выше положения об ареале культурных растений. Но для того чтобы достичь этой отчетливости, для того чтобы расчленить конгломерат форм, называемых культурными овсами, и опровергнуть распространение их из единого центра возникновения, как это себе представляли различные авторы, начиная от Де-Кандолля, автору указанной монографии потребовалось двадцать лет напряженнейшей работы.

Бобы.

Монографическое изучение бобов — *Vicia faba L.,* выполнявшееся в течение ряда последних лет В. С. Муратовой (1931), выявило значительный полиморфизм и сборность этого вида. Вследствие этого пришлось выделить из его состава самостоятельный вид — *Vicia Pliniana* Trab., имеющий очень ограниченный ареал распространения, исчерпывающийся лишь одним Алжиром. Помимо того и самая *V. faba* в более узком смысле этого обозначения, все же не оказалась вполне однородной, вследствие чего выявилась необходимость подразделить ее на два подвида — *s. sp. paucijuga Mur.* — ограниченный в своем распространении исключительно Индией, и *s. sp. Eu-faba Mur.* занимающий остальную часть ареала этого вида. Но и этот последний подвид в свою очередь должен быть подразделен на ряд географических групп. Этим в значительной степени определяется и соответствующее подразделение на ряд более мелких ареалов громадного ареала, занимаемого сборным видом *Vicia faba,* простирающегося от берегов Калифорнии на восток через соответствующие области Нового и Старого Света до Японских островов.

Эти географические группы входят в состав трех разновидностей — *v. minor* Beck. объединяющей все мелкосемянные формы, *v. equina* Pers. в которую входят среднесемянные формы, и, наконец, *v. major Harz.,* включающую крупносемянные формы. Последняя разновидность — *v. major*, на основании данных монографического исследования, должна быть признана наиболее молодого происхождения из всех указанных трех разновидностей. В этом убеждает бедность ее признаками и отсутствие ее в доисторических находках. Ее ареал простирается от берегов Испании до Зап. Персии включительно.

Среднесемянные формы конских бобов постоянно сопутствуют мелкосемянным бобам, как в настоящее время, так и в доисторическое, вследствие чего эти последние могут рассматриваться как исходные для среднесеменных бобов, из которых уже в дальнейшем возникли крупносемянные формы. Таким образом, мелкосемянные бобы являются исходной, наиболее древней группой форм, из входящих в состав подвида *Eu-faba.*

Ареал мелкосеменных бобов в свою очередь обнаруживает расчленение на западную и восточную части (между Гиндукушем и западными Гималаями). Разнообразие признаков, характеризующих сосредоточенные в восточной части ареала формы, в противоположность однообразию их в западной части ареала, близость к эндемичной в Индии — s. sp. *paucijuga,* найден-

ной к тому же по данным Алефельда (Alefeld) в диком состоянии в Пенджабе и Тибете, наличие собственных эндемичных форм, говорят за то, что Юго-Западная Азия, включая Индию, Афганистан и примыкающие к ним области Бухары и Кашмира, должна считаться исходным центром формирования *Vicia faba.* Средиземноморская же область, а затем уже и Европа являются более поздними вторичными центрами.

Древность и исходный характер мелкосемянных бобов, подтверждается приуроченностью их распространения к высоко-горным областям: индийская группа — *s. sp. paucijuga* сосредоточена в Гималаях, азиатская — приурочена к среднеазиатским высотам, f. *dagestanica и* f. *svanetica* к горным областям Кавказского хребта.

Приводимая картина дает ясное представление об ареалах и характере распространения сборного вида — *Vicia faba.* (Рис. 80).

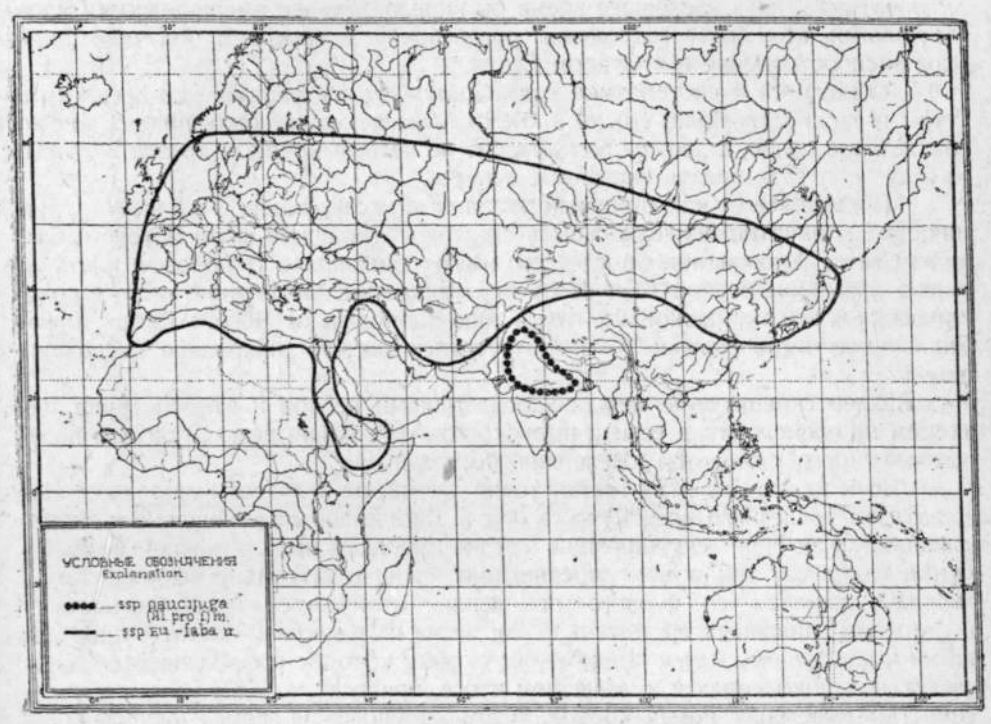


Рис. 80. Ареалы распространения подвидов V. faba. L.

Хлопчатник.

Согласно исследованиям Зайцева (1928) можно наметить четыре центра ареалов хлопчатника, характеризующиеся сосредоточием своеобразных и многочисленных форм: два в Новом Свете — 1. Центральная Америка и Вест-Индия, 2. Южная Америка, и два в Старом Свете — 3. Южная Азия — Индостан (Декан), Индокитай с прилегающими островами и Малайский архипелаг, 4. Тропическая Африка. Первые два центра непосредственно переходят один в другой, тогда как другие два являются совершенно разобщенными друг от друга.

Родиной хлопчатника являются тропические страны, откуда уже он был продвинут к северу и югу, путем культуры. Можно установить и центры зарождения в древности культуры хлопчатника. Таковыми являются страны — Перу и Мексика в Америке, и Индия, а затем позднее и Персия,

в Азии. Несомненно, что первоначально в этих странах культивировались виды, произраставшие в этих областях, в состав которых эти страны входили. Древний Египет, несмотря на его близкое расположение к африканскому центру не дает указаний на культуру хлопчатника, о чем свидетельствует отсутствие в саванах мумий хлопкового волокна. Данных об использовании своеобразных хлопчатников Африки мы не находим, хотя таковое, по всей вероятности, имело место.

В дальнейшем произошло занесение форм хлопчатников из одной страны в другую, о чем свидетельствует нахождение, носящих вторичный характер, например, африканских форм, завезенных повидимому персами в Азию, в М. Азии, Персии, Белуджистане, Афганистане, Ср. Азии, Китайском Туркестане и Зап. Индии, где они образовали своеобразную группу сортов, а также отчасти в Европейских странах — Греция, Испания и др.; первые колонисты С. Америки перевезли с собой в Америку африканские формы хлопчатника, но в настоящее время он нацело заменен американскими хлопчатниками, как более выгодными, последние в дальнейшем получили широкое распространение и в Старом Свете.

Обращаясь к систематике рода *Gossypium*, мы увидим, что ареал культуры и распространения его ни в коем случае не может быть принят как нераздельное целое, а должен быть разбит на четыре крупных ареала, которым и будут соответствовать указанные центры.

Прежде всего, как показали указанные исследования Зайцева, группировка хлопчатников должна быть сделана в отношении форм Нового и Старого Света. Хлопчатники последнего имеют гаплоидное (в половых клетках) число хромозом равное 13 и соответствующее им диплоидное число в соматических клетках, равное 26, тогда как хлопчатники Нового Света имеют гаплоидное число равным 26 и соответствующее им диплоидное число равное 52.

Далее скрещивание между хлопчатниками первой и второй групп или совсем не происходит, а если и происходит—то крайне редко, при чем получаемые гибриды являются совершенно бесплодными.

Но и каждая из этих групп, точно также, не является однородной. Показателем последнего прежде всего опять таки является отношение к гибридизации. Как при скрещивании средне-американских с южно-американскими формами, так и при скрещивании южно-азиатских с африканскими, гибриды, начиная со второго поколения, отличаются ненормальностями в строении различных органов и в том числе пыльников и завязей, приводящими к частичному или к полному бесплодию, которое все усиливается в последующих поколениях и, в конечном итоге, приводит к полному вымиранию. Попытки выведения новых сортов путем скрещивания форм, относящихся к различным подгруппам, не дали положительных результатов, так как полученное потомство было обречено на преходящее существование и — или совершенно вымирало, или же возвращалось к исходным, родительским формам.

Но помимо этого эти подгруппы характеризуются и отличительными морфологическими признаками: средне-азиатская группа имеет гладкую или изредка несколько рябоватую поверхность коробочки и укороченные, расширенные у своего основания, ушковидные прилистники, между тем как коробочки южно-американских форм имеют ясно мелкоямчатую или морщинистую, сильно железистую поверхность коробочки и сравнительно длинные прилистники.

Аналогичное разделение имеется и у групп Старого Света — африканские хлопчатники имеют гладкую поверхность своих коробочек, а южно-азиатские мелко-ямчатую или морщинистую, сильно железистую.

Кромо того, хотя формы всех групп имеют общие морфологические черты, но каждая из них отличается и ей лишь присущими признаками: так

только у форм хлопчатников Старого Света встречается двуярусная волосистость стебля и ветвей, т. е. наличие одновременно коротких и длинных волосков, только у этих хлопчатников доли листьев имеют яйцевидную форму, суживаясь к основанию, тогда как у новосветских хлопчатников они треугольные и т. д.

Очень важным выводом из ботанического изучения всех видов хлопчатника является установление отсутствия близкой родственной связи между культурными и считаемыми за дикие виды хлопчатника — как *Gossypium Sturtii, G. Davidsonii, G. Klotzschianum, G. Stockii* и др. Эти виды сильно отличаются от культурных видов рядом морфологических и физиологических признаков и очень слабым развитием, а иногда и полным отсутствием волокна. Эти обстоятельства, а также бесплодность гибридов, получаемых между этими видами и культурными хлопчатниками, заставляет говорить о возможности выделения их в особый род.

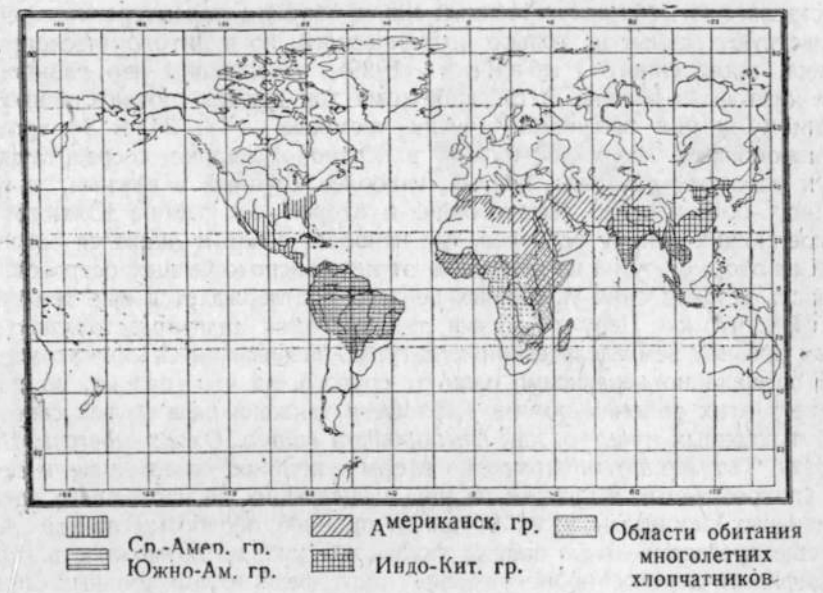


Рис. 81. Основные ареалы распространения хлопчатника. (Зайцев, 1928).

На основании всего изложенного нельзя не согласиться с Зайцевым, что, «несмотря на то, что человеческая культура значительно спутала естественное расселение различных групп хлопчатников, все же и теперь не трудно обнаружить основные местообитания и первоначальные ареалы расселения отдельных их групп». Вследствие этого является вполне возможным установление ареалов во всех четырех указанных группах, каковые и показаны на прилагаемой карте. (Рис. 81).

Картофель.

Вопрос о происхождении культурного картофеля, получение ответа на который могло бы дать указание на его первоначальный ареал, несмотря на многочисленную литературу, посвященную этому вопросу, еще далек от разрешения, хотя последние исследования пролили на него совершенно новый свет. Отправным моментом, из которого исходили все исследователи, работавшие до последнего времени над этим вопросом, является, во-первых, отнесение всего разнообразия культурного картофеля к одному виду—*Solanum*

tuberosum L. и во вторых, установление родины картофеля путем исторических и литературных изысканий о месте первоначального вывоза его из Южной Америки в Европу.

Работа Института Прикладной Ботаники, в лице Букасова и Юзепчука (1929) была направлена по совершенно другому руслу и сразу дала совсем иные результаты. В основу этой работы было положено дифференциально-ботаническое изучение многочисленных, как дикорастущих, так и культурных образцов, собранных авторами лично в различных странах Южной Америки, а также личные наблюдения во время этой экспедиции.

Основные выводы, к которым привели эти изыскания, могут быть сведены к нижеследующим положениям: 1. Ко времени открытия и завоевания Америки культура картофеля была уже настолько широко распространена в Новом Свете, что место первоначального вывоза являлось лишь незначительной частью или даже пунктом ареала туземной культуры картофеля, в котором она могла и не быть вполне оригинальной. 2. *Solanum tuberosum* представляет из себя искусственный вид, о сборном характере которого свидетельствуют данные не только ботанического, но и цитологического исследования, проведенного Рыбиным (1929), показавшим что разнообразие форм картофеля должно быть разбито на три группы соответственно обнаруженному у них различному числу хромозом — 48, 24 и 36 хромозом. 3. Разнообразие форм картофеля в Южной Америке сосредотачивается в двух основных центрах: первый, наиболее крупный и важный, в районе перуанско-боливийского высокогория, и второй — в районе Южного Чили, и прилегающих к нему островов, где наиболее важным оказался остров Чилое и некоторые другие из невдалеке от него расположенных островов. Правильность установления указанных центров подтверждается еще тем обстоятельством, что как Перу и Боливия, так и Южное Чили представляют собою районы древней земледельческой культуры, развивавшиеся при этом долгое время совершенно независимо один от другого, за что говорит, во первых, наличие в этих районах помимо картофеля также и ряда других своеобразных аутохтонных культур, как *Chenopodium quinoa, Oxalis tuberosa, Ullucus tuberosus, Tropaeolum tuberosus,* во вторых, крайнее своеобразие и несходство, употребляемых в каждом из них и уцелевших до настоящего времени, примитивных земледельческих орудий и приемов обработки почвы. 4. Эти пока еще предварительные данные указывают уже на возможность допущения дифилетического происхождения картофеля от различных предков в каждом из указанных центров.

Интересным фактом является установленное авторами произрастание диких видов картофеля, в качестве сорных растений, засоряющих посевы кукурузы и культурного картофеля, а также употребление в пищу туземцами этих диких форм картофеля, что не может не свидетельствовать о многократном, по всей вероятности, введении в культуру картофеля путем одомашнивания различных видов.

Таким образом, если мы пока еще ничего сказать об ареалах тех видов, на которые должен быть разбит *Solanum tuberosum,* и не можем, то во всяком случае мы можем утверждать, что ареал этот не один для всего комплекса культурного картофеля, а их несколько, и что мы уже подошли вплотную к центрам формирования этих ареалов.

Бахчевые.

Прекрасный пример наличия ареала у культурных растений и вместе с тем той систематической запутанности, которая так характерна для уровня нашего современного ботанического знакомства с культурными растениями, дает дыня. Как это ни невероятно, но до настоящего времени несмотря на все поразительное разнообразие, морфологическое, цветовое, вкусовое, культурные дыни объединяются под одним видовым названием *Cucumis melo.* Нет ничего удивительного, что ареал такого «вида», тянущийся от Китая через Азию и всю Европу до центральной части Американского материка, никаких данных для ботанико-географических суждений дать не может.

Работа Института Растениеводства пролила уже значительный свет на ботаническое познание дыни и ее прошлое, но к сожалению мы еще не имеем подробной работы, суммирующей исследования, а должны удовольствоваться отдельными предварительными данными, опубликованными Пангало (1928 и 1930).

На основе изучения совершенно исключительной коллекции дынь Института, насчитывающей около 3.000 образцов, все дыни могут быть провизорно разбиты на 4 группы или вернее вида.

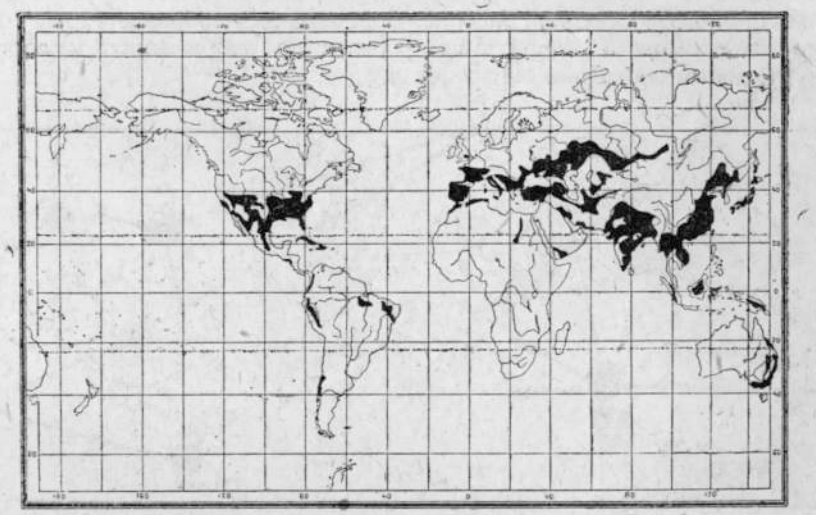


Рис. 82. Ареал культуры дыни. (Пангало. 1928).

1. Дыни обыкновенные (культурные) — *Cucumis vulgaris* (Jacqu.) Pang.
2. Дыни мелкоплодные (полукультурные) — *C. microcarpus* (Alef.) Pang.
3. Дыни змеевидные (огуречные) — *C. flexuosus* Naud.
4. Дыни китайские — *C. chinensis* Pang.

Для нас не представляет никакого сомнения, что мы здесь имеем дело не с разновидностями *C. melo,* а с видами и притом возможно не с четырьмя, а большим числом видов. В настоящее время и автор этих исследований склоняется к необходимости расчленения сборного вида *Cucumis melo* на 4 вида (Пангало, 1930).

К первой группе обыкновенных дынь относится все то, что в общежитии известно под названием «дыня». При этом в Западной Европе, в Америке и в европейской части СССР сортовое разнообразие дынь не велико и почти исчерпывается двумя десятками ходовых сортов. На Востоке—в странах Юго-Западной Азии картина резко меняется и сортовое разнообразие дынь исчисляется чуть ли не тысячами, но во всяком случае сотнями форм.

Эти сорта могут быть разбиты на несколько географических групп. Так, в Малой Азии мы имеем формы со слабым стеблем, склоняющимися к земле листьями и расплывающимися плацентами; в Афганистане произрастают формы с грубым, толстым и твердым, точно проволочным стеблем,

с прямо вверх торчащими листьями, грубо-волокнистым мясом и прочными, сплетенными из грубых волокон плацентами. Пангало называет эти группировки — Малоазийской и Ирано-Туркестанской. В промежуточных странах имеются и промежуточные между ними формы.

Таким образом, здесь как будто уже намечается два центра, давших начало двум ареалам обыкновенных дынь.

Обратимся теперь ко второй группе — змеевидных дынь, именуемых у нас в Средней Азии «тарра», доходящих до полутора метра длины, а толщиною в руку взрослого человека. (Рис. 84). Это древнее культурное растение, сохранившее свое значение еще только в Малой Азии и Палестине, в других же местах уже исчезающее, — в Европе его можно увидеть лишь в ботанических садах.

Ареал распространения змеевидных дынь разорван, как это видно на карте (рис. 85) — он охватывает Среднюю и Малую Азию, Палестину, затем появляется вновь в Северной Африке. Сортовое разнообразие тарры сосредоточено повидимому в Малой Азии, убывая по направлению к востоку и западу. В диком состоянии тарра неизвестна.

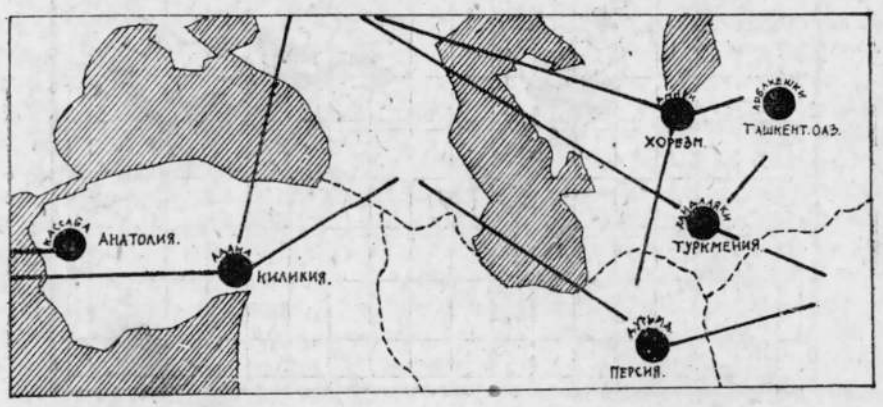


Рис. 83. Центры разнообразия сортотипов дыни юго-зап. Азии. (Пангало. 1928).

Распространение третьей группы — мелкоплодных дынь совпадает с распространением тарры. Это формы полукультурные, так как местами они культивируются, местами же растут еще в диком состоянии.

Несмотря на совместное обитание, мелкоплодные и змеевидные дыни отличаются друг от друга почти по всем признакам. Сортовое разнообразие этих дынь сосредоточено, также в противоположность змеевидным дыням, в восточной части ареала.

Наконец, четвертую группу образуют дыни Юго-Восточной Азии, объединяемые под названием — китайские дыни — *C. chinensis* Pang., резко отличающиеся от дынь Юго-Западной Азии, входящих в состав предшествующих видов, и являющиеся менее «культурными», чем эти последние.

Ареалом этого вида, представленного также различными, хотя и менее многообразными сортами, являются: Япония и Китай, а также Индия. Последняя является местом столкновения ареалов юго-западных с юго-восточными видами Азии, что сказывается в присутствии здесь уже переходных форм, явившихся несомненно в результате гибридизации этих видов между собой.

Для всех указанных видов, пока за исключением лишь тарры — *C. flexuosus*, известны дикие сорно-полевые формы, в свое время выделенные французским ботаником Ноденом (Naudin) в качестве разновидностей — *agrestis* Naud.

Такие формы обыкновенных дынь произрастают в диком состоянии по берегам рек, морским прибрежным пескам, по мягким почвам открытых мест или в качестве злостных сорняков, засоряющих в громадном количе-

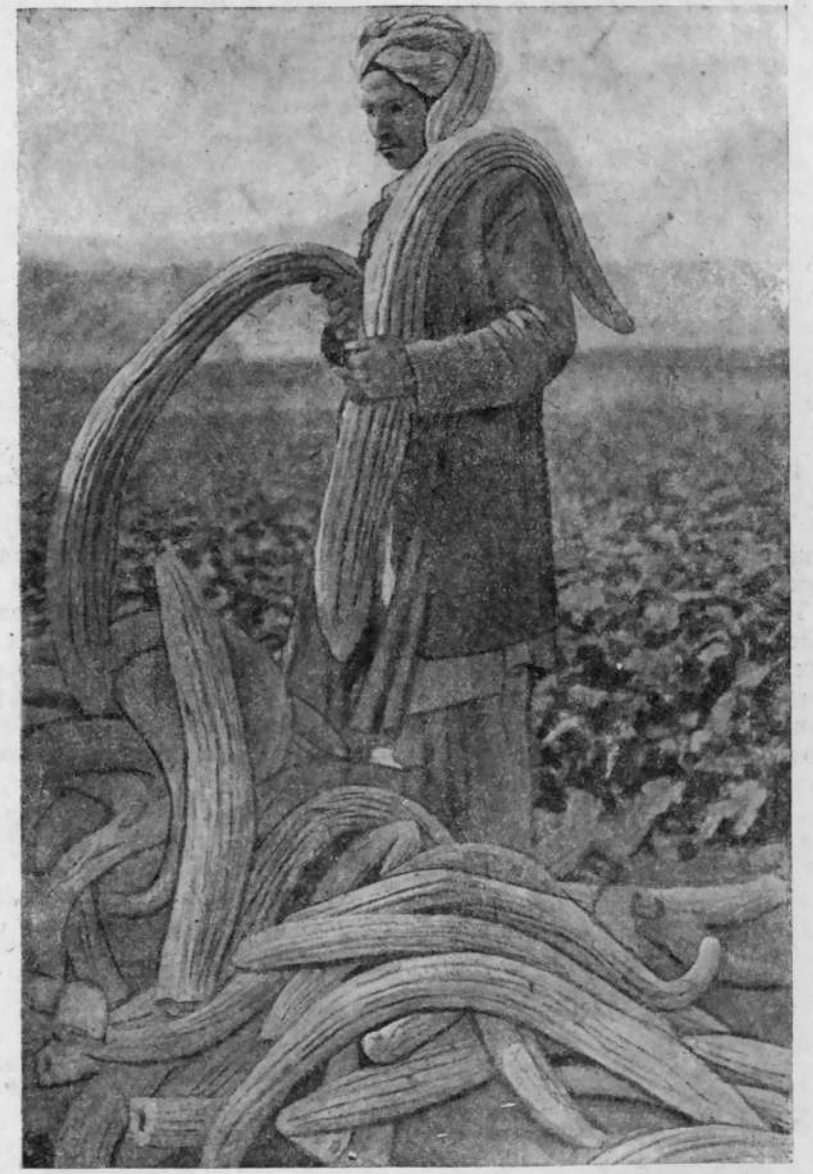


Рис. 84. Змеевидная дыня — Cucumis flexuosus в Афганистане. (Фот. Н. Вавилова).

стве поля культурных растений — пшеницы, хлопка, бахчи, плантации винограда и других южных растений. Ареал их распространения также разорван — мы их находим в Средней и Южной Азии, до Индии включительно, в Закавказьи, в Палестине и после перерыва в Абиссинии и вообще в Восточной Африке.

Сорно-полевые дыни по своим признакам ничем существенным от обыкновенных дынь не отличаются, за исключением меньших размеров всех частей растения.

Эти дыни в Индии и Африке собираются туземным населением и потребляются в пищу в вареном или даже сыром виде. В Центрально-Бухарском оазисе их солят, как огурцы, а в некоторых местностях Африки эти

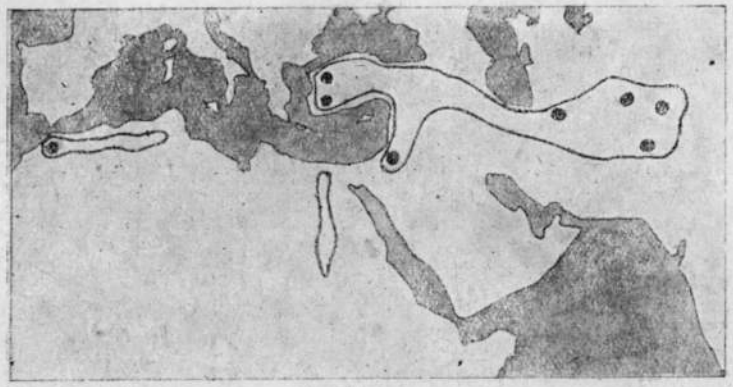


Рис. 85. Ареал распространения змеевидных дынь — Cucumis flexuosus. (Пангало, 1928).

сорняки широко возделываются и идут в пищу в сыром или отваренном виде с медом или перцем.

Таким образом, на этом примере мы видим воочию все стадии вхождения растения в культуру, его одомашнивания, которые мы для других более старых культурных растений могли наметить лишь чисто теоретически. Эти стадии будут следующие: 1. дикое произрастание на некультурной почве; 2. сорняк на полях и в культурах, с которым еще ведется борьба; 3. использование плодов свободно растущего на полях сорняка; 4. возделывание наиболее крупноплодных и сладких сортов сорняка.

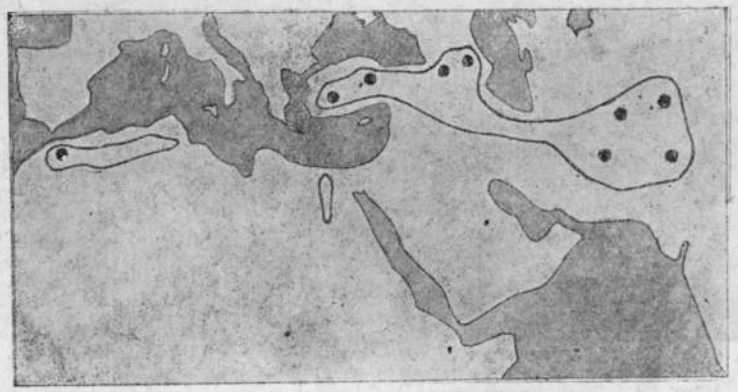


Рис. 86. Ареал распространения мелко-плодных дынь. (Пангало. 1928).

Очень интересный пример восстановления первичного ареала культурного растения и вторичного, уже искусственного его расширения деятельностью человека дает хорошо известный сорт дынь — канталуп. Его история работой Института Растеньеводства может сейчас считаться вполне восстановленной. Впервые семена этих дынь были ввезены из Армении

в Европу — в Рим в XV столетии итальянскими миссионерами и, вследствие их исключительных вкусовых достоинств, были введены в культуру в папском имении Cantaluppi, расположенном близ Рима, откуда эти дыни и получили свое название. Тогда же французский король Карл VIII перевез семена этих дынь во Францию. Таковы исторические данные, оставлявшие в полном мраке историю происхождения этих дынь, мраке, рассеявшимся только сейчас, при свете ботанико-географического исследования.

Поиски этих дынь среди разнообразия громадной коллекции Института Растеньеводства, происходящей из Ср. Азии, Авганистана, Персии и русской Армении, не привели к желательным результатам. И только после доставления семян экспедицией Жуковского из Малой Азии этот вопрос сразу получил свое разъяснение. Семена, доставленные из окрестностей озера Ван, в древности входившего в состав Армении и расположенного в самом диком, мало доступном для европейца и совершенно нетронутом

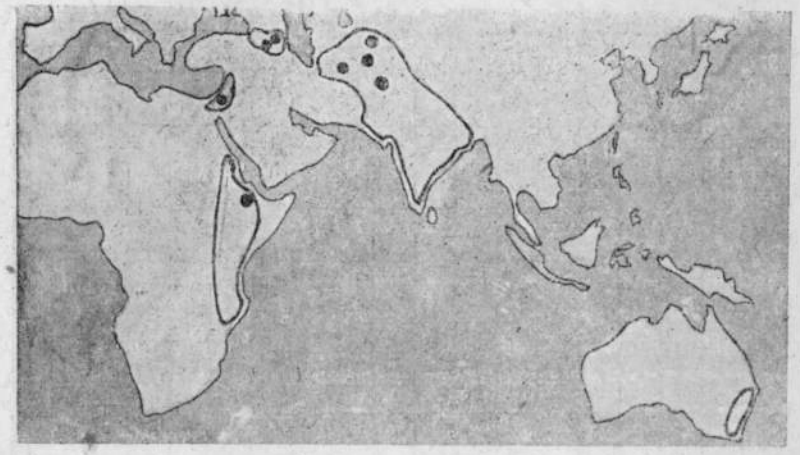


Рис. 87. Ареал распространения сорно-полевых дынь. (Пангало. 1928).

европейской культурой районе, оказались относящимися к типу дынь Адана, ничуть не отличающихся от лучших французских канталуп. Адан лежит в Киликии, между Тавром и Средиземным морем, и представляет из себя центр локализации сортового разнообразия обширного типа дынь. «В диком углу земного шара, сохранившем в нетронутом виде и приемы, и сорта тысячелетней давности, оказались новейшие европейские сорта» (Пангало, 1930).

Если обратиться теперь к самому роду *Cucumis*, мы увидим, что он состоит из 38 видов, из которых только два — дыня и огурец—широко возделываются и только 5 видов употребляются туземным населением Африки в пищу. Эти виды в диком или полудиком состоянии произрастают, главным образом, в тропической и субтропических частях Северо-Восточной, Центральной и Южной Африки, очень немногие свойственны Индии, и только один в Вест-Индии и на восточном побережье Америки. В северо-западную часть Африки заходят лишь отдельные виды, произрастающие на противоположной ее стороне. Центром разнообразия рода является южная, в особенности приэкваториальная часть Африки. (Рис. 88).

Разнообразие дынь-дикарей огромное и считать их видовой состав окончательно установленными, конечно, также нельзя.

В отношении происхождения культурных дынь согласно выводам Пангало можно считать несомненным для мелкоплодных дынь происхождение от диких форм последних, для обыкновенных дынь можно предполагать их

возникновение из сорно-полевых, что же касается змеевидных дынь, то об их происхождении можно лишь сказать, что их эволюция шла совершенно иными путями чем всех остальных культивируемых дынь.

Таким образом, результаты изложенных исследований позволяют нам и здесь говорить о наличии ареалов культурных видов дынь, об их полифилетическом происхождении и о независимом распространении этих видов из первоначальных центров возникновения их ареалов. Такими центрами мы, следовательно, должны считать: Малую Азию для змеевидных дынь, восточную часть Средней Азии — для мелкоплодных, и Китай и Индию — для китайских дынь.

Обыкновенные дыни имеют два центра: 1. в Малой Азии и 2. в Персии и Средней Азии, которые в свою очередь подразделяются на 6 частных центров. Здесь картина еще черезчур сложна и надо думать, что дальнейшие исследования внесут в нее большую ясность. Карта (рис. 89) хорошо иллюстрирует ареалы культурных дынь.

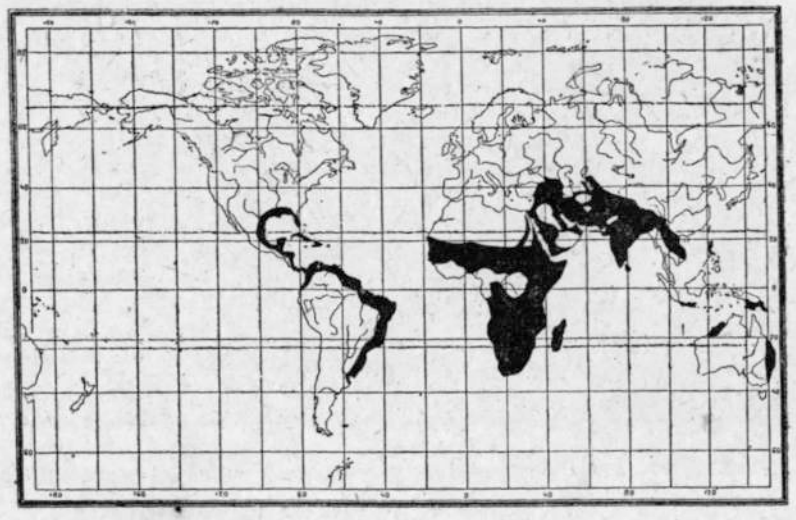


Рис. 88. Ареал распространения дикорастущих дынь. (Пангало. 1928).

В отношении арбуза ботаническая работа находится еще лишь в начальной стадии, но и здесь уже выявилась необходимость разбить сборный вид *Citrullus vulgaris,* объединяющий до сих пор все разнообразие культурных арбузов, на три вида — *C. aedulis* Pang., *C. colocynthoides* Pang. и *C. fistulosus* Stoks., имеющие свои ареалы (Пангало, 1930).

И точно так же, как и в отношении дыни, мы и у арбуза можем еще констатировать наличие форм, свидетельствующих об этапах превращения его в культурное растение. Об этом говорит, согласно Пангало, произрастание цитронных арбузов (*C. colocynthoides*) в качестве сорняков на бахчах по Дону, в низовьях Днепра, в Семиречьи и, вообще, в Средней Азии, где они из года в год самостоятельно обсеменяются и засоряют, благодаря небрежности сельских хозяев, бахчевые культуры, почему они в бахчевых районах СССР называются, хотя и не по адресу, «дураками». Это обстоятельство дает основание Пангало задать вполне правильный вопрос: «не является ли такое полудикое существование цитронных арбузов на юге СССР реликтом, осколком далекого прошлого этих форм? Несомненно, что *C. colocynthoides* шли из Африки, как спутники съедобных *C. aedulis,* и нераздельно с ними века оставались на бахчах северного полушария неиспользованными сорняками до самого последнего времени; иногда их варили, делали из них цукаты, но

только сейчас эти полусорняки стали интересовать агрономов, как кормовое, заменяющее в засушливых районах корнеплоды, растение; только сейчас, по настоящему, *C. colocynthoides* начинает становиться возделываемым растением широкой культуры».

Все громадное разнообразие известных в культуре тыкв до последнего времени относится к трем видам рода *Cucurbita* — *C. maxima* Duch., *C. Pepo* L. и *C. moschata* Duch., хорошо систематически между собой отграниченных и не дающих друг с другом гибридов. Уложить все разнообразие тыкв в эти виды, без дальнейшего их подразделения, явилось, конечно, невозможным и привело к необходимости подразделения объединяющихся ими форм на ряд групп. Но уже сейчас, хотя ботаническое изучение тыкв находится еще лишь в начальных своих стадиях, уже выявилась необходимость дальнейшего выделения видов. К числу таковых относится *Cucurbita mixta* Pang., описанная Пангало, по материалу, собранному в Мексике и Гватемале. Этот вид по своим признакам как бы объединяет и связывает

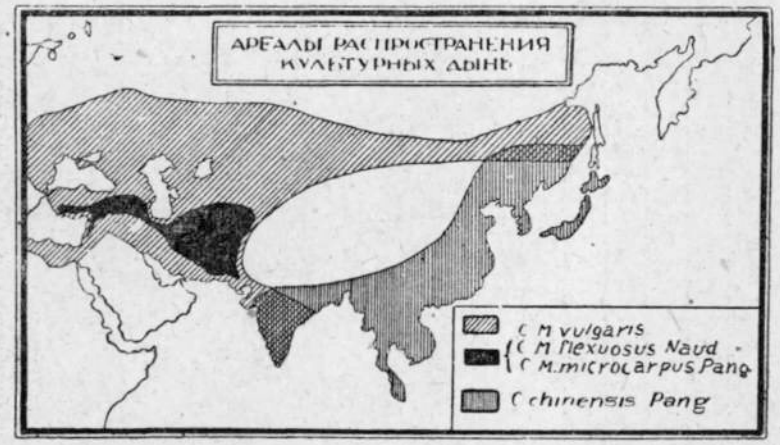


Рис. 89. Ареал распространения культурных дынь. (Пангало. 1930).

уже известные три вида культурной тыквы и вызывает предположение о возможности допущения, что в его лице мы имеем исходную форму, давшую начало остальным видам. Предположение, которое может быть проверено лишь в процессе дальнейшей работы (Пангало, 1930).

Следующий, уже пятый по счету, вид выделяется в настоящее время Житеневой (1930) под названием *Cucurbita turbaniformis* (Roem.) Giten. — и объединяет удивительные по своему строению, так называемые тюрбанные тыквы, напоминающие своей формой чалму, носимую восточными народами (рис. 90). Этот вид принимается за молодой, лишь относительно недавно возникший вид, дифференцировавшийся из цикла форм *C. maxima.* Очагом этой дифференциации она считает возможным принять Южную Америку, на основании наличия групп чилийских тыкв, у которых этот процесс образования тюрбанных форм еще не закончен.

Поскольку мы находимся еще лишь в начале изучения систематики и географии культурных тыкв, их ареалы в точности еще не установлены, но наличность их уже несомненна.

Относительно первоначального центра ареала существуют различные точки зрения: первоначально считалось что таковой для всех тыкв находится в Азии, Аза-Грей относил его к Америке; Де-Кандолль впервые стал на точку зрения полифилетического происхождения тыкв и допускал происхождение *C. maxima* из Старого Света, *а C. Pepo* из Америки. Другие авторы выводили этот последний вид из Старого Света и считали *C. moschata* — азиатского происхождения.

Житенева на основании изучения громадного материала Института Растеньеводства пришла к другому выводу. Ею установлено исключительное разнообразие как *C. maxima,* так и *C. moschata* в Ю. Америке, наличие у южно-амерканских форм некоторых признаков, как окрашенность семян, наличие деревянистой коры у плодов *C. moschata,* толстой оболочки семян, их крупных размеров, коричневой окраски и также наличие деревянистой коры у плодов — *C. maxima,* а также грубость и примитивность этих форм — все это заставляет принять Ю. Америку как страну, где мы должны искать исходный ареал этих видов. Последнее заключение подкрепляется еще тем обстоятельством, что ареалы *C. maxima* и *C. moschata* в Ю. Америке хорошо отграничены один от другого. Ареал *C. maxima* охватывает Перу, Боливию и, возможно, Южную Бразилию, ареал же *C. moschata* лежит в Мексике, Гватемале и северной части Южной Америки. Что касается *C. Pepo,* то отгранниченность ее разноообразия в Америке и, наоборот, многообразие в Старом Свете позволяет искать именно здесь, в частности предположительно в Африке, первоначальный ареал этого вида.

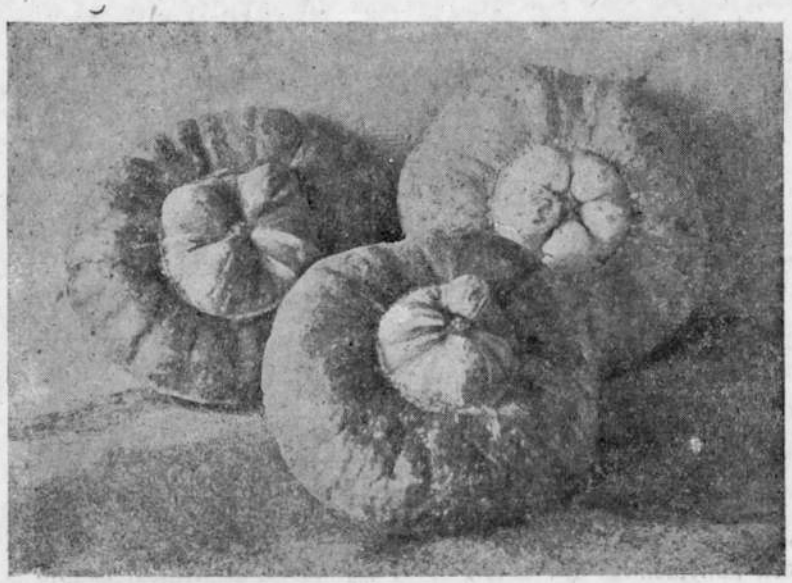


Рис. 90. Чалмовидная тыква—Cucurbita turbaniformis. (Житененва. 1930).

Обратимся теперь к другому роду тыкв — посудной тыкве или горлянке, объединяющейся до сего времени в один вид *Lagenaria vulgaris* Ser. (Рис. 91).

Горлянка является древним культурным растением, в прошлом доставлявшим своими плодами в незрелом состоянии овощь, в зрелом же — возможность использования в качестве различных предметов домашней утвари, как то посуды, сосудов для воды, кальянов, табакерок и пр. В настоящее время она утратила свое первоначальное значение, но коегде, например, в Средней Азии продолжает еще возделываться.

Изучение большой, хотя и еще далеко не полной, коллекции Института Растеньеводства, насчитывающей до 300 номеров, привело к выявлению двух больших, географически обособленных групп — африканской и азиатской, характеризующихся каждая также и комплексом характерных для них признаков. Это обстоятельство указало на сборность *Lagenaria vulgaris,* как ее до сих пор принимали, и на необходимость расчленения ее на два вида. Кобякова, проводившая эту работу (1930), пока из осторожности, считает их подвидами — s. sp. *africana* и s. sp. *asiatica* указанного вида, в составе которых в свою очередь нужно выделить по форме плода по несколько разновидностей.

Данных для установления первоначальных ареалов указанных видов еще недостаточно, но уже имеющиеся говорят, что первоначальные центры этих ареалов надо искать для первого в Африке, для второго в Индии, откуда они проникли — из Индии в Среднюю и Малую Азию, а из Африки в Ю. Америку.

Аналогичную картину необходимости расчленения существующего сборного понимания вида и наличия географически разграниченных ареалов отдельных систематических единиц, мы нахидим и у огурца *Cucumis sativus* L., до последнего времени не подвергавшегося еще исследованию с этой точки зрения.

Рис. 91. Посудная тыква — Lagenaria vulgaris. (Кобякова. 1930).

Габаев (1930), опубликовавший сейчас предварительные данные недавно начатого им изучения коллекции огурцов Института Растеньеводства, пришел к заключению о необходимости выделения двух групп форм, которые он обозначает пока, как *antasiaticus,* — распространенной в Юго-Западной Азии и *orasiaticus* — в восточной Азии. Эти группы разделяются не только географически, но и на основании ряда морфологических признаков и в свою очередь подразделяются на ряд более мелких разновидностей.

Центром происхождения ареала огурца Де-Кандолль принимал Индию, что быть может в процессе дальнейшего изучения и подтвердится, так как указанная уже имеющаяся, пока еще очень неполная, колекция свидетельствует о существовании большого разнообразия и наличия эндемичных форм именно в Индии, хотя существуют основания для предположения о возможности расширения этого ареала в сторону Индокитая и Южного Китая. Если принять за исходный ареал эту часть Южной Азии, то пути дальнейшего распространения огурца и образования его вторичного ареала предста-

вляются Габаеву по двум направлениям — через Персию и Афганистан в Малую Азию и на восток в Китай и Японию, как это намечено на приводимой карте. (Рис. 92).

2. Несовпадение ареала культурных видов с ареалом видов, считаемых за их диких родичей.

Доказательство наличия у видов культурных растений ареала распространения дает, с нашей точки зрения, и вскрытая в настоящее время история происхождения той их группы, представители которой не произрастают в диком состоянии и известны лишь в качестве растений культивируемых человеком. До последнего времени это загадочное отсутствие связи культурных видов с представителями дикой растительности, из которой они должны были выйти, можно было приписать, и обычно так это и делалось, тем изменениям, которые должен был претерпеть данный вид под влиянием культуры и селекции его человеком. Центр возникновения ареалов таких

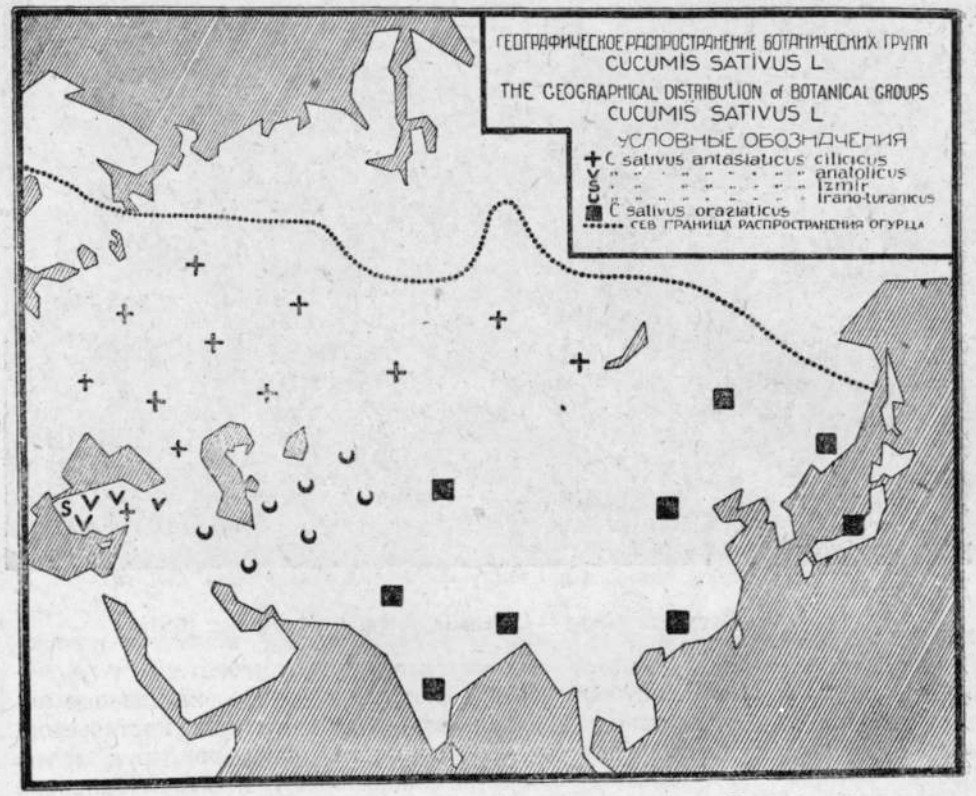


Рис. 92. Географическое распространение групп огурца.—Cucumis sativus. (Габаев 1930).

видов связывали обычно с ареалом близких «диких родичей» данного культурного вида. Отсюда, из этого центра под влиянием искусственного распространения человеком яко-бы создавался современный ареал этого вида, являвшийся уже всецело продуктом деятельности человека.

Между тем, исследования Вавилова и его сотрудников в последнее время обнаружили удивительный факт несовпадения ареала таких «родичей» с вновь устанавливаемыми ареалами и центрами происхождения этой группы культурных видов.

Ареалы таких родичей слишком широки, имеют совершенно иное построение, чем ареал культурного вида, почему и не получается его совпадения с центром происхождения последнего, или же при большей локализации таких ареалов они совершенно не совпадают с ареалами культурных видов. Помимо того, как это указал Вавилов (1926) эти «дикие родоначальники часто представляют лишь узкие группы форм, нередко генетически обособленные и не могущие объяснить происхождения многообразия культурных видов».

Ряд примеров, на которых мы выше уже отчасти останавливались, подтверждают существование такого несовпадения. Так, мы это уже констатировали в отношении пшеницы, ареал распространения диких видов которой, как *Tr. monococcum, Tr. dicoccoides, Tr. aegilopoides,* видов рода *Aegilops* оказались сосредоточенными в восточном Средиземье, тогда как центры ареалов культурных пшениц должны быть приурочены к Юго-Западной Азии и Северной Африке.

Ареал дикого ячменя — *Hordeum spontaneum* C. Koch охватывает Северную Африку, Малую Азию, Туркестан, Бухару, Персию, Северный Афганистан и Закавказье, между тем центрами ареалов культурных ячменей следует повидимому считать Юго-Восточную Азию и Абиссинию.

Дикий лен — *Linum augustifolium* Huds., имеющий своим ареалом распространения Средиземноморскую область и считавшийся родоначальником культурных льнов, объединяемых под названием — *Linum usitatissimum,* не может в настоящее время считаться таковым. Мы в настоящее время должны разбить культурные льны на две больших группы — мелкосемянную и крупносемянную, из которых только вторая приурочена к Средиземноморской области, тогда как первая связана с Юго-Западной Азией.

Таким образом, группу мелкосемянных культурных льнов выводить из близкого им родича — *Linum augustifolium* — нельзя. С другой стороны, совпадая в значительной степени по ареалу своего распространения с группой крупнозерных культурных льнов, *Linum augustifolium* отличается от последних как раз размерами семян, которые у него более чем в два раза мельче, чем у этой последней. Эти обстоятельства не оставляют сомнения в том, что этот дикий родич не может считать родоначальником культурных, или во всяком случае всех культурных, льнов.

То же самое имеет место и в отношении диких видов ржи — *Secale montanum* и *S. fragile,* ареалы которых не совпадают с установленными Вавиловым центрами происхождения культурной ржи — *Secale cereale.* Основным таким центром, концентрирующим главнейшее разнообразие ржи, должна считаться Юго-Западная Азия, хотя как раз здесь рожь имеет, как культурное растение, лишь второстепенное значение или вовсе не культивируется. Между тем, ареал горной ржи — Secale montanum, считавшейся раньше родоначальницей культурной ржи лежит, главным образом, в области Средиземного моря, хотя и доходит до Средней Азии. Это несомненно близкий генетически к *S. cereale* вид, но тем не менее, как это показали исследования Вавилова, выводить из него культурную рожь нет достаточно данных.

Аналогичная картина повторяется для чечевицы — *Lens esculenta.* В то время как, мы видели, главным центром арела последней, по исследованиям Барулиной, является Юго-Западная Азия, и именно область, лежащая между Гималаями и Гиндукушем, ареалы близких диких родичей — *Lens orientalis, L. lenticula* и *L. nigricans* сосредоточены, главным образом, в Средиземноморской области, за исключением одного лишь *L. orientalis,* заходящего далеко в Среднюю Азию.

Точно также и для конских бобов — *Vicia faba* за основной центр ареала Муратовой принимается Юго-Западная Азия, между тем как их «родичи», с которыми связывалось их происхождение, имеют значительно

отличающиеся ареалы: так очень близкий вид — *Vicia Pliniana* ограничен в своем распространении Алжиром, а *Vicia narbonensis.*, разновидностью которой некоторые авторы даже считают самую *V. faba,* в своем распространении сосредоточена, главным образом, в Средиземноморской области.

Эти факты, которые еще не исчерпываются приведенными примерами, не оставляют сомнения в необходимости отказаться от того объяснения происхождения культурных видов, которое мы выше изложили. Вместе с тем оторванность этой группы видов от дикой флоры и отсутствие у нее как бы корней среди последней, нам представляется, не заключает в себе ничего загадочного и неразрешимого.

Изучение культурных растений дает нам в настоящее время возможность изобразить ряд последовательных этапов одомашнения растений, превращения их из дикорастущих, используемых человеком или им культивируемых в культурные растения, в значительной степени утратившие свою связь с дикой флорой, составную часть которой они некогда составляли. Вместе с тем, это отнюдь не обозначает, что эти последние виды мы должны выводить из им близких «родичей» и нет ничего удивительного, что не эти последние явились их исходными формами. Последние должны были представлять собою те же культурные виды, конечно лишь менее приспособленные для потребностей человека, каковыми они являются сейчас, благодаря вековому отбору, но обитавшие в диком состоянии. И, действительно, для ряда растений, которые находятся быть может еще в более первоначальной стадии одомашнения, мы имеем сохранившимся произрастание культурного вида и в диком состоянии, разъясняющее нам последовательные этапы эволюции дикого вида в культурное растение. Таких дикорастущих представителей культурных видов, произрастающих не только в качестве сорняков среди посевов культурной растительности, но и самостоятельно существующих в диком состоянии, принято сейчас называть «сорно-полевыми» формами.

Такие дикорастущие формы отличаются от особей этого же вида, находящихся в культуре, большею частью в качественном отношении, т е. размером плодов, их вкусовыми свойствами, биологическими особенностями связанными с условиями жизни данного растения, утрачиваемыми в процессе культуры и т. д. Словом, мы имеем здесь по существу тот же вид, но произрастающий еще в диком состоянии и не измененный еще человеком применительно к своим нуждам, а приспособленный к своим собственным потребностям в борьбе за существование. Такие виды обычно подразделяют на две формы, из которых одну обозначают как *f. culta,* другую же, произрастающую в диком состоянии, как *f. agrestis* или *f. spontanea.*

Так, согласно исследованиям Пангало (1930) не дикие «родичи» — *Cucumis prophetarum* L., *C. dipsaceus* Ehrh., *C. trigonus* Roxb. и др. являются родоначальниками культурной дыни, а дикорастущая ее форма — *f. agrestis.* Аналогичная дикая форма *agrestis* повидимому имеется и у арбуза. Наличие ее устанавливает Вавилов под названием *f. spontanea* для конопли.

Культурные рисы, происходящие от различных видов, по исследованиям Р. Ю. Рожевица произрастают в диком состоянии, то же самое мы можем сказать и об овсах и о ряде других растений, как например, различные культурные зонтичные как кориандр, анис, фенхель, морковь и др. Таких примеров для различных культурных растений можно привести множество.

Группа культурных видов, не имеющая в настоящее время диких представителей, по аналогии с перечисленными растениями, должна была их иметь в прошлом. Последние, повидимому, или уничтожены человеком, благодаря чрезмерному сбору или разрушению тех растительных ассоциаций, в которые они входили, или же они и сейчас существуют в диком состоянии, но нами еще не найдены, быть может потому, что мы их ищем не там, где надо.

Очень интересный пример относительно малой измененности родового типа культурного растения с самого начала его возделывания, но при наличии сортовой изменчивости, дает согласно Фляксбергеру (1930) пшеница. Плоды ее, найденные в стоянках человека каменного века в своем типе являются уже сходными с плодами культивируемых сейчас пшениц. Это заставляет считать, что уже тогда на заре культурной жизни человека, т. е начиная с послеледникового периода, человек начал возделывать, хотя нам кажется, что и собирал, пшеницу. «Мне представляется, пишет Фляксбергер, наиболее простым предположение, что образование пшениц нужно относить к тому же периоду времени, как и образование *Aegilops, Agropyrum* и др. Вполне возможно, что род *Aegilops* и отдельные группы рода *Triticum* являются параллельными линиями полифилетического происхождения. Но пшеница получила свое образование около примитивного человека или обезьяно-человека, как сопутствующее ему растение, и в таком виде существовала весь ледниковый период. Такие дикие спутники человека существуют и в современное время. Этим может быть и объясняется отсутствие пшениц в диком виде. Из сопутствующего человеку состояния пшеница могла и не выйти, так как с одной стороны находила около него благоприятные для себя условия, а с другой стороны выходу повидимому мешали ей вообще природные условия центров формообразования. И в современное время в одичалом состоянии пшеница скоро погибает».

Эти соображения для излагаемой здесь точки зрения являются крайне важными, хотя мы и не можем принять возникновение пшеницы сразу как культурного, сорного растения около примитивного человека, человека-обезьяны, хотя бы потому, что условия обитания последнего ничего еще «культурного» в себе не носили и не давали никакой возможности для возникновения культурных растений. Гораздо легче допустить, что он использовал произраставшие в диком состоянии растения. [1])

3. Естественные препятствия распространения культурных видов.

Еще другого характера доказательством меньшей зависимости распространения культурных растений от воли человека, чем это в настоящее время принимается, является наличие естественных препятствий в распространении культурных видов, аналогично распространению и дикорастущих, где казалось бы перенос культивируемых растений мог бы быть всецело в его власти. Так, по сообщению Н. И. Вавилова горные системы, отделяющие Среднюю Азию от ее южных областей явились барьером, задержавшим распространение культурных видов, с юга на север.

«Гималаи, Памиры, Гиндукуш ... являются мощным барьером, стеной, отделяющей основные очаги формообразования культурных растений от Центральной Азии. Генезис ряда культурных растений Юго-Западной Азии географически определенно локализован у подножия юго-западных Гималаев, юго-восточного Гиндукуша к западу от Памиров. Через трудно проходимые горные барьеры в Центральную Азию отсюда профильтровывались лишь фрагменты сортовых богатств культурных растений». (Вавилов, 1931).

Этот интересный факт приобретает уже совершенно исключительный интерес при установлении полной аналогии в распространении не только дикой, но даже и сорной растительности. Попов (1931), на основании своего исследования Западного Китая, устанавливает бедность флоры Китайского Туркестана и ничтожное сравнительно влияние на нее соседней Средней Азии. Так, например, род *Cousinia,* имеющий в Средней Азии

[1]) Во время набора этой главы вышла книга В. Л. Комарова «Происхождение культурных растений» (1931), в которой автор объясняет происхождение большинства культурных растений гибридизацией (гл. VIII).

150 видов, здесь не представлен ни одним видом, точно также в Китайском Туркестане нет ни одного вида рода *Ferula*, представленного в Средней Азии, и в том числе даже в западных частях Тяньшаня, 80 видами. Эти факты не являются случайными, так как тоже самое наблюдается для ряда родов, как *Astragalus, Tulipa, Eremurus* и др.

«Чем же определяются, пишет Попов, выше отмеченные изумительные дефекты Кашгарской флоры. Для правильной постановки вопроса важна другая категория фактов, касающаяся той же дефективности флоры Кашгарии, но в другой области, в другой группе растений. При исследовании сорной, адвентивной флоры орошенных оазисов Кашгарии мы были поражены отсутствием целого ряда сорных растений, крайне обычных в Средней Азии, на тех же широтах и абсолютных высотах. Дело доходит местами просто до ботанических курьезов.' Так, для примера, не говоря уже об отсутствии в Кашгарии нашего злостного средне-азиатского сорняка— гумая *Andropogon pachycarpa*), здесь отсутствуют также *Lactuca scariola*, все сорные виды рода *Centaurea (C. depressa, C. iberica, C. balsamica), Cnicus benedictus, Sophora pachycarpa, Anchusa italica, Echium italicum*, виды рода *Cynoglossum (C. pictum, C. officinale)*, виды рода *Aegilops (Ae. triuncialis, Ae. cylindrica)*, и естественным порядком все сорняки-эфемеры — *Roemeria, Lathyrus cicera, Galium tricorne*, сорная рожь — *Secale cereale* и даже *Descurainia Sophia*.

Возьмем дальнейший пример: сорную флору столь своеобразного экологически местообитания, как рисовые поля. В Средней Азии, так же как и в Персии, Афганистане, в них находится богатейшая и своеобразнейшая флора с массой тропических травянистых форм из *Lythraceae (Ammania, Rotala, Lythrum), Onagraceae (Ludwigia), Cyperaceae (Cyperus*, в частности *C. iria, Heleocharis atropurpurea), Sphaenoclea, Dopatrium, Bergia* и т. д. То же мы предполагали увидеть и в обширных рисовых районах Кашгара, Ак-су и других оазисах Синь-цзяня. Но действительность не оправдала этих надежд. Никаких тропических форм, подобных тем, которые имеются в Средней Азии, не было найдено. Все перечисленные выше растения совершенно отстуствуют в Кашгарии, а семейство Lythraceae там вообще неизвестно. Сорную флору рисовых посевов Кашгарии составляют обычнейшие болотные растения, вроде *Heleocharis palustris, Soirpus maritimus, Sc. mucronatus, Panicum Crus Galli, Potamogeton fluitans, Zannichellia palustris, Myriophyllum spicatum* и т. п. Я предположил первоначально, что этот ботанический факт отсутствия тропических болотных форм в рисах Кашгарии обусловлен не залетом туда водяной птицы на ее путях из Индии на север, но это предположение оказалось неверным, ибо на Кизил-су в Кашгарии нередко добывают уток, кольцованных в Индии. Из сказанного следует заключить, что дефекты в сорной флоре Кашгарии — явление совершенно того же порядка, как и вышеотмеченные дефекты в ее дикой флоре, и что причина обоих дефектов одна и та же.[1])

Было бы не логичным объяснять эти дефекты исключительно неблагоприятными климатическими условиями Кашгарии, из которых наиболее очевидным является крайняя скудность осадков и влажности. Если это условие и могло бы играть некоторую роль в ограничении распространения ксерофильных растений пустыни и горных склонов, то оно совсем не объясняет дефектов в сорной флоре полей, обильно питаемых ирригационной водой, а тем более в сорной флоре рисовых посевов, где влага в избытке.

Все сказанное приводит нас к определенному заключению, подкрепляемому всей совокупностью ботанико-агрономических наблюдений подитоженных в статье академика Н. И. Вавилова, что основной причиной

[1]) Разрядка наша.

дефектов во флоре Кашгарии является ее орография, ее загороженность от Средней Азии и Индии мощными, почти величайшими в мире, горными хребтами, баррьерами, которые были почти не проходимы для большой части растительных форм. На западе таким баррьером является Памир и Алайский хребет, на юге — мощная мрачная цепь Кунь-луня и весь Тибет, на севере — непрерывный гребень Небесных гор, Тянь-шаня.»

Аналогичную точку зрения высказывает Зайцев (1928), говоря, что «линия по Гималаям, Гиндукушу и Соломоновым горам представляет северо-западную границу, за которую совершенно не перешли индо-китайские хлопчатники, вследствие, чего районы культуры последнего в Азии, лежащие к северу и западу от этой границы, заполнены хлопчатниками, которые мы должны принять безусловно за выходцев из Африки».

Мы можем считать ботаническое изучение культурных растений, находящимся еще только в своей начальной стадии. Тем не менее приведенные примеры, которыми впрочем еще не исчерпывается вся проделанная работа по исследованию культурных растений ,не придставляютс собою какие то исключения. Наоборот, чем дальше и глубже идут эт исследования, тем все больше и больше делается несомненным, что: 1. большинство видов культурных растений представляют из себя сложные сочетания, объединенные под одним названием лишь вследствие незнакомства с ними; 2. что эти сборные виды имеют полифилетическое происхождение и должны быть соответственно разбиты на более естественные систематические единицы; 3. что эти последние имеют очень часто вполне определенные, более или менее хорошо разграниченные ареалы, в которых мы можем различать их центр возникновения, первичный естественный ареал и вторичный ареал, роль человека в расширении границ которого, по сравнению с предыдущим, не может оставлять сомнений.

4. Реликты и эндемики у культурных растений.

Если, как мы сейчас выяснили, культурные виды не являются всецело продуктом творчества человека, а имеют и свое собственное бытие, то мы имеем все основания ожидать нахождение среди них и реликтов, как вымирающих представителей флоры, или наличия у таких реликтов и реликтовых ареалов, что как, мы говорили в гл. III, не всегда покрывает одно другое. Такие виды, как было указано, должны были в прежнее время иметь более широкое распространение и находиться в полном соответствии с условиями своего обитания, в настоящее время им большею частью не отвечающего. У представителей дикой флоры такие виды занимают изолированное положение, не имея близких родственных видов и не будучи связанными с другими видами переходными формами, вследствие происшедшего вымирания таковых.

Далее, культурные растения должны быть также представлены эндемичными видами и формами, имеющими вполне определенные эндемичные, т. е. строго очерченные естественными границами ареалы. И, действительно, обращаясь к данным изучения культурных видов, мы среди последних находим и реликтов, и эндемиков.

Реликты

Останавливаясь сначала на реликтах, необходмо отметить, что пока в исследованиях, посвященных систематике и географии культурных растений, мы не находим достаточной проработки вопроса о нахождении среди них реликтовых видов. Между тем этот вопрос, особенно в отношении культурных видов, является далеко не простым, так как здесь, помимо устано-

вления реликтового характера данного растения, необходимо еще показать является ли последнее действительно представителем реликтовой, исчезающей флоры или же оно представляет собою лишь так называемый «культурный реликт», т. е. культурное растение, являвшееся раньше объектом интенсивной культуры, которое затем было вытеснено другими культурными растениями и сохранилось лишь в немногих местностях, как остаток вымершей культуры, что тем не менее не указывает на реликтовый характер этого вида.

Так, например, посудная тыква или горлянка — *Lagenaria vulgaris,* считать которую реликтом у нас нет никакого основания, в то же время представляет собою реликтовую культуру, игравшую в прежнее время большую роль в жизни человека. Плоды этой тыквы служили не только в качестве пищи, но доставляли первобытному человеку первую домашнюю утварь, чем объясняется исключительное почитание этого растения народами, стоящими на низком уровне развития. С ознакомлением с другими пищевыми растениями, а главное — с заменой этой первобытной посуды глиняной и стеклянной, значение горлянки упало, культура ее сократилась, так что сейчас она, как мы указывали, возделывается лишь в немногих местностях Африки и Азии, являясь «культурным реликтом» (Кобякова, 1930).

Другим очень интересным примером трудности, которая имеет место при определении реликтового характера культурного вида и необходимости углубленного изучения в каждом отдельном случае, может служить—полба—*Triticum spelta.* Эта пшеница имеет все черты реликтового растения: она сохранилась в культуре лишь в виде отдельных островов в немногих странах Западной Европы, преимущественно в северо-западной оконечности Альп, в горных районах Швабии и Швейцарии, она отличается ограниченным разнообразием своих форм, центр ее происхождения установить пока не удалось и, наконец, отличается ломкостью своего колоса, при созревании распадающегося на части, как это имеет место у диких видов, все это говорит, казалось бы, за древнее происхождение этого вида, давшее основание ряду исследователей считать именно ее за исходную форму современной культурной пшеницы — *Triticum vulgare.*

Между тем недавно опубликованное исследование Флаксбергера о происхождении и географическом распространении этого вида говорит о совсем другом (Flaksberger, 1930). Оказалось, что в то время как центром происхождения пшеницы — *Triticum vulgare* и *Tr. compactum,* как это сейчас установлено, является Юго-Западная Азия, *Tr. spelta* в Азии вообще отсутствует. Точно так же археологические и лингвистические указания говорят об отсутствии полбы в древнее время в Африке, где ее и сейчас нет. В Австралию и С. Америку она ввезена лишь в недавнее время. Таким образом, ее надо считать растением исключительно европейского происхождения. Но и здесь, как показали произведенные изыскания, ни древние греки, ни древние римляне этого растения не знали, и имеются все данные предполагать, что ареал ее современной культуры в Альпах и является вместе с тем и местом ее происхождения.

Вместе с тем изучение характера распадения колоса *Tr. spelta* показало, что оно совершенно не соответствует наблюдаемому у диких видов и носит, по всей веротности, вторичный характер. Словом, все эти данные дают основание предположить, что *Tr. spelta* является растением относительно молодым, возникшим не ранее бронзового века, что ареал ее не является реликтовым и что, повидимому, она возникла из пшеницы — *Tr. vulgare,* а не наоборот, как это до сих пор считалось.

Тем не менее среди пшениц, как и среди других культурных видов имеются настоящие реликты. К числу таковых может быть, например, отнесена — полба-эммер *Triticum dicoccum* Schrank.

Этот вид, как это показала Столетова (1925), является одной из

древнейших пшениц, культивировавшихся человеком еще в доисторические времена. Во всяком случае в ископаемом состоянии она найдена в местообитаниях человека неолитического времени в Германии, Богемии, Венгрии и Дании. В древние времена культура эммера имела очень широкое распространение как обычного хлебного растения тогдашних народов, как в Евразии, так и в Африке. Но с тех пор эта культура подверглась очень сильному сокращению и в настоящее время может быть отнесена к числу вымирающих культур, сохранившихся лишь в виде небольших островов, среди вытеснивших их других культур. При этом интересным фактом является связанность остатков этой культуры с местообитаниями древних народов, сохранивших свои вековые традиции и привычки, как то племя маазе и амхаты в Абиссинии, курды-бахряты в долине Тигра и Ефрата, армяне в Персии, баски в Испании, горные народы на Кавказе, чуваши, татары, башкиры и вотяки по Волге и Каме.

Вместе с тем двузернянки найдены и в диком состоянии, в виде *Tr. dicoccoides* Schulz, отличающейся от культурных полб-эммер большой ломкостью колосового стержня, более плотным облеганием зерновок пленками, наличием длинных волосков на члениках стержня колоса. Дикая двухзернянка была найдена впервые в 1855 г. Котши в Сирии, но с тех пор количество ее местонахождений увеличилось. В 1906 г. она была найдена Аароносном в Сирии и Палестине, в новых местонахождениях, в 1908 г. в Аравии, в расщелинах скал, в бесплодных местах, подверженных сильному нагреву солнцем, в 1910 г. Штраус (Strauss) нашел ее в западной Персии. В 1925—26 г.г. Жуковский установил произрастание этого вида в М. Азии (Киликия), а в 1927 г. Флаксбергер обнаружил наличие его в сборах Гандель-Мацетти (Handel-Mazzetti) из Мессопотамии. Наконец, в 1929 г. Туманьян (1930) нашел дикую двузернянку в Армении.

Изучение эммера привело Столетову к заключению, что *Tr. dicoccum* в прежнее время отличался большим полиморфизмом и был представлен большим количеством форм, заселявших Евразию и Африку. С течением времени этот древний вид постепенно вымирал, так что в настоящее время от него остались лишь немногие формы, резко между собою отличающиеся как по многим морфологическим, так и физиологическим признакам. Изложенные данные не оставляют сомнения в наличии здесь реликтового вида в настоящем значении этого слова.

Аналогичную картину дают нам данные изучения другого древнего хлебного злака — однозернянки — *Tr. monococcum* L. Однозернянки представлены как культурными, так и дикорастущими формами. Ашерсон и Гребнер в своей Флоре Средней Европы впервые подразделили вид *Tr. monococcum* на две группы форм, из которых одну, обнимающую дикорастущие формы, они обозначили *Tr. monococcum aegilopoides* (Balansa) A. u. Gr., другую же включающую лишь культурные формы, — как *Tr. monococcum cereale* A. u. Gr. В составе первой группы Флаксбергер (1913) выделил несколько разновидностей. В настоящее время он же пришел к заключению о разделении однозернянок на три вида — *Tr. aegilopoides* Bal. и *Tr. Thaoudar* Reut., обнимающие дикорастущие однозернянки и *Tr. monococcum* L., в состав которого входят лишь культурные формы.

Однозернянка точно так же, как и двузернянка, представляет собою древнюю и вымирающую в настоящее время культуру; ископаемые остатки однозернянки найдены в свайных постройках Швейцарии. Культура ее сохранилась в ограниченном размере лишь в немногих странах, а именно в Испании, Франции, Германии (Вюртемберг, Тюрингия), в Швейцарии, Балканском пол., Крыму, Кавказе и Малой Азии.

Дикие однозернянки, являющиеся несомненно родоначальниками культурных форм, найдены в Курдистане, Малой Азии, на Кавказе, в Греции и в Крыму, т. е. очевидно, что ареалом диких однозернянок являлась восточ-

ная часть Средиземноморской области — от Балканского пол. и до северо-восточной Африки включительно (Фляксбергер, 1923).В настоящее время они не произрастают на всем протяжении очерченного ареала, так как мы имеем здесь дело с уже исчезающим, реликтовым видом.

К числу таких же реликтов, по всей вероятности, надо отнести и тарру — *Cuccumis flexuosus* Naud., единственную во своем роде дыню, о которой мы уже говорили. Это также древняя культура Востока, в настоящее время вымирающая и уцелевшая лишь в немногих горных районах, сохранивших еще древние культуры и отжившие формы хозяйства. Разорванный ареал этого вида свидетельствует о древности этого растения. Оно сохранилось еще в настоящее время лишь в Персии, Средней Азии, западной части Малой Азии, в Палестине и Марокко. Своеобразное морфологическое строение, разорванный ареал, незначительное разнообразие форм, низкие вкусовые свойства, заставляющие считать этот вид подвергнувшимся очень незначительному селекционному воздействию человека, — все это свидетельствует о том, что перед нами не только культурный реликт, но и древний реликтовый вид.

Повторяем, что вопрос о реликтах в имеющихся исследованиях культурных растений еще очень мало разработан, так что мы этими примерами ограничимся, считая, что для нашей цели — показать наличие среди культурных видов настоящих реликтов — их вполне достаточно.

Эндемики.

К сожалению, и вопрос об эндемиках также еще очень мало затронут в упомянутых исследованиях. Правда, почти все монографические работы, посвященные культурным растениям, выявляют наличие эндемичных форм и видов, но во всех этих работах мы не находим достаточного углубления в самое понятие — «эндемичный вид».

В гл. III мы подробно указывали на необходимость различать палеоэндемиков, представляющих собою древние виды, уже суживающие ареал своего обитания и часто уцелевшие лишь в немногих, или даже единичном, пунктах своего первоначального обитания, от неоэдемиков, находящихся еще в стадии расширения своего ареала. Такого рода анализ, далеко не легкий, является крайне важным для решения вопросов истории распространения культурных растений.

Из числа многочисленных эндемичных видов и форм, выявленных среди них в последнее время, укажем на следующие. Культурные пшеницы представлены эндемичными видами и рановидностями. Так, *Triticum sphaerococcum* Perciv. является эндемичным видом, ареал распространения которого ограничивается северной Индией; *Triticum persicum* Vav. — эндемичен для Передней Азии, будучи распространен в Персии и Закавказьи, включая прилегающие части Дагестана и М. Азии; настоящие пшеницы имеют эндемичные безлигульные формы — мягкие пшеницы *Tr. vulgare eligulatum* Vav. — в Памире и прилегающем к нему Бодахшане, карликовые пшеницы — *Tr. compactum eligulatum* Flaskb. — в Рошане, твердые пшеницы — *Tr. durum eligulatum* Flaksb. — исключительно на о. Кипре.

Опийный мак — *Papaver somniferum* L. образует в Семиречьи эндемичные расы — s. sp. *songaricum* Bas. и s. sp. *tianshanicum* Bas. (Базилевская, 1928).

Французская чечевица — *Vicia ervilia* W. имеет в Средиземноморской области целый аггрегат эндемичных форм — gres *mediterranea* Bar., характеризующихся целым комплексом морфологических признаков, отличающих их от обычных форм, распространенных в других областях земного шара. Обыкновенная чечевица — *Lens esculenta* — имеет ряд эндемичных мелкосемянных разновидностей, сосредоточенных преимущественно в Юго-Запад-

ной Азии. В Прииндийском районе юго-восточного Афганистана обнаружены эндемичные формы, совершенно не похожие на обычную чечевицу и наиболее близкие к дикорастущим формам (Барулина, 1930).

Культурные горохи, представлены эндемичными подвидами в Абиссинии и Аравии — *Pisum sativum* L. s. sp. *abyssinicum* (Braun pr. sp.) Govor., а в Афганистане — P. *sativum* L. s. sp. *asiaticum* Govor. (Говоров, 1928, 1930).

Бобы — *Vicia faba* L. — имеют ряд эндемичных форм, из которых упомянем f. *farachica* Mur. и f. *abyssinica* Mur., произрастающие исключительно в Афганистане и Абиссинии.

Значение наличия таких эндемичных форм для выяснения вопросов происхождения ареала видов, в состав которых они входят, вполне очевидно. Это было уже подчеркнуто Барулиной (1930), указавшей, что многообразие и количество форм в каком-либо из пунктов ареала изучаемого вида не всегда является решающим при выяснении центра происхождения этого ареала, так как это многообразие может иметь вторичное происхождение и характеризовать вторичный центр многообразия вида. Поэтому, в качестве критерия для определения первичный или вторичный характер носит изучаемый центр многообразия вида очень важное значение имеет учет эндемичных форм. Совершенно соглашаясь с этой точкой зрения, мы должны лишь указать, что этот учет будет действительно носить определяющий характер лишь при условии анализа самих эндемичных форм, так как только сосредоточие палеоэндемиков будет показателем наличия первичности центра и древности данного участка ареала вида.

5. Разрывы ареалов культурных растений.

Как мы выше видели, ареалы многих дикорастущих видов являются не сплошными, а разъединенными, при чем эти разрывы ареала по своим размерам или по своему характеру мы не можем приписать действию естественных факторов. При этом было также указано, что наличие таких разорванных ареалов, в особенности если они повторяются и для ряда других видов или целого комплекса последних, заставляет нас искать объяснения такого строения ареалов в геологической истории земли. Установление существования ареалов культурных растений, наличие у них эндемиков и реликтов вызывает вопрос и о характере этих ареалов, о наличии таких разъединений последних, которые совпали бы с аналогичными разъединениями ареалов дикорастущих видов и тем самым свидетельствовали бы о невозможности объяснения этих разъединеий случайным переносом растений человеком.

Мы можем привести ряд примеров разъединенности ареалов у культурных видов. Так, разорванный ареал имеет уже не раз упоминавшаяся дыня — тарра *Cucumis flexuosus*, ареал культуры которой состоит из нескольких разобщенных районов, расположенных в Средней Азии, Малой Азии, Палестине и Сев. Африке (см. рис. 85).

Культурный картофель в Южной Америке, согласно сообщению С. В. Юзепчука, распространен в южной части Чили и затем, после перерыва в северном Чили, где его нет, появляется опять в Боливии и Перу. Введение картофеля в культуру должно было произойти независимо в этих двух разобщенных районах и путем возделывания, хотя и отличающихся, но вместе с тем очень близких, имеющих общую родоначальную форму, видов.

Лен-прыгунец — *Linum crepitans* Elladi (pr. s. sp.), представляющий собою также древнее, уже вымирающее культурное растение, распространен на Пиринейском пол., в южной Германии, Австрии и Украине, а затем после большого перерыва в Дальневосточной области (Эллади 1929). Мы имеем здесь аналогию в евразиатскими разъединениями диких видов. (См. рис. 93).

Наличие действительного существования разрыва ареалов у культурных видов очень наглядно иллюстрируют исследования ряда последних, показавших близость своих форм в Афганистане и Северной Индии, с одной стороны и в Абиссинии, с другой. Так формы чечевицы — *Lens esculenta* по исследованиям Барулиной (1930), из Абиссинии — grex *aethiopicae* очень приближаются к двум другим географическим группам, таким же оригинальным, как и абиссинская; это афганская чечевица — grex *subspontanea,* распространенная в прииндийском районе Афганистана — Чехосарай, Джелалабад, и индийская чечевица — grex *pilosae,* распространенная в Индии. Все эти чечевицы, объединяются монографом в один подвид s. sp. *microsperma* и характеризуются карликовстью своего роста, скороспелостью, мелкими размерами своих цветов и листьев, а также окраской цветов, короткими зубцами чашечки и окраской семян. Черносемянные формы найдены в Абиссинии и Кашмире. Но эти три группы форм имеют и свои, хотя и мелкие, характерные особенности, как несколько отличающаяся форма плодов, различная степень опущенности — признаки скорее количественного, чем качественного значения, свидетельствующие о своем вторичном характере и о еще только начинающемся обособлении каждой из этих групп чечевицы.

Рис. 93. Районы культуры льна-прыгунца Linum erepitans. (Эллади. 1929)

Повторение этой же картины мы имеем и для *Vicia faba.* Согласно исследованиям Муратовой (1931) афганская форма — f. *farachica* и абиссинская — f. *abyssinica* обнаружили поразительное сходство несмотря на громадные расстояния, разделяющие их местообитания. Первая из этих форм найдена только в юго-западном Афганистане, в Фарахе, вторая же широко распространена в Абиссинии, и в горной Аравии (Иемен). Их сходство выражается в величине, форме и окраске семян, величине, форме и окраске створок бобов. Но вместе с тем точно также как это мы сейчас видели для чечевицы, эти формы имеют и свои индивидуальные черты, также как и там носящие второстепенный характер, но достаточно все же разграничивающие одну форму от другой. Как и у чечевицы эти признаки, не нарушая общих основных черт, присущих обеим формам, говорят об образовании этих индивидуальных черт в качестве результата их изоляции друг от друга.

Аналогичный разрыв ареала имеется и у кориандра, который согласно словесному сообщению Н. И. Замотаева, работающего сейчас с ним, представлен в Индии и Абиссинии формами, более нигде не встречающимися. Эти формы характеризуются удлиненной формой плодов, низкорослостью, скороспелостью и др. признаками. Формы кориандра, свойственные Афганистану, представляют собою как бы связующее звено между Средиземноморскими и Абиссино-индийскими формами.

Повторение этих же взаимоотношений мы имеем и в отношении гороха. Согласно исследованиям Говорова (1931) разнообразие гороха в Абиссинии выражается в наличии целого комплекса разновидностей, из которого, на основе произведенного изучения, выделено 15 разновидностей. Все это разнообразие форм оказалось сконцентрированным в высоко-горном районе Адис-Абеба, что дает основание автору задать вопрос — не является ли эта смесь форм остатком первичного разнообразия, когда для возделывания первобытным земледельцем были взяты из природы, не отдельные виды или разновидности, а смеси видов и родов. При чем есть основания считать, что более древними культурами являются нут и бобы, горох же появился сначала в качестве сорняка, а затем в дальнейшем был выделен уже в качестве самостоятельной, вторичной культуры.

В числе горохов Абиссинии имеются своеобразные эндемичные формы, встречающиеся также в Аравии, в Иемене, которые А. Браун (Braun) выделил в особый вид *Pisum abyssinicum* A. Braun, а Говоров относит вкачестве подвида s. sp. *abyssinicum* к *Pisum sativum L.* Этот вид характеризуется рядом своеобразных признаков, из которых главнейшими являются: зубчатость листочков, резко выраженный антоциановый пигмент на листьях и стеблях, особенно в стадии всходов, сравнительная низкорослость и кустистость стебля, отсутствие обычного у горохов антоцианового пятна у основания прилистников, черный рубчик семени. Эти же признаки, в различной степени выраженности, появляются опять у форм гороха Индии и даже Джелалабадской провинции Афганистана. При чем, как и в предыдущих случаях, эти последние формы имеют и свои, присущие им, признаки, вследствие чего Говоров объединяет их в s. sp. *asiaticum* proles *indicum.*

Взгляд авторов на происхождение этой поразительной связи, установленной для форм ряда культурных растений Абиссинии и Индии с прилегающими частями Афганистана, различен. В то время как одни не сходят с точки зрения распространения культурных растений лишь деятельностью человека и ищут путей общения народов этих стран для объяснения этого исключительного по своему интересу факта (Говоров), другие стараются глубже проникнуть в исторические процессы растительного царства. «Это сходство пишет Барулина, можно было бы объяснить, преполагая наличие контакта в очень отдаленную геологическую эпоху между горной Восточной Африкой и Азией. Обнаруженное сходство, при том у целого ряда культур, говорит за единообразие условий, когда то существовавшее в Северо-Восточной Африке и Юго-Западной Азии, с изменением же климатических и экологических условий, при расхождении материков и культурная растительность каждого из них приобрела присущие им особенности».

Для установления какая из этих точек зрения является более правильной — обратимся к флоре и фауне этих стран и посмотрим не найдем ли мы у диких их обитателей связующих общих признаков строения их ареалов.

На наличие разъединения ареалов видов флоры Африки и Евразии мы уже указывали (см. гл. III). Остановимся сейчас более подробно на разъединении ареалов видов Восточной Африки и Юго-Восточной Азии. Наличие такого разъединения совершенно очевидно из составленного Гагеном (Hagen, 1914) нижеприводимого списка видов общих или викарных для Африки, преимущественно восточной ее части и Юго-Западной Азии, а также и произрастающих в Аравии, образуя как бы связующее звено между этими двумя разрозненными частями флор. (См. стр. 246—247).

К этому можно было бы еще добавить ряд чисто лесных видов, приводимых Швейнфуртом (Schweinfurt 1868, стр. 163), произрастющих в Передней Индии, в особенности в долине Ганга, а затем появляющихся в Африке, где они распространены вплоть до западных ее берегов.

Наконец, Христ (Christ 1910) указывает ряд папортников, имеющих аналогичное распространение, так, например, *Dryopteris crenata* распространенный в Абиссинии, произрастает также начиная от Аравии (Иемен) далее на восток в Индии, Малакке, Китае до Филиппинских островов, *Ceterach Dalhousiae* растет в Абиссинии и северной Индии; *Cheilanthes coriacea,* произрастающий в Эритрее, найден также в Иемене; растущий в Эритрее *Onychium melanolepis* доходит до Синая и Персидского залива; *Actiniopteris radiata* распространена лишь в Африке — Абиссиния, Капская Земля, и Зап. Индии.

В вышеприведенном списке, помимо связующих местонахождений в Аравии, нужно обратить внимание на нахождение ряда видов также и на острове Сокотра. То же самое наблюдается и в отношении папоротников.

Название рода и семейства	Распространение в Африке	Распространение в Аравии	Распространение в остальной Азии
Sauromatum (Araceae)	S. abyssinicum Эритрея, Абиссиния, б. германск. вост. Африка, земля Ниасса, Анчала.		2 вида в Гималаях, из которых 1 также в Пенджабе, верховьях Ганга и Конкане. 1 вид на Яве и 1 на Суматре.
Arisaema (Araceae)	2 вида в Абиссинии, 1 в лесах на оз. Киву, 1 на Рувенцори.		Около 60 видов в Передней и Центральной Индии, Малайск. архипел., Вост.-Азиатск. обл. и в Северн. Америке. Много видов в Гималаях.
Diceratella (Cruciferae)	3 вида в Горной-Галла, 1 вид на о. Сокотра.		2 вида в Южной Персии.
Ochradenus (Resedaceae)	O. somalensis Земля Сомали.	O. Aucheri Маскат	1 вид в Южн. Персии. 1 между Иерихоном и Тегераном.
Priatropis (Leguminosae)	P. socotrana Сокотра.		P. cytisoides Вост. Гималаи.
Trachydium (Umbelliferae)	T. abyssinicum От Абиссинии до Килиманджаро в высокогорных поясах.		3 вида в горах Персии. 1 вид в Афганистане и Туркестане, около 7 видов в Гималаях и Тибете.
Primula sect. Floribundae. (Primulaceae)	P. simensis Абиссиния, не ниже 2.000 м.	P. verticillata Иемен, на влажных местах.	P. floribunda Афганистан и Зап. Гималаи до Кумауна.
	P. Boveana г. Синай (этот вид очень близок Абиссинскому и присоединялся даже к нему в качестве разновидности).	P. Aucheri Маскат (влажные скалы)	P. Lacei Белуджистан на высоте 1.300—1.500 м.
Ceratostigma (Plumbaginaceae)	C. abyssinica и C. patula Абиссиния.		C. Griffithii Гималаи. C. plumbaginoides Сев. Китай.
Vogelia (Plumbaginaceae)	V. africana Ю. Африка. V. pendula Сокотра.	V. indica Маскат	V. indica Передняя Индия.
Sericostoma (Borraginaceae)	S. albidum, S. verrucosum Земля Сомали.	S. strigosa Ю.-З. Аравия	S. Kotschyi Персия. S. pauciflorum С.-З. Индия.
Meriandra (Labiatae)	M. dianthera Абиссиния, Эритрея.		M. strobilifera Зап. Гималаи.
Otostegia (Labiatae)	8 видов в горах тропич. С. В. Африки (Нубия, Эритрея, Абиссиния, Горная Галла, Земля Сомали).	Из них 2 вида в Аравии, 1 вид в Ю.-З. Аравии (и Египте)	Около 6 видов в Иране, Туркестане и Пенджабе.
Elsholtzia (Labiatae)	По 1 виду в Абиссинии, Мозамбике и Родезии.		Около 20 видов в Вост. Азиатской раст. обл., в особенности в Гималаях.
Schweinfurthia (Scrophulariaceae)	S. pteroneura Нубия, Эритрея, Абиссиния, Земля Сомали.	S. pteroneura Аравия	S. papilionacea Белуджистан, Синд.
		S. latifolia Гадрамаут	S. sphaerocarpa Белуджистан, Афганистан, синд.
	S. aptera Земля Сомали, Сокотра.	S. aptera Ю. Аравия	S. aptera Бомбей, Коморы.
Berberis (Berberidaceae)	B. aristata Горн. Абиссиния.	Многие из этих видов найдены в Иемене и в горах Омана	B. aristata Гималаи.
Crassula (Crassulaceae)	C. pentandra Горн. Абиссиния.		C. pentandra Гималаи.
Debregeasia (Urticaceae)	D. bicolor Горн. Абиссиния.		D. bicolor Гималаи.
Gipardinia (Urticaceae)	G. condensata Горн. Абиссиния.		G. condensata Гималаи.
Geranium (Geraniaceae)	G. mascatense Горн. Абиссиния.		G. mascatense Гималаи.
Hypoestes (Acanthaceae)	H. triflora Горн. Абиссиния.		H. triflora Гималаи.
Ajuga (Labiatae)	A. bracteosa Горн. Абиссиния.		A. bracteosa Гималаи.
Coleus (Labiatae)	C. barbatus Горн. Абиссиния.		C. barbatus Гималаи.

В числе 16 видов, свойственных этому острову, мы найдем два южно-африканских вида *Pellaea involuta* и *Ceterach cordatum,* а также *Actiniopteris radula* и *Onychium melanolepis.*

Эти ботанические данные, число которых может быть еще значительно увеличено, подтверждаются и аналогичными зоологическими фактами. Фауна, в особенности Западной, а отчасти и Восточной Африки, в частности Абиссинии, имеет многочисленный ряд общих или родственно близких видов с видами фауны Индии и Центральной Азии. Это имеет место, как в отношении млекопитающих, так и птиц, рептилий, амфибий, пресноводных рыб, а также насекомых, пресноводных ракообразных и моллюсков.

Связь между фаунами Африки и Азии подтверждается также и данными палеонтологии. Так, ряду обитающих сейчас в Африке животных соответствуют родоначальные ископаемые формы в отложениях плиоцена Индии и Восточно-Средиземноморской области. И, наоборот, в отложениях конца третичного периода Северной Африки мы находим в ископаемом состоянии остатки животных, свойственных Индии (Подробнее о зоологических данных см. Arldt. I. 1919).

Возвращаясь теперь к растениям общим флорам Азии и Восточной Африки, остановимся на вопросе о возрасте этих растений, что должно дать нам дальнейшие указания на причины разрыва их ареала. Ответ на этот вопрос мы найдем в капитальном исследовании высокогорной флоры Восточной Африки, выполненном Энглером (1892). Эти изыскания привели его к заключению, что представители вечнозеленых, лесных, а также кустарниковых и степных видов горной Абиссинии имеют несомненную связь с флорой Передней Индии, Гималаев и, хотя в меньшей степени, Средиземноморской области. а также и Аравии, причем в этих странах имеются или тождественные или им родственно близкие виды. Эта связь флоры Восточной Африки с флорой Юго-Восточной Азии сказывается, хотя и в ослабленном состоянии, и южнее Абиссинии в представителях растительности Килиманджаро и гор Камеруна.

В числе видов, связывающих флору Африки и Передней Индии, имеется ряд таких, распространение которых по строению их семян ни в коем случае не может быть приписано ветру или другим естественным факторам, вследствие чего несомненно, что в этих элементах флоры Восточной Африки мы имеем древних представителей растительности общей с Индией, развившейся из общих родоначальников иммигрировавших из одной страны в другую по существовавшим материковым соединениям, на которых мы дальше остановимся.

То же самое касается и видов общих или родственных видам Гималаев, хотя число последних и значительно меньше, чем предыдущих. И здесь, также как в предыдущем случае, нельзя допустить простого переноса, а надо принять или одновременное развитие из общих родоначальных форм, или же миграцию видов. И то, и другое должно быть отнесено к отдаленным эпохам начала третичного периода.

Для выяснения разрыва ареалов, указанных видов, очень важным является установление взаимоотношений флоры Восточной Африки, в частности Абиссинии с флорой Аравии. Мы видели, что для ряда этих видов разрыв их ареалов имеет промежуточное звено в виде тождественных или родственных видов в Аравии. Связь флоры последней, в особенности ее юго-западной горной части с флорой горной Абиссинии, указанное Швейнфуртом еще в 1868 г., не вызывает никаких сомнений.

Для понимания этих взаимоотношений мы имеем ряд данных явно свидетельствующих об имевшем место продвижении флоры Южной Азии через Аравию в Африку и о давности этих миграционных процессов, ясных из изменений, которые претерпели виды, проникшие в Африку в течение протекшего с тех пор периода времени. Несколько примеров в достаточной степени

пояснят это утверждение. Так, *Debregeasia bicolor,* свойственная Аравии, и *Ajuga bracteosa,* растущая на горных лугах Абиссинии и Аравии, не имеют родственных связей во флоре Южной Африки, а наоборот еще и сейчас растут в горах Афганистана и западных Гималаев. *Arisaema enneaphyllum* родственна видам этого рода из Гималаев и Передней Индии; исключительное развитие этого рода в тропической и Восточной Азии и отсутствие его в тропической Африке,делает возможным лишь одно допущение — это проникновение этого рода из Гималаев в Аравию и затем Абиссинию. При этом, не тождественность видов этого рода в Абиссинии и Аравии с видами Гималаев и Передней Индии говорит о давности их разообщения и заставляет отнести самый момент распространения этого рода из Азии на юг к началу третичного периода.

Интересные взаимоотношения дает, уже нами упоминавшаяся *Primula verticillata* и родственные ей виды. Она представлена тремя разновидностями, из которых одна растет в Абиссинии, другая в Аравии и третья на Синае. Родственный ей вид *P. Aucheri* растет в горах Маскара (Аравия), и другой — *P. floribunda* в Афганистане и западных Гималаях. Таким образом, мы имеем последовательную цепь существующих и сейчас этапов, связующих абиссинские местонахождения с гималайскими. Вся эта группа форм вместе с тем имеет родственные связи с формами, объединяемыми в секцию *Petiolares,* имеющими распространение в восточных Гималаях. Но так как центром развития рода *Primula* надо принять Центральную Азию, где стираются границы между ним и родом *Androsace,* то происхождение абиссино-аравийских форм, Энглер считает несомненно исходящим из Гималаев. Все примеры этих связей по своему характеру вместе с тем не оставляют сомнений в их большей давности.

Что касается до связи флоры Африки с флорой Средиземноморской области, то в отношении Северной Африки она настолько значительна, что последняя считается частью этой области. Но и в Восточной Африке мы имеем многочисленные указания на существование связей между ее флорой и флорой Средиземья, преимущественно восточной его части, которые точно также как и в отношении Азии, носят древний характер и должны быть отнесены к третичному периоду.

Каким же образом могла осуществляться эта связь между странами, разобщенными сейчас водами Средиземного и Красного морей, и безжизненными пустынями Аравии. Для ответа на этот вопрос посмотрим, что дают в этом отношении данные геологии. Согласно последним Аравийский мост между Евразией и Африкой является относительно молодого происхождения. До начала третичного периода воды Индийского океана соединялись с водами Средиземного моря, но сначала последнего, повидимому не позднее эоцена устанавливается связь между этими материками, продолжавшаяся до самого конца третичного периода или даже до начала четвертичного периода, так как только к этому времени должен быть отнесен грабен, обусловивший образование Красного моря. До этого же, а по существу частично и до настоящего времени, так как Суэцкий канал искусственно отделил Аравию от Африки, последняя находилась в теснейшей связи с Евразией. Больше того, это соединение согласно Зюссу и Неймайеру должно быть значительно шире, чем протяжение современной Аравии. Глубины Левантинского моря превышающие 2.000 м, начинаются лишь к западу от о. Кипра, вследствие чего последний должен был составлять единое целое с Сирией. Об этом свидетельствуют и биогеографические данные — так например, из 36 видов рептилий свойственных Кипру, 32 вида живут и в Сирии и отлько 15 в Греции, так что Кипр должен был получить с востока не менее 21 вида. Такие же данные дают и моллюски.

С другой стороны, к востоку в пределы Аравии должен был входить и о. Сокотра, о чем свидетельствуют многочисленные биогеографические дан-

ные. По Швейнфурту (Schweinfurt, 1884) о. Сокотра, часть которого согласно геологическим данным с очень давних времен является сушей, в отношении своей флоры ближе всего стоит к прибрежной зоне экваториальной Восточной Африки и к южному побережью Аравии: помимо того, более отдаленные указания имеются на родственные взаимоотношения с одной стороны на юг до Капской Земли, с другой — до восточной части Передней Индии. Ближайшая связь во флорах имеется с противолежащими о. Сокотре берегами Сомали. К моменту опубликования работы Швейнфурта флора Сомали была еще очень плохо изучена, но уже тогда можно было установить ее значительное сходство с флорой о. Сокотра, а также широкое распространение этих общих элементов вдоль побережья Красного моря и залива Адена.

Аналогичную картину рисует и Бальфур (Balfour, 1883). Согласно его данным Сокотра представляет собою континентальный остров, а флора его носит следы своего глубокого возраста. Родственные взаимоотношения ее к флоре тропической Азии и Африки совершенно ясны. В африканских элементах преобладают высокогорные типы Абиссинии, а также Западной и Южной Африки и Мадагаскара . Автор приходит к выводу, что о. Сокотра еще в дотретичное время, точно также как и Мадагаскар составляли с африканским материком единое целое. Последний в то же время находился в соединении с Аравией. Только такое допущение может объяснить одновременное нахождение во флоре о. Сокотра африканских и индийских элементов.

Что касается до климатических условий, то и они были несомненно более благоприятны, чем в настоящее время, отличаясь в третичном периоде и начале четвертичного, во время, так называемого, плювиального времени, значительно большим количеством осадков, чем это имеет место сейчас.

Нам остается еще остановиться на тех путях, по которым растительность восточной части Средиземноморской области с одной стороны и Гималаев и Передней Индии с другой, с установлением связи между Евразией и Африкой, вошли в контакт с флорой Абиссинии. Это будет, во-первых, связь через горы западного побережья Аравии и Синай, соединявшие Средиземноморские страны Европы с Абиссинией, Эритреей, а на севере в плиоцене и с Египтом; во вторых — Сомали в Африке через южную и юго-восточную Аравию, включая и о. Сокотру, юго-восточную Персию, Белуджистан и Афганистан с северо-восточной Индией.

Мы остановились так детально на этом вопросе, чтобы показать что взаимоотношения флоры Абиссинии с одной стороны, и Афганистана и Передней Индии с другой, не могут носить случайного характера, а обусловливаются всей совокупностью истории их флор. Это же обстоятельство не оставляет никакого сомнения, что указанная выше связь, констатированная для ряда видов культурных растений этих же областей, в такой же мере не может быть случайной и не может не находиться в координации с тем, что с такой подробностью констатировано для дикой флоры и фауны тех же областей.

Из сопоставления этих данных может быть сделан лишь единственный вывод — о древности этих взаимоотношений культурных видов, которые должны быть отнесены к третичному или к началу четвертичного периода. Об этом говорят те признаки вторичного характера, на которые мы указывали, отличающие афганские и передне-азиатские формы от абиссинских и свидетельствующие о длительности разобщения их одних от других.

Но если эти формы сложились в такие отдаленные времена, т. е. до появления человека вообще и задолго до начала его оседлой жизни, то совершенно очевидно, что человек не причастен к созданию этих форм и переносу их из Азии в Африку или наоборот. А это заключение дает нам уже чрезвычайно важное доказательство того, что многие виды, введенные впоследствии

в культуру, сложились задолго до появления человека и что корни происхождения культурных растений мы должны искать в недрах третичной флоры. Этим объясняется то несовпадение ареалов и центров возникновения культурных видов с близкими им дикорастущими видами, о которых мы говорили. Признание последних дикими родоначальниками соответствующих культурных видов было ошибкой, приведшей Де Кандолля в отношении многих растений в тупик, выход из которого был найден лишь благодаря исследованиям проведенным на основе дифференциально-ботанического метода Вавилова.

Культурные растения оказались во многих случаях, как например в отношении пшеницы, почти не измененными в своем типе с начала их культуры. Это обстоятельство заставляет нас считать, что таковыми, какими мы их находим в культуре в изолированных горных странах, в руках отсталых народов, сохранивших формы первобытного сельского хозяйства, таковыми или почти таковыми они существовали, а во многих случаях и существуют в диком состоянии. Неизвестность таковых для части культурных растений еще ничего не обозначает, она может, как мы уже выше указывали, говорить лишь о том, что они или еще не найдены, или же что они уничтожены человеком, благодаря сбору еще в период предшествующий земледелию, или же позднее хищническим уничтожением дикой растительности. За исключением, конечно, тех случаев когда они возникли под влиянием бессознательного отбора. Как например *plantae linicolae,* о которых мы говорили в предыдущей главе.

К близкому выводу подходит, как нам кажется и Вавилов, когда он пишет (1929) в своем описании экспедиции в Афганистан: «понять генезис ряда культурных растений . . . можно только при самом детальном одновременном изучении Абиссинии и северо-западной Индии, включая юго-восточный Афганистан. Обособление отдельных генетических групп пшениц, ячменя, и других культурных растений, очевидно, можно понять, только учитывая роль геологических факторов, расхождение материков . . ., роль географической изоляции и т. д.», а также «путем восстановления в прошлом пространственных связей между горной Восточной Африкой и Юго-Западной Азией. Возникновение элементов земледельческих культур отходит таким образом от обычных периодов истории и даже археологии в глубь времен».

Итак, резюмируя все вышеизложенное, нам представляется совершенно доказанным существование географичности в распределении многих культурных растений, выявляющейся с особой очевидностью в странах, расположенных в горных местностях, с первобытными формами хозяйства, с отсталым населением, в течение веков занимающим все те же местообитания и отрезанным от сношений с другими народами, благодаря условиям своей жизни. Следующие моменты обусловливают, с нашей точки зрения, эту географичность.

1. Разновременность вхождения в культуру в различных странах близких видов или форм, относившихся, вследствие недостаточного знакомства с ними, к одному и тому же виду (например, полифиллетичность культуры пшеницы, овса и др.).

2. Введение в культуру дикорастущих растений, первоначально использовавшихся путем сбора. Причем в одних случаях дикорастущие представители этих растений сохранились и до настоящего времени, в других же относительно немногочисленных случаях, касающихся растений с очень давних времен используемых человеком, эти виды в диком состоянии отсутствуют. Последее может быть объяснено тем, что они еще не найдены или же что они окончательно уничтожены, благодаря сбору в период предшествующей культуре.

3. В указанных случаях ареал культуры данного растения находится примерно в пределах бывшего ареала дикорастущего вида, явившегося в даль-

нейшем объектом культуры. Этим и обусловливается существование ареалов культурных растений, отражающих, следовательно, черты распространения их предков, росших в диком состоянии.

4. Вследствие этого строение таких ареалов культурных растений может быть понято лишь на основе тех же причин, которые обусловили строение ареалов и дикорастущих видов, и благодаря этому могут служить объектом изучения для исторической географии растений.

5. Эту географичность культурных растений уже значительно труднее, а иногда и невозможно установить для видов, культура которых получила широкое распространение и которые деятельностью человека были выведены за пределы их первоначального ареала, хотя и здесь локализация разнообразия форм даст указание на исходные центры этих ареалов.

Этим, само собой разумеется, мы не хотим сказать, что указанный путь вхождения растения в культуру является единственным. Конечно, имел место и бессознательный и сознательный отбор уклоненных, мутационных и гибридных форм, но нам представляется, что наибольшая часть культурных растений обязана своим существованием непосредственному введению в культуру дикорастущих видов, видоизмененных впоследствии селекционной деятельностью человека.

ЛИТЕРАТУРА.

Arldt, Th. Handbuch der Palaeogeographie. I. 1919.

Balfour, B. The island of Socotra and its recent revelations. Proceed. of the Royal Institut of Great Britain. 1883.

Christ, H. Die Geographie der Farne. 1910.

De Candolle, A. Geographie botanique raisonée. I. Séction IV. Délimitation des espèces cultivées. soit en plaine, soit sur les montagnes. 1855.

De Candolle, A. Origine des plantes cultivées. 1883.

Engler, A. Ueber die Hochgebirgsflora des tropischen Afrika. Abh. d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. 1892.

Engler, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenwelt. I—II 1879—1882

Flaksberger, K. Ursprungszentrum und geographische Verbreitung des Spelzes (Triticum spelta L.). Angew. Botanik. XII. H. 2. 1930.

Hagen, H. Geographische Studien über die floristischen Beziehungen des mediterranen und orientalischen Gebietes zu Afrika, Asien und Amerika. Mitteil. d. Geograph. Gesellsehaft in München. IX. H. I. 1914.

Hahn, E. Kulturpflanzen und Haustiere, in einigen ihrer gemeinsamen Eigenschaften Forschungen u. Fortschritte. No. 13.

Merril, E. The improbability of pre-Columbian Eurasian — American contacts in the Light of the Origin and Distribution of cultivated plants. Journ. of the New-York Botan. Garden. XXXI. № 369. 1930.

Merill, E. The origin of civilization in relation to the origin of cultivated plants. Journal of the New-York Botanical Garden. XXXI, No 366. 1930.

Meyen, F. I. Grundriss der Pflanzengeographie mit ausführlicher Untersuchungen über das Vaterland, den Anbau und den Nutzen der vorzüglichsten Culturpflanzen. 1836.

Ratzel, F. Anthropogeographie. 2 Aufl. I. 1899.

Schweinfurth, G. Allgemeine Betrachtungen über die Flora von Socotra. Engler's Jahrb. V. 1884.

Schweinfurth, G. Pflanzengeographische Skizze des gesammten Nil-Gebietes und der Uferländer des Rothen Meeres. Peterm. Mitteil. 1868.

Thunberg, C. et Robsahm, O. Dissertatio geographiam plantarum cultarum adumbrans. 1813.

Wagner, M. Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Orgauismen. 1868.

Vavilov, N. I. Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen. Verh. d. V. Intern. Kongr. für Vererbungswiss. 1928.

Базилевская, Н. Семиреченские расы опийного мака и вопрос о происхождении его культуры. Тр. по Прикл. Бот. XIX, в. 2. 1928.

Барулина, Е. Чечевица Афганистана. Тр. по Прикл. Ботанике. XIX, в. 2. 1922.

Барулина, Е. И. Чечевица СССР и других стран. Прил. 40 к Тр. по Прикл. Ботанике. 1930.

Вавилов, Н. Возделываемые растения Хивинского оазиса. Тр. по Прикл. Ботан. XX. 1929.

Вавилов, Н. И. Географические закономерности в распределении культурных растений. Тр. по Прикл. Ботан. XVII № 3. 1927.

Вавилов, Н. И. Географическая локализация генов пшениц на земном шаре. Докл. Акад. Наук. 1929.

Вавилов, Н. И. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании. Природа, № 5. 1929.

Вавилов, Н. И. Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений. Тр. по прикл. ботан. XXV , в. 3. 1931.

Вавилов, Н. И. Центры происхождения культурных растений. Тр. по Прикл. Бот. XVI. в. 2. 1926.

Вавилов, Н. И. Пшеницы Абиссинии. Ленинград. 1931.

Вавилов, Н. И. Мексика и центральная Америка, как основной центр происхождения культурных растений Нового Света. Тр. по прикл. бат. XXVI. 1931.

Вульф, Е. В. Земледельческий Афганистан и проблема происхождения культурных растений. „Природа“ № 3. 1929.

Габаев, С. Огурцы Азии. Труды по Прикладн. Ботанике. XXIII. № 3. 1930.

Говоров, Л. Горох Абиссинии (К проблеме происхождения культурного гороха). Тр. по Прикл. Ботан. XXIV. в. 2. 1931

Говоров, Л. Горох Афганистана (К проблеме происхождения культурного гороха). Тр. по Прикл. Ботан. XIX. в. 2. 1928.

Жуковский, П. Дикорастущая новая форма ржи из Анатолии и предварительные критические заметки о виде Secale cereale L. Труды по Прикл. Ботан. XIX. в. 2. 1928.

Жуковский, П. Новый вид пшеницы. Тр. по Прикл. Ботан. XIX. в. 2. 1928.

Зайцев, Г. К. К классификации рода Gossypium L. Труды по Прикл. Ботан. XVIII. в. I.

Зайцев, Г. Хлопчатник. Изд. И. Прикл. Бот. 1929.

Иванов, Н. Особенности формообразования видов фасоли — Phaseolus L. Старого и Нового Света. Тр. по Прикл. Бот. XIX. в. 2. 1928.

Кобелев, В. Пшеницы Афганистана. Тр. по Прикл. Ботан. XIX. 1928.

Кобякова, Ю. Горлянка или посудная тыква. Труды по Прикл. Ботанике. XXIII. № 3. 1930.

Ковалевский, Г. Человеческие племена и растительные культуры. „Человек“. № 2 — 4. 1928.

Комаров, В Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. Петерб. Ботаническ. Сада. XXIX.

Кулешов, Н. Географическое распределение сортового разнообразия кукурузы на земном шаре. Тр. по Прикл. Ботан. XX. 1929.

Кулешов, Н. Некоторые особенности кукурузы Азии. Тр. по Прикл. Ботан. вып. 2. 1928.

Мальцев, А. Овсюги и овсы — Sectio Euavena Gris. Прил. 38 к Тр. по Прикл. Ботан. 1930.

Мордвинкина, А. Новые данные о песчанных овсах. — К вопросу о происхождении Avena strigosa Schreb. A. brevis Roth. и A. nudibrevis Vav. Тр. Всес. съезда по генет. и селекции. III. 1929.

Муратова, В. С. Бобы (Vica faba L). 1931.

Орлов, А. Ячмени Абиссинии и Эритреи. Тр. по Прикл. Ботан. XX. 1929.

Пангало, К. Арбузы северного полушария. Труды по Прикл. Ботан. XXIII. № 3. 1930.

Пангало, К. Дыни Канталупы, их история и новые перспективы улучшения. Ibid. 1930.

Пангало, К. Дыни. Изд. Инст. Прикл. Бот. 1928.

Пангало, К. Китайские дыни. Тр. по пр. батан. XXVIII. 1930.

Пангало, К. Критический обзор основной литературы по систематике, географии и происхождению культурных и частью диких дынь. Ibid. 1930.

Пангало, К. Новый вид культурной тыквы. Ibid. 1930.

Пангало, К. Сорно-полевые дыни. Ibid. 1930.

Попов, М. Г. Между Монголией и Ираном Тр. по прикл. бот. XXVI в. 3. 1931.

Рожевиц, Р. Ю. К познанию риса. Тр. по пр. батан. XXVII. в. 4. 1931.

Рыбин, В Кариологический анализ некоторых диких и туземных культурных картофелей Америки. Тр. Всес. съезд по генетике и селекции. III. 1929.

Столетова, Е. Полба-эммеар—Triticum dicoccum Schrank. Тр. по Прикл. Ботан. XIV. в. I. 1925.

Туманян, М. Дикие однозернянки и двузернянки в Армении. Тр. по Прикл. Ботан. XXIV. в. 2. 1930.

Флаксбергер, К. Triticum — пшеница в Ботанико-географическом Атласе изд. Н. И. Кузнецовым, вып. 3. 1923.

Флаксбергер, К. Triticum monococcum L. Тр. по Прикл. Бот. V. 1913.

Флаксбергер, К. А. Triticum compactum antiquorum Heer. Извест. Гл. Бот. Сада. 1930.

Фляксбергер, К. Древне-египетская и современные полбы-эммер (Triticum dicoccum Schr.). Тр. по Прикл. Ботан. XIX. в. 1. 1928.
Фляксбергер, К. Об искусственной и естественной классификации пшениц Изв. Гос. Инст. Опыт. Агрон. VI. № 2 1928.
Эллади, Е. В. Лен-прыгунец. Труды по Прикл. Бот. XXII. 1929.
Юзепчук С. и Букасов С. К вопросу о происхождении картофеля. Тр. Всес. съезда по генет. и селекции. III. 1929.

ГЛАВА X.

ИСТОРИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ, ОБУСЛОВИВШИЕ СТРОЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ АРЕАЛОВ.

Все изложенное в предшествующих главах привело нас к выводу, что действующими в настоящее время факторами, строение многих ареалов растений понято быть не может, так как современное распространение последних является отражением тех изменений, которые претерпели земные материки в течение промежутка времени существования данного вида и тех нарушений климатических условий, которые явились результатом этих изменений. Выявление этих исторических изменений поверхности нашей планеты является конечной задачей исторической геологии и палеогеографии, задачей, которую еще далеко нельзя считать разрешенной. Поэтому и выяснение истории ареалов, этой труднейшей задачи биогеографии, еще далеко от своего завершения.

Вследствие этого в настоящей главе мы можем лишь рассмотреть главнейшие теории, существующие по этому вопросу, и указать на те из них, которые в наибольшей степени смогут удовлетворить ботанико-географическим требованиям. Но прежде чем мы остановимся на этих теориях, нам необходимо выяснить наше отношение к вопросу о политопном происхождении видов, хотя, как мы уже выше подчеркнули, вопросы видообразования в объем настоящей работы не входят. Мы должны в данном случае сделать исключение, так как в зависимости от нашей точки зрения на монотопное и политопное образование видов будет зависеть и наш взгляд на те теории, которые мы предполагаем излагать.

1. Монотопное и политопное возникновение видов.

Под монотопным возникновением видов обычно понимают наличие лишь единого центра возникновения вида, из которого уже в дальнейшем произошло его расселение по территории современного ареала. В противоположность этому была выдвинута еще другая точка зрения, согласно которой точно также как мы можем себе представить возникновение идентичных форм и разновидностей в различных пунктах ареала вида, мы можем себе представить и одновременное возникновение совершенно идентичных видов в различных, часто совершенно разобщенных и очень отдаленных друг от друга пунктах ареала рода при условии: 1) нахождения этих пунктов в пределах ареала материнской формы, 2) наличия в этих пунктах в биологическом отношении сходных (необязательно идентичных) условий обитания (Briquet, 1901).

Для уяснения себе этой последней точки зрения необходимо более определенно установить, что следует понимать под политопным возникновением вида. Мы видели уже (см. гл. III), что возникновение ареалов может иметь место и не только благодаря миграции вида, а вследствии формирования

новых рас на площади всего ареала материнской формы. [1]) Вследствие этого превращение равнинного вида в горный вид на всех горных возвышенностях, находящихся в пределах ареала исходного вида мы политопным происхождением считать не можем, так как это образование горной расы происходит не независимо на каждой из вершин, а имеет место повсюду, где исходная форма приходит в соприкосновение с горными условиями обитания, дающими толчек к ее изменению (Hayek, 1926). В данном случае разорванность ареала вновь возникшей расы может быть лишь кажущейся, будучи связанной в отдельных своих звеньях ареалом исходной формы. В случае же полного вымирания последней на части территории своего обитания, или же в случае каких-либо изменений в земной поверхности, входившей в эту территорию, например отрыв части ее в виде острова, современная изолированность видов будет все же базироваться на их возникновении в сплошном ареале исходной формы. Таким образом, для восстановления истории флоры местностей, имеющих в своем составе разобщенные элементы, придется углубиться в историю их исходных форм и дать объяснение возможности связанности их ареала в прошлом. Следовательно, и в этом случае работа должна будет вестись по путям обычного для исторической биогеографии исследования.

Совсем иное будет в том случае, если мы допустим возможность возникновения одинаковых рас в двух отдаленных и изолированных пунктах, без возникновения их в промежуточных пунктах с аналогичными условиями обитания. Так, например, Веттерган (Wetterhan, 1872) один из первых выдвинувших эту теорию, считал возможным допустить, что под влиянием медленных изменений в строении растения и сохранения наиболее благоприятных из этих изменений, могли возникнуть в совершенно различных и сильно удаленных местностях, как, например, в арктической и альпийской областях совершенно одинаковые виды. Бонье (Bonnier, 1880), высказывая ту же точку зрения, добавляет, что «следовательно, нет никакой надобности для допущения, что два растения связаны общим происхождением и возникли

---

[1]) Во время набора этой главы нами был получен французский перевод книги Даниеля Роза — «Ологенез» (Rosa D., 1931), первоначально опубликованной в 1918 г. на итальянском языке и потому оставшейся мало известной, в которой автор излагает свою теорию возникновения вида одновременно на всей территории ареала материнской формы, к чему семью годами позже, как мы видели, пришел и Пачоский (см. гл. III).

Не вдаваясь в рассмотрение самой теории видообразования автора, укажем лишь, что согласно его представлениям прародительские формы, населявшие земной шар, отличались крайним однообразием своего строения и распространение их было почти универсальным. В дальнейшем с течением эволюции и усложнением условий обитания из этой универсальной формы возникли формы более специализированные с менее обширным ареалом обитания. Этот процесс сокращения ареала продолжался и в дальнейшем. Таким образом, ареал распространения каждой предшествовавшей стадии эволюции вида должен быть больше чем у последующей и иметь наибольшие размеры при приближении к исходной форме, давшей начало виду. Вывод, являющийся диаметрально противоположным изложенной выше (см. гл. IV) теории Виллиса, согласно которой размер ареала пропорционален возрасту вида.

Будучи противником признания центров возникновения видов и считая эти представления просто словесной заменой доэволюционных центров творения, автор не признает миграции видов из этих гипотетических центров, хотя и не отрицает возможности самой миграции, но лишь как явления вторичного характера.

Вместе с тем, хотя эта теория и предусматривает возникновение одного и того же вида на большой, а иногда даже и разобщенной территории, здесь нет речи о политопном возникновении вида, т. к. в ней понятие центра возникновения вида, как единой точки, заменена всей территорией ареала его возникновения.

Не разделяя всех взглядов автора, мы тем не менее должны согласиться, что возможностью миграции видов чрезмерно злоупотребляют, придавая ей черезчур большое и часто недоказуемое значение. Нет никакого сомнения, что большинство разчлененных или реликтовых ареалов возникло не вследствие переселения видов, а вследствие вымирании их на части территории некогда обширного ареала

в мало отдаленную эпоху только потому, что они близки по своему строению». Эта точка зрения была поддержана рядом других авторов (см. Briquet, 1891, 1901 и там приведенную литературу). Согласно ей мы должны допустить, например, что *Primula farinosa,* широко распространенная во внетропической части северного полушария, появляется затем в Антарктической области, благодаря совершенно самостоятельному там возникновению (см. рис. 94). Здесь не может не возникнуть вопрос, из каких же исходных форм произошло это двоекратное возникновение этого вида. Если из общей исходной формы, имевшей связанный ареал распространения, то мы возвращаемся опять к монотопному образованию видов и должны принять, что такое видообразование должно было произойти на всей территории ареала, где имелись аналогичные условия. Если же такой исходной формы не было, то, следовательно, надо принять, что формы давшие начало этому виду являются исходными не только для рода *Primula,* а для всего семейства *Primulaceae,* развитие которого пошло различными путями, приведя в конечном итоге к созданию в двух противолежащих областях земного шара совершенно одинаковых видов, что едва ли для кого либо может быть приемлемо.

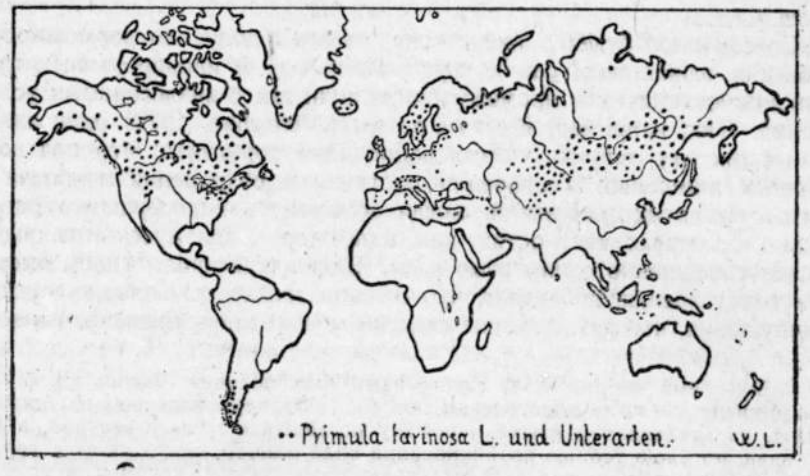


Рис. 94. Ареал распространения Primula farinosa L. и ее подвидов. (Hegi).

Допущение, делаемое защитниками политопной теории (Briquet, 1906), о возможности мутационного происхождения одного и того же вида в двух разобщенных пунктах и независимо один от другого, пока еще не нашло себе подтверждения. Так, еще К о р ж и н с к и й(1899) писал, что «если о некоторых вариациях говорят, что они получались неоднократно, то не нужно думать, что действительно возникала вторичная форма, вполне тождественная с прежней. На самом деле в таких случаях может быть речь лишь о вторичном появлении признака у одной из форм данного вида, но не о вторичном появлении определенной формы. Даже в том случае, если однородные отклонения происходят от какого-нибудь довольно постоянного вида, то все-таки внимательное исследование откроет или в степени интенсивности главного признака, или в побочных свойствах много мелких черт, позволяющих отличать одну от другой данные разновидности». И, действительно, нам неизвестны такие данные, которые бы свидетельствовали о мутационном возникновении одного и того же вида, т. е. совершенно одинаковой серии признаков, в совершенно разобщенных пуктах.

Помимо того, надо еще указать, что ареал вида определяется тем объемом, который мы этому виду приписываем. Монографическое изучение

видов сплошь и рядом приводит к установлению их сборности и необходимости расчленения на более естественные виды, что совершенно изменяет взгляд на ареал сборного вида и его происхождение. Больше того, в настоящее время можно привести ряд примеров с несомненностью свидетельствующих о наличии форм в пределах вида, разницу в которых мы на основании изучения их морфологии установить почти не можем. Так, например, Т у б ё ф (Tubeuf) устновил наличие у омелы *Viscum album* трех, морфологически почти не различимых, физиологических рас: 1) растущей на деревьях с опадающими листьями, 2) растущей на видах пихты, 3) растущей на видах сосны. Специфичность этих рас выражается в полнейшем отсутствии прорастания семян на несоответствующем хозяине. Каучуковое дерево — *Hevea brasiliensis* имеет ряд морфологически неотличимых форм, с различным содержанием каучука, тоже самое имеет место в отношении эфирного масла у *Eucalyptus dives* и камфоры у камфорного лавра, и т. д. (Hill, 1930).

Все это приводит нас к заключению, что сходные условия обитания могут вызвать политопное возникновение разновидностей, характеризующихся отдельными признаками, например, голые или, наоборот, опушенные формы, железистые формы и т. п., но мы не имеем оснований допустить возможность политопного возникновения видов, характеризующихся целой совокупностью признаков, так как на земном шаре не имеется двух вполне одинаковых во всех деталях, по своим физико-географическим условиям обитания, пунктов. Во всяком случае сторонники политопной теории, кроме чисто теоретических предположений, ни одного настоящего доказательства ее не привели. И в большинстве случаев, там где дизъюнкция ареала кажется необъяснимой, мы можем ожидать, и это неоднократно уже имело место, получения данных геологии, которые разъясняют конфигурацию таких ареалов на основании чисто исторических причин. Так, например, по поводу происхождения высокогорной растительности островов Тирренского моря, послужившей отправной точкой для выводов Б р и к э (Briquet) мы находим в работе Б р а у н-Б л а н к е (Braun-Blanquet, 1923) о происхождении флоры центрального массива Франции следующие соображения: «гипотеза политопного происхождения . . . все более и более испаряется и должна уступить свое место лучше обоснованному объяснению, которое находилось бы также в соответствии и с морфогенетическими данными. Эти последние указывают, в действительности, что окончательное разделение между Бетийской горной цепью и мароккским Рифом имело место в начале плиоцена; острова Тирренского моря отделились от материка в конце третичного периода, они обладали уже в это время разнообразной ореофитной растительностью. На вершинах центрального массива в то время . . . должны были уже точно также существовать альпийские виды» . . .

Эти соображения приводят нас к заключению, что мы не имеем пока достаточных данных для принятия политопной гипотезы и можем продолжать изучение происхождения ареалов видов в рамках их исторической эволюции, от которых нам бы пришлось совершенно отказаться, если бы мы стали на точку зрения политопного возникновения видов, и по существу вернуться к взглядам доэволюционной биологии.

2. Теория мостов суши.

С очень давних времен, сначала без достаточного обоснования, позже с развитием геологии и биогеографии на основе многочисленных данных, создалось убеждение, что расположение материков и океанов не всегда было таково, каково оно в настоящий момент, так как в этом случае целый ряд фактов, как геологического, так и биогеографического характера был бы необъясним. Осадочный характер пород, покрывающих значительные пространства материков, нахождение на них в ископаемом состоянии морских

животных, свидетельствует о нахождении моря на месте этих частей материков. Многие острова своими геологическим строением, ископаемой, а также и сейчас живущей фауной и флорой, нахождение в морских проливах, например, у берегов Английского канала затопленных деревьев, с несомненностью свидетельствуют о происшедшем отделении их от материка, часть которого они раньше составляли. Мелкие береговые моря, покрывающие подводные края материков и островов, так называемые шельфы, имеющие глубину до 200 *м* и различное протяжение, резко обрываются, сменяясь большими океаническими глубинами. Эти шельфы свидетельствуют о том, что очертания материков должны определяться не по их береговым линиям, а на основании границ этих шельфов. Установление последних в свою очередь дает также ряд указаний на имевшие место изменения в распределении материков и океанов на земном шаре и существовавшие в прежние эпохи связи между сейчас разделенными морем участками суши. Больше того, биогеографические данные свидетельствуют часто о недавности происхождения этих изменений.

Мы уже видели (см. гл. III), что целый ряд разрывов ареалов распространения растений, который может быть подкреплен такой же совокупностью аналогично распространенных животных, не мог считаться случайным и требовал себе объяснения. Последнее могло быть только одно — это допущение раньше имевшей место связанности этих местонахождений и целостности, сейчас разъединенных ареалов. Отсюда вытекают попытки реконструировать в местах расположения теперешних океанов ряда мостов суши, связывавших некогда сейчас разъединенные материки.

На основании геологических и палеонтологических данных для различных геологических периодов устанавливались различные материковые соединения, опускавшиеся затем на дно моря, и сменявшиеся выступавшими на смену другими поднятиями последнего, связывавшими другие участки земной суши. Таким образом, распределение материков и океанов должно было находиться, в течение истории земли, в процессе постоянного изменения.

Одной из задач палеогеографии является реконструирование карт прошлого облика земли. Это реконструирование вызывает необходимость давать материкам и океанам, не отвечающим современным по своим размерам, а также часто и по своему расположению, особые обозначения. Терминология последних по существу до настоящего времени не установлена и каждый из авторов пользуется наименованиями по своему усмотрению, чем создаются значительные затруднения при сравнении данных различных исследований.

Мы воспользуемся в дальнейшем наименованиями, предложенными Арльдтом (Arldt, I. 1919). Согласно последним материки обозначаются названиями, кончающимися на «ис», следуя названиям, дававшимся еще древними авторами, например, Платоном для его Атлантиды, которую он называл — Атлантис. Океаны обозначаются названиями, оканчивающимися на «ик». Древние океаны принимаются следующие: Пацифик, Атлантик, Индик, Арктик и Антарктик. Это же окончание применяется и для обозначения древних морей, как-то: Балтик и Скандик. Для Средиземного моря, игравшего большую роль в истории земли и отделявшего почти на всем протяжении земного шара северные материки от южных, было предложено Зюссом название «Тетис», получившее общее признание; для единообразия наименований, Арльдт предложил заменить его наименованием — «Медитерраник».

Что касается до материков, то мы можем здесь наметить лишь главнейшие из них. Для Северной Америки в части ее ограниченной на востоке Гренландией, на западе Чукотским полуостровом, уже давно принято название «Неарктис». Собственно Азия, включая сюда и Аравию, Сирию, Месопотамию и Переднюю Индию, обозначается согласно наименованию данному Зюссом — «Ангарский материк», как «Ангарис». Европа в прежние периоды истории земли ограничивалась, главным образом, ее теперешней северной частью, почему последнюю принято обозначать названием «Скандис».

Эти материки в разное время связывались, благодаря образованию промежуточных материков, мостов. Так еще для силура, а в особенности для триаса, затем и среднего и верхнего мела принимают существование материка, связавшего Скандис и Ангарис и соответствовавшего современной Евразии. Этот материк называют — «Палеарктис».

Материк, соединявший Северную Америку с Европой, или вернее Неарктис с Скандисом, называют «Северный Атлантис». Существование этого материка играло большую роль в истории земли, оно принимается, начиная от кембрия и до нижнего мела, а затем от верхнего мела до эоцена.

Материк значительно меньшего значения связывал Северную Америку с Азией, его называют «Берингис», соответственно названию заменившего его Берингова пролива. Это было почти во все время своего существования, узкое соединение, имевшее более широкое протяжение лишь в меловом периоде. В периоды расширения этого соединения главная его масса сосредоточивалась в современной полярной области, вследствие чего в этих случаях употребляют для этого материка название «Арктис».

В истории земли неоднократно, так, например, в верхнем карбоне, в нижнем триасе, в нижнем доггере (?), в верхнем мелу и в третичном периоде все эти материки вступали между собой в соединение. Для обозначения связанности этих северных материков употребляют название «Голарктис», в соответствии с биогеографической термонологией, соответственно которой, например, в отношении растительности почти все северное полушарие относится к Голарктическому растительному царству.

Что касается южного полушария, то и здесь необходимо допущение существования материков, которые связывали бы сейчас разъединенные южные материки. Таким является, во-первых, «Неонотис», в который входила тропическая часть современной Южной Америки. Самостоятельное его существование принимается некоторыми авторами лишь от кембрия до девона, другие считают, что это имело место в течение всего мелового периода. Во все остальное время он находился в соединении с другими материками.

Материк, в состав которого входила современная Африка, называют «Этиопис». Самостоятельным он является лишь со среднего эоцена, до этого же времени он составлял часть других материков. Австралию, представляющую с юрского периода самостоятельный материк, называют «Палеонотис».

Обращаясь к теперь не существующим материкам, которые согласно излагаемой теории должны были связывать сейчас перечисленные древние материки, мы можем указать на следующие. В южном полушарии соответственно Северному Атлантису принимается существование «Южного Атлантиса», соединяющего Южную Америку с Африкой, самостоятельное существование которого допускается от юрского периода до эоцена, с коротким перерывом в меловом периоде.

Материк, в состав которого входила часть Индии — Декан и Мадагаскар, игравший роль то острова, то полуострова, называют «Лемурис». Его существование принимается начиная от юрского до нижне-третичного периода. Крупный материк, объединявший в палеозое, от верхнего кембрия до триаса или даже до доггера, Африку, включая и Мадагаскар, с Индией и Австралией называют «Гондваной» или придерживаясь единой терминологии «Гондванис».

Материк, остатком которого являются острова Малайского архипелага, связывавший Индию с северной оконечностью Австралии в нижнем кембрии, обозначается наименованием «Малайис».

Материк, допускаемый на месте современных островов Тихого океана,

связывавший Америку с Азией, называют «Океанис». И, наконец, за Антарктическим материком, хотя и входившим в соединение с «Неонотисом» и «Палеонотисом», сохраняют его название, обозначая его как «Антарктис».

Сверх того для тех моментов, когда перечисленные материки объединялись в один материк, простиравшийся, в течение периода времени от верхнего кембрия до верхнего триаса, от Южной Америки, включая Африку, до Австралии, эту громадную сушу по аналогии с «Голарктисом» называют «Голонотис». Эти взаимоотношения материков иллюстрируют приводимые карты. (Рис. 95, 96).

Эта сложная конструкция материковых соединений носит черезчур явные следы искусственности своего построения, и кроме того ряд геофизических и геологических возражений против нее, на которых мы сейчас остановимся, вызвали необходимость поисков новых путей для разрешения свя-

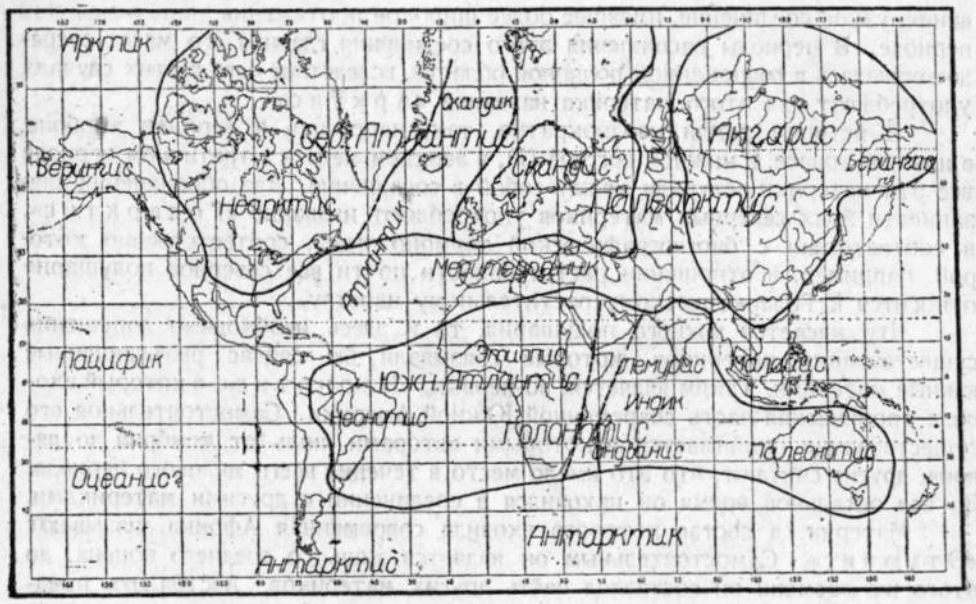


Рис. 95. Древние материки и океаны. Arldt. 1919).

зей разъединенных сейчас ареалов организмов, тем более, что и принимаемое время существования указанных материков делало эти связи не всегда приемлемыми.

3. Теория постоянства материков и океанов.

Против изложенной теории существования, в местах распространения современных океанов, мостов суши, в виде крупных материков, несмотря на соответствие ее палеонтологическим и биогеографическим требованиям, а также принятию геологами, начиная от Лейелля и кончая Зюссом и Огом, уже с середины прошлого столетия был выдвинут ряд серьезных возражений. На основании этих последних теории мостов суши была противопоставлена теория перманентности, постоянства материков и океанов. Эта последняя нашла себе защитников в особенности среди американских геологов, тогда как геологи Европы в большинстве случаев остались верны теории мостов суши, стараясь согласовать ее с теми противоречиями, которые она вызвала. В области биологии нашлись также сторонники постоян-

ства океанов и материков, наиболее выдающимися из которых были Дарвин и Уоллес. Тем не менее попытка последнего в его книге «Island life» объяснить распространение островных животных, не прибегая к ранее существовавшим материковым соединениям, только действием естественных факторов, мало кого убедила, на чем мы уже выше останавливались.

Вместе с тем возражения, выдвинутые против существования в прошлом материков, погрузившихся впоследствии на дно океанов, весьма серьезны, так что биогеографам, несмотря на ряд оснований для принятия такого и все удобства допущения наличия таких материков, не учесть значения этих возражений не представляется возможным. Последние в главнейшем сводятся к следующему.

При поднятии таких промежуточных материков современные впадины

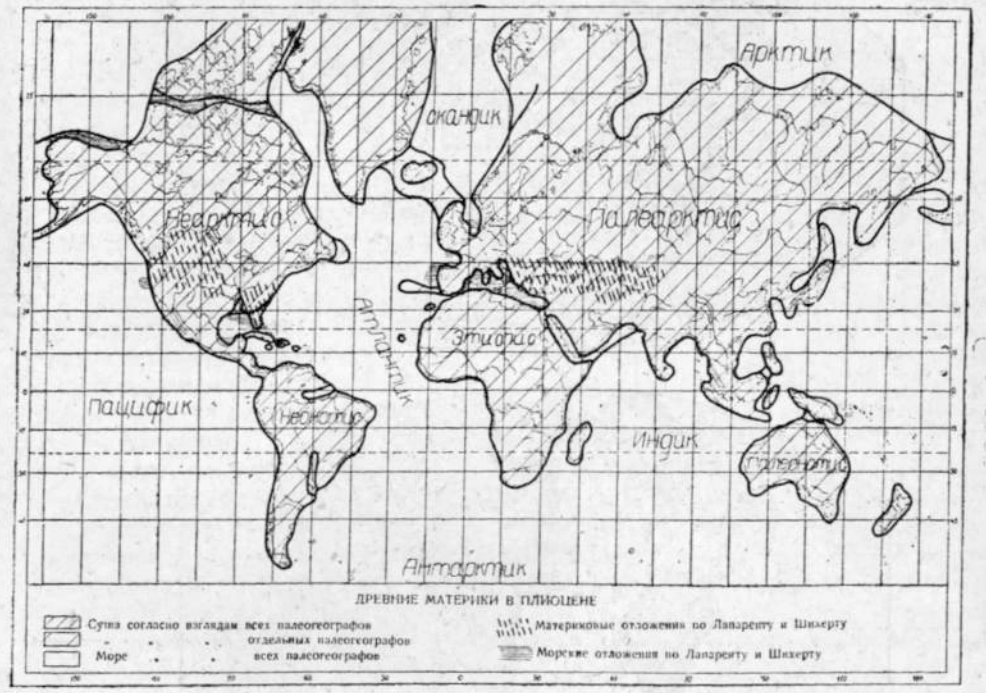


Рис. 96. Древние материки в плиоцене. (Arldt 1919).

океана оказались бы заполненными и не могли бы вместить наличное количество масс воды океанов, уровень которой должен был бы настолько подняться, что все материки, не только древние, но и новые, за исключением лишь высоких гор, должны были бы покрыться водою. Иначе говоря, та материковая связь, которую хотят создать допущением существования крупных мостов суши, все равно не осуществилась бы.

Но, если положение материков и океанов в прежние периоды истории земли было иное, чем в настоящее время, так что на месте материков, или на месте части их территории, были глубокие океаны, а на месте последних были материки, то в породах образующих современные материки должны были бы иметься на значительном протяжении и глубоководные отложения, как свидетельства того времени, когда означенный материк был дном океана.

Между тем, такого рода глубоководные отложения на материках отсутствуют. Это бостоятельство дает основание для вывода, что современные материки никогда не были покрыты океанами и в противоположность современным океаническим глубинам всегда представляли из себя возвышенные

области материкового характера. На поверхности последних во время прежних геологических периодов, также как это имеет место и сейчас, существовали относительно мелководные моря, глубины которых не превышали 100—200 *м* и в редких случаях доходили до 800 *м*; большая часть поверхности материков, не менее одной трети последней, всегда была сушей (Soergel, 1917). Такие небольшие колебания уровня моря в несколько сот метров, сопровождающиеся опусканием и поднятием береговой линии материков, так называемых шельфов, могут значительно изменять конфигурацию берегов современных материков, но не могут отражаться на постоянстве их в целом,

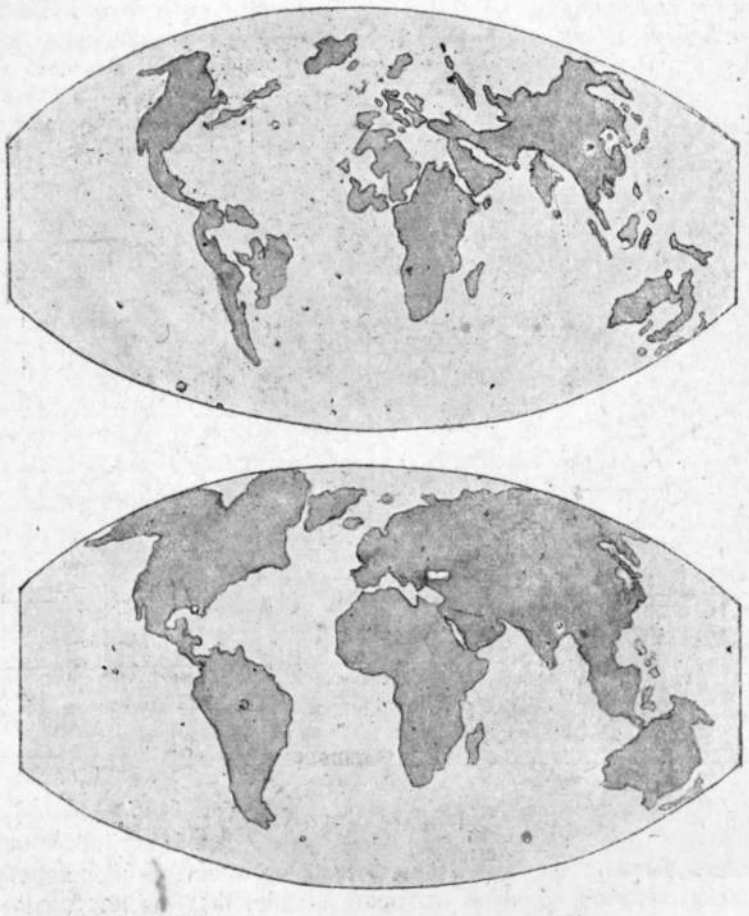


Рис. 97. Схемы контуров материков при допущении подъема современного уровня моря на 300 м (верхняя схема) и опускания его на 200 м (нижняя схема). (Soulier, 1925).

также как и на постоянстве океанических впадин. Приводимая схема, составленная Сулье (Soulier, 1925), делает это утверждение достаточно наглядным. (Рис. 97).

Вследствие этого, вполне естественным является вопрос, поставленный американским геологом Виллисом, куда девалась вода, заполняющая современные океанические глубины, когда на месте последних была суша, как это предполагают защитники теории мостов, если на материках существовали лишь мелководные моря. Противники теории постоянства материков и океанов, на этот вопрос отвечают предположением, что трансгрессии морэ, заливавшие некогда материки, происходили не вследствие опускания материков, а вследствие общего поднятия уровня воды океанов в результате выдвижения со дна океанов континентальных масс. Такое общее поднятие уровня океанов, согласно их точки зрения, не должно было вызвать глубоких покрытий материков водой, так как большая часть ее, вытесняемая поднятием со дна океанов древних материков, должна была равномерно распределяться по всей их поверхности.

Такого рода заключение возможно лишь при допущении образования небольших материковых соединений, но оно будет совершенно неудовлетворительно в случае существования крупных материковых массивов, как это противниками перманентности принимается.

В последнем случае это было бы возможно допустить лишь при том условии, что количество воды на земном шаре во время прежних геологических периодов было значительно меньше теперешнего. Существуют данные, говорящие как за происшедшее увеличение воды, например извержение вулканами воды из недр земли, так и за ее уменьшение — например, оседание в виде снежных покровов на вершинах гор по мере охлаждения климата земли и др. Но ни те, ни другие решающего значения в данном случае иметь не могут, так как те увеличения или уменьшения количества воды на поверхности земли, которые они допускают, являются черезчур незначительными, что видно из того, что, согласно вычислениям Виллиса, для поднятия уровня всех морей на один только метр, понадобилось бы 365 500 кубических километров воды. Но такое ничтожное поднятие было бы для разрешения рассматриваемого вопроса совершенно недостаточным. Редкость вулканических выбрасываний воды и потеря ее испарением и вследствие других причин, заставляет принять, что количество воды на земном шаре оставалось более или менее постоянным, так как относительно небольшие колебания, даже в пределах до миллиона кубических километров воды, не могут поколебать поставленную проблему перманентности материков и океанов.

Эти соображения исключают возможность допущения существования соединявших современные материки крупных мостов суши, так как на земном шаре не имеется места, где могли бы сосредоточиться воды, которые эти мосты, при своем поднятии со дна океанов, должны были бы вытеснить.

К этим геофизическим возражениям могут быть добавлены и геологические и палеонтологические данные. Эти последние говорят об отсутствии переходов между ископаемыми морскими фаунами прежних геологических периодов и внезапном появлении целых групп видов, не связанных с таковыми предшествующих по возрасту формаций, как это требовало бы учение об эволюции. Эти факты указывают на то, что последовательные фазы развития живого населения морей имело место не на поверхности современных материков, а должно было, следовательно, происходить в пределах современных океанов. Отсюда вытекают выводы, делаемые сторонниками теории перманентности:

1. Большие пространства, занятые в настоящее время океанами, должны были быть таковыми по меньшей мере с пре-кембрийского периода.

2. Ископаемые морские фауны не имеют корней на современных материках, что указывает на их повторяющуюся миграцию. Это подкрепляется еще отсутствием в фауне современных морей представителей, которые бы сохранили черты своего глубоководного происхождения.

3. Области современных материков, подвергающиеся постоянной смене поднятий и опусканий, как места обитания морских фаун, носят материковый характер, в противоположность таковым в пределах океанов, что свидетельствует о том, что современные материки должны были всегда существовать (Soergel, 1917).

Но эти выводы вместе с тем оставляют совершенно необъяснимыми биогеографические данные, указывающие на необходимость допущения суще-

ствовавших связей между материками. Правда, теперь и сами сторонники теории перманентности пытаются найти выход из создавшегося противоречия. Они указывают на то, что если мы и не можем допустить существование крупных материков-мостов, то этим самым мы не должны отказываться от допущения существования каких-либо связей между материками. Так можно принять существование узких, связующих материковых соединений между Северной Америкой и Европой, между Австралией и Южной Америкой, Австралией и Азией, Мадагаскаром и Африкой, Антарктическим материком и Южной Америкой (Soergel, 1917).

Эта уступка биогеографии вместе с тем никакими новыми фактами не доказуется, вследствие чего, если можно допустить существование этих связей, все же не разрешающих всех необъяснимых проблем в распространении организмов, то для объяснения этих последних надо принять и другие связи, не допускаемые теорией перманентности. Кроме того такие узкие материковые связи — «мосты», в полном смысле слова, для объяснения распространения организмов являются совершенно недостаточными. В свете прежних теорий из этого заколдованного круга нет выхода, он найден с нашей точки зрения в теории перемещения материков Вегенера, на которой мы дальше подробно остановимся.

4. Теория пендуляций.

Попытка согласовать противоречие сейчас изложенных двух теорий была сделана в так называемой теории пендуляций, которая должна была также объяснить несоответствия в климатических условиях земли в прежние геологические периоды, сказывающиеся, между прочим, на совершенно несоответствующем современным климатическим зонам распространении растений, которое в теории мостов-суши не находило себе достаточного объяснения.

Эти изменения в положении климатических зон по отношению к различным частям земного шара, совершенно очевидные по ископаемым данным распространения растений, указывающие, например, на произрастание субтропических и тропических флор в пределах современной полярной области, заставляют допустить, что они обусловливались не иным расположением солнца в отношении земли, а иным расположением материков по отношению к солнцу. Теория пендуляции объясняет эти явления допущением изменений, происходивших в положении полюсов.

Она предусматривает периодические изменения в положении полюсов, объясняемые происходящим качанием или пендуляцией их. Указанная теория была впервые изложена геологом Рейбишем (Reibisch) и затем разработана на основе биогеографических данных Симротом (Simroth, 1914). Указанные авторы исходят из представления, что земной шар, помимо своей оси вращения и полюсов вращения, расположенных на северной и южной оконечностях последней, имеет еще и полюсы качания (Schwingpole), на оси, соединяющей которые, она качается наподобие маятника. Эта ось пронизывает земной шар, имея западное свое окончание в Южной Америке — в Эквадоре, и восточное — в Восточной Азии — у острова Суматра. Таким образом, полюсами качания будут Эквадор и Суматра.

Круг, проходящий через полюсы вращения земли и через полюсы ее качания, который называют кульминационным кругом (Kulminationskreis), делит земной шар на два полушария, западное — атлантическое и восточное — тихоокеанское. Каждое из этих полушарий подразделяется экватором на северный и южный квадранты. Меридиан, проходящий на 10° сев. долготы от Гринвича, представляет собою тот круг, по которому северный и южный полюса вращения земли качаются, почему этот круг и называют кругом качания (Schwingungskreis). Он проходит в тихоокеанском полушарии через Берингов пролив, в атлантическом — пересекает Европу между западными и восточными Альпами, а Африку в ее западной части, захватывая западную оконечность Камеруна. Этот круг качания разделяет, таким образом, западное и восточное полушария земли на две половины каждое. Это достаточно наглядно видно из приводимой карты. (Рис. 98).

На этой карте полюсы качания образуют центр каждого из полушарий; вертикальный меридиан (слева 80, справа 100) представляет собою кульминационный круг, получивший свое название вследствие того, что каждая точка земли в момент прохождения через него находится в наиболее близком расстоянии от полюса. Концентрические круги являются теми линиями, по которым происходит перемещение каждой из точек земного шара при качании.

Таким образом, не подвергающейся качанию будет лишь сама ось качания, и, следовательно, на поверхности земного шара ее полюсы — Эквадор и Суматра. Эти последние находятся в положении вечной неподвижности и в неизменных тропических условиях существования, тогда как все остальные точки земного шара подвергаются периодическому изменению климатических условий, вызываемых происходящим качанием. При этом степень этих климатических изменений будет определяться расстоянием от экватора, так как чем больше будет последнее, тем больше будет и отклонение, претерпеваемое данной точкой поверхности земли.

Квадрант, в котором расположена Европа, находится в настоящее время в экваториальном положении, приближаясь к экватору, тогда как во время ледникового периода он лежал ближе к кульминационному кругу. В юрском и меловом периоде Европа находилась еще южнее, чем в настоящее время.

Периодическими качаниями полюсов могут быть объяснены также и периодические трансгрессии моря, обусловливающие опускание или, наоборот, поднятия материков. Последние объясняются тем, что наша планета представляет собою не шар, а геоид, сплющенный у полюсов, так что разница в длине земного диаметра между полюсами и на экваторе составляет 40 *км*. Отсюда понятно, что вода океанов при любом положении оси вращения принимает форму геоида, материки же остаются, во всяком случае в первое время, в неизменном виде, вследствие чего при нахождении их в полярной фазе они должны выступать из воды, в экваториальной же фазе они будут в нее, наоборот, погружены. Участок земной поверхности, находящийся на экваторе под кругом качания в океане на глубине 10 000 метров, при перемещении на северный полюс будет возвышаться над уровнем моря на те же 10 000 метров.

Области земли, примыкающие к полюсам качания, подверглись наименьшим изменениям, как климатического, так и физико-географического характера, благодаря чему в них сохранились древние формы растительности и животного мира в противоположность областям, расположенным на круге качания.

При принятии излагаемой теории, допущения теории мостов-суши теряют свою надобность, так как изменения уровня моря, вызываемые качанием земной оси, обусловливали соединения и разъединения различных участков земной поверхности, причем как раз в том направлении, которое требует теория мостов суши для объяснения распространения растений и животных.

Теория Симрота распространения последних и основывается на тех изменениях в поверхности материков, и в особенности на изменениях в климатических условиях, которые вызываются перемещением положения материков в процессе качания.

Каждое животное, точно так же как и каждое растение, обладает естественным стремлением при размножении распространяться в пределах

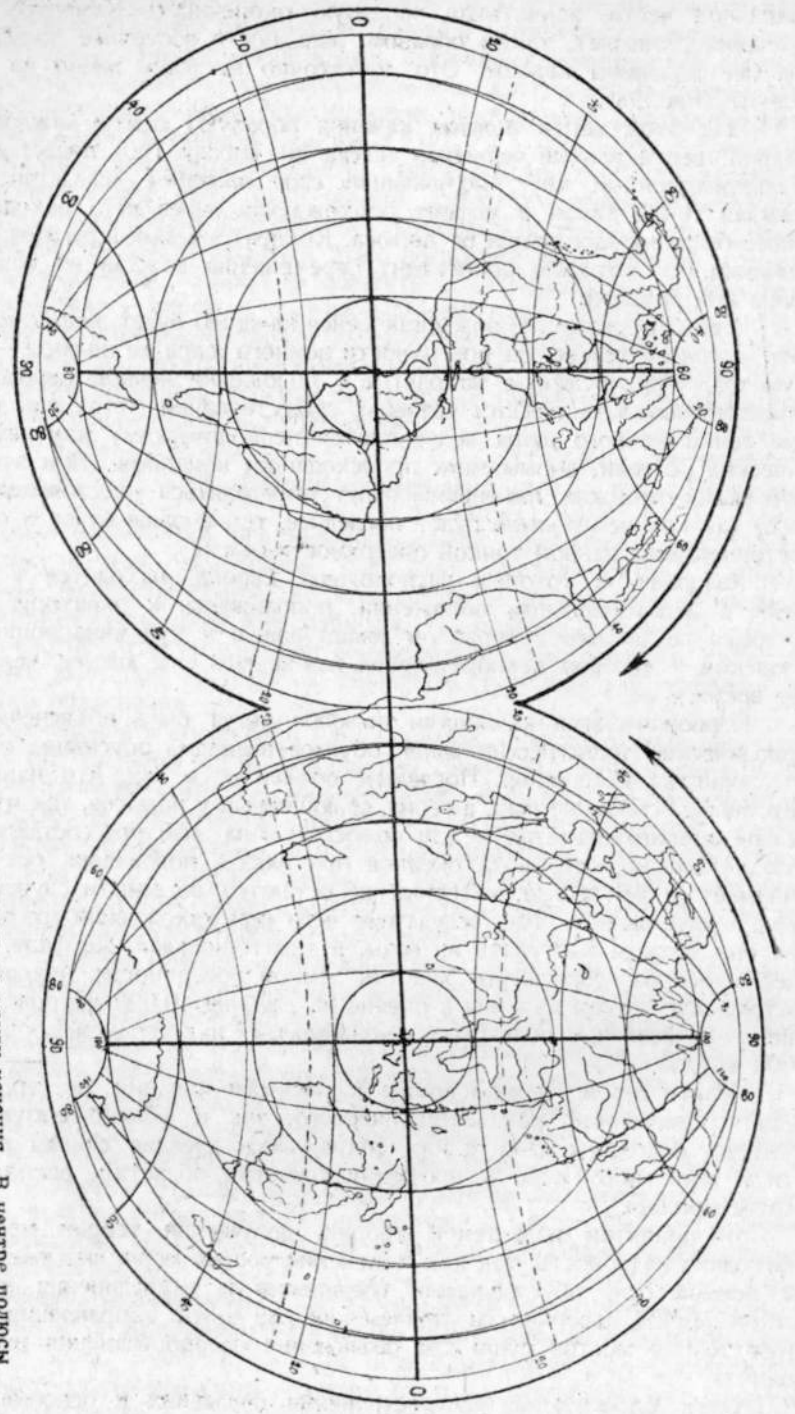


Рис. 98. Карта земного шара разделенного на западное и восточное полушария по кругу качания. В центре полюсы качания. Вертикальный меридиан — кульминационный круг (меридианы слева 80, справа 100). Концентрические круги представляют собою линии движения отдельных точек при пендуляции. По Рейбишу (Simroth, 1914).

той же климатической зоны, в какой оно возникло. Вследствие этого, при отсутствии препятствий к этому распространению, они должны были своим

местообитанием охватить кольцом земной шар, соответственно расположению данной климатической зоны. Эта правильность в распространении организмов нарушается качанием. Так, животное или растение, возникшее под кругом качания, будет чисто механически выведено из ему соответствующих климатических условий обитания, и вынуждено мигрировать к западу или востоку для возвращения в соотвествующие ему условия жизни. Вот этим-то обстоятельством и объясняется возникновение разорванных ареалов, состоящих из двух половин, симметрично расположенных по обе стороны круга качания и называемых Симротом симметричными точками (Symmetrische Punkte). При этом если вид организма, вследствие такого изменения местообитания, не претерпевает значительных изменений в своем морфологическом строении, а приобретает лишь некоторые признаки в процессе приспособления к новым условиям жизни, то мы будем иметь в этих симметричных точках викарные виды. Такими симметричными точками являются, например, Япония и Калифорния, в случае же распространения организмов дальше вдоль западного побережья Америки и восточного Азии в пределах той же географической широты мы должны говорить о горизонтальной симметричности распространения (transversale Symmetrie).

Этого рода симметричность имеет, главным образом, место при полярной фазе качания, при экваториальной же — местообитания оказываются в чересчур жаркой климатической зоне, так что морские организмы вынуждены, чтобы достигнуть более умеренных климатических условий, уходить вглубь моря, приспосабливаясь к глубоководным условиям жизни, тогда как наземные должны подниматься в горы или же перемещаться к северу и югу, вдоль меридиана, вследствие чего получается меридиональная симметричность (meridionale Symmetrie) распространения, достигающая наибольшего выражения под кругом качания.

Границы ареала под кругом качания будут находиться в наибольшем удалении от экватора, вследствие чего эта граница, в случае сохранения цельности ареала будет представлять собою выпуклую дугу. Цельность последней будет сохраняться до того момента, пока климатические условия будут отвечать предельным условиям обитания организма. Как только же этот предел будет перейден, произойдет разрыв ареала, который примет разорванно-симметричный харктер (см. рис. 99).

Симрот исходит из положения, что новообразование видов происходит на суше и под кругом качания, так как именно здесь живые организмы подвержены наибольшим климатическим изменениям. Вследствие этого он считает, что центр видообразования должен находиться в Европе, включая сюда и Северную Африку, как обладающую наибольшим разнообразием своих очертаний, дающим возможность постоянным наступлениям и отступлениям моря. Отсюда происходит распространение вновь возникших видов и здесь же, вследствие нахождения под кругом качания, находится для многих симметричных ареалов место их разрыва.

На основании данных палеонтологии Симрот считает, что можно принять, что Европа в палеозое находилась в полярной фазе, в мезозое — в экваториальной, в третичном периоде — в полярной, теперь же мы движемся в направлении к экватору. Для допущения таких передвижений достаточно принять амплитуду качания оси в 30—40°, так как при перемещении на 10° к северу и на 20° к югу могут быть объяснены все изменения климатических условий Европы от эоцена до ледникового периода.

Ботанико-географические подтверждения теории.

Симрот свою теорию обосновал, главным образом, на детально разработанных данных географического распространения животных, но привел

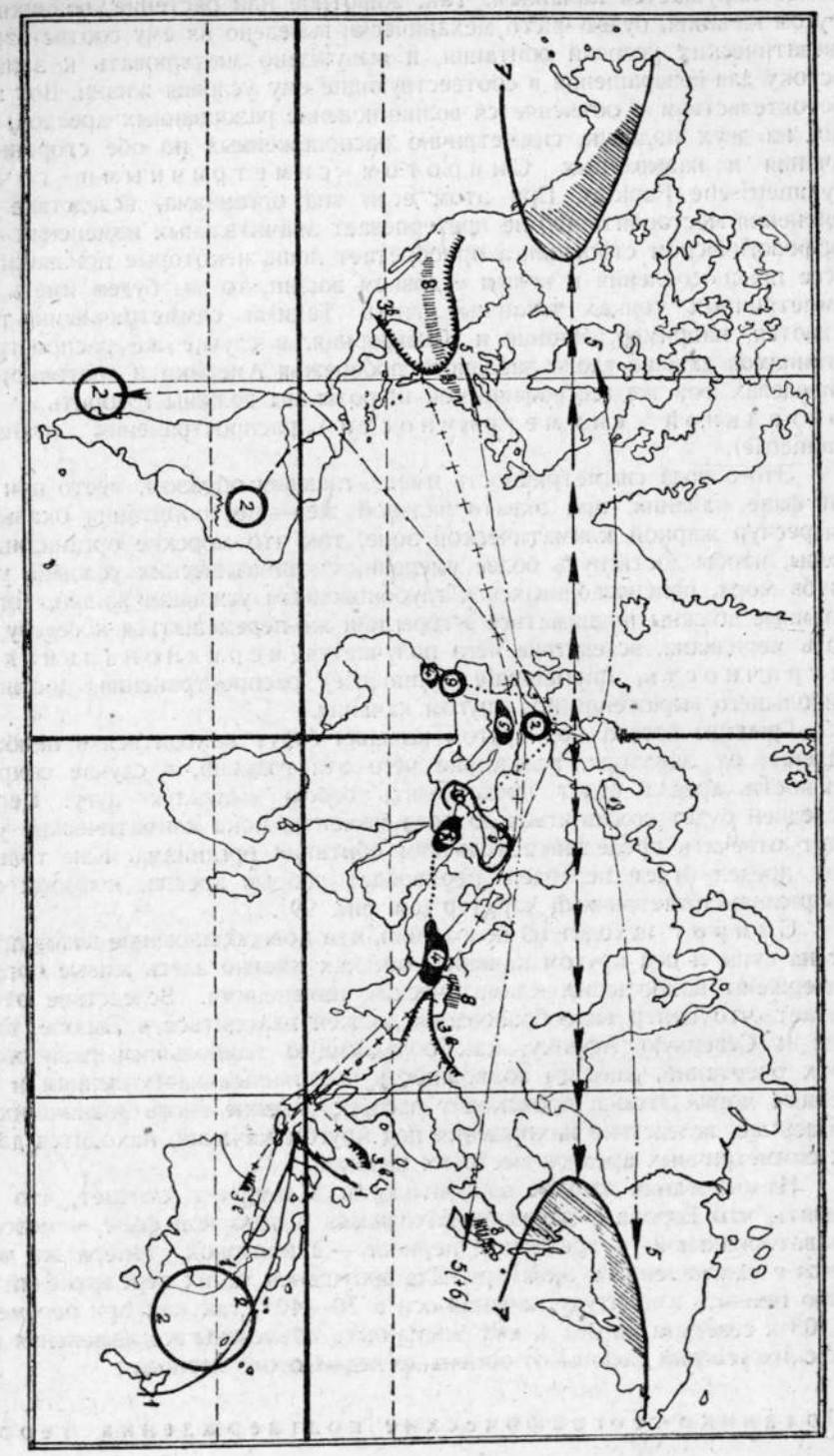


Рис. 99. Распространение хвойных: 1. Dammara. 2. Araucaria. 3. Pinus, секция Taeda. 4. Cedrus. 5. Larix. 6. Pseudolarix. 7. Picea sitchensis. 8. Tsuga. 9. Abies pinsapo. (Simroth. 1914).

и ряд примеров распространения растений, точно так же согласующихся с его теорией. Это совпадение должно выразиться прежде всего в действительном существовании симметричности в современном распространении видов и наличии данных об их прошлом существовании на соответствующей широте под кругом качания. Мы приведем наиболее характерные примеры, из сообщаемых автором, а также и другими исследователями.

Грибы. Ржавчинный гриб *Phragmidium Bernardi* паразитирует на *Rubus parvifolius,* причем типичная форма его известна лишь из Австралии. На том же самом растении-хозяине этот гриб появляется опять в Японии, т. е. в строго меридионально симметричном положении, только телейтоспоры японской формы отличаются наличием меньшего числа клеток, почему ее и относят к *var. pauciloculare* Dietel.

Голосеменные. Из 15 видов рода *Gnetum* — 7 видов произрастают в экваториальной Америке, т. е. в области западного полюса качания; в Африке и на островах Тихого океана произрастают по одному виду, тогда как остальные группируются вокруг восточного полюса качания в предлах восточной части Индийского океана. Таким образом, трансверсальная симметричность в общих чертах здесь несомненна.

Из хвойных *Damara* представлена 4 видами, сохранившимися лишь в пределах восточного полюса качания. В состав рода *Araucaria* входят виды, распространенные в Южной Америке: *A. brasiliensis* — в Бразилии и *A. imbricata* — в Чили, и в Австралии с прилегающими островами: *A. Bidwilii* — Восточная Австралия, *A. excelsa* — Австралия, Новая Каледония и прилегающие острова. Эта симметричность подкрепляется нахождением в Европе, т. е. как раз в пределах круга качания в юрских отложениях, представителей этого рода в ископаемом состоянии.

В роде *Pinus* наибольший интерес представляет распространение секции *Taeda,* представленной 16 видами. Одна группа этих видов произрастает в Америке — Флорида до Северной Каролины, Мексика, Скалистые горы, Калифорния, другая же группа распространена ей симметрично в Восточной Азии — Гималаи, Тибет, Филиппины. Только один вид — *Pinus canariensis,* растущий в горах Канарских островов, представляет собою ветвь общего распространения этой группы, спустившуюся из Европы к югу.

Из двух реликтовых сосен Балканского полуострова — *Pinus peuce,* родственна Веймутовой сосне — *P. strobus* в Северной Америке, а *Pinus omorica* находится в родственных взаимоотношениях с видами Манчжурии и Японии. Мы имеем в последнем случае, следовательно, ясное расхождение на запад и восток.

Прекрасный пример трансверсальной симметричности дает род *Tsuga,* представленный 6 видами, распространенными в Северной Америке, и Гималаях и Японии.

Ряд родов, как например, *Sciadopitys,* сейчас растущий в Японии, *Cunninghamia* — в южном Китае и Кохинхине, *Sequoia* — в Калифорнии, *Glyptostrobus* — в Китае, *Cephalotaxus* — в Китае и Японии, *Gingko* — в Китае и Японии — в ископаемом состоянии найдены в Аляске, в Гренландии, на Шпицбергене и в Европе в пределах круга качания.

Распространение рода *Fitzroya,* состоящего из двух видов, носит типично симметричный характер: *F. patagonica* в Южном Чили и *F. Aucheri* — в Тасмании.

Род *Libocedrus* представлен 8 видами, из которых 5 видов распространены в Японии (1), в Китае (1), в Новой Каледонии (1), в Новой Зеландии (2), а 3 вида — в Калифорнии (1) и в Чили (2). В ископаемом же состоянии он найден: в меловых отложениях Гренландии и в миоценовых отложениях Шпицбергена и Средней Европы.

Род *Chamaecyparis* имеет также две симметричных области обитания: два его вида растут в Северной Америке, два других — в Японии.

Кедр представлен на востоке двумя видами *Cedrus libani* в Малой Азии и *C. deodara* —в Гималаях, а на западе — *C. atlantica* — в Северной Африке. В промежуточной зоне под кругом качания ему соответствует лиственница, которая согласно точке зрения Симрота, является тем же кедром, но

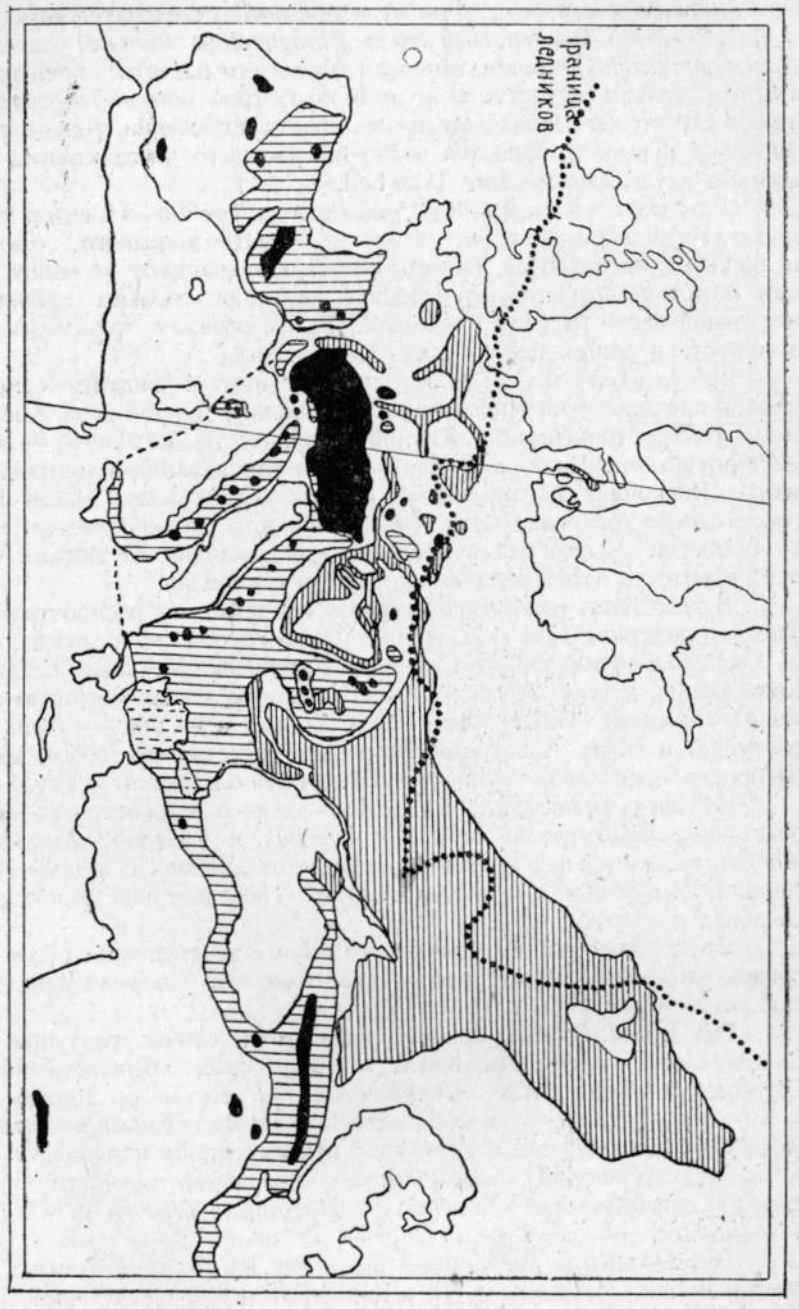


Рис. 100. Карта областей сохранения бука в дилювии. Черта, проходящая через области оледенения соответствует кругу качания. (Lämmermayer, 1929).

Лес. Область оледенения Места сохранения бука.

приобревшим под влиянием охлаждения климата способность терять хвою. Вполне отвечающее теории пендуляции распространение имеет род *Podocarpus*, сорок видов которого группируются частью вокруг западного, частью вокруг восточного полюсов качания. В ископаемом состоянии он

найден под кругом качания—в Южной и Средней Европе в эоценовых и миоценовых отложениях. Отсюда очевидно в момент полярной фазы произошло распространение его на запад и на восток, а также на юг, где этот род имеет представителей на юге Африки в Капской области (см. карту, рис. 99).

Наконец, род *Torreya* имеет симметричное распространение в Северной Америке — от Флориды до Калифорнии, и в Китае и Японии.

Покрытосемянные. Аналогичные факты находим мы и в распространении покрытосемянных растений. Так, род *Magnolia* имеет двадцать видов, распределяющихся в Восточной Азии и в атлантической части Северной Америки. *Liriodendron tulipifera* растет также в атлантических штатах Северной Америки и в Китае. Род *Talauma,* также из семейства магнолиевых, имеет три вида в Передней Индии, на Яве и Филиппинских островах и четыре вида в Мексике, Вест-Индии и отсюда до Бразилии. В ископаемом состоянии магнолиевые найдены под кругом качания в отложениях Европы, начиная от мела и кончая плиоценом, и отсюда к северу до Гренландии и Шпицбергена.

Секция *Benthamidia* семейства *Cornaceae,* распространенная только в Америке, имеет себе параллельную секцию *Benthamia* в Восточной Азии и Гималаях.

Семейство *Araliacea,* согласно монографу его Гармсу (Harms), имеет два основных центра наибольшего видообразования: это Индо-малайская область и тропические области Америки.

Род *Wulfenia* сохранился под кругом качания в Каринтии лишь в лице одного вида — *W. carinthiaca* (второе местонахождение этого вида недавно открыто в Монте-Негро), тогда как остальные известные три вида представляют собою следы миграции рода на восток: *W. orientalis* в Сирии, *W. Amherstiana* — в Гималаях и *W. Baldaccii* — в Сев. Албании.

Род *Forsyttia,* представленный в Японии и Китае видами *F. viridissima* и *suspensa,* имеет представителя и на юге Европы в области Адриатического моря — *F. europaea.*

Род *Comandra,* из семейства санталовых, имеет один вид в Сербии и Болгарии, и три вида в Северной Америке. *Rhododendron ponticum,* произрастающий сейчас на западе в южной Португалии, а на востоке — на Балканском полуострове и Кавказе, найден в ископаемом состоянии в Альпах.

С точки зрения теории пендуляций Леммермейер (Lämmermayer, 1923) рассмотрел распротранение бука — рода *Fagus* и ему родственных родов. Из них наиболее древним является *Nothofagus,* распространенный сейчас в Патагонии, Тасмании и Новой Зеландии — следовательно на крайнем юго-западе и на крайнем юго-востоке в приблизительно симметричном положении в отношении круга качания. Такой же древний характер носит близкий род *Pasania,* произрастающий на восточном полюсе качания — Суматре. Этот род некоторые авторы рассматривают в качестве связующего звена между *Nothofagus* и *Fagus* (см. рис. 103).

Более молодыми производными формами будут японские буки — *F. Sieboldii* и *F. japonica,* оба в Восточной Азии, и *F. ferruginea* в Северной Америке — опять таки в симметричном положении по отношению к оси качания.

Наиболее поздней формой является западно-европейский бук — *F. silvatica.* Между ним и японским буком *F. Sieboldii* должен быть поставлен восточный бук — *F. orientalis,* распространенный в Малой Азии, на Кавказе, в Крыму и на Балканском полуострове.

Очень интересно рассмотрение распространения *F. silvatica* при свете излагаемой теории. Согласно последней место возникновения этого вида должно лежать к северу от точки пересечения широты 45° с кругом качания (меридиан 10° в. долг.). И, действительно, здесь западно-европейский бук

достигает своего наибольшего распространения, простираясь отсюда дальше всего, как на север и юг, так и на восток и запад. (Рис. 100).

Таким образом, мы имеем: 1) на круге качания местопроисхождение плиоценового бука, а также и олигоценового бука в Дании; палеоценовые, миоценовые и остальные олигоценовые местонахождения лежат вблизи круга качания; 2) в пределах кульминационного круга в восточном полушарии лежит наибольшая часть ареала рода *Pasania* (см. рис. 103), местонахождение плиоценового бука на Алтае, а в западном полушарии лежит большая часть ареала *F. ferruginea;* 3) симметричное распространение ряда видов, на которое мы выше указали.

Возражения против теории пендуляций.

Против теории пендуляций был выдвинут ряд очень серьезных возражений, препятствующих принятию ее даже как рабочей гипотезы, хотя со стороны некоторых биологов она и была встречена вполне сочувственно, так как в ней хотели найти разрешение тех непонятных сторон в распространении организмов, о которых мы уже говорили.

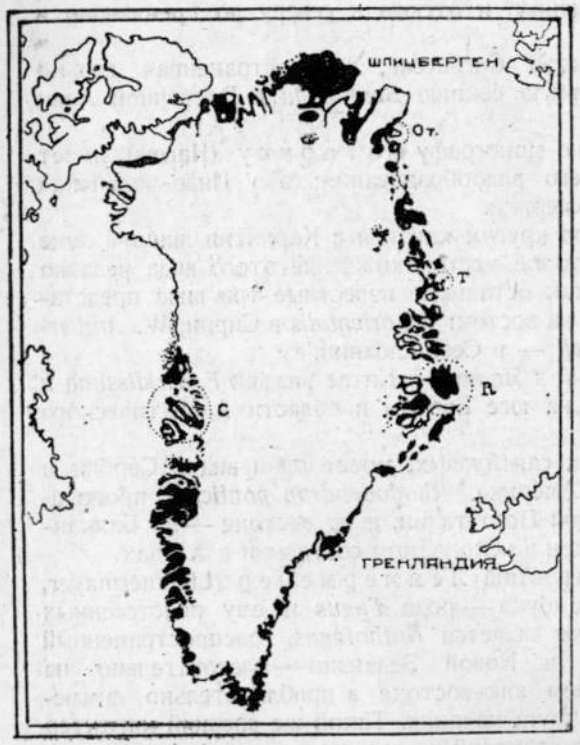


Рис. 101. Карта Гренландии. Закрашена черным береговая полоса, в пределах которой летом развивается в настоящее время растительность. Вся остальная часть покрыта льдом. Пунктиром и буквами показаны места, где найдены ископаемые растения. (Seward, 1928).

Самым главным возражением является полное отсутствие у самих авторов какого-либо обоснования причин, вызвавших самую пендуляцию, так как фантистическое предположение Симрота, что Африка является вторым спутником земли, упавшим на нее и, благодаря своему притяжению, выведшим земную ось из состояния неподвижности, итти в счет не может. Мы не знаем такой силы, могущей вызвать периодические качания земной оси, которые требует теория пендуляций. Далее, геологические данные оказались несогласующимися с этой теорией, на чем более подробно мы не имеем здесь возможности останавливаться.

Но и со стороны биологов был выдвинут ряд серьезных возражений, из которых укажем следующие. Возникновение новых форм, приурочиваемое Симротом, главным образом, к Европе, как подвергавшейся наибольшим климатическим изменениям, представляет собою гипотезу, ничем не доказанную. Можно допустить скорее обратное, так как например, такое сильное изменение климатических условий, какое имело место в Европе во время ледникового периода ничего существенно нового не создало.

Европа по сравнению с другими материками является относительно небольшой территорией, бывшей в третичном периоде еще меньшей, чем сейчас,

Б—1794

вследствие чего трудно допустить, что она явилась местом возникновения всей флоры и фауны земного шара. Помимо того, существование центров такого видообразования в пределах других материков, например, Азии, не оставляет сомнения.

Многие факты распространения организмов, ставимые Симротом в зависимость от происходящих качаний, могут быть объяснены и без этого на основе экологических и эдафических данных, так, например, бук распространился уже в послеледниковую эпоху вплоть до Скандинавского полуострова не потому что здесь проходит круг качания Симрота, а потому что этому способствовали температурные условия, смягчаемые близко проходящим Гольфштремом, и условиям влажности, тогда как на восток от Польши сухие степные условия обитания положили предел его дальнейшему распространению (Holdhaus, 1909). Наконец, не все случаи, дизъюнкции ареалов могут быть объяснены горизонтальной или меридиональной миграцией видов.

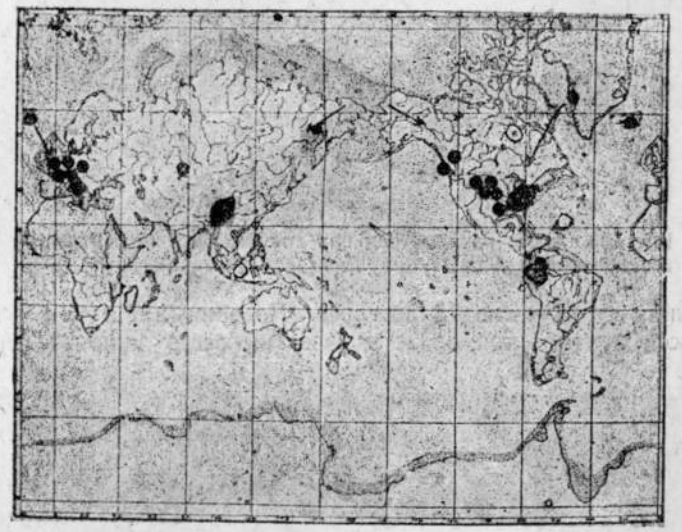


Рис. 102. Современное распространение (крупные черные пятна) и ископаемые местонахождения (правильные, черные точки) Liriodendron tulipifera. (Berry, 1923).

Тем не менее наличие симметричности в ареалах распространения многих видов и разрыв этих ареалов как раз в области Европы — Африки было вполне правильно установлено Симротом, но возникновению этой симметричности может быть дано и другое объяснение, на чем мы дальше и остановимся

5. Теория полярного происхождения флор.

Другой попыткой обойтись без посредства промежуточных материков, для объяснения современного распространения флор, является теория возникновения последних из одного центра, лежащего вокруг северного полюса, откуда уже произошло их распространение по радиусам к югу по трем направлениям — через Европу в Африку, через Азию и Малезию в Австралию, находившихся тогда в соединении друг с другом, и через Северную Америку в Южную Америку. Основание для этой теории дали исследования Геера (Heer. 1868) ископаемой флоры арктической области.

Геер в ряде работ, сведенных позднее в его Flora arctica, показал, что в прежние геологические эпохи в этой последней произрастали растения,

обитающие сейчас лишь в южных умеренных или субтропических областях, при чем наличие особенно богатой флоры было обнаружено для миоценового периода. В отложениях последнего удалось установить 128 видов деревянистых растений, в том числе 78 деревьев. По данным Геера в настоящее время для всей арктической области известны всего лишь 15 деревьев, из

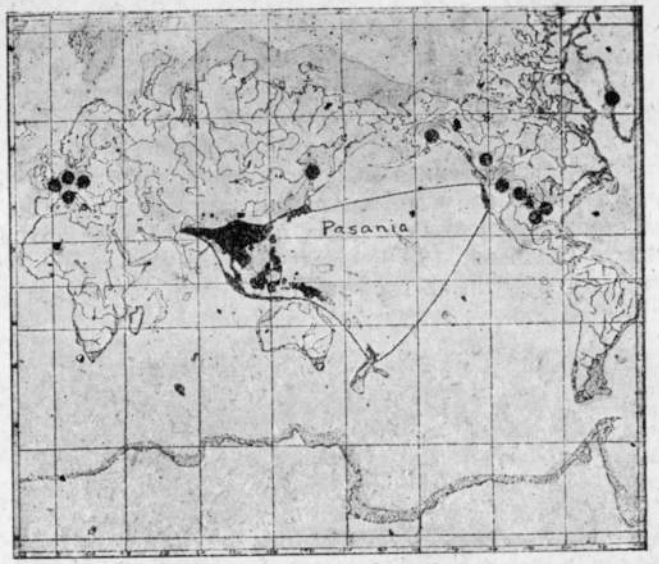


Рис. 103. Ареал распространения современного рода Pasania и ископаемого рода Dryophyllum (черные точки). (Berry 1923).

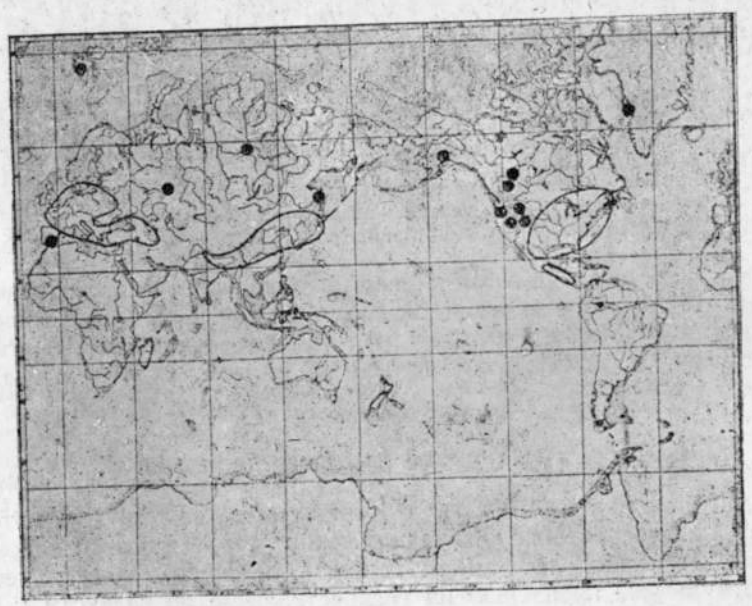


Рис. 104. Современный ареал и ископаемые местонахождения (черные точки) рода Carpinus. (Berry, 1923).

которых до 70° с. ш. доходит сейчас всего 5 видов (береза, ясень, осина, сосна и лиственница; черемуха севернее 68° с. ш. уже принимает форму кустарника). Между тем в миоцене до этой широты доходили 61 вид, а 11

произрастали даже еще на Шпицбергене ,т. е. на широте в 78—79°. Следовательно, в миоцене северная граница распространения древесной растительности лежала еще дальше 79° с. ш. и севернее современной границы на 10—12°. Эти находки показали, что полярная область была покрыта роскошными лесами, характеризовавшимися большим разнообразием видов, как мы это сейчас еще находим в тропических областях или там где уцелели остатки третичных лесов, как например, в Западном Закавказьи. В состав этих лесов входили: на Шпицбергене — бук, не переходящий сейчас 63° с. ш., платан, доходящий сейчас до 59° 54′ с. ш. в миоцене произраставший на 18 градусов севернее — под 78° с. ш., липа, произрастающая сейчас на 15½° южнее, болотный кипарис, очень близкий к виргинскому виду — *Taxodium distichum* (см. рис. 63). В Гренландии, где местонахождения лежат на 7—9° южнее, чем на Шпицбергене, найдены — секвойа, близкая к сейчас живущим в Калифорнии на 52° с. ш. двум видам — *Sequoia gigantea* и *sempervirens* (см. рис. 62), вид *Gliptostrobus*, представляющий собою, по всей вероятности, родоначальника *G. heterophyllus*, произрастающего сейчас в Китае между 24° и 36° с. ш. Несколько видов дубов с опадающими и вечнозелеными листьями, виноградные лозы, вид магнолии, близкий к растущей в Сев. Америке и Японии *Magnolia grandiflora* и др. На о. Исландия — сверх того найден вид тюльпанного дерева, тогда как близкий к нему *Liriodendron tulipifera* в Сев. Америке не переходит к северу 40° с. ш., в культуре же достигает 56° с. ш., между тем как в ископаемом состоянии его листья найдены на 65½° с. ш.

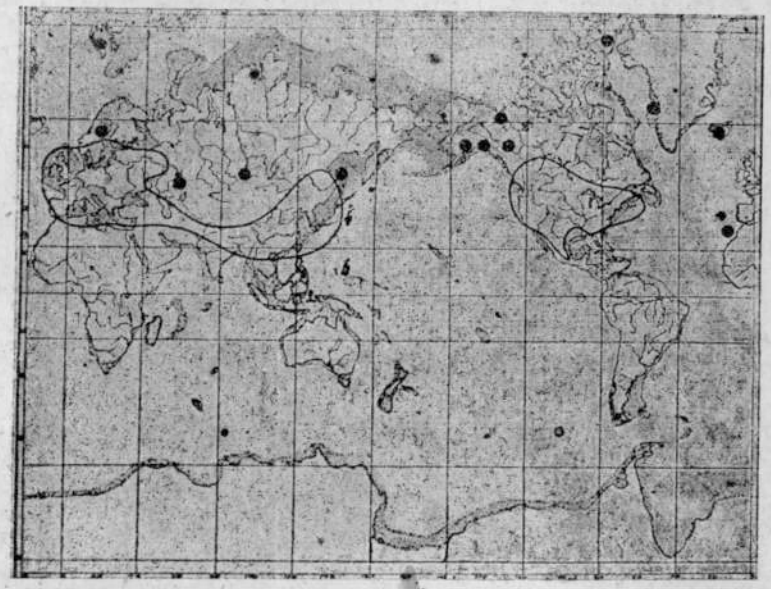


Рис. 105. Современный ареал и ископаемые местонахождения (черные точки) рода Corylus. (Berry. 1923).

Эти данные показали, что климатические условия полярной области в третичном периоде были совершенно иные, чем в настоящее время. По вычислениям Геера, на основании данных нахождения ископаемой растительности и сравнения с климатическими условиями стран обитания в настоящее время аналогичных видов, годовые температурные условия полярной области должны были быть в миоцене следующими: Исландия 65°5′ с. ш., сейчас 2°, в миоцне 9°; Северная Гренландия 70° с. ш., сейчас — 7°, в миоцене + 9°; Шпицберген 78° с. ш., сейчас — 8,6°, в миоцене + 5,5° По

имевшимся в распоряжении Геера данным, климатические условия тропиков в миоцене были теми же, что и сейчас, но в то время как в данный момент они, начиная с 30° с. ш., резко изменяются в смысле быстрого понижения температуры, такового в миоцене не наблюдалось. Мы не станем здесь останавливаться на различных объяснениях этого загадочного явления. Достаточно будет лишь отметить, что эти фитопалеонтологические данные подтверждали уже раньше высказывавшиеся взгляды на полярную область, как первичный центр происхождения флор.

Эта точка зрения впервые была высказана Форбсом и развита затем Дарвином (Thiselton-Dyer, 1909) и др. Она исходит из имеющихся данных, указывающих на то, что начиная с третичного периода материковые флоры и фауны сменяются в такой последовательности, что каждая последующая оттесняет к югу ей предшествовавшую. Эти передвижения флор и фаун должны были начаться с момента дифференциации климата на климатические зоны, что, согласно тогдашним представлениям, до конца мелового

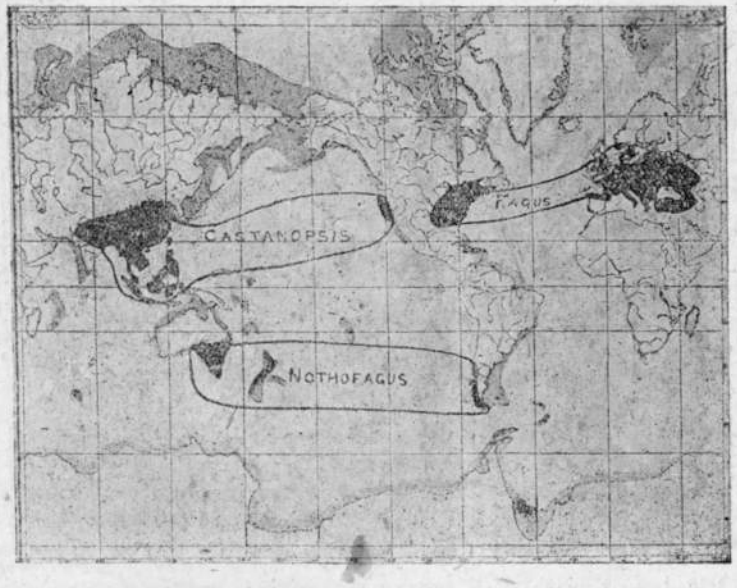


Рис. 106. Современные ареалы родов Fagus, Nothofagus, Castanopsis. (Berry, 1923).

периода или начала третичного периода не имело места, и климатические условия земли отличались однородностью.

Вследствие этого понижение температурных условий, достигшее своего апогея во время ледникового периода, должно было отразиться на растительности всего земного шара, вызвав продвижение флор с севера на юг.

Благодаря этому, флора, населявшая окружающую полюс сушу, размеры и сомкнутость которой до диллювия допускались еще большими чем сейчас, и явилась исходной для современного растительного населения земли. Все нараставшее понижение температурных условий полярной области гнало последнее все дальше и дальше к югу (Fürstenberg, 1909).

Для объяснения черт сходства во флорах Южной Америки, Австралии и Южной Африки, и указания Гукера на циркумполярность антарктической флоры, было сделано допущение трансэкваториального продвижения флор умеренной зоны северного полушария в южное, хотя уже Дарвином и Гукером делались предположения о существовании в прошлом антарктического материка, связывавшего сейчас разъединенные острова и оконечности материков южного полушария. В дальнейшем существование

такого материка получило всеобщее признание, а нахождение в пределах современной антарктической суши остатков ископаемой флоры, а именно юрских растений на земле Грахама на 63°15′ ю. ш. и на Южной Земле Виктории на 85° ю. ш., третичных растений на Сеймурских островах, среди которых оказались представители рода *Knightia,* сейчас растущие в Новой

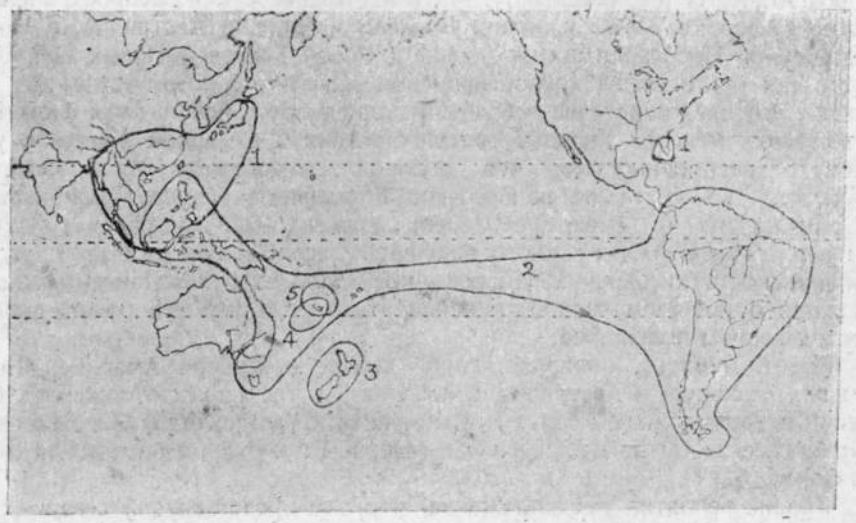


Рис. 107. Ареал распространения сем. Winteraceae; роды: 1. Illicium. 2. Drimys. 3. Wintera. 4. Bubbia. 5. Exospermum, Belliolum, Zygogonum. (Hutchinson. 1926).

Зеландии, *Laurelia,* произрастающие в Южной Америке, родов *Drimys, Lomatia, Myrica, Nothofagus* (Рис. 51, 106), *Araucaria* (Рис. 133), ряда папортников, растущих сейчас в странах южного полушария, подтвердило не только прежнюю связанность этих последних через посредство этого антарктиче-

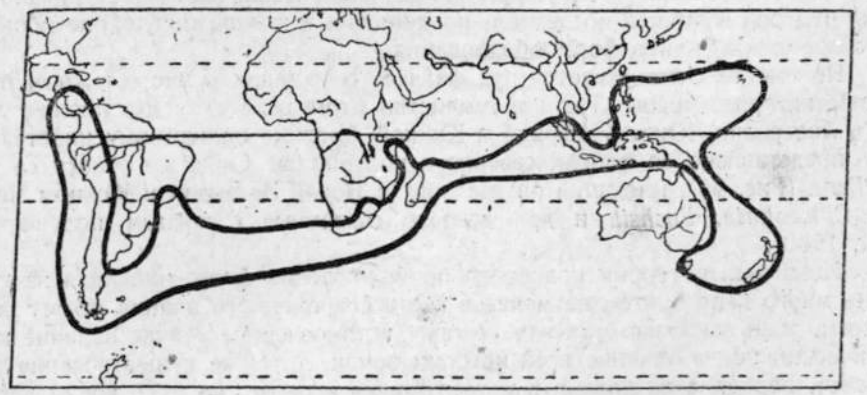


Рис. 108. Ареал рода Gunnera (сем. Hallorogaceae). (Hutchinson, 1926).

ского материка, но и имевшее место изменение климатических условий Антарктики, точно также, как и в Арктике, в смысле понижения температурных условий. Таким образом, создалось основание для предположения о возможности существования такого же центра видообразования вокруг южного полюса, как это допускалось для северного, и продвижения флор под влиянием изменения климата с юга на север. Этим самым монобореаль-

ная теория происхождения жизни заменялась признанием этой роли за землями окружающими оба полюса.

Во многих случаях южное происхождение родов является лишь кажущимся, основывающимся лишь на их современном распространении. Ознакомление с ископаемыми местонахождениями таких родов сплошь и рядом заставляет совершенно изменить точку зрения на их историю. Так, например, род *Araucaria* (см. рис. 133, 134), в настоящее время распространенный в Южной Америке — в Бразилии, Боливии и Чили, в Австралии, в Новой Каледонии, на Норфолькских островах, в Новой Гвинее и Новых Гебридах, говорит как будто бы за южное происхождение этого рода, между тем нахождение его представителей в большом количестве в ископаемом состоянии в отложениях мезозоя Европы, Восточной Азии и Северной Америки, указывает с несомненностью, что родиной этого рода было северное полушарие. Точно также папоротник *Thyrsopteris elegans,* произрастающий только на о. Жуан-Фернандец, должен был бы рассматриваться как представитель флоры южного полушария, если бы нам не были известны ископаемые остатки близких папоротников в юрских отложениях Иоркшира, говорящих о прошлом распространении этого рода или его родоначальных форм в северном полушарии.

Род *Nothofagus,* произрастающий сейчас в Южной Америке, Новой Зеландии, Тасмании и Австралии и найденный в третичных отложениях Сеймурских островов, мог бы считаться типичным представителем флоры южного полушария, если бы не нахождение в северном полушарии близких ископаемых форм.

Вполне вероятно предположение, что эти представители северных родов, проникнув в южное полушарие и очутившись в состоянии изоляции, послужили источниками интенсивного формообразования. Эти вновь возникшие формы могли в свою очередь, быть может, опять таки под влиянием изменений климатических условий в южном полушарии, мигрировать на север, но они большую частью не переступали экватора и не проникали в северное полушарие. Так, например, род *Pelargonium* распространен сейчас почти исключительно в южном полушарии, имея 232 вида, по данным монографии К у н т а, в Южной Африке, только 3 его вида растут в Австралии (2) и Новой Зеландии (1). Но помимо того один вид — *P. Endlicherianum,* произрастающий в северном полушарии — в Малой Азии, заставляет предположить, что род возник в последнем, но попавши в южное полушарие образовал современный центр формообразования.

Но вместе с тем имеется ряд фактов, говорящих о чисто южном происхождении ряда родов. Так все семейство *Proteaceae,* произрастающее сейчас в Австралии, Южной Африке и Южной Америке повидимому никогда не было представлено во флорах северного полушария. Сюда же относится род *Iovellana* (Рис. 53), имеющий по два вида в Новой Зеландии и Южном Чили, род *Calceolaria, Fuchsia* и др., всецело связанные с южным полушарием (Hill, 1930).

Изложенная теория полярного происхождения флор, имеющая за себя очень много данных, тем не менее в свете современного знания может быть принята лишь частично. За это говорит установленное сейчас наличие климатических зон в течение всей истории земли, а также существование ледниковых периодов не только в четвертичном периоде, но и во время других геологических периодов с оледенениями, имевшими место не в современных полярных областях, а в других частях земного шара.

Допущение лишь полярных центров развития флор противоречит также в настоящее время установленным другим центрам видообразования. Кроме того взгляд на тропические области, в особенности высказываемый Г а л л и р о м (Hallier, 1912), Г а л е н к и н ы м (1925) и И р м ш е р о м (Irmscher 1922, 1929), как на центр возникновения покрытосемянных, откуда

они неоднократно проникали в умеренные области, имеет много данных за собой.

К разрешению всех этих загадочных моментов в истории земли, исключающих возможность объяснения прошлого распространения ее флор, может приблизить нас теория перемещения материков, к которой мы сейчас и обратимся.

6. Теория перемещения материков. [1])

Учение об изостазисе и современные представления о строении земной коры.

Согласно теории сжатия земной коры под влиянием охлаждения земного шара, определяющим моментом в лике земли являются горные кряжи, образовавшиеся вследствие сжатия поверхности земного шара, как образуются морщинистые складки на поверхности высыхающего яблока. Эта теория в настоящее время уже не отвечает всем новейшим данным геофизики и расходится со многими результатами геологических исследований, на которых мы здесь останавливаться не можем.

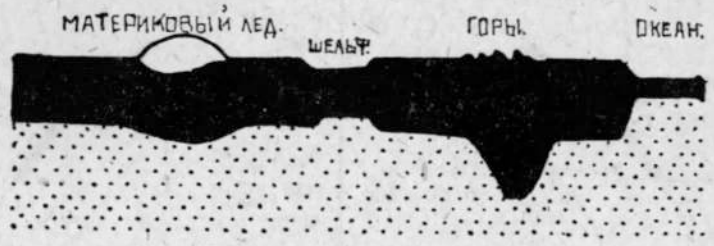


Рис. 109. Разрез через литосферу согласно учению об изостазии. (Wegener. 1922).

Изучение морских отложений на современных материках, как мы видели, показало, что, лишь за самыми ничтожными исключениями, материки никогда не были областями глубокого моря, а покрывались лишь мелкими морями, с другой стороны, промеры глубин океанов установили наличие обширных ровных пространств океанических впадин, над которыми возвышаются громадные материковые глыбы. По словам геолога К а й з е р а: «по сравнению с размерами этих каменных колоссов (материковых глыб) все возвышенности суши кажутся незначительными и маловажными. Даже такие высокие горы, как Гималаи, являются теряющимися морщинками на поверхности таких пьедесталов. Уже это обстоятельство побуждает считать невыдерживающим критики прежнее воззрение, по которому горные кряжи представляют главную основу в общем построении материков. Мы должны даже принять обратное положение, что материки представляют собою более древнее и определяющее лик земли начало, тогда как горы являются сопутствующими, более юными образованиями». Отсюда вытекает, что связанные с теорией сжатия представления, начало которым положил еще Л я й е л л ь, о постоянном чередовании поднятий дна морских впадин выше уровня воды и опускания материков до уровня дна морских глубин, должны быть оставлены, тем более, что они не могут быть согласованы с современными представлениями об изостазии.

Сущность последней заключается в том, что форма земной поверхности не случайна, а определяется существованием закономерного состояния

[1]) Подробное изложение см. Б. Л и ч к о в. (1931).

равновесия, являющегося результатом действия силы тяжести и центробежной силы. Это равновесие сводится к уравниванию на глубине земной коры тех неравномерностей, в смысле наличия высоких гор, смены участков более легких масс более тяжелыми, которые существуют на ее поверхности. Изучения влияния силы тяжести на отклонение отвеса, начатые Праттом и продолженные многими другими исследователями, показали, что эти отклонения зависят не столько от внешней конфигурации земной поверхности, сколько от распределения масс на известной глубине в земной коре, и что всем неровностям на поверхности последней отвечает такое же неравномерное распределение масс на глубине, т. ч. избытку последних на поверхности (возвышенностям) соответствует внутреннее увеличение масс на глубине и дефекту их на поверхности отвечает такой же дефект на глубине.

Из учения об изостазисе, являющимся уже не гипотезой, а вполне обоснованной и всеми принятой теорией, с логической необходимостью вытекло представление о земной коре, как состоящей из нескольких концентрически налегающих одна на другую оболочек. Эти оболочки, согласно

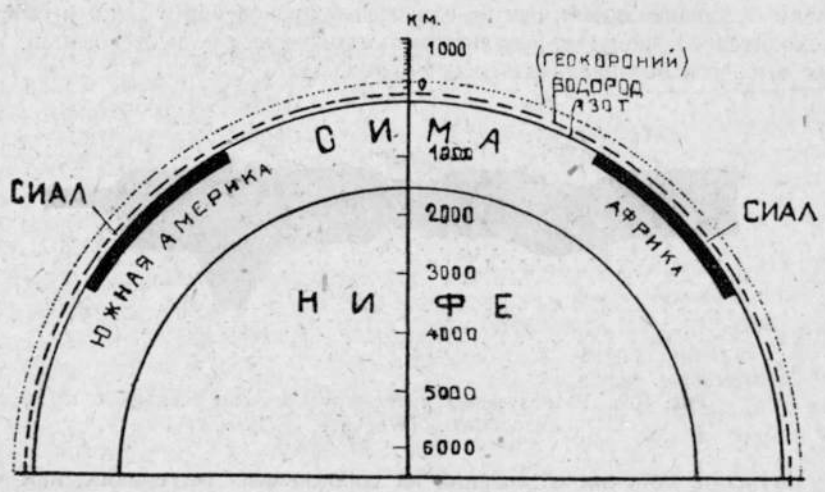


Рис. 110. Разрез через Америку и Африку по большому кругу. (Wegener, 1922).

имеющимся фактическим данным, отличаются одна от другой различным составом образующих их горных пород, характеризующимся различной температурой, давлением и весом, при чем последний возрастает с глубиной. Эти оболочки, Зюсс, по составу образующих их пород обозначил следующим образом: наиболее поверхностная сиал — Sial, характеризуется преобладанием кремния (Si) и аллюминия (Al), ниже ее следует более тяжелая сима — Sima, в которой преобладают кремний (Si) и магний (Mg), и, наконец, ядро земного шара образовано третьей оболочкой нифе — Nife, состоящей в главной массе из тяжелых металлов — никкеля (Ni) и железа (Fe). Такое распределение вещества с увеличением его веса к центру земли вполне отвечает законам силы тяжести.

Таким образом, на участках земной поверхности, занятых материками, существуют все три оболочки, между тем как на океанических глубинах самая наружная оболочка — сиаль — является очень тонкой или может совсем отсутствовать.

Учение об изостазисе и наличие концентричных оболочек земного шара, отличающихся различным весом, приводят нас еще к другому представлению, а именно к необходимости допущения, что эти оболочки должны давить одна на другую, при чем более тяжелые массы сиаль должны глубже

вдавливаться в нижележащую оболочку и отеснять симу на большую глубину, чем ее более легкие массы. Эти материковые глыбы должны удерживаться в состоянии равновесия, подобно плавающим в жидкостях предметам или, например, ледяным глыбам в океанах, подводная часть которых, соответственно закону Архимеда, должна быть примерно в 8,9 больше их

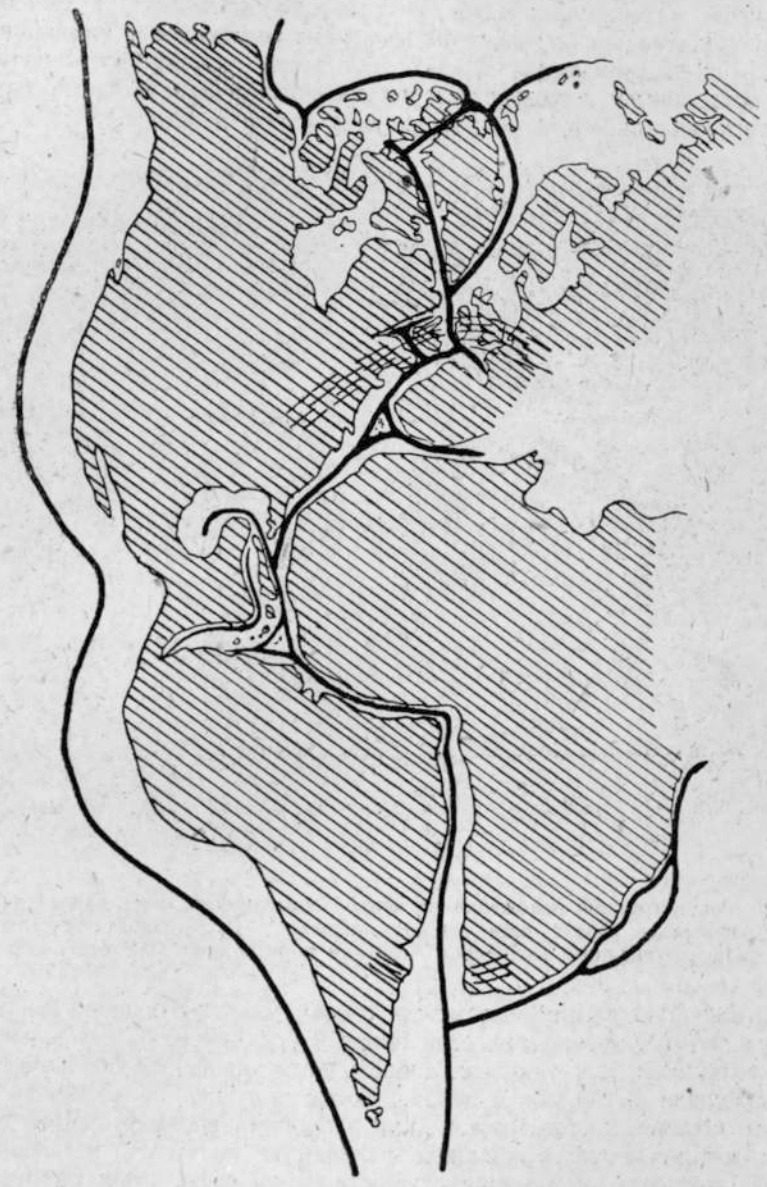


Рис. 111. Западная часть пангеи. (Behms).

надводной части. Увеличение или уменьшение нагрузки последней должно соответственно увеличивать или уменьшать степень их погружения. Отсюда мы приходим к представлению о вязко-жидком состоянии тяжелого вещества, образующаго вторую оболочку земли — симу, в которой жесткие и легкие глыбы континентов плавают, вытесняя массу, образующего ее базальта, равную их собственной массе.

Под океанами, где сиаль очень тонка или отсутствует вовсе, тонкий и легкий слой земной коры погружен в слой симы на меньшую глубину чем под континентом, так что можно говорить о том, что базальты симы образуют почти непосредственно дно океанов.

Отсюда уже ясен переход к допущению возможности горизонтальных перемещений материковых глыб, которые как бы плавают в нижележащей симе. В этом допущении может быть найдена возможность примирения указанных двух взаимно-исключающих друг друга положений: 1. материки и океаны постоянны и 2. между материками должны были существовать связи, обусловливающие наличие общих для них флоры и фауны.

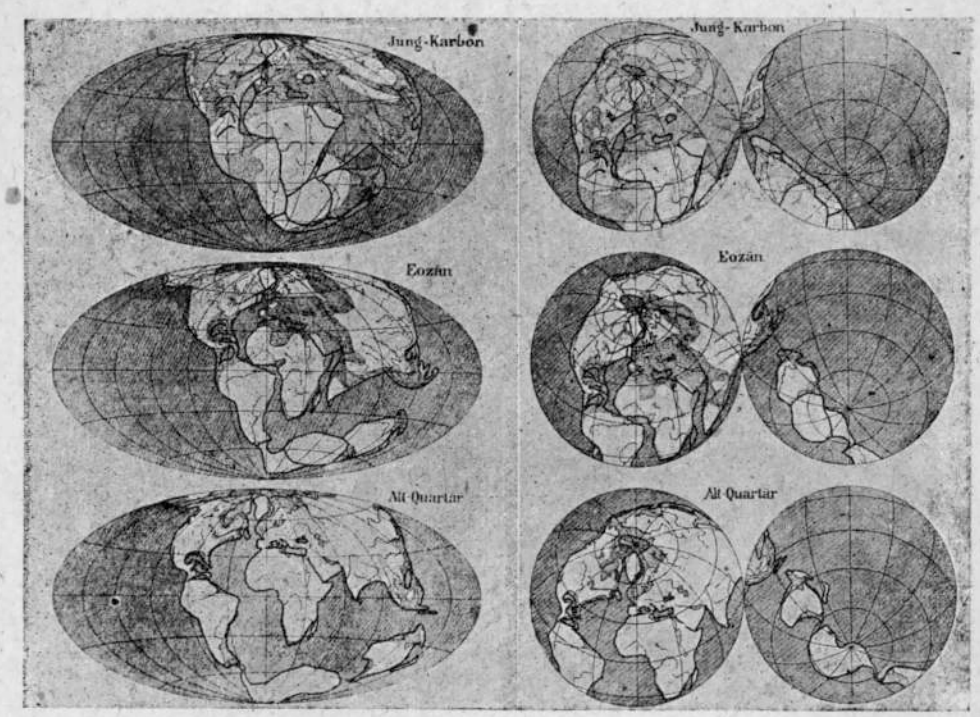


Рис. 112. Реконструкция положения материков с различных точек зрения для нижнего карбона, эоцена и начала четвертичного периода. Штриховкой показаны глубокие морские впадины, пунктиром — мелкие моря и реки. (Wegener, 1922).

Эти два, непримиримые между собою, взаимно опровергающиеся, положения легко разрешаются, если принять постоянство не отдельных океанов и материков, как таковых, а постоянство площадей океанических впадин и площади материков в целом. Тогда, допуская возможность горизонтального перемещения материков, как это делает выдвинутая Вегенером теория, мы, не нарушая принципа постоянства материков и океанов, получаем возможность объяснения существования связи суши не через ранее существовавшие промежуточные материки, а путем имевшего место непосредственного соприкосновения ныне существующих материков.

Гипотеза Вегенера.

Гипотеза перемещения материков, выдвинутая Вегенером и сейчас постепенно приобретающая общее признание, как и всякая теория, имеет своих предшественников в виде высказывавшихся отдельных, недостаточно обоснованных мыслей или даже более серьезно обоснованных положений,

которые в момент своего возникновения не нашли достаточно благоприятной почвы для своего развития. История знает многочисленные примеры аналогичных случаев. Достаточно напомнить знаменитый спор Кювье с Жофруа де Сент Илером об эволюции организмов, окончившийся поражением последнего и забвением этих взглядов, которые ровно через пятьдесят лет в работах Дарвина и Уоллеса получили быстрое и общее признание.

Так и в отношении возможности горизонтального перемещения всей суши высказывались ранее отдельные мысли (Lowthian в Эдинбурге — 1857 и 1875 гг., Evans в Лондоне в 1866 г., Wettstein в Цюрихе в 1880 г., Kalberg в Мюнхене в 1886 г.), а уже вполне обоснованные соображения о перемещении материков от полюса к экватору были опубликованы в 1910 г., за

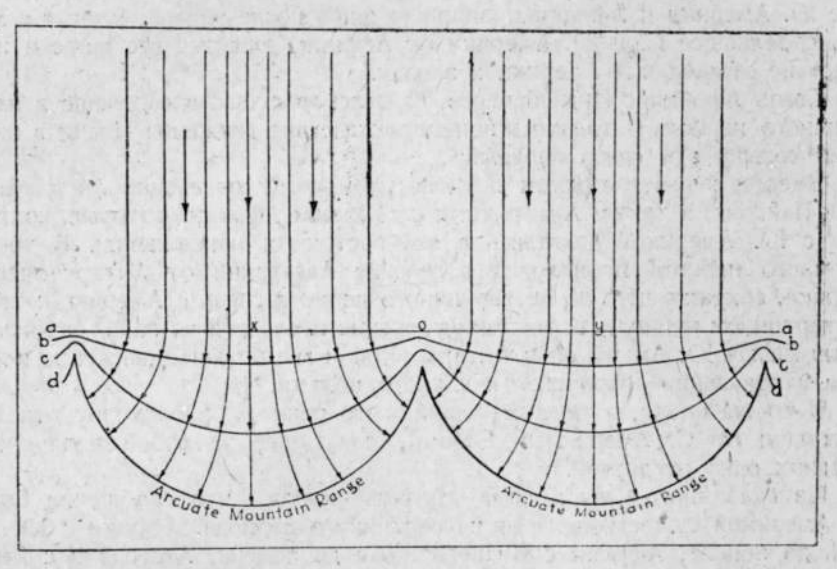


Рис. 113. Диаграмма последовательных стадий образования горных систем, вследствие движения земной коры. Объяснение обозначений см. в тексте. (Taylor, 1928).

два года до Вегенера, Тейлором (Taylor), к соображениям которого мы еще вернемся.

Тем не менее эта теория получила известность благодаря ее современному обоснованию, данному Вегенером, почему имеется полное право называть ее его именем.

Вегенер пришел к своей теории на основании размышления об одинаковом очертании противолежащих берегов южной части Атлантического океана: береговых линий Бразилии и Африки, сходство, которое уже и раньше не могло не обратить на себя внимание. Большой прямоугольный излом бразильского берега у мыса Сан-Рок в Ю. Америке имеет свое отражение в соответствующем изгибе африканского побережья у Камеруна, и южнее этих пунктов каждому выступу Бразильского берега соответствует одинаковой формы залив на африканском берегу. (См. рис. 111)

«Это поразительное явление, пишет Вегенер, сделалось исходным пунктом для создания новых представлений о природе нашей земной коры и происходящих в ней движениях».

Согласно его взглядам в догеологическое время сиаль равномерно покрывала всю поверхность земного шара тонким слоем, сверху которого располагалось сплошное море — «панталасса». Впоследствии в палеозое происходит под влиянием каких-то причин разрыв сиаль и собирание ее в одну

глыбу, выступающую над поверхностью моря, образуя сплошной материк—«п а н г е а», окруженный со всех сторон первичным Великим Океаном. В этот момент происходит и возникновение океанических впадин.

Связанность материков в один исходный континент существовала еще в триасе и только в юрском периоде начинается распадение его, выразившееся в намечающемся образовании двух меридиональных линий разлома. Эти линии разлюма проходили между Европой—Африкой и Южной Америкой, с одной стороны, и между Африкой и Индией, с другой, и привели к созданию Атлантического и Индийского океанов.

Отделение Южной Америки от Африки в меловом периоде делается все более и более заметным, хотя незначительная связь северо-восточного берега Ю. Америки и западного берега Африки, в его центральной части, существовала еще в третичном периоде, так что окончательное изолирование Ю. Америки и Африки произошлю лишь после эоцена. Вместе с этим, море, отделившее С. и Ю. Америки от Африки, делается все шире и шире, вследствие отхождения Америки к западу.

Связь Африки с Индией через Мадагаскар существовала еще в начале третичного периода и только в эоцене, вследствие движения Индии в направлении севера, эта связь порвалась.

Вместе с тем в юрском периоде происходит отделение Австралии от Индии-Цейлона, а также Антарктики от Южной Африки, которые, сохраняя связь с Ю. Америкой двигались в юго-восточном направлении. В течение третичного периода происходит отделение Австралии от Антарктического материка, сохранявшего до четвертичного периода связь с Америкой; только в четвертичном периоде, вследствие движения последней на запад, произошел разрыв между Ю. Америкой и Антарктикой и все большее движение последней в направлении современного южного полюса.

В то же время, в течение ледникового периода, происходит отделение Гренландии от С. Америки и Европы, повлекшее за собой изолирование последних одна от другой.

Из сказанного мы можем сделать вывод, что сообщение Европы с С. Америкой существовало до четвертичного периода, Африки с Ю. Америкой до эоцена, Африки с Индией также до эоцена, Австралии с Индией до юрского периода, с Антарктикой и Ю. Америкой до середины третичного периода и, наконец, Антарктики с Ю. Америкой до четвертичного периода. Соединение С. и Ю. Америк обусловлено не случайным соприкосновением, а существует с очень давних времен с той лишь разницей, что эта связь временами существовала лишь под водой, временами же соединявшие их участки суши выступали над поверхностью моря. Последнее имело место, вероятно, в силуре и девоне, затем с пермского периода до среднего триаса, затем опять в меловом периоде и, наконец, с миоцена до наших дней.

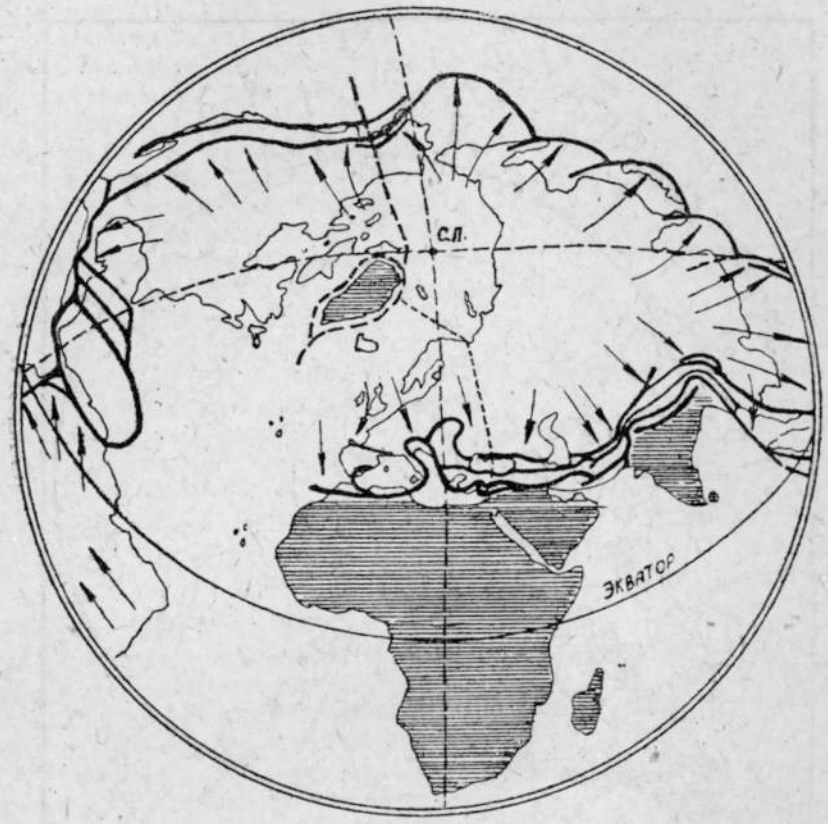
Таков исторический процесс современого распределения материков, согласно В е г е н е р у.

Самым трудным моментом для обоснования перемещения материков, является объяснение причины происшедшего раскола пангеи и тех сил, под влиянием которых произошли перемещение и расхождение материковых глыб. Хотя незнание причины этого процесса еще не означает не научности и не серьезности самой теории, упрек, который совершенно несправедливо не раз делался В е г е н е р у. Можно привести десятки совершенно достоверных научных фактов, причины которых нам до сего времени неизвестны.

В е г е н е р устанавливает двоякого рода движение материков: во-первых, по направлению к экватору и во-вторых, в направлении запада. Эти движения определяются действием двух сил. Одной из них является влияние приливов, вызываемых действием притяжения солнца и луны не только на воды океана, но и на вязкую симу. Несмотря на незначительную силу этих приливов, тем не менее принимая во внимание громадные промежутки времени их действия, величину ее надо считаты достаточной для того, чтобы вызвать движение в симе и при том в направлении запада, как показали вычисления.

Второй силой является центробежная сила, вызывающая собирание и движение материков к экватору; направление движения материков является вследствие этого результирующим из сочетания этих двух сил.

В дополнение к этим выводам В е г е н е р а, Т е й л о р, как мы сказали, раньше его высказавшийся за движение материков к экватору, в своей



Рис, 114. Карта направления горообразовательных процессов, вызванных перемещением материковых масс по радиусам в направлении от северного полюса к экватору. (Taylor, 1928).

новой статье (1928 г.) дает дальнейшее развитие своих взглядов на это движение, в значительной мере дополняющее сказанное В е г е н е р о м.

Уже З ю с с о м был отмечен фестоновидный характер выступов цепи азиатских гор, который объяснялся им движением земной коры к югу под влиянием охлаждения земли и сокращения ее поверхности.

Т е й л о р, точно также как и З ю с с, сравнивает это движение с движением ледников, фестоновидная форма морен которых обусловливается перемещением подстилающего их слоя льда. Препятствия, попадающиеся на пути этих движущих масс и обусловливают дуговидные выступы последних, образующиеся по обе стороны таких препятствий. Таким препятствием движению земной коры в Азии служила Индия, вызвавшая образование Гималайев, в Европе — Африка, обусловившая возникновение Альп.

Выше приведенная диаграмма дает схему этого движения, при чем ли-

ния *a—a* соответствует моменту до начала движения, тогда как линия *вв, сс* и *dd* — последовательным моментам последнего, точка же *о* отвечает местонахождению препятствия, вызвавшего задержку движения масс. (Рис. 113).

Тейлор констатирует наличие такого же движения земной коры с севера и с юга в направлении экватора и аналогичного горообразования в результате этого движения с той разницей, что размеры этого горообразования были пропорциональны размерам движущихся материковых масс, вследствие чего в Азии они и приняли наибольшие размеры. (Рис. 114).

Рис. 115. Карта иллюстрирующая образование дизъюнктивных бассейнов в пределах полярной области, вследствие перемещения материковых масс в нацравлении от северного полюса к экватору. (Taylor, 1928).

Это перемещение северных материков на сотни миль к югу, (для С. Америки оно определяется в 560 миль), должно было оставить следы в полярной области и действительно последняя наполнена облюмками, оставшимися после смещения этих материковых масс. Вместе с тем Ледовитый океан представляет из себя дизъюнктивный бассейн Азии, имеющий протяжение от Гренландии до края, погруженного в море, шельфа Северной Азии

в 15000 миль. Такой же бассейн Европы лежит между северным краем последнего и восточной частью Гренландии и имеет протяжение в юго-восточном направлении около 1000 миль. Наконец, третий бассейн лежит между Гренландией и Сев. Америкой.

Размеры этих трех бассейнов, явившихся результатом отхождения северных материков к югу, соответствуют размерам движения соответствующих материков и горообразовательных процессов, им вызванных. Вследствие этого Сев. Америка имеет наименьшие, а Азия наибольшие фестоновидные горные цепи. (Рис. 115).

В дополнение к этому можно еще сказать, что согласно Вегенеру образование других горных систем, имеющих направление с севера на юг, явилось следствием движения материков на запад, как результат смятия их переднего края, вследствие сопротивления, оказываемого древним, глубокоохлажденным, а потому сильно противостоящим боковому движению, дном океанов. Так, от давления дна Тихого океана образовалась грандиозная цепь Андов простирающаяся, вдоль западного края Америки от Аляски до Антарктики. Такого же происхождения Ново-Гвинейские горы и Кордильеры Восточной Австралии. Образовавшаяся в это же время горная цепь Новой Зеландии, находившаяся на переднем крае последней, вследствие изменения направления движения, отделилась в виде гирлянды гористых островов и осталась позади. К числу таких же отделившихся и отставших от движения общей массы материка гирлянд относятся Антильские острова у берегов С. Америки и восточно-азиатские острова.

Этим же сопротивлением объясняются выклинивание и отгибание к востоку, вследствие отставания, заостренных в меридиональном направлении концов всех материковых глыб, к каковым относятся южная оконечность Гренландии, шельф Флориды, Огненная Земля и отломившийся от Индии Цейлон.

Гипотеза Джоли.

Очень важным моментом для обоснования теории Вегенера и понимания сил, вызвавших движение материковых масс на запад и горообразовательных процессов на их западной окраине, явилось опубликование Джоли (Joly) в 1925 году его истории поверхности земли.

Изучение рельефа земной поверхности приводит нас к заключению, что помимо возвышенностей, образуемых сейчас существующими горными системами, имеется еще и ряд остатков более древних хребтов, почти совершенно уничтоженных эрозией. Эти данные свидетельствуют о том, что горообразовательные процессы, называемые американскими геологами «революциями», происходящими в земной поверхности, совершались в течение истории земли неоднократно до шести или семи, а может быть и более раз.

Эти революции каждый раз сопровождались опусканием материков, затоплением морем их низких частей, после чего начинался опять медленный подъем суши, который и завершался образованием вновь возникшей горной цепи. Через некоторый промежуток времени весь цикл этих событий начинался снова.

Эти, до сих пор остававшиеся непонятными, явления Джоли объясняет на основании процессов, происходящих в земной коре под влиянием радиоактивности образующих ее горных пород.

В настоящее время имеются данные о среднем содержании радия и тория в горных породах и, зная количество тепла, выделяемого при распаде одного грамма радия, мы можем вычислить количество радиоктивного тепла, образующегося в континентах, мощность которых в настоящее время вычисляют в среднем в 31 км.

Зная также количество тепла, теряемого поверхностью материковых

глыб путем излучения, установили, что это последнее почти равно количеству тепла, получаемого ими от процессов распада радиоактивных пород. И следовательно, если допустить, что последнее теплю не передается нижележащим слоям коры, мы должны принять, что сумма тепла материков остается неизменной.

Температура базальтовой постели — симы, на которой покоятся материки, образованная породами недавно выкристаллизовавшимися из расплавленной магмы, по лабораторным данным должна быть равна примерно 1050° С. Температура же дна материков, вычисленная при допущении радиоактивного распада должна достигать 961° С., т. е. очень близка к предыдущей температуре.

Из этого следует, что базальтовая постель не получает, но и не отдает тепла лежащим на ней материкам, а обладая некоторым содержанием радия и тория постепенно накапливает его. На дне океана, где базальтовая постель подходит к самой их поверхности будет, конечно, происходить потеря тепла, но на некоторой глубине, принимаемой в 48 км., уже будет находиться слой базальта, температура которого, благодаря происходящим в нем радиоактивным процессам, будет равна температуре нижележащих слоев, что удержит потерю тепла этими последними и они будут уже накапливать его так, как это, мы видели, имеет место под материками.

И так, находящаяся в вязко-твердом состоянии базальтовая постель, имеющая температуру в 1050° постоянно, вследствие наличия радиоактивных процессов, накапливает тепло, при чем когда количество последнего увеличится настолько, что вызовет подъем температуры на 100°, т. е. когда температура базальтовой постели достигнет 1150°, произойдет ее расплавление. Срок, потребный для такого повышения температуры, исчисляется, примерно, в 33 миллиона лет.

Расплавление базальтовой постели идет постепенно от переферии ее вглубь, в результате чего материковые массы потеряют свое устойчивое положение и, вследствие своей тяжести, опустятся глубже в подстилающие слои симы. Это вызовет увеличение объема постели и радиуса земли, что будет сопровождаться растягиванием, как поверхности континентов, так и дна океанов, сопровождаемых разрывами и истечением лавы. Таким образом, возникают цепи вулканических островов. Вместе с этим море заливает береговые понижения материков.

Базальтовая постель, находящаяся в жидком состоянии, будет испытывать действия приливов, под влиянием притяжения луной и солнцем, которые, как показывают вычисления, вызовут движения материковых масс на запад. При этом океаны будут покрывать последовательно те участки постели, которые перед тем были заняты передвинувшимися материками. Это вызовет охлаждение магмы и приведет к прекращению дальнейшего расплавления постели и предотвратит дальнейшее погружение и, следовательно, гибель материков. Но при этом, конечно, отдельные участки материков могут совершенно погружаться в расплавленную постель, образуя морские впадины.

С охлаждением постели в ней прекратятся явления прилива, радиус земли вернется к прежней величине, материки начнут подниматься и океаны вернутся к прежнему уровню. В это же время на поверхности охлажденного дна океанов, под влиянием давления передвигающихся материков, образуются пологие волны, к каковым относится атлантический вал, о котором нам придется еще говорить, идущий в Атлантическом океане с севера на юг, и глубокие впадины Тихого океана, и окажет сопротивление движущимся материкам, вызывая образование вдоль края последних горных складчатых систем.

Эти премещения материков вызывают смещения в отношении расположения полюсов, а это должно привести к изменению распределения климатических условий на земле и, следовательно, к изменению распределения их живого населения. Такое объяснение разрешает ряд загадок в географическом распространении организмов.

Б—1798

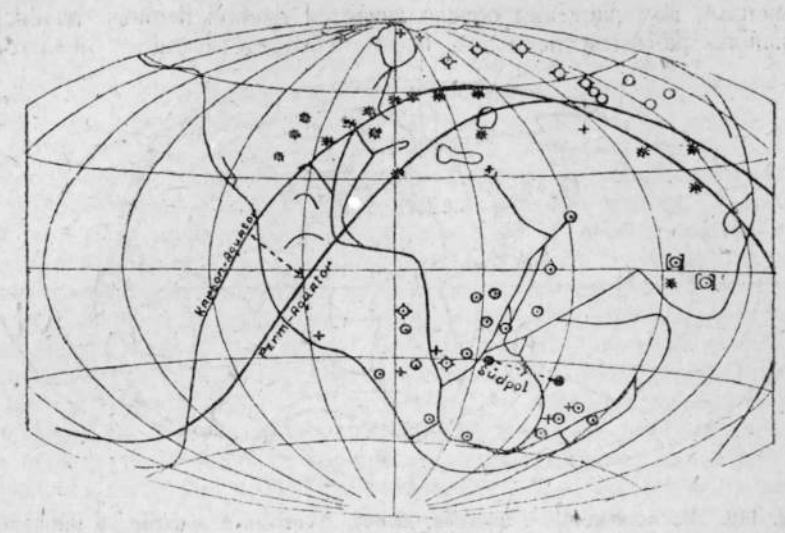


Рис. 116. Распределение флор и расположение экватора в каменноугольном и пермском периодах (звездочка — флора Pecopteris, кружок — Glossopteris). (Koeppen u. Wegener, 1924).

Детальный разбор климатических условий прежних геологических периодов, в связи с теорией перемещения материков, Вегенер дал совместно с Кеппеном (Köppen u. Wegener, 1924) в специально посвященной этому вопросу книге, из которой мы извлечем взгляды авторов, касающиеся географии растений прежних эпох.

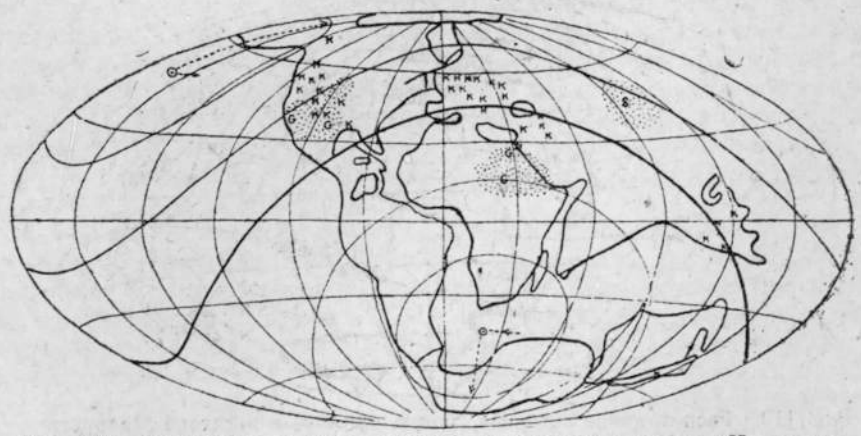


Рис. 117. Расположение болот, пустынь и экватора в эоцене. (K — уголь, G — гипс, пунктир — пустыни). (Koeppen u. Wegener, 1924).

Палеогеография растений.

География растений прежних геологических периодов является для нас во многих случаях еще далеко необъяснимой. Такой еще не разрешенной загадкой является распространение растений и целых флор в зонах земного шара, совершенно неосоответствующих этим последним по своим современным климатическим условиям, а также однородность растительности, свидетель-

ствующая об однородности климатических условий там, где в настоящее время имеется ясно выраженная смена климатических и растительных зон.

К числу таких загадок относится также отсутствие признаков периодичности в росте растений каменноугольного периода. Эта периодичность у современных нам растений обусловливается сменой периода интенсивного вегетативного развития периодом покоя, соответствующим неблагоприят-

Рис. 118. Расположение ледников, болот, пустынь и экватора в миоцене. (E — лед, K — уголь, S — соль, G — гипс, W — пески, пунктир — пустыни). (Koeppen u. Wegener, 1924).

ному, в климатическом отношении, времени года. Одним из характерных признаков такой периодичности являются, например, у лиственных и хвойных растений спящие почки, остающиеся в закрытом состоянии в неблагоприятные периоды года и развивающиеся с наступлением благоприятствующих климатических условий. У растений каменноугольного периода, несмотря на наличие

Рис. 119. Расположение ледников, болот, пустынь и экватора в плиоцене. (L — лёсс, остальные обозначения как на предыдущем). (Koeppen u. Wegener, 1924).

крупных деревьев, как например лепидодендроны, кордаиты, каламиты и др., такие почки совершенно не найдены.

Другим, еще более характерным признаком периодичности являются годичные кольца утолщения древесины, характерные для растений, имеющих вторичное утолщение последней. У растений каменноугольного периода, найденных на значительной части северного и отчасти южного полушария, колец

утолщения не наблюдается. Это обстоятельство, а также и отсутствие спящих почек свидетельствуют о беспрерывном и равномерном росте, который мог иметь место лишь при ровном климате, лишенном периодической смены времен года.

Такого рода климатические условия в настоящее время соответствуют экваториальным и характеризуют тропическую растительность. Между тем растения каменноугольного периода, лишенные такой периодичности, произрастали на всем протяжении Европы.

Во флоре каменноугольного периода можно, согласно Потонье, различать элемент тропического происхождения,[1]) характеризующийся наличием папортника *Pecopteris*, и элемент субтропический, характеризующийся наличием лепидодендронов, сигиллярий и др. В то время как первая — пекоптерисовая флора в каменноугольном периоде занимала вполне ограниченную, относительно узкую полосу, которая проходила через северную Америку, Европу и заканчивалась в Восточной Азии, субтропическая — лепидодендроновая флора лежала по обе стороны этой полосы и имела значительно большее распространение — она известна на севере до Шпицбергена, а на юге до Южной Африки, т. е. занимала в ширину интервал в 120°.

Другой, не менее трудно разрешимой загадкой, чем указанное отсутствие периодичности роста и широкое распространение тропических и субтропических флор вне современных тропиков и субтропиков, является произрастание деревьев вблизи современных полюсов, например на Шпицбергене, о чем мы выше уже говорили. При этом, что является совершенно непонятным, длительность полярной ночи видимо не оказывала на эту растительность никакого влияния.

Эти загадочные особенности в распространении и биологии ископаемых флор вызвали ряд попыток их объяснения. Так делались допущения, что растения предшествующих периодов обладали значительно большей, чем современные растения, способностью приспособления к различным климатам и были значительно менее чувствительны к теплу и холоду. Для объяснения несоответствия палеоклиматических особенностей, главным образом равномерности климата на значительном протяжении земной поверхности, высказывались предположения, что однородность климата обусловливалась большим количеством внутреннего тепла земного шара и незначительной потерей этого тепла излучением вследствие наличия покрова облаков, окружавших земной шар. Наконец, считали возможным допустить, что отсутствие колец утолщения есть особенность тогдашних растений и на основании их отсутствия нельзя делать никаких заключений, касающихся климата.

Эти положения опровергаются, с одной стороны, нахождением следов ледников в древнейших отложениях земли,[2]) а также тем что уже в каменноугольном периоде однородность климата не была повсеместной, так как нам известны остатки древесины — с Фальклендских островов и из Австралии, имеющие кольца утолщения; с другой стороны, во флорах последующих периодов периодичность в росте растений делается все более и более распространенной и заметной. Это обстоятельство указывает на наличие кли-

[1]) Тропический характер образования каменного угля, как и вся теория Потонье, сейчас оспаривается — мы еще вернемся к этому вопросу ниже.

[2]) Во время верхнего каменноугольного и раннего пермского периодов в южном полушарии, главным образом, имело место сильное оледенение. Южная Америка, Африка, Индия и Австралия носят несомненные следы оледенения, размеры которого черезчур значительны, чтобы можно было считать их результатом действия, спустившихся с гор альпийских ледников. Это нахождение льда в современной тропической зоне и субтропической растительности в теперешней умеренной зоне заставляет Симпсона (Simpson'a. 1929) считать, что Вегенер прав и что значительное смещение материков по отношению к полюсам и к климатическим зонам несомненно имело место.

матических зон в предшествующие периоды жизни земли, но в то же время не оставляет сомнения и в том, что положение земных материков в отношении этих зон было совсем иное. Вместе с тем мы не можем допустить коренного отличия в физиологии и биологии растений прежних геологических периодов, и даже наоборот, на основании данных фитопалеонтологии должны признать их полное тождество с современными. Согласно этим данным, ископаемые флоры должны были произрастать в климатических зонах, отвечающих физиологическим особенностям этих растений, которые в отношении требований к теплу и свету должны отвечать таковым и их современных потомков.

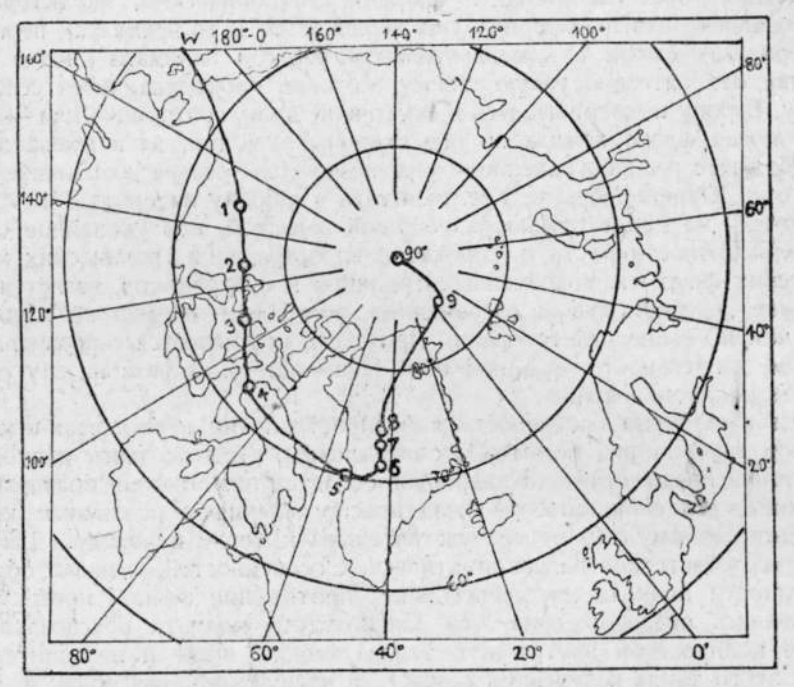


Рис. 120. Перемещения северного полюса по отношению к Европе: 1. Миоцен. 2—4. Плиоцен. 5—9. Ледниковый период. (5. Гюнц. 6. Миндель. 7. Рисс. 8. Вюрм). (Koeppen u. Wegener, 1924).

Это положение находит подтверждение и в современных данных по истории низших, планктонных обитателей моря. Нам хорошо известно, что современное население вод моря, обитающее в химически однородной среде, извлекает из нее все необходимые для его обмена веществ элементы. При этом установлено, что совместно обитающие, но анатомически и морфологически различные группы животных извлекают из морской воды совершенно различные вещества, выделяемые ими затем в виде твердых секретов, образующих их скелет. Эти различия в характере обмена веществ создают возможность совместного обитания многочисленным и разнообразным формам.

Обращаясь теперь к геологическому прошлому этих микроскопических обитателей моря, мы констатируем во-первых, что они в морских отложениях, достигающих мощности 25000 м, расположены в хронологическом порядке чередующихся поколений, в поражающем количестве индивидуумов и исключительном видовом разнообразии. Во-вторых, установлено, что на протяжении всего этого длинного ряда сменявшихся поколений мы можем наблюдать наличие вполне очерченных и легко определимых видов. Наконец, в-третьих констатировано, что начиная от древнейших и кончая новейшими слоями этих отложений — химический состав скелетов этих животных настолько однороден, что не может быть сомнений в химической неизменности обмена веществ, сохранившего свое постоянство на протяжении длинных веков геологических периодов (Walther. 1930).

Все вышеизложенное заставляет нас допустить необходимость иного расположения полюсов в отношении материков. Из всех этих трудностей географии растений прежних геологических периодов выводит нас изложенная теория Вегенера, при свете которой климаты прежних геологических периодов получают совершенно иное и вполне нас удовлетворяющее объяснение.

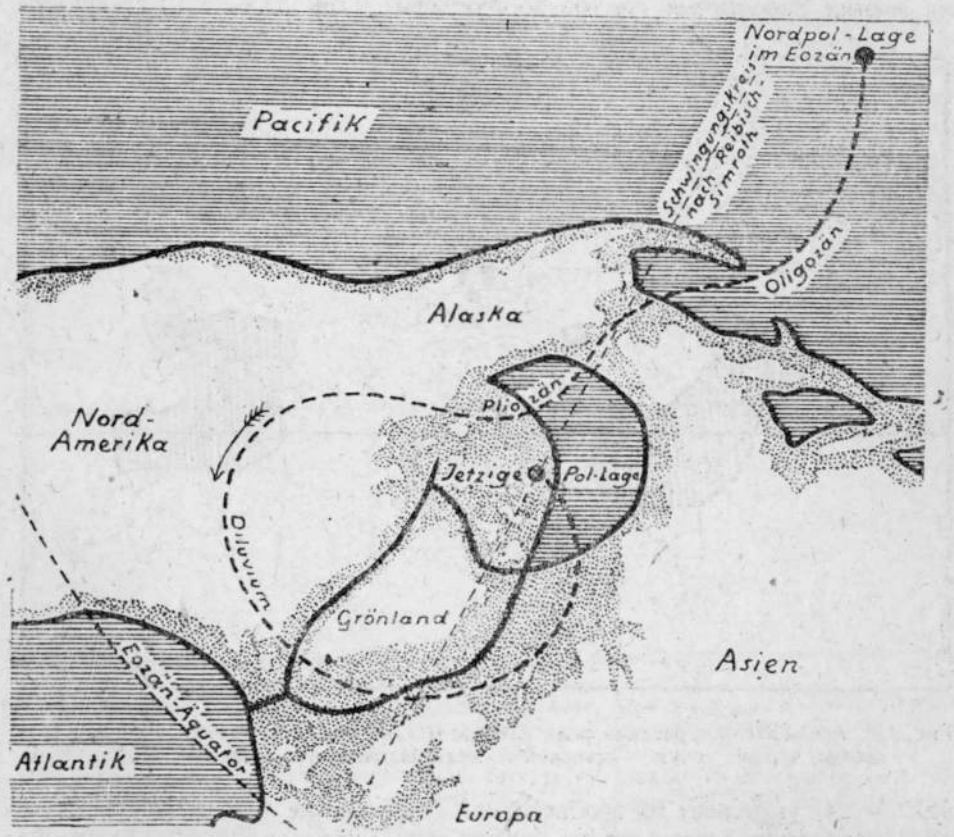


Рис. 121. Перемещения северного полюса из области Тихого океана (эоцен) в современное положение по Вегенеру и в сопоставлении с его качанием по данным теории пендуляции. (F. Koch, 1929).

Согласно реконструкциям Вегенера, мы должны допустить для каменноугольного и пермского периодов такое положение земной суши, бывшей еще в то время в связанном состоянии, при котором в каменноугольном периоде южный полюс находился на 25° южной широты и 40° восточной долготы, в пермском — на 40—45° южной широты и 40° восточной долготы. Северный полюс в это время должен был лежать на 25° северной широты и 155° западной долготы, вследствие чего он со всех сторон был окружен океаном.

Такое положение полюсов должно было повлечь за собой и соответственное распределение климатических поясов. Экватор в каменноугольном

периоде, согласно этой реконструкции, проходил через западную С. Америку, среднюю Европу и Каспийское море, сильно выпуклой дугой, к Зундскому архипелагу. Средняя Европа, таким образом, находилась в полосе экваториальных дождей и в значительной степени была затоплена морем. Таким образом, каменноугольные залежи Средней Европы должны быть тропического происхождения, что и подтверждается образованием этих залежей флорой типа *Pecopteris*. Так разрешается вопрос о нахождении в каменноугольном периоде тропической флоры, лишенной периодичности в своем росте, в Средней Европе, а связанность материков объясняет однородность климатических условий на значительном протяжении последних. Вот эти-то перемещения полюсов дают возможность нового объяснения и нового обоснования палеогеографии растений, совершенно так же как и для объяснения многих непонятных фактов зоогеографии. Так, Эккардт (Eckardt,

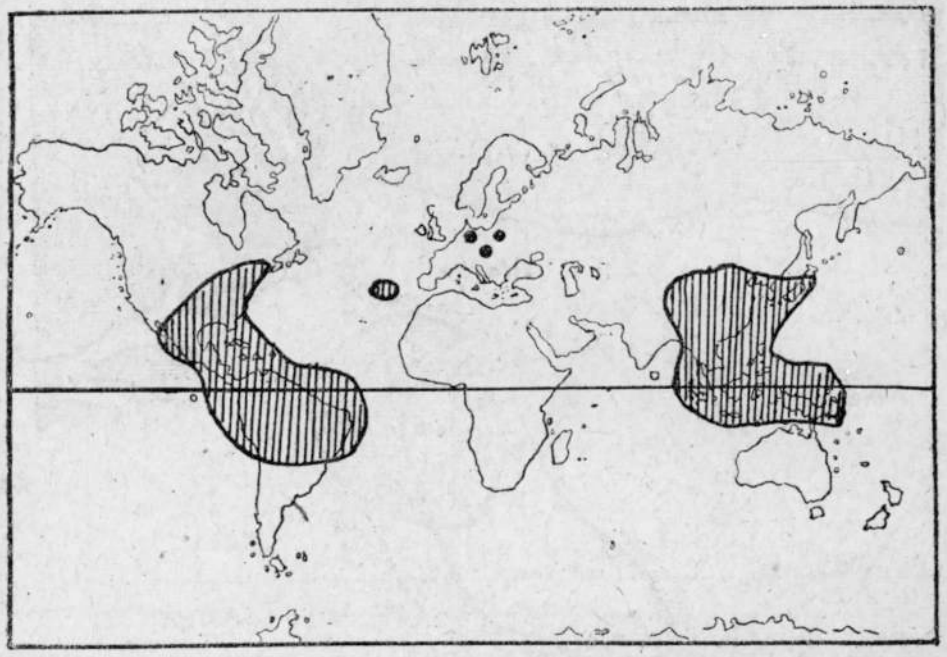


Рис. 122. Ареал распространения рода Clethra; (штриховка — современное распространение, черные точки — ископаемые местонахождения. (Irmscher, 1922).

1922, № 24) указывает на необъяснимое исчезновение лошади из Сев. Америки, несмотря на благоприятные для нее сейчас условия и на то, что именно С. Америку надо считать главным центром формирования этого рода, откуда он уже распространился во время третичного периода по всем материкам, за исключением, конечно, Австралии. Испанцы — первые из европейцев, ступившие на землю Америки, уже не нашли ни одной лошади. Вымирание лошади в Южной Америке, о чем свидетельствуют ископаемые остатки, совершенно непонятно при допущении неизменяемости условий существования, в особенности если принять во внимание, что на этой же территории уже более 300 лет имеются многие миллионы одичавших лошадей. Эти непонятные факты могут быть объяснены лишь путем допущения смены климатических условий, выражавшихся в увеличении влажности и продвижении леса на территории, занятой степной растительностью, являвшейся, как и сейчас, местообитанием лошади, которая и должна была исчезнуть вслед за изменением условий ее обитания.

Требование такого тропического климата для южно-американских сте-

пей вполне согласуется с точкой зрения Вегенера, считающего, что Патагония в дилювии находилась на 30° южной широты, тогда как главное оледенение имело место в третичном периоде.

Совершенно аналогичное явление имело место в Южной Азии (Eckardt. 1922, № 51), которую надо считать родиной ряда животных, к числу которых относятся: жирафа, водяная лошадь (Flusspferd), страус — животных субтропических саванн. Все эти роды в настоящее время не существуют в Азии, а сохранились в Африке и отчасти в Аравии, куда они проникли лишь относительно поздно.

Это обстоятельство может быть объяснено происшедшей сменой климатических условий и растительности в смысле замены субтропических саванн тропическим лесом, имевшим место в Южной Азии, в частности в Пе-

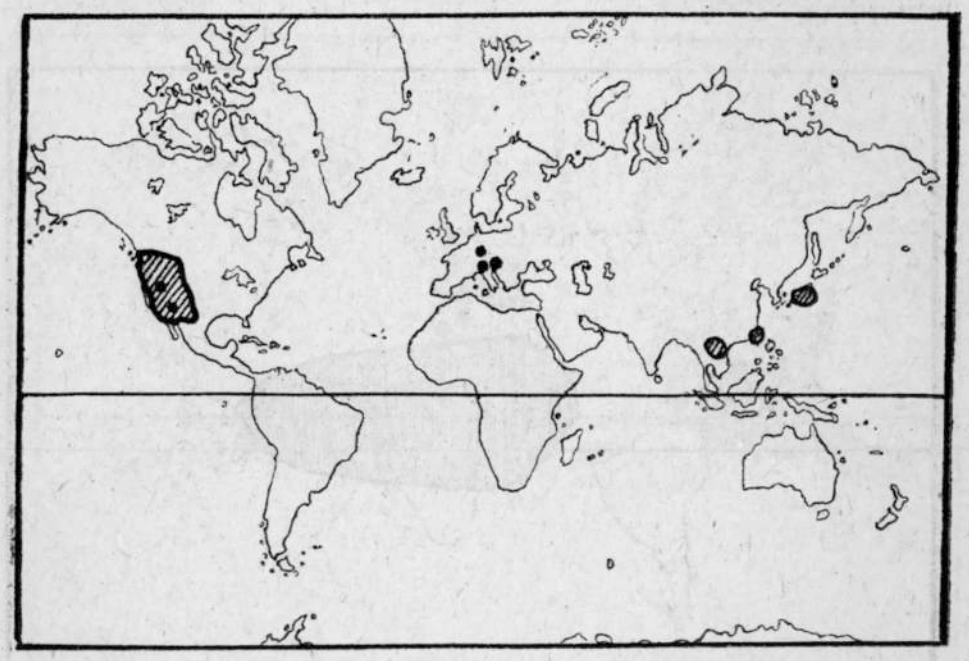


Рис. 123. Ареал распространения рода Nipa (Palmae) — штриховка, и ископаемого рода Nipatites — черные точки ископаемые местонахождения.

редней Индии. Между тем в настоящее время эти животные могли бы с таким же успехом жить в последней, как и в современном месте своего обитания — Африке.

К аналогичному объяснению разорванности ареала рода *Connarus* (сем. *Connaraceae*) между Южной Америкой и Вост. Азией приходит Шелленберг (Schellenberg. 1925). Согласно его изысканиям родиной этого семейства является Ю. Америка, что вытекает из современного ареала распространения рода *Connarus*. Последний расчленяется на три подрода: древний — *Connarellus* и два вторичного происхождения — *Neoconnarus* и *Euconnarus*. Весь этот род близок к южно-американскому роду *Crestidium* — обстоятельство, заставляющее считать его тоже южно-американского происхождения.

Подрод *Connarellus* имеет разорванный ареал, одна часть которого находится в Южн. Америке, а другая — в Вост. Азии. Отвергая возможность проникновения этого подрода в Вост. Азию из Ю. Америки по существовавшему мосту между ними через современный Тихий океан, Шелленберг

считает, что разрыв ареала объясняется гибелью этого подрода в Африке вместе с флорой, в состав которой он входит, вследствие изменения климатических условий, вызванных перемещением материка, приведшего к замене влажных тропических условий, соответствующих условиям обитания сем. *Connaraceae*, сильно засушливым периодом.

Эта смена климатических зон и вызванная ею миграция взад и вперед растительности может быть объяснена лишь на условии допущения перемещения материков. Но обратимся теперь к современным флорам и их географическому распространению, и посмотрим насколько новая гипотеза Вегенера может разрешить те затруднения, которые возникают при изучении разорванных ареалов распространения современной нам растительности. Мы можем дать ответ на этот вопрос благодаря ряду проверок этой гипотезы, на основании изучения распространения отдельных групп растительного царства.

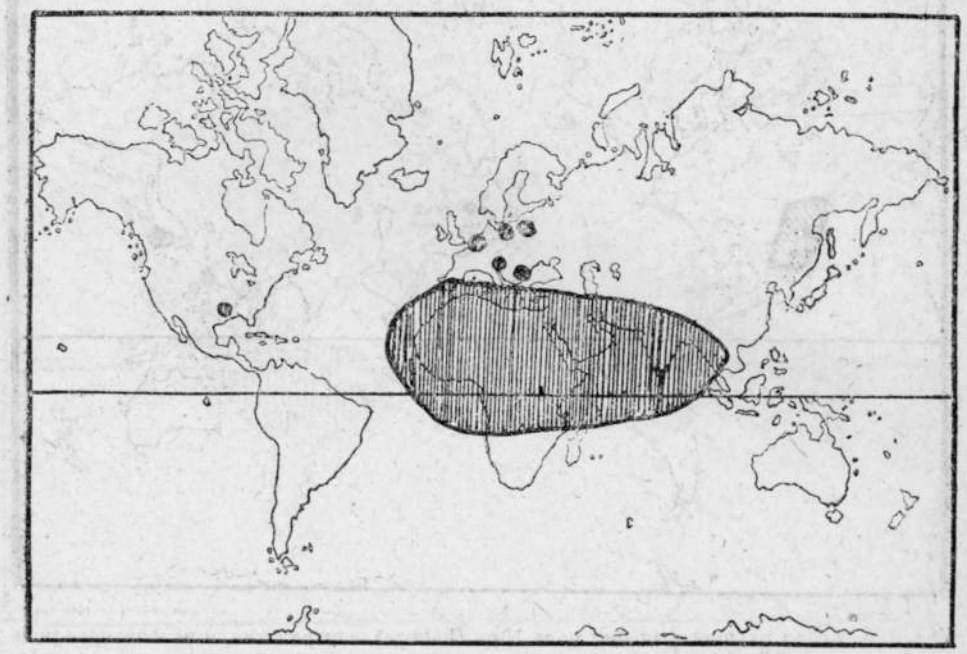


Рис. 124. Ареал распространения финиковой пальмы рода Phoenix (штриховка) и рода Phoenicites (черные точки — ископаемые местонахождения). (Irmscher, 1922).

Закономерности в построении ареалов, как основа для проверки теории перемещения материков.

Наиболее обстоятельная и обоснованная многочисленным фактическим материалом проверка теории перемещения материков на основе географического распространения растений была два раза сделана Ирмшером (Irmscher 1922, 1929). Свою очень тщательную работу он провел на данных распространения мхов и покрытосемянных растений, но прежде чем мы остановимся на последних — нам необходимо познакомиться с той закономерностью в построении ареалов, которую установил в процессе этой работы Ирмшер.

На основании современного и ископаемого распространения указанных групп растений, он пришел к заключению, что во время прежних геологических периодов тогдашней жаркой зоне была свойственна на всех материках более или менее однородная, тропическая растительность. К ней примыкала с юга и с севера также однородная и также воедино связанная иным, чем сейчас, расположением материков, растительность умеренных областей. Разрозненные обломки этой флоры еще сейчас видны на материках южного полушария. Имевшие место климатические изменения должны были совершенно аналогично отразиться на ареалах распространения всех групп растительного царства. Эта однородность причины вызвала и однородные изменения в распространении растений, чем и объясняется закономерность в построении ареалов, обнаруженная Ирмшером, на которую уже указывал, как мы видели, отчасти Симрот.

Эта закономерность построения ареалов выражается, во-первых, в их симметричности, заключающейся в том, что центры преобладания развития образующих родов расположены таким образом, что по мери-

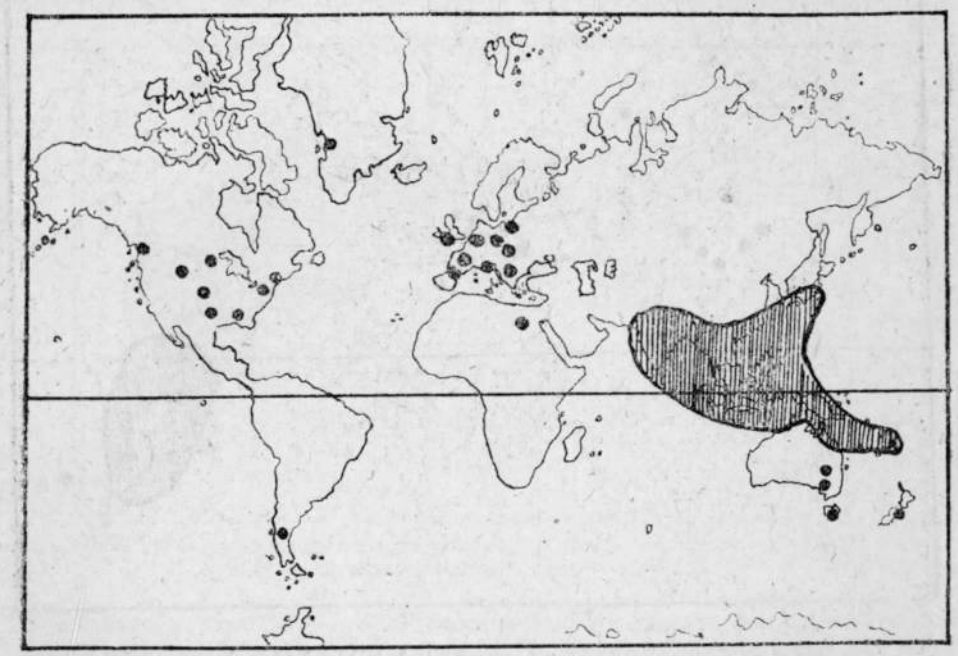


Рис. 125. Ареал распространения рода Cinnamomum. Штриховка — современный ареал, черные точки — ископаемые местонахождения. (Irmscher, 1922).

диану, проходящему через Европу-Африку, они или совсем отсутствуют (Рис. 122, 123), или же представлены лишь очень незначительно, что связано часто с таким же незначительным распространением в Австралии. Этот пропуск в ареале может быть объяснен лишь какими-то процессами в прежние геологические эпохи, нарушившими его целость. Вторая закономерность может быть установлена в виде той зональности, которую можно констатировать в строении разобщенных ареалов. Эта зональность выражается в том, что части разорванных ареалов располагаются в горизонтальном, а не меридиональном направлении, так что мы их встречаем или в одной из умеренных зон, или в тропической зоне, или же в обеих умеренных зонах (биполярные ареалы).

Третья законность может быть установлена в связанности ареалов распространения родов с определенными материками, при чем это выражается в очень незначительной связанности Америки с Европой-Африкой или в полном отсутствии таковой, и, наоборот, в значительном коли-

честве ареалов, охватывающих Европу-Африку, Азию и Австралию. Эта связь ареалов отражает современное распределение материков — обстоятельство для дальнейших заключений весьма важное. Для выяснения современных ареалов покрытосемянных является весьма важным сравнение с теми же ареалами, но дополненными ископаемыми остатками тех же или близких родов и видов. Большинство таких ископаемых известно из северного полушария и преимущественно из С. Америки и Европы, и их полярных областей. При этом оказывается, что большинство форм в своем распространении было ограничено зоной С. Америка — Европа, при чем часть их, виды умеренного пояса и субтропиков, доходили до полярной области, тропические же формы найдены большей частью в средней и южной С. Америке, в Европе, а также в северной части Африки.

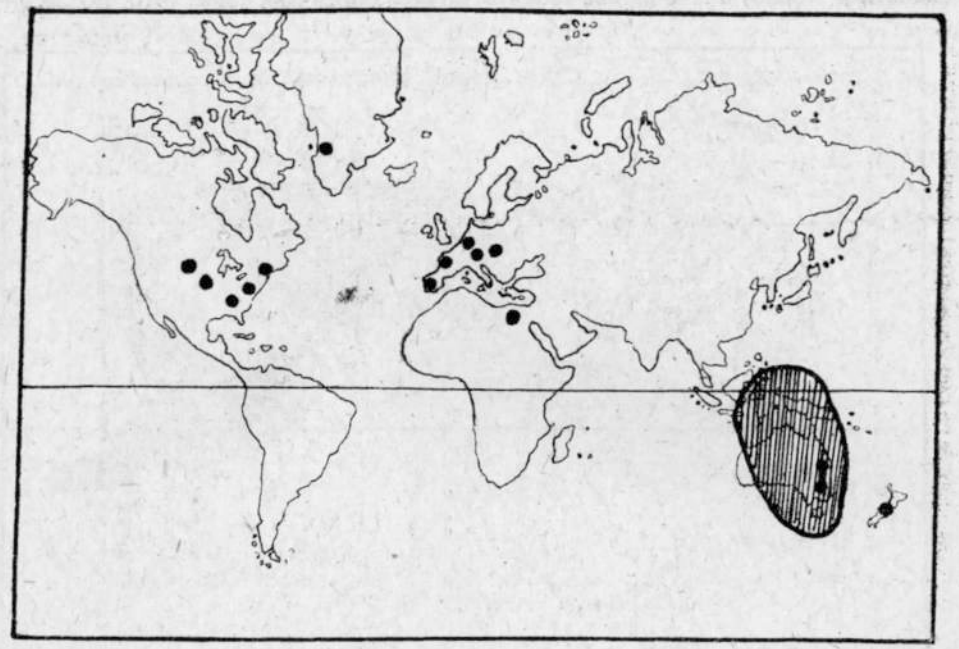


Рис. 126. Ареал распространения рода Eucalyptus. Штриховка — современное распространение, черные точки — ископаемые местонахождения. (Irmischer, 1922).

Данные такого сравнения указывают на три для нас очень важных факта: 1. Большое число разорванных ареалов, имеющие своих представителей в данное время лишь в Америке и Азии, имели их раньше в Европе и, таким образом, связывали сейчас разобщенные части ареала (карты Clethra, Nipa. Рис. 122, 123). 2. Многие формы встречались раньше севернее, чем в настоящее время, т. е. иначе говоря, многие тропические семейства обитали в теперешних умеренных широтах Америки, а затем уже значительно позже в Европе и Азии (карты Phoenix, Cinnamomum, Eucalyptus, Diospyros, рис. 124, 125, 126, 127). На основании последних данных мы не можем не сделать вывода, что эти роды должны были возникнуть в Америке и затем уже о т с ю д а п р о н и к л и н а в о с т о к.

Сейчас отмеченное обстоятельство, что ископаемые местонахождения многих видов и родов находятся в зонах, в данное время по своим температурным условиям неподходящим для их произрастания, и вместе с тем установленная зональность их распространения требует тех же климатических условий и для ископаемых остатков, заполняющих разорванные ареалы. Если же эти ископаемые остатки находятся нами вне той же климатической зоны, то, принимая постоянство физиологических особенностей растений, мы должны допустить: или, что в то время эти климатические зоны имели большее широтное притяжение, или же, что они, сохраняя свои широтные размеры, подверглись передвижению с севера на юг. Разрешение этого вопроса мы находим в том обстоятельстве, что ископаемые остатки были находимы севернее произрастания их теперешних представителей лишь в Европе и отчасти Америке, но никогда на той же широте в Азии. Наоборот, ископаемые остатки из тропиков Азии указывают на то, что здесь, по крайней мере с третичного периода, климатические условия не изменились. Таким образом, мы должны отсюда сделать вывод, что изменение климата шло отнюдь не циркумполярно, но о д н о с т о р о н н е а с с и м е т р и ч н о, так что Азия в отношении тропической зоны оставалась незатронутой этими климатическими изменениями. Вследствие этого, единственным возможным допущением для объяснения этого обстоятельства,

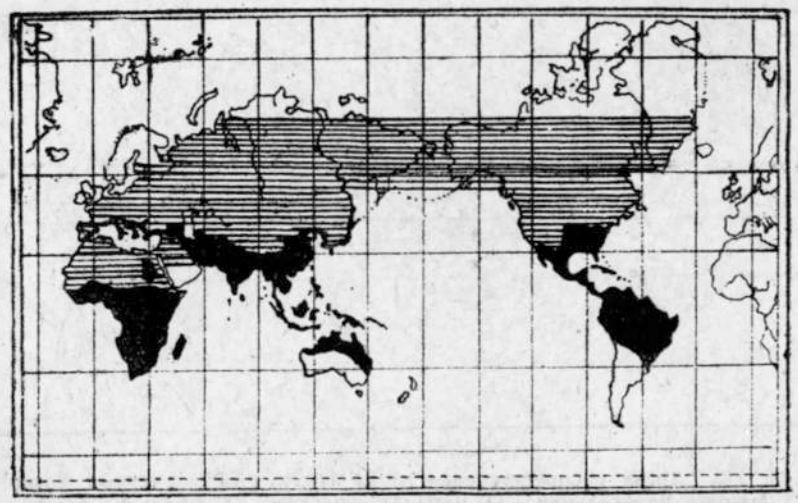


Рис. 127. Ареал современного (черное) и ископаемого (штриховка) распространения рода Diospyros. (Berry, 1923).

надо признать перемещение климатических зон, вследствие изменения положения полюса.

На основании изложенного мы должны еще принять, для объяснения связи ареалов в том же растительном поясе, необходимость связанности материков. Так, если мы теперь бросим взгляд на южное полушарие, то и здесь увидим ряд разобщенных ареалов, охватывающих Ю. Америку и Австралию, а также Африку и Австралию или Ю. Америку, Африку и Австралию. Отсутствие захождения этих ареалов в северное полушарие не может быть случайным и указывает на то, что эти ареалы являются частями когда-то сплошного распространения. Эта связь, например для Ю. Америки и Австралии, должна была осуществляться при посредстве самого короткого сообщения, т. е. через Антарктику. Таким образом, мы должны принять связность материков южной умеренной зоны, которая должна была охватывать не только Ю. Америку, Австралию и Н. Зеландию, но также и Ю. Африку.

Теперь, на основании тех основных черт в характере ареалов покрытосемянных растений, которые мы только что установили, и тех выводов, которые мы должны были сделать, мы можем бросить взгляд на генезис этих ареалов. Из сказанного вытекает, что для многих семейств существовал такой период развития этих ареалов, когда последние охватывали очень большие пространства, что требует допущения непосредственной связи Америки, Европы-Африки и Азии в пределах северной умеренной и тропической зон.

Точно так же заселение, в то время также связанной, умеренной зоны южного полушария требует возможности непосредственного переселения видов из Ю. Америки в Австралию и обмен формами между этой последней и Африкой. Это было время для многих семейств и родов наибольшей протяженности их ареалов.

Этот период образования ареалов мы можем считать 1-й фазой их развития, для которой характерна необходимость иного расположения материков, чем теперешнее, и их большая связанность.

В последующее время эти ареалы подверглись изменениями под давлением различных влияний, из которых изменение климатических условий и расположения материков являются главнейшими. В результате этих изменений образовалась разорванность ареалов, их симметричность и зональность. Но в то же время роды, занимавшие эти ареалы, продолжали развиваться, возникали новые виды и роды, и распространение их создавало новые гра-

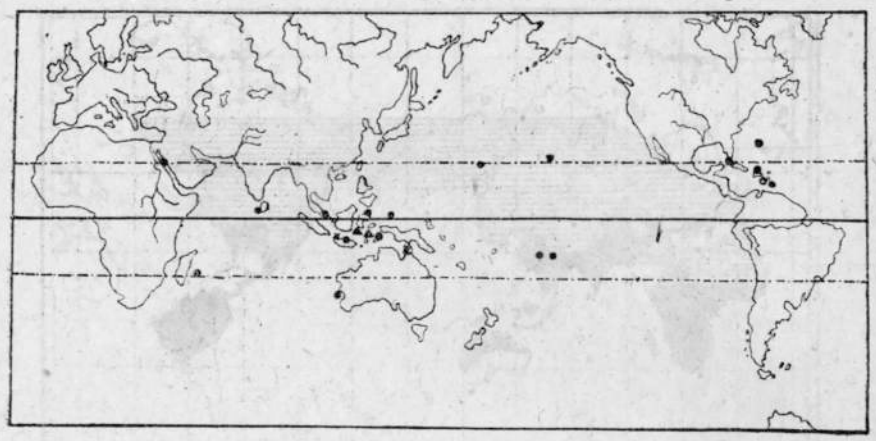


Рис. 128. Ареал распространения рода Dictyosphaeria: черные точки — D. favulosa, треугольник — D. Versluysi, крестик — D. intermedia, кружок — D. van Bosseae. (Svedelius, 1925).

ницы ареала. Вот эти вторичные моменты в развитии ареалов мы должны считать его 2-й фазой. Для последней является характерным ясно выраженное приспособление ареалов к современному распределению материков и их отделенности один от другого. Здесь прежде всего характерно образование Атлантического океана, отделившего Европу от Америки, впервые появляется резкая разница между Старым и Новым Светом; на это же время падает окончательное отделение Ю. Америки и Австралии.

Распространение тропических и субтропических водорослей.

Географическое распространение водорослей еще относительно очень мало известно. Это не касается морей и частей океанов, прилегающих к некоторым областям Европы, как Англия, Франция, Скандинавский полуостров, но в отношении больших океанов в целом, кроме разве Ледовитого океана, знакомство с распределением в них водорослей и причинами такого распределения еще очень ограничено. Помимо того, критическое изучение водорослей с использованием изучения их анатомического строения показало, что некоторые из них, раньше относившиеся к одному виду, очень часто не только должны быть отнесены к разным видам, но иногда и к разным родам. А это обстоятельство уже совершенно меняет взгляд на генезис данной океанической флоры. В этом отношении большой интерес представляет пред-

принятое Сведелиусом (Svedelius, 1925) изучение флоры водорослей тропической части Индийского и Тихого океанов и прилегающей к Центральной Америке части Атлантического океана (Караибское море). Как известно, флора водорослей этих двух океанов, в тропических районах Старого и Нового Света, является чрезвычайно однородной, несмотря на разобщенность этих двух частей ареалов Американским материком.

Предположение о связанности этих двух участков разорванного ареала, к югу от мыса Доброй Надежды на юге Африки и Огненной Земли на юге Америки, исключается, так как общие физико-географические условия океанов в этих местах и наличие холодных течений, позволяющих обитанию здесь таких характерных для северных и умеренных морей водорослей, как ламинариевые, являются совершенно неподходящими для жизни тропических видов водорослей.

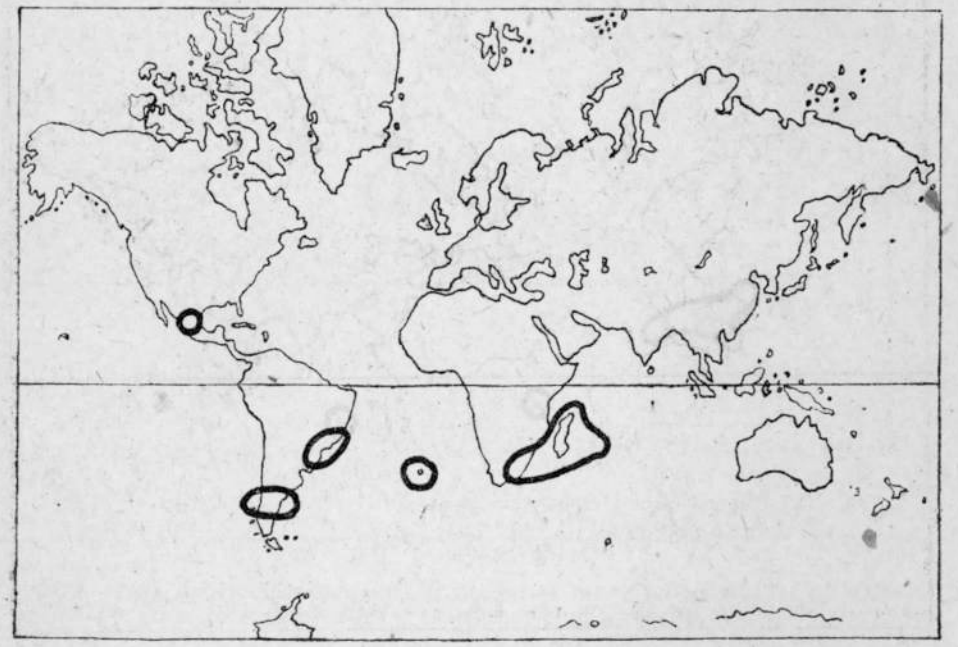


Рис. 129. Ареал распространения рода Eustichia. (Irmscher, 1929).

Наличие этого разорванного ареала уже раньше вызвало потребность в его объяснении, при чем было сделано допущение, что первоначально условия обитания в районе мыса Доброй Надежды и Огненной Земли благоприятствовали тропическим видам, так что в то время флора указанных участков, разорванного сейчас ареала, соединялась к югу от Америки и Африки. Впоследствии, вследствие изменившихся климатических условий морей в районе этих последних, когда-то связанный ареал, лежащий по обе стороны Америки, оказался разорванным. Но такое объяснение, изменением ныне действующих факторов, является далеко недостаточным для разрешения указанного вопроса, тем более что о таком изменении климатических условий этих частей Тихого и Атлантического океанов нам ничего не известно. Точно так же нет никакого основания для допущения возможности акклиматизации тропических видов водорослей в этих более холодных водах океана, благодаря которой могла бы образоваться связь разобщенных сейчас участков указанных ареалов. Эта незначительная пластичность водорослей была недавно отмечена Соважо (Sauvageau), который показал, что,

несмотря на однородность среды, в которой живут водоросли, несмотря на легкую возможность переноса их морскими течениями, пароходами и пр., морские водоросли очень редко натурализуются в местностях, удаленных от районов их обычного обитания.

В 1905 г. Сведелиус впервые выдвинул другое объяснение разобщенности тропических ареалов Атлантического, Индийского и Тихого океанов, основывающееся на исторических причинах. Согласно его предположению эти разобщенные части ареала в прежние эпохи неоднократно соединялись сообщением Тихого и Атлантического океанов на месте теперешнего Панамского перешейка. При этом последний раз такое соединение, хотя и в виде узкого канала, имело место гораздо позже, чем это раньше предполагалось, а именно в конце третичного периода (в плиоцене).

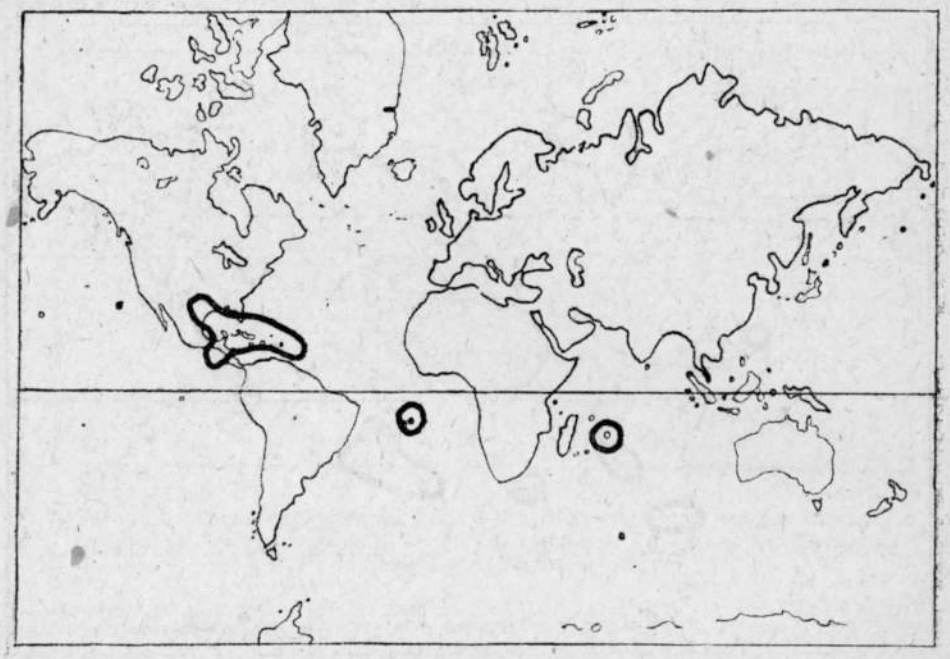


Рис. 130. Ареал распространения секц. Hyophiladelphus рода Tortula. (Irmscher, 1929).

Эта точка зрения была подкреплена изучением водорослей этих же районов Бёргесеном (Börgesen), который показал, что среди зеленых водорослей имеется гораздо больше разобщенных сейчас видов, чем среди бурых и багряных водорослей. Эти выводы важны тем, что зеленые водоросли включают в себя гораздо больше древних типов, чем бурые и багряные, среди которых мы находим большое количество, так называемых, критических видов несомненно более молодого происхождения. Если признать точку зрения Сведелиуса, то будет понятно отсутствие этих относительно недавно сформировавшихся видов, одновременно по обе стороны Центральной Америки, так как, очевидно, они возникли уже после прекращения связи Атлантического и Тихого океанов через Панамское соединение.

Ряд примеров достаточно ясно иллюстрирует точку зрения Сведелиуса о связи сейчас разорванных ареалов тропических видов водорослей через соединение Атлантического и Тихого океанов в конце третичного периода и служит для нее вполне достаточным основанием. Вместе с тем эти исследования, хотя и недостаточные для детальной проверки теории

Вегенера, дают основание автору притти к заключению, что «большая часть древних родов водорослей имела преимущественное распространение в Индийском и Тихом океанах, откуда она уже мигрировала в Атлантический океан. Только в одном или двух из изученных случаев миграция имела место в обратном направлении. Таким образом, флора водорослей Атлантического океана должна рассматриваться, как более молодая, чем Тихого и Индийского океанов. Это не противоречит теории Вегенера, согласно которой Атлантический океан имеет более позднее происхождение, чем Индийский и Тихий океаны».

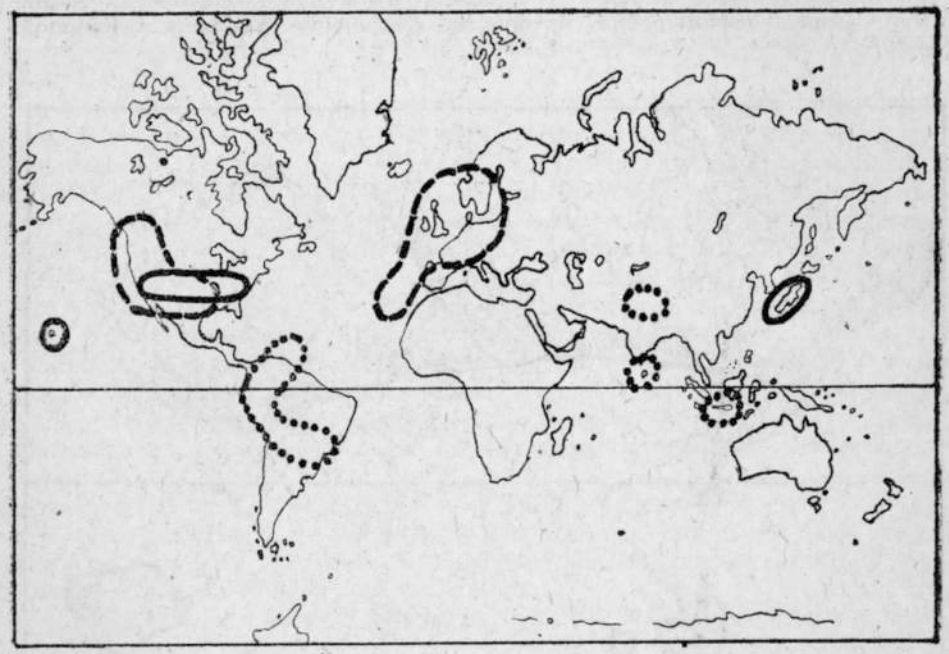


Рис. 131. Ареал распространения рода Hookeria: H. lucens — черточки, H. acutifolia — точки, остальные виды — сплошная черта. (Irmscher, 1929).

Распространение мхов.

В недавно опубликованной географии мхов, в главе о дизьюнкциях в распространении последних, Герцог (Herzog, 1926) приходит к заключению, что современное распространение их видов делается понятным лишь на основе вегенеровской теории перемещения материков.

В настоящее время мы имеем уже обстоятельную работу Ирмшера, рассмотревшего с этой же точки зрения распространение мхов и подтвердившего этот вывод Герцога (Irmscher, 1929). Его исследования показали, что распространение мхов не носит случайного и беспорядочного характера, как это должно было бы иметь место в случае, если бы перенос спор их ветром играл бы такую значительную роль, как это ему обычно приписывается и на ошибочность чего выше уже было указано. Изучение распространения мхов обнаружило те же самые разъединения ареалов, которые имеются и у хвойных и у покрытосемянных, в количественном отношении подчас даже более выраженные, чем у этих последних.

Наиболее характерно выражено разъединение ареалов, разрозненные части которых сосредоточены в Америке, с одной стороны, и в Европе—Африке, с другой. Такой разрыв своих ареалов имеют два семейства, пред-

ставленные каждое лишь одним родом *(Eustichiaceae* и *Oedipodiaceae),* кроме того 36 родов, 8 подродов и секций и 144 вида других семейств — в общей сложности 190 систематических единиц. Эти ареалы лежат большею частью в одной зоне и лишь немногие захватывают несколько зон. В некоторых случаях мы имеем уже отсутствие соответствующей части ареала на самом материке Африки, но наличие его на прилегающих островах. В качестве примеров может служить распространение родов *Eustichia, Staberia* и *Tortula* (рис. 129, 130). Эта многочисленность совершенно однородных разъединений не может носить случайного характера и с несомненностью свидетельствует о прежей связанности частей этих ареалов, что вполне подтверждает выдвинутое теорией перемещения материков соединение Америки с Европой-Африкой.

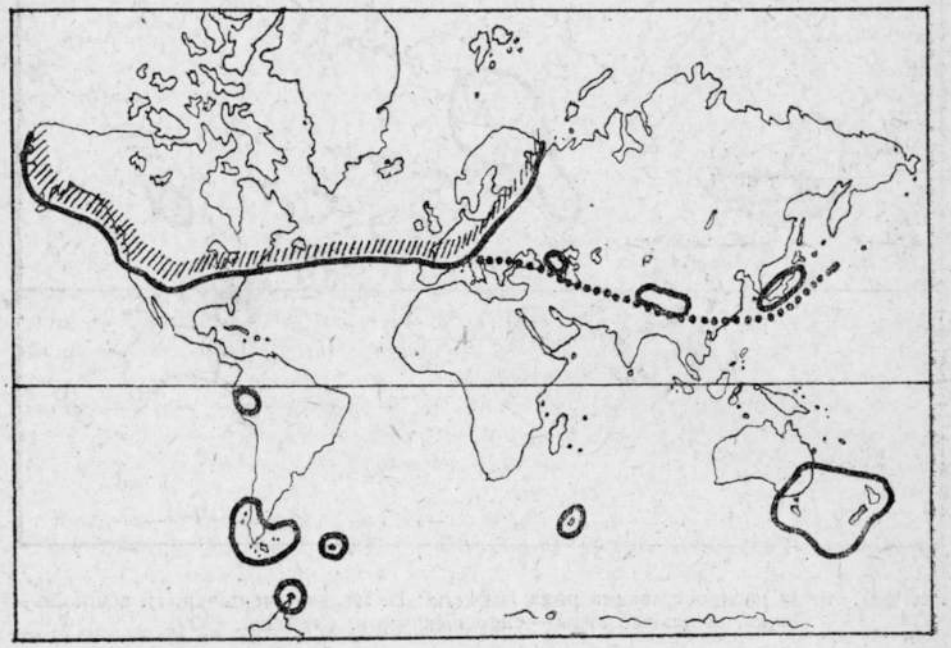


Рис. 132. Ареал рода Blindia. (Irmscher, 1929).

Существование этого соединения подтверждается также и такими разъединениями ареалов, части которых расположены не только в Америке и Европе-Африке, но также и в Азии, а в некоторых случаях и в Австралии. Эти ареалы непосредственно связаны с такими, которые свидетельствуют о постепенном выпадении части ареала, находившегося в европейско-африканской меридиональной зоне. Так, род *Rhegmatodon,* имеющий 12 видов, представлен 6 видами в Центральной и Южной Америке, 4 видами в Азии — от Гималай до Явы, и только 2 вида распространены в зоне Европы-Африки, и то лишь на островах, по одному на Фернандо-По и Мадагаскаре. Род *Jacquerina* исчез уже на материках и сохранился лишь на островах, имея распространение, сходное с родом *Ravenala.* Один вид его растет на о. Ямайка, 4 вида — на Мадагаскаре и 1 вид — на о. Лузон в пределах Филиппинских островов. Это обеднение распространения в пределах Европы-Африки, наблюдающееся точно так же и у высших растений, может быть объяснено лишь действием изменений климатических условий, происшедших под влиянием перемещения жаркой климатической зоны к югу, сопровождавшейся надвиганием ледника далеко вглубь Европы и понижением температуры в этой меридиональной зоне.

Указанное обеднение зоны Европы-Африки во многих случаях привело к полному выпадению ареала в ее пределах и возникновению, благодаря этому, ареалов, расположенных лишь в Америке и Азии, причем бедность видами этих родов свидетельствует об их большой древности. Переходом к этим родам служат такие роды, у которых часть видов сохранила свое распространение в Европе-Африке. Так, например, род *Hookeria* имеет вид *H. acutifolia,* распространенный в Южной Америке (Гваделупа, Эквадор, Боливия, Бразилия) и в Азии (Гималаи, Цейлон, Ява). Это разъединение восполняется ареалом другого вида *H. lucens,* распространенного в Сев. Америке и Европе (см. рис. 131). Как бы продолжением ареалов этих родов служат, как это имеет место и у высших растений, ареалы, охватывающие также Полинезию и Австралию и свидетельствующие о существовании связи их с Азией.

Помимо этих северных разрывов ареалов распространения мхов имеются таковые и в южном полушарии. Эти разрывы связывают южные оконечности Южной Америки, Африки и Австралии-Новой Зеландии (4 рода, 3 секции и 18 видов), причем мы имеем здесь всевозможные комбинации этих разрывов. Так, имеются ареалы, представленные только в Южной Америке и Южной Африке (2 рода и 16 видов), или в этой последней и в Австралии (5 родов, 1 секция и 9 видов), или, особенно часто, в Южной Америке и Австралии (2 семейства, 14 родов, 8 подродов и секций, и 64 вида). В общей сложности эти южные связи выявлены у 3 семейств, 33 родов, 12 подродов и секций, и 94 видов, т. е. всего у 142 систематических единиц. Это те же разрывы ареалов, которые в отношении других групп растений, заставили Гукера выдвинуть необходимость существования Антарктического материка, служившего связью между современными материками и островами южного полушария.

Помимо этого, рассмотрение ареалов так называемых космополитных видов обнаруживает и у них наличие разрывов, аналогичных нами сейчас перечисленным. Об этом может свидетельствовать приводимая карта распространения рода *Blindia* (см. рис. 132).

Эта яркая выраженность разрывов ареалов распространения, выявляющаяся у мхов в бо́льшем количественном отношении, чем у покрытосемянных, объясняется их бо́льшей древностью и бо́льшей выносливостью в отношении изменений климатических условий, давших им возможность пережить понижения температурных условий в конце третичного и начале четвертичного периодов, во многих из тех мест, где цветковые растения были обречены на гибель.

Все вышесказанное в достаточной степени исключает какую-либо возможность допущения случайности указанного распространения мхов и с несомненностью говорит о прежней связанности материков.

Распространение цикадовых.

Происхождение цикадовых в свете теории Вегенера было изучено Францом Кохом (Koch Fr., 1925). Цикадовые относятся к числу древних семейств, начало развития которых надо отнести к пермскому или триасовому периодам, т. е. как раз к тому времени, когда по Вегенеру началось расхождение материков, вследствие чего пересмотр и изучение истории их возникновения и их распространения представляет особый интерес.

Цикадовые должны были непосредственно возникнуть из каменноугольной флоры в области тогдашнего экватора, т. е. в районе теперешней средней и восточной Северной Америки, Средней Европы и прилегающей части Азии, расположенной на той же широте, поскольку последняя не была покрыта мелкими водами моря. Таким образом, возникнув в конце каменноугольного периода, в области так называемого каменноугольного экваториаль-

ного кольца, цикадовые в последующие геологические периоды распространились к северу и югу, охватив значительные районы тогдашних субтропиков, как-то: север Европы и Сибири, Шпицберген, Гренландию, с одной стороны, и Средиземноморскую область и Северную Африку — с другой.

Об этом широком распространении свидетельствуют многочисленные ископаемые остатки цикадовых, которые должны быть отнесены по меньшей мере к 34 родам и 278 видам. Этот расцвет цикадовых достиг апогея к началу мелового периода, после которого начинается их упадок и замена хвойными и покрытосемянными.

История распространения цикадовых, согласно К о х у, представляется в следующем виде. Группа цамиевых, *Zamiaceae,* уже в триасе должна была проникнуть из Средней Европы в «северо-атлантическую сушу», и отсюда уже позже распространилась к югу в Среднюю Америку и в северную часть Южной Америки. Из этой группы два рода *Dioon и Ceratozamia* не пошли дальше Мексики, род же *Zamia* представлен не менее чем 30 видами в Бразилии, Перу и Гранаде, Гватемале, на Антильских островах и во Флориде; сюда же относится и род *Microcycas,* растущий на острове Кубе. Таким образом, мы ясно можем проследить постепенное движение этой группы цикадовых в триасе и юре из субтропической Средней Европы и «северо-атлантической суши» к югу, сначала в Среднюю Америку, а затем в Южную Америку и прилегающие к ней острова, прежде чем произошло отделение обеих Америк одна от другой и отрыв островов от Южной Америки.

Другая группа *Zamiaceae* продвинулась к югу от экватора пермского периода — в Африку, где она, следуя за постепенным потеплением климатических условий Африки, достигла через Восточную Африку самой Капской земли. От этой группы сохранился, между прочим, род *Encephalartos.* Из Восточной же Африки близкие формы проникли через Мадагаскар и восточную Индию в Австралию, благодаря долженствовавшему существовать соединению этих материков, образовавших одно целое. В Австралии мы находим сильно развитой род *Macrozamia,* близкий к африканскому *Encephalartos* и американскому *Zamia.*

Группа собственно цикадовых — *Cycadaceae,* представленная родом *Cycas,* свидетельствует также о своем африканском происхождении. Хотя в самой Африке она не сохранилась, но ее первого представителя — *Cycas Thouorsii* мы находим уже на Мадагаскаре и Каморских островах. В непосредственной близости к этому виду стоит *Cycas circinalis* из восточной Индии. Отсюда эта группа должна была распространиться и в составлявшей тогда одно целое Австралии. Это должно было иметь место не позднее триаса, т. к. уже в начале юры указанные соединения должны были прекратиться. Наконец, восточно-азиатские формы *(Cycas siamensis* и *revoluta)* достигли своего теперешнего местонахождения через восточную Индию, а не через Австралию, т. к. последняя придвинулась к юго-восточной Азии в геологически более позднее время. Путь переселения цикадовых из восточной Африки в Австралию минует Антарктический континент, в противоположность таковому хвойных. Это обстоятельство объясняется тем, что цикадовые, как более древняя группа растений, могли уже в триасе по непрерывному соединению Африки, через Мадагаскар и Индию, проникнуть в Австралию, тогда как позже возникшие хвойные должны были для этого воспользоваться обходным путем через Антарктику.

Таким образом, цикадовые в своих путях расселения отличаются от хвойных тем, что они как теплолюбивые растения продвигались все время к югу, следуя за тем же направлением перемещения субтропических зон. Во время же вторичного перемещения полюса к северу — в эоцене, они уже не были в состоянии следовать за этим новым изменением климатических условий, что повлекло за собой начало их постепенного вымирания. Произведенным исследованием К о х считает, что он показал, что теперешнее распространение цикадовых, в далеко разобщенных тропических и субтропических странах и распространение их ископаемых предков в теперешних умеренных зонах дождей и в частности в теперешних полярных странах, может быть удовлетворительно объяснено лишь на основе В е г е н е р о в с к о й теории перемещения полюсов и континентов.

К другому выводу пришел Ш у с т е р (Schuster, 1931) в недавно опубликованной работе. Из данных изучения распространения современных и ископаемых цикадовых он выводит заключение, что исходные формы семейства цикадовых должны были возникнуть на евразиатском материке. Эти верхне-триасовые цикадовые (Ur-Cycadaceae) дали одну ветвь, проникшую с Ангарского материка в Гондвану и другую — в С. Америку. Из третичных потомков этих исходных форм возникли современные цикадовые в различных центрах, как Гималаи, Зап. Австралия, Южн. Африка, Мексика и Центр. Америка. Живущие сейчас роды цикадовых развились не один из другого, а параллельно один другому. *Cycas* и американские роды северо-материкового происхождения; африканские и австралийские роды, за исключением *Cycas,* южно-материкового происхождения, частью гондванского *(Stangeria, Rowenia),* частью антрактического *(Encephalartos* и *Macrozamia).* Центры развития *Cycas* лежат в районе Сиккима в Гималаях, *Macrozamia* — в Южн. Африке (Карроо), *Dioon, Ceratozamia* и *Zamia* — в Мексике. Последний проник в Ю. Америку не ранее плиоцена через Панамский перешеек, соединявший последнюю с Центр. Америкой. До ледникового периода ареалы этих родов проникали далеко на север и юг, доходя до арктических и антарктических областей. Автор считает, что эти данные в корне противоречат теории пангеи В е г е н е р а, но вместе с тем для их объяснения не может обойтись без допущения промежуточных материков, отвергаемых современной геологией.

Распространение хвойных.

Проверка гипотезы В е г е н е р а на распространении хвойных очень хорошо выполнена Вернером Ш т у д т о м (Werner Studt, 1926). Установленная И р м ш е р о м законность в строении ареалов вполне подтвердилась в работе Ш т у д т а и на ареалах хвойных, изучение которых привело его к нижеследующим выводам.

Первые представители хвойных появляются уже в верхнем карбоне и в пермском периоде. Большинство ископаемых остатков родов хвойных из отложений пермского периода, до сего времени известны, главным образом, из Европы. Из триаса в Канаде и северной части Соединенных Штатов найдены также некоторые из хвойных. На основании этих данных мы должны притти к заключению, что первые хвойные возникли в современной северной внетропической зоне и уже отсюда начали свое распространение на север и на юг.

В виду того, что центр образования хвойных прежде лежал в пределах экваториальной зоны, нет ничего удивительного, что эти формы еще и сейчас могут быть находимы в тропиках, где они обитают на высоких горах.

Что касается до родов хвойных, распространенных сейчас в южном полушарии, то нахождение некоторых из них, например видов *Araucaria,* в ископаемом состоянии в многочисленных местонахождениях в северном полушарии, говорит за то, что эти роды возникли в последнем, откуда они уже позже проникли в южное полушарие. Таким образом, в первых стадиях развития хвойных мы находим их в северной умеренной зоне, в позднейшем периоде мы имеем сосредоточие их в двух зонах северной и южной, или же одностороннее проникновение на юг. Существующие пропуски в современных ареалах хвойных во многих случаях заполняются местонахождениями их в ископаемом состоянии.

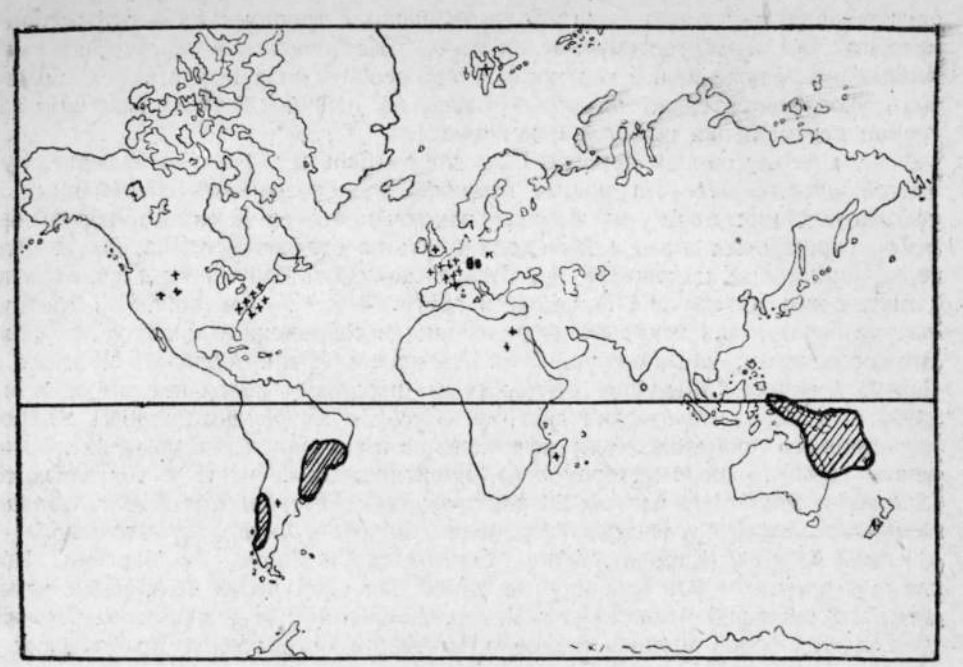


Рис. 133.

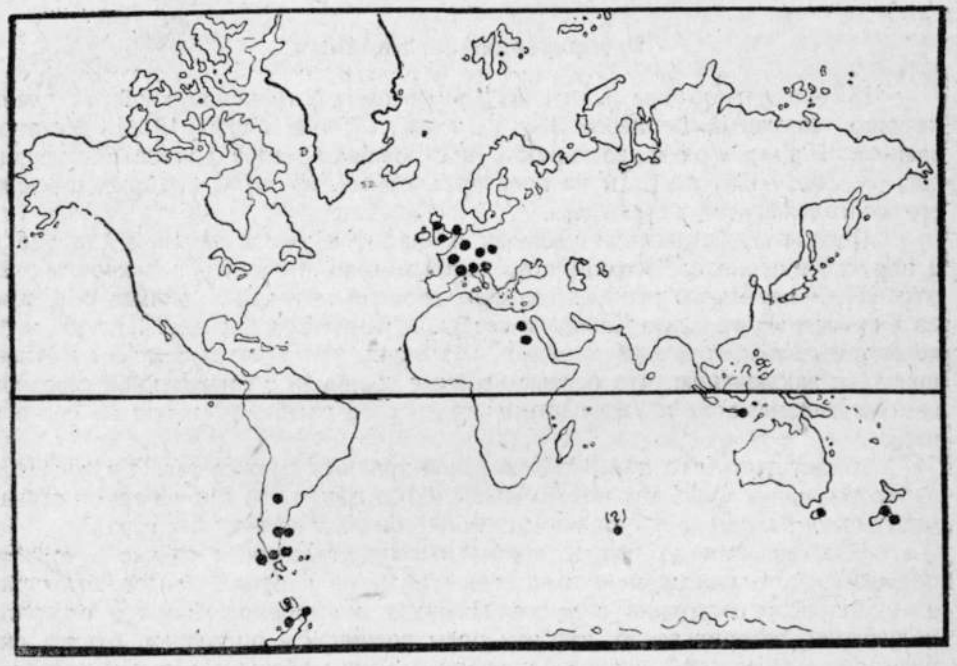


Рис. 134.

Ареал распространения рода Araucaria.

Рис. 133. Штриховка — современное распространение, к — ископаемые местонахождения каменноугольного, черная точка — пермского, крестик — мелового периодов.
Рис. 134. Ископаемые местонахождения третичного периода.
(Arldt, 1921).

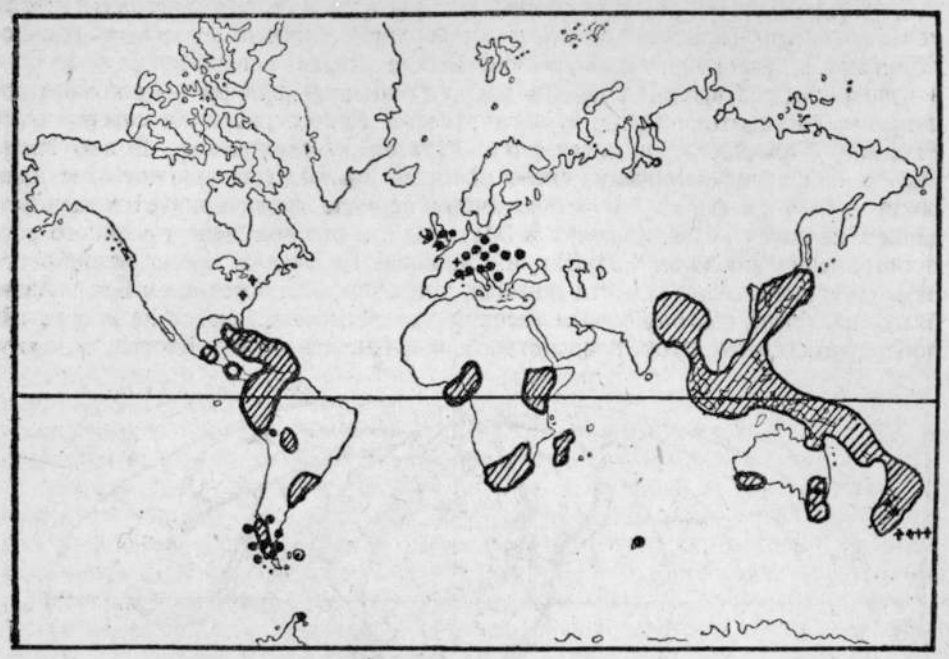


Рис. 135. Ареал распространения рода Podocarpus. Штриховка — современное, крестики — ископаемые местонахождения мелового, черные точки — третичного периодов; кружок — в диллювии. (Studt, 1900).

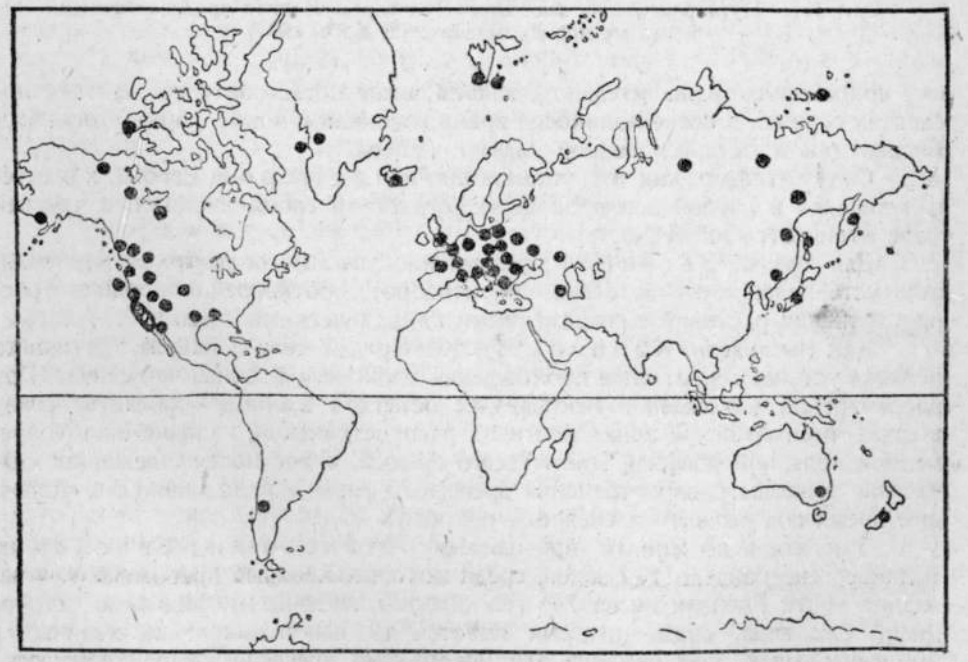


Рис. 136. Ареал рода Sequoia. Штриховка — современное распространение, черные точки — ископаемые местонахождения. (Studt, 1926).

Следовательно, в отношении распространения хвойных мы можем установить три фазы: первая — от верхнего карбона до триаса: распространение в северной умеренной зоне Европы и Сев. Америки; вторая — в мезозое: образуются два центра распространения хвойных — в южном полушарии сосредоточиваются *Araucariaceae* и *Podocarpaceae,* в северном же *Pinaceae, Taxodiaceae* и появляются *Taxaceae, Cupressaceae.* В это время Европа изобилует хвойными, число которых превосходит таковое Сев. Америки; третья фаза — в четвертичном периоде характеризуется преобладанием хвойных в Сев. Америке и Вост. Азии и наличие изолированного распространения в южном полушарии. Хвойные Европы во время ледникового периода в значительной части погибли, тогда как в С. Америке и Вост. Азии, благодаря более благоприятным условиям, в частности, вследствие отсутствия поперечных хребтов гор, препятствовавших растительности отступать к югу,

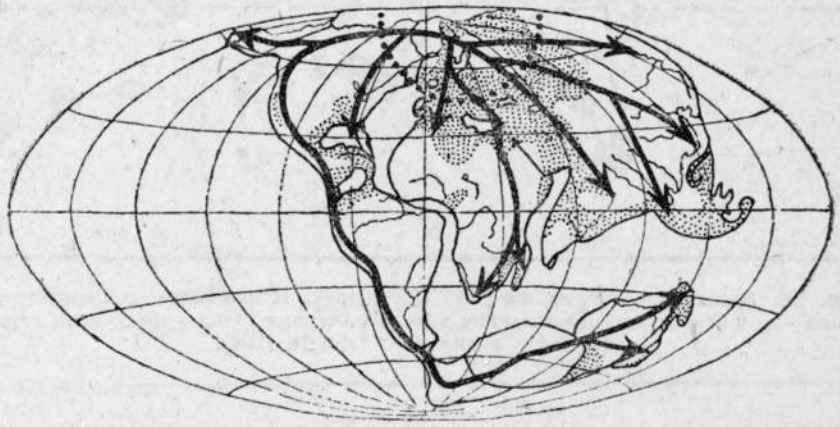


Рис. 137. Пути расселения хвойных. Пунктиром отмечен предполагаемый центр их происхождения. (F. Koch, 1927).

они сохранились в значительно большем числе представителей. В этих последних странах в послеледниковое время возникли и новые формы, тогда как Европа так и осталась бедной видами хвойных.

Следовательно, как это установлено и Ирмшером, Европа, характеризующаяся в первой и второй фазе богатством своих хвойных, в третьей фазе отличается их бедностью.

Для теории Вегенера чрезвычайно важным обстоятельством является установление соответствия или, наоборот, противоречия прошлого распространения растений с современными климатическими зонами.

Как мы видели, Кеппен и Вегенер для мела и начала третичного периода устанавливают иное прохождение тропической зоны, чем сейчас. При рассмотрении нахождений ископаемых остатков хвойных бросается сразу в глаза, помимо ясной зональности их распространения, наличие их в современной полярной области, вокруг всего полюса, в местностях, лежащих сейчас вне границы распространения древесных форм и находящихся в настоящее время под ледяным и снежным покровом.

Так, согласно данным, приводимым Вегенером и Кеппеном на Шпицбергене найдено 179 видов, среди которых хвойные преобладают, в западной части Гренландии на 70° сев. широты найдено 169 видов, на острове Диспо 282 вида, среди которых имеется 19 папортников, 28 хвойных и 200 двудольных, при чем все эти ископаемые древесины характеризуются наличием колец нарастания.

В отложениях конца третичного периода эта флора полярной области начинает исчезать, чтобы в четвертичном периоде окончательно исчезнуть.

В это время в Антарктике был еще субтропический климат, о чем свидетельствует нахождение там в четвертичных отложениях *Araucaria Nathorstii;* Фальклендские острова в это время были еще сильно облесены, Сеймурские острова, лежащие сейчас в области вечного льда, характеризуются также субтропической четвертичной флорой.

Другим обстоятельством, говорящим за изменение климатических условий, является уже упомянутая выше асимметричность ареалов. Мы уже говорили, что Ирмшер установил связанность современных местонахождений родов с определенной климатической зоной земного шара. Нахождение вне этой зоны к югу или северу ископаемых остатков тех же родов, как мы сейчас видели в отношении полярной области, говорит о смещении всей зоны или о ее большей широтной протяженности.

Эта зональность современного распространения не сохраняется в отношении прошлого распространения, т. к. смещение зон к северу имеет место, например, в отношении ряда родов, лишь для Европы и С. Америки и не происходит в Азии. Иначе говоря симметричность современных ареалов нарушается и ареал приобретает асимметричное расположение.

Выводом из этих данных, как мы уже говорили, должно быть заключение, что климат в пределах меридиональной зоны Азии в течение последних геологических периодов не изменился, в отличие от таковых Европы и С. Америки. Отсюда мы сделали заключение, что изменения климата происходили не циркумполярно, а лишь односторонне, т. е. что расположение климатических зон в прежние геологические периоды было иное, чем сейчас, и что это может быть объяснено лишь изменением положения полюсов. Этим же обстоятельством объясняется смешение форм, вызывавшееся изменением положения полюсов и климатических зон, а следовательно и перемещениями растительности.

Если бросить еще раз взгляд на ареалы хвойных, то мы должны будем констатировать: 1. Однородность состава, часто вплоть до видового сходства флоры хвойных палеозоя и мезозоя, обусловленное чрезвычайно широким распространением многих родов и видов (напр., *Podocarpus* и *Araucaria,* рис. 133, 134, 135, 136). 2). Сходство хвойных мезозоя С. Америки и Европы, в особенности атлантического побережья (см. карту распространения *Sequoia* рис. 136). 3. Наличие таких родов как *Araucaria,* сейчас распространенных лишь в южном полушарии, в высоких широтах северного полушария. 4. Зональное расположение ареалов. 5. Современное разъединение ареала рода *Araucaria* между Ю. Америкой и Австралией.

Интересным еще выводом Штудта, на котором мы остановимся дальше, является утверждение о проникновении хвойных в Восточную Азию не через соединение на месте Берингова пролива, а с запада через Европу.

Эти данные прежнего и современного распространения хвойных заставляют нас притти к заключению о необходимости ранее существовавшего соединения материков, заключение, которое совершенно несовместимо с теорией постоянства материков и океанов, тем более, что как отметил Кноультон (Knowlton), все до сих пор известные растения из юрского периода не имели никаких приспособлений для переноса их ветром, млекопитающих не существовало, из птиц известен лишь археоптерикс, способность полета которого была ограничена. Остается лишь один фактор — перенос морскими течениями, но как опять-таки Кноультон отметил, семена и споры тогдашних растений (папортники, хвощи, цикадовые, хвойные, гинкговые) не переносят долгого пребывания в воде. Следовательно, необходимо допущение существования связи между материками и не в виде узких мостов, как это сейчас допускается, а в виде широких соединений.

Все это заставляет принять гипотезу Вегенера, согласно которой благодаря допущению связанности всей суши в один материк в пермском

периоде и перемещения ее в отношении полюсов, разрешаются все отмеченные особенности распространения хвойных.

К этим выводам присоединился и Франц Кох (1927), который до Штудта опубликовал работу по истории распространения хвойных (1925), в которой он допускал возможность существования двух первоначальных центров развития хвойных: северного — на месте Берингового соединения и южного — в Южной Африке. В настоящее время от этой точки зрения он отказывается, но относит место возникновения хвойных в полярную область, откуда они распространились к югу. Переработанная им карта центра образования и дальнейшего расселения хвойных имеет следующий вид (см. карту рис. 137).

Распространение покрытосемянных.

Законность построения ареалов покрытосемянных растений, установленная Ирмшером, на основе пересмотра распространения всех семейств этой группы растений, которая изложена уже нами выше, привела его к выводам, которые мы можем свести к следующим положениям.

Данные, касающиеся 1-й фазы развития ареалов покрытосемянных, — ископаемые остатки тропических родов в Европе и Сев. Америке, доказанное переселение растений из Америки на восток, закон зональности, — все это совершенно не может быть объяснено ни постоянством Атлантического океана, ни допущением северо-атлантического моста из Гренландии через Исландию и Шотландию. Здесь необходимо наличие материка, связывавшего Америку с Европой поперек Атлантического океана.

С другой стороны, 2-я фаза развития ареалов вполне ясно очерчивает Атлантический океан, как преграду, возникшую в относительно позднее время, в промежутке между 1-й и 2-й фазой развития этих ареалов. Словом, при наличии постоянства океанов невозможно объяснить различную конфигурацию ареалов в их 1-й и 2-й фазе развития.

Другим обстоятельством, не поддающимся объяснению при постоянстве положения материков и полюса, требующих такого расположения климатических зон как в настоящее время, является однородность некоторых ископаемых флор, существование которых связано с одинаковыми климатическими условиями, которые в данное время однако оказываются расположенными в разных широтах. Между тем, если сблизить материки согласно теории Вегенера, то такие флоры окажутся расположенными в одних и тех же широтах.

Итак, теория Вегенера разрешает ряд вопросов исторической географии растений там, где гипотеза постоянства материков и океанов остается бессильной это сделать. Посмотрим дальше, насколько она согласуется с остальными из добытых Ирмшером данных. Мы видели, что многие формы в прежние геологические эпохи были распространены севернее, чем это позволяют современные климатические зоны, при чем это распространение отнюдь не было циркумполярно. Это обстоятельство может быть объяснено лишь асимметричным изменением климата, что может быть доказано только на основании рисуемого Вегенером перемещения полюсов.

Установленная выше симметричность ареалов, обусловленная пропуском в распространении в пределах меридиональной зоны Европа-Африка, может быть объяснена лишь на основе тех же перемещений полюсов, вызвавших именно в этой зоне резкие изменения климатических условий, повлекших за собой такие же резкие изменения флор. Начиная от мелового и кончая четвертичным периодом, климат Европы изменился от тропического до полярного с тем, чтобы после ледникового периода постепенно стать опять более теплым. Таким образом, симметричность ареалов в Америке и Азии представляет из себя прямой результат перемещения полюсов, результатом

которого и является уничтожение большей части древней флоры в Европе, а вместе с этим и тех общих некогда черт во флоре Европы и Сев. Америки, и сохранение представителей этой флоры во всех широтах Азии и Америки.

Нам остается еще согласовать данные распространения покрытосемянных с основным положением Вегенера, касающимся перемещения самих материков. В этом отношении начерченная Вегенером картина положения материков в начале и в конце расхождения как нельзя более отвечает 1-й и 2-й фазам развития ареалов покрытосемянных. Своей гипотезой перемещения материков Вегенер не только делает понятной необходимость тесной связи С. Америки и Европы, но и объясняет до сих пор неразрешимую загадку распределения растительности южного полушария. Общность флоры Южной Америки, Австралии, Антарктики и Африки, непонятная при теперешней их разобщенности, сразу разрешается возможностью обмена между их флорами при их прежней связанности в мезозое.

Конечные выводы Ирмшера сводятся к следующим двум положениям: 1) Для понимания географического распространения растений необходимо допущение перемещения полюсов и как его следствие — смещение климатических зон. 2) С данными распределения покрытосемянных лучше всего, из всех до сих пор высказанных точек зрения о происхождении материков, согласуется теория Вегенера, и, таким образом, эти данные могут служить доказательством и самой теории.

В связи с вышезатронутым вопросом о распространении хвойных из современной полярной области по разным направлениям к югу мы можем вернуться к загадочному вопросу о третичной растительности, окружавшей северный полюс почти что кольцом, образуя, по выражению Аза Грея, мышеловку, в которой полюс оказывался как бы пойманным.

Находки ископаемых растений на землях, лежащих вокруг Северного полюса, относятся к различным геологическим эпохам, но наибольший для нас интерес представляют несомненно ископаемые остатки флоры, указывающие, что еще в относительно недавнее время вблизи полюса росла богатая растительность.

Это непонятное явление пытались объяснить различным образом. Неймайер и Натгорст допускали возможность перемещения полюса. Неймайер считал возможным перемещение его на 10° к меридиану Ферро в направлении к северо-восточной Азии, Натгорст допускал еще большее перемещение на 20°, к меридиану на 120° к востоку от Гринвича. Но как первое, так и второе перемещение оказывалось недостаточным и полюс тем не менее был бы окружен третичной растительностью, о чем говорят ископаемые находки ее на Ново-Сибирских островах и на Чиримый-Кая, и те и другие на 85° с. широты. Это обстоятельство заставило в конце концов Натгорста прийти к выводу о невозможности в данный момент разрешить это загадочное нахождение третичной растительности вокруг полюса.

Другие исследователи Кокен и Берри объясняют это явление иным распределением моря и суши и наличием теплых течений. Наконец, третьи, как Готан, считают возможным допустить, о чем мы уже говорили, иные физиологические свойства третичной растительности, допускавшие произрастание вблизи полюса даже вечнозеленой растительности и способности ее переносить действия полярной ночи.

Кубарт (Kubart 1928) выдвигает новое объяснение этой загадки. Он считает, что климатические условия, при которых развивалась эта флора, были не тропические, как это обычно допускается, а соответствующие умеренному климату, о чем свидетельствует нахождение остатков секвои *(Sequoia semervirens = S. Langsdorfii)* и болотного кипариса *(Taxodium,* рис. 63). В особенности первого вида: в настоящее время этот вид произрастает вместе с другим видом — *Sequoia gigantea* в диком состоянии, в климатических условиях близких к средиземноморским, в Калифорнии (Рис. 62). В культуре

например, у нас он хорошо растет на южном побережьи Крыма с его средиземноморским климатом и значительно хуже в условиях наших субтропиков в Западном Закавказьи.

Таким образом, произрастание секвойи близ полюса на 82° с. широты требует допущения наличия в то время средней годовой температуры не менее 8° С выше нуля, между тем как в настоящее время она равна — 20° С, что составляет 28° разницы.

В настоящее время годовая средняя температура в 8° соответствует примерно 45° широты, отстоящему от третичного местонахождения секвойи на 37 градусов широты.

Имея эти данные, мы можем вычислить, какая средняя годовая температура должна была быть на экваторе в то время, когда на 82° с. широты она равнялась 8° С, допуская, что распределение климатических зон оставалось всегда неизменным. А именно разница в температуре на 1° против современной составляет 28 : 37, т. е. 0,75° С. Умножая эту цифру на 82 и добавляя 8 (годовая температура, из которой мы исходим), получаем 69,5° С или, закругляя эту цифру, 70° С.

Допущение такой годовой температуры для экватора приводит нас к абсурду, так как в настоящее время эта температура на экваторе равна 20—24° С, а максимальная температура доходит до 45° С. Принимая во внимание, что при 50—60° происходит сворачивание белков, а следовательно и протоплазмы, вполне понятно, что температура в 70° для большинства растительности является совершенно неприемлемой: только немногие низшие растительные организмы, главным образом, бактерии, могут жить в горячих источниках, температура воды которых достигает такой высоты.

Эти выводы подкрепляются еще имеющимися данными об очень незначительном изменении в характере и составе тропической растительности со времени третичного периода, например, Зундских островов. Отсюда вытекает положение, что если последние острова оставались с давних времен в тех же климатических условиях, то этого нельзя сказать про более северные и полярные широты, претерпевшие несомненно изменения климатических условий и что, следовательно, распределение и прохождение климатических зон в прежние геологические эпохи было не то, что в настоящее время.

Эти данные проливают уже свет на загадочное произрастание третичной растительности в современной полярной области и приводят к необходимости допущения смещения материков не только в долготном направлении, т. е. с востока на запад, но и в широтном с севера на юг и обратно.

Эти обстоятельства дают основание К у б а р т у искать в них объяснения смешения в одних и тех же местонахождениях различных, по своим условиям обитания, флор, подкрепление которому он находит в словах И р м ш е р а: «Вместо до сих пор принимавшегося спокойного развития и неизменности растительности областей не покрывавшихся льдом во время ледникового периода, мы приходим к представлению о длительном смещении то в ту, то обратно, в противоположную сторону всех растительных поясов в зонах перемещения полюсов, т. е. прежде всего в Америке и Европе-Африке. Вечная смена, вечная борьба привела к мозаике флор, которая представляется нам сейчас как продукт развития древних, в некоторых зонах вполне равномерно развитых, флор».

Все это дает основание таким путем объяснять современное распределение растительности и ее взаимоотношения в Европе — Азии — Америке, а не миграцией через Алеуты.

К допущению таких смещений растительных зон приходит и П о л е (Pohle, 1925) в своей монографии азиатских видов рода *Draba*. В третичное время виды этого рода, повидимому, обитали лишь в горах Евразии, а затем во время ледникового периода распространились в область тундр и гор Европы и Америки, то расширяя свой ареал, то вновь его суживая. Изме-

нение ареала этого рода стоит в тесной связи с происходившими изменениями в распределении лесов, степей и морей, и изменениями положения и размеров райнов обитания, каковые можно поставить в связь с изменениями в распределении климатических поясов и областей в горизонтальном и вертикальном отношении.

В связи с изложенными данными о полярных местонахождениях третичной флоры в Европе, очень интересными являются определения К р и ш т о ф о в и ч а (1928) коллекции ископаемых растительных остатков с р. Лозовы на восточном Урале, на 61° с. широты, проливающие свет на смену флор в третичное время в Восточной Европе и в Азии, которые в противоположность таковым в Западной Европе, оставались совершенно неизвестными. Среди этой коллекции оказались два вида секвойи, рдест, фикусы, мак-клинтоки, арктический тополь и магнолии. Эта флора по своему видовому составу оказалась удивительно близкой к ископаемой флоре Гренландии того же времени. Уральская флора должна быть не моложе олигоцена.

По мнению К р и ш т о ф о в и ч а это поразительное сходство уральской и гренландской флор несомненно является следствием прямой связи на суше между Гренландией и Сев. Уралом.

Каким же климатическим условиям отвечает эта уральская флора? По Г е е р у на 70° с. широты в месте нахождения аналогичной флоры взамен теперешней годовой температуры в —7° С должно было быть + 11°, + 12° С. Соответственно и для Лозовы надо допустить годовую температуру около 10 С°, тем более, что это местонахождение находится почти на 10° южнее предыдущего.

Такое допущение может быть сделано лишь при условии имевшего место перемещения полюса (или Евразии в отношении полюса), при котором положение о. Диско бл. Гренландии должно было соответствовать, примерно, 30°, а Лозовы 25—30° с. широты.

Если вместе с В е г е н е р о м принять смещение северного полюса сначала в северную область Тихого океана, а затем обратно, то окажется, что области внутренней Сибири не должны были испытывать значительного смещения широт в противоположность Европе, где оно наиболее резко выражено.

Загадочное окружение полюса третичной растительностью, судя по известным местонахождениям ее, сохранится куда бы мы его не перемещали. Для того, чтобы найти объяснение этим местонахождениям, В е г е н е р перемещает полюс в область северных частей Тихого океана на 45° с. широты. Но как указывает К р и ш т о ф о в и ч, все же для устранения «мышеловки флор», окружающих полюс надо установить разновозрастность и последовательность соответственных флор, т. е. необходимо допустить, что по пути прохождения полюса местами флоры развивались до и после его прохождения приблизительно, в одной форме, что подтверждается палеонтологическими данными для некоторых районов, например, Англии, где доледниковая флора Кромера тождественна с той, которая заняла этот район и после отступания ледника. «Перемещаясь, полюс влачил за собой зону аркто-третичной флоры, какую бы область он ни занимал, но, несомненно, эта зона местами воспринимала туземные элементы, оставляя свои и давая потоки переселенцев к югу, как ее представители могут рассматриваться переселенцами с севера». Как видим, взгляд весьма близкий к вышеизложенной точке зрения И р м ш е р а и К у б а р т а.

Ботанико-географические возражения против теории перемещения материков.

Пересмотр географического распространения крупных групп растительного царства, при свете новой гипотезы происхождения материков,

который прошел сейчас перед нашими глазами, как мы убедились не дал никаких расхождений с этой гипотезой, больше того, благодаря ей удалось осветить ряд темных и до сих пор не поддававшихся никакому объяснению мест в нашем знании географического распространения растений.

Тем не менее, со стороны ботанико-географов имеются, хотя и не многие, возражения против построений Вегенера и поправки к ним, на некоторых из них мы сейчас и остановимся.

Возражения Дильса. Одни из наиболее серьезных возражений являются соображения, высказанные Дильсом (Diels, 1928). Последний свою точку зрения основывает на современных данных флористической географии растений, считая, что данные палеонтологии являются часто далеко не надежными и не всегда основанными на правильном определении.

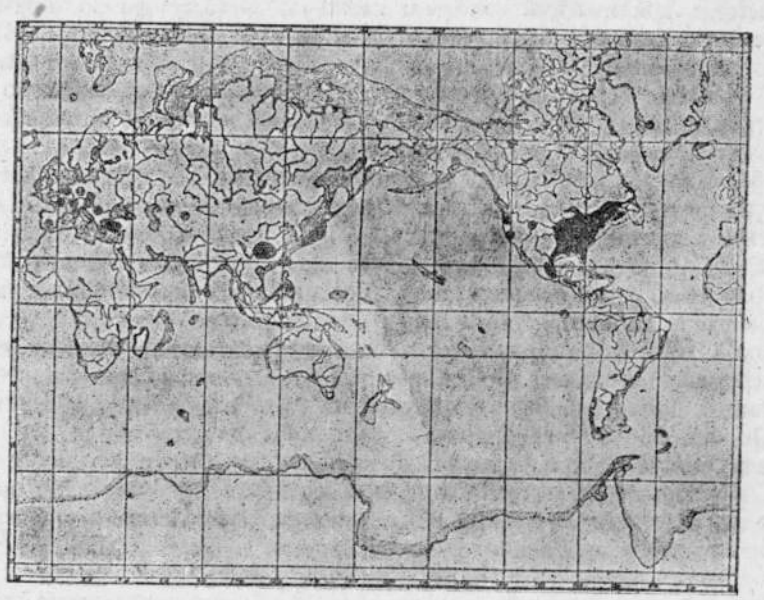


Рис. 138. Ареал распространения рода Liquidambar. Современное распространение — крупные черные пятна, ископаемые местонахождения — правильные черные точки. (Berry, 1923).

Первое возражение, которое выдвигает Дильс, является отсутствие в современной флоре Северной Америки и Европы общих видов, которые бы отсутствовали в Азии. Для и без того небольшого числа видов, считавшихся общими для этих флор, в настоящее время доказан их заносный характер, так что таковыми можно сейчас считать лишь несколько береговых видов и водное растение *Lobelia Dortmanna,* занос которого птицами вполне возможен. Северо-атлантический ареал этого растения несомненно четвертичного происхождения и использован для подтверждения гипотезы Вегенера быть никак не может.

Это положение опровергается работой Фернальда (Fernald, 1929), доказавшего распространение ряда видов, как например *Spiranthes Romanzowiana, Saxifraga geum, Corema* и др. (см. рис. 22, 25) в Европе и Сев. Америке в доледниковый период и уцелевших в местах, оставшихся непокрытыми ледниками. Помимо того наличие ряда викарных видов например у родов *Vallisneria, Liriodendron* и др. (см. рис. 26) свидетельствует о происшедшем разъединении ареалов.

Между тем атлантическая Северная Америка, не имеющая ни одного исключительно для нее и Европы общего рода, имеет таковых с Восточной

Азией — тридцать. Это дает основание Дильсу сказать, что насколько он охватывает распространение голарктической флоры, он ни в одном из европейских реликтовых эндемиков не видит ничего связывающего их с флорой Северной Америки и как раз наоборот, поражающе много с флорой Азии.

Эти взаимоотношения должны были сложиться несомнено в доледниковое время, при чем для их возникновения могут быть допущены две возможности. Первой из них является возможность соединения Восточной Азии и Сев. Америки в третичном периоде, существовавшего на месте теперешнего Берингова пролива, по которому происходил обмен флор, — положение, в свое время выдвинутое Аза Грееем.

Второй возможностью является допущение, что современная атлантическо-северо-американская — восточно-азиатская дизъюнкция ряда ареалов, которые мы должны рассматривать как реликтовые, образовалась вследствие

Рис. 139. Ареал распространения рода Iuglans. Штриховка — прошлое, черным — современное распространение. (Berry, 1923).

вымирания на части территории ряда родов раньше составлявших часть широко-распространенной голарктической флоры. Наличие палеонтологических находок в Европе, связывающих разъединенные части этих ареалов, — не могут говорить в пользу теории Вегенера, так как неизвестно, откуда шло расселение этих видов — с востока из Азии или с запада из Америки. Родственные взаимоотношения сейчас живущих в Европе реликтовых видов с видами Азиатской флоры говорит за первое, а не за второе. Так наш плющ и буксус имеют родственные связи лишь во флоре Азии. *Wulfenia,* реликтовое растение европейских Альп, *Ramondia* и *Haberlea* с южно-европейских гор указывают на азиатские, а не на американские связи.

Даже в Юго-Западной Европе, где адепты гипотезы Вегенера должны были бы найти несомненные доказательства ее, совершенно нет реликтов, которые бы имели американский характер. Даже такие группы видов, существование которых в Европе в третичном периоде доказано, как например, цикл видов, объединенных вокруг обыкновенного клена *Acer campestre,* в Америке отсутствуют. Там же нет ни одного представителя рода *Cedrus,* найденного в третичных отложениях Европы, а сейчас характеризующегося сильно разорванным ареалом в Западной Азии и Северной Америке. Что касается до первого положения, то оно также несовместимо с гипотезой Вегенера, так как согласно последней, атлантическая Америка в миоцене должна была отстоять почти на 200° от Восточной Азии, т. е. дальше чем сейчас.

Последнее утверждение является чистым недоразумением, т. к. Вегенер на аналогичные возражения, формулируемые так: «тот, кто придвинет Северную Америку к Европе, нарушает ее связь с азиатской глыбой через Берингов пролив» уже ответил в третьем издании своей книги (стр. 13 русск. перев.) следующими словами: «это возражение, навеянное картой в меркаторской проекции, отпадает, как только возьмешь в руки глобус; на самом деле тут происходит, главным образом, вращение Северной Америки вокруг Аляски», и дальше он говорит: — «вопроса о связи через шельфы, как например, связь Северной Америки с Сибирью через Берингов пролив, наша теория совершенно не касается».

Таким образом, принимая соединение Сев. Америки и Европы, согласно Вегенеру, мы не отказываемся от связи ее с Восточной Азией, следовательно от возможности обмена флорами и с той и другой, хотя точка зрения Коха, подтверждающаяся данными Криштофовича, говорит скорее

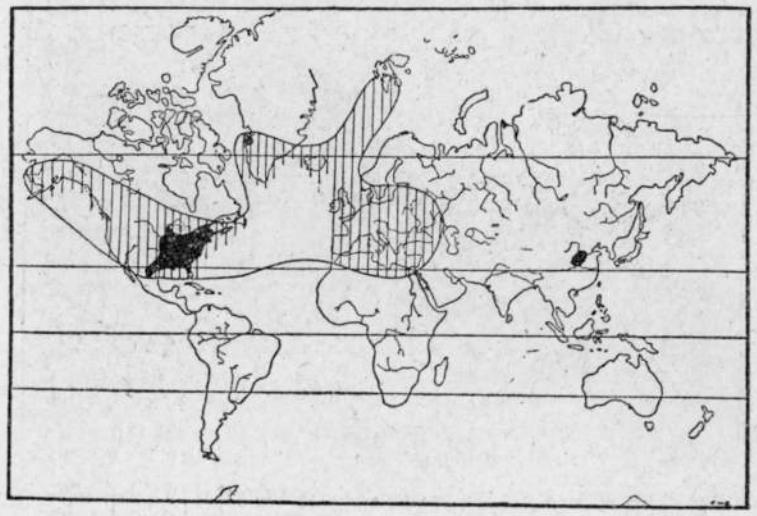


Рис. 140. Ареал распространения рода Hicoria. Штриховка — прошлое, черным — современное распространение. (Berry, 1923).

о распространении этих флор с севера из современной полярной области на юг по нескольким направлениям.

Дильс совершенно не принимает во внимание многочисленных связей между флорами Сев. Америки и Европы в прежние геологические эпохи, о чем свидетельствуют многочисленные ископаемые остатки, с чем мы согласиться никак не можем, и совершенно не упоминает даже работы Штудта.

А между тем Штудт, как мы видели, а также и Ирмшер вполне обоснованно считают узкое соединение в области Берингова пролива между Восточной Азией и Северной Америкой недостаточным для объяснения общих черт их флор и объясняют их непосредственной связанностью Северной Америки с Европой, откуда уже эта флора распространилась в Азии вплоть до Восточной Азии и где она сохранилась в противоположность европейской, уничтоженной ледниковым периодом, что подтверждается многочисленными ископаемыми местонахождениями. Таким образом, эти соображения Дильса не могут явиться серьезным препятствием для принятия теории Вегенера.

Второе возражение Дильса касается тропической флоры. Констатировав перитропическое распространение многих тропических семейств и

родов, говорящее за прежнее соединение материков в одну материковую глыбу, т. е. в пользу гипотезы Вегенера, Дильс останавливается на двух дизъюнкциях ареалов тропических родов. Одной из них является разъединение между Ю. Америкой и Африкой через Атлантический океан (neotropisch-africanische Disjunction), другое разъединение между Южной Америкой и растительной областью Малезии через Великий океан (neotropisch-malesische Disjunction).

В отношении первого разъединения имеется ряд данных, суммированных Иерингом (Jhering) и Энглером, требующих существования в прошлом связи между Ю. Америкой и Африкой. Гипотеза Вегенера, допуская соединения этих материков еще в третичном периоде вполне объясняет связь этих флор и образование в дальнейшем дизъюнкции ареалов, входящих в их состав родов.

Рис. 141. Ареал распространения рода Castanea. Современное распространение — крупные черные пятна, ископаемые местонахождения правильные черные точки. (Berry, 1923).

Но с другой стороны, разъединение через Тихий океан не только не объясняется, но еще более затрудняется, так как Вегенер признает глубокую древность Тихого океана, широтное протяжение которого было следовательно не только не меньше, но, очевидно, больше современного.

Вопрос о Тихом океане и с нашей точки зрения не вполне разрешается гипотезой Вегенера, мы к этому еще вернемся, но можем ответить на последнее возражение Дильса его же словами: «Теория строения земли не должна пояснять нам любой ареал, она должна делать понятным лишь основные моменты образования флор».

Третье возражение Дильса касается флоры Австралии. Указывая на наличие общих «антарктических» элементов во флоре Австралии, Зундских и Меланезийских островов, Новой Зеландии и Южной Америки, говорящих в пользу гипотезы Вегенера, Дильс указывает на наличие в этих флорах значительно более выраженного палеотропического элемента, что не поддается объяснению на основании гипотезы Вегенера.

Согласно подробному разбору этого вопроса Ирмшером (*Irmscher*, 1929) ,флора Австралии в своей главной массе представлена очень древними

элементами, в своем происхождении тесно связанными с древней флорой южного полушария, остатки которой имеются еще и сейчас в Африке и Южной Америке. Элементы же австралийской флоры, связывающие ее с тропиками Азии, занимают во флоре Австралии лишь незначительное место и обязаны своему происхождению более поздним соединениям, обусловившим этот обмен форм.

Таким образом, резюмируя эти возражения, сводящиеся к тому, что: 1) флора атлантической Сев. Америки не имеет никаких связей с флорой Европы, а связана с Восточной Азией; 2) реликтовая флора Европы родственна азиатской флоре и не несет никаких американских черт; 3) аутохтонная флора Австралии несет палеотропический характер, Дильс считает, что гипотеза Вегенера несовместима с данными ботанической географии. Этот категорический вывод нам представляется мало убедительным, так как против положений Дильса можно выставить ряд возражений, некоторые из них нами выше приведены, и им можно противопоставить значительно большее количество биогеографических фактов, не противоречащих, а наоборот, подтверждающих гипотезу Вегенера.

Возражения Кубарта. Другая интересная работа, содержащая возражения или вернее поправки к теории Вегенера, принадлежит фитопалеонтологу Кубарту (Bruno Kubart, 1926). Первая такая поправка касается существующей по Вегенеру непосредственной связанности Южной Америки с Африкой и более позднего образования Атлантического океана вследствие их расхождения.

Кубарт разбирает причины существования в Атлантическом океане, на относительно небольшой глубине в 2000—3000 м, продольного возвышения дна, так называемого атлантического вала, и приходит к выводу, что он является остатком узкого моста, связывавшего Ю. Америку с Африкой. Незначительное протяжение и размеры этого моста не противоречат законам изостазии.

Далее Кубарт рассматривает флору островов, лежащих в южной части Атлантического океана и устанавливает, что наиболее древняя флора свойственна самому южному из них — св. Елене, затем идут Канарские и, наконец, самые северные Азорские. Исходя из положения, выдвинутого Синнотом (Sinnot), что травянистая растительность более молодого возраста, чем деревянистая, он устанавливает на св. Елене 37% травянистых видов, на Канарских островах — 67%, на Азорских островах — 88%. То же самое, но в обратном отношении сказывается и в проценте эндемичных видов во флоре этих островов — на св. Елене — 61%, на Канарских островах — 48%, на Азорских островах — 8%, что также говорит за большую древность южнее расположенной св. Елены.

Эти обстоятельства вполне согласуются с допущением постепенного расхождения Атлантического океана в направлении с юга на север, причем понятно, что ранее оказавшиеся изолированными острова имеют и более древнее население. Но эти данные по Кубарту не говорят против возможности рассматривания этих островов, как остатков атлантического моста. Нам представляется совершенно непонятной в данном случае, при признании расхождения берегов Ю. Америки—Африки, надобность в этом мосте суши, тем более что наличие атлантического вала, как мы видели, легко объясняется по теории Джоли образованием неровностей дна океанов при застывании базальтовой магмы, а острова по Вегенеру являются отколовшимися кусками материков.

Основная мысль Кубарта сводится к тому, что для объяснения всех загадочных моментов в распространении растений и животных надо привлечь все три теории: постоянства материков и их перемещения и наличия мостов суши, сочетание которых он обозначает тремя начальными

буквами LPK немецкого обозначения этих гипотез (Landbrücken, Permanenz и Kontinentalverschiebungstheorie).

Относясь отрицательно к надобности допущения мостов суши в Атлантическом океане, мы тем не менее согласны с этим допущением Кубарта, в особенности в отношении внутренних морей, что вполне согласуется с взглядами Вегенера, который сам пишет: «наряду с этим необходимо принять значительное количество промежуточных материков, которые в настоящее время затоплены мелким морем... Необходимо особенно подчеркнуть, что теория перемещения имеет дело только с вопросом о связи участков суши через современные океанические впадины. По отношению к ним развиваются новые воззрения».

Перемещение материковых глыб сопровождается образованием трещин и провалом значительных участков. Это еще подкрепляется, как мы видели, возможностью провала и расплавления небольших участков суши, согласно теории Джоли, в периоды расплавления магмы. К числу таких трещин относятся восточно-африканские разломы, как например Красное море, а также Эгейское и, повидимому, Черное море. Последние два моря образовались, по всей вероятности, в конце третичного или в начале четвертичного периода, что же касается Красного моря, то образование его, как предполагают, закончилось к концу третичного периода, так как во время ледникового периода оно уже существовало.

Вторая поправка Кубарта касается связанности образования каменноугольной флоры с тропическими климатическими условиями, принимаемые, как мы видели, Кеппеном и Вегенером, по данным исследования Потонье. Кубарт на основании целого ряда данных приходит к выводу, что нет никакой необходимости для допущения образования каменноугольных отложений исключительно при условиях тропического климата, и что поэтому карты Кеппена—Вегенера прохождения экватора, составленные на основании этого принципа, никак не могут считаться доказанными.

Проблема Тихого океана.

Согласно теории Вегенера, Тихий океан оставался неизменным в течение всей истории земли, представляя собою часть того водного пространства, которым некогда была окружена земная суша. Острова же Тихого океана являются ни чем иным, как отломавшимися кусками сиалического покрова, оставшимися торчать в симе при образовании впадины этого океана, первого освободившегося от сиалического покрова еще в догеологические времена. Таким образом, должен быть сохранен взгляд Уоллеса на население океанических островов этого океана, как на носящее исключительно заносный характер. Между тем в последнее время этот взгляд встречает все больше и больше возражений.

Правда, в последнее время Ирмшер и Штудт (1. с.) показали, что общие Восточной Азии и Северной Америке виды представляют собою остатки некогда единой флоры, обитавшей, за относительно немногими исключениями, на связанной территории Америки, Европы-Африки и Азии, а отнюдь не перешли в Азию через узкое соединение, имевшее место в пределах теперешнего Берингова пролива. Об этом свидетельствует распространение многих из этих общих Азии и Америки видов в Европе в ископаемом состоянии. Эта точка зрения вполне гармонирует с теорией перемещения материков и кажется нам вполне приемлемой. Но, несмотря на это, она оставляет без всякого объяснения происхождение населения указанных островов, которые должны были иметь в прошлом какие-то связи с Американскими и Азиатскими материками.

Иеринг (Jhering) в ряде работ, а в особенности Галлир (Hallier)

указали ряд фактов, требующих наличия широкой связи между Восточной Азией и Южной Америкой, существовавшей в относительно недавнее время. В частности, в отношении ботанических данных, это доказывается следующими соображениями.

Полинезия, согласно взглядам Галлира, вместе с Индонезией и Австралией, образовывала в прошлом одно целое и являлась полуостровом Азии. Флора Полинезии в настоящее время образована не только азиатскими, австралийскими и чисто полинезийскими типами, но содержит целый ряд американских типов. В отношении некоторых из последних, встречающихся в самой южной части Ю. Америки — Патагонии и Тасмании — можно допустить, что они через Антарктический материк, связывавший, по Вегенеру, Ю. Америку с Австралией еще с третичного периода, проникли в Австралию и Полинезию.

Но помимо этого имеется значительное количество видов, общих Полинезии и Сандвичевым островам с Галапагоскими островами и тропической Ю. Америкой, для понимания ареала которых недостаточны ни упомянутое сейчас южное соединение, ни арктическое соединение на месте Берингова пролива. Галлир считает необходимым существование широкой экваториальной связи, которая простиралась от южной Японии до Сандвичевых островов через Галапогоские острова до Колумбии, Эквадора и Перу. Это подкрепляется, между прочим, еще существованием подводного вала, идущего на глубине 4.000 м. от Ю. Америки через острова Жуан-Фернандец и Галапагоские к Сандвичевым островам. О необходимости континентальных связей между островами Тихого океана говорят и Гюйомен (Cuillaumin, 1928) и Кампбелл (Campbell, 1928).

Беккари (Beccari 1886) на основании монографического изучения рода *Pritchardia* — рода пальм, распространенного на островах Тихого океана с локализацией эндемичных видов на отдельных островах, приходит к необходимости допущения существования материка, соединявшего в дотретичный период эти острова, на котором обитала родоначальная форма, давшая начало этим эндемичным видам, возникшим после происшедшего распада цельного ареала на ряд островных ареалов.

Скоттсберг (Scottsberg, 1925) точно так же, на основании своих исследований, настаивает на прошлом соединении о. Жуан-Фернандец с Ю. Америкой вопреки Вегенеру, считающему острова Тихого океана существовавшими самостоятельно в расстоянии от Ю. Америки большем, чем сейчас, при чем последняя при своем движении на запад к ним в дальнейшем еще продвинулась. В своей более поздней работе (1928) о флоре островов Тихого океана Скоттсберг еще более подчеркивает ее древний и самостоятельный характер.

Гольдгауз (Holdhaus, 1907) показал неправильность точки зрения Уоллеса и его школы, считающих, что все океанические острова Тихого океана, лежащие вне линии Япония — Формоза, вне Малайских островов, включая сюда и Соломоновые о., и к востоку от линии Нов. Каледония — Нов. Зеландия, должны рассматриваться как первичные острова, т. е. как острова, которые никогда ни в каком направлении не имели сухопутного соединения, а флора и фауна которых создались из видов, пассивно (морские течения, ветер) перенесенных на них. Этот взгляд очень долго пользовался общим признанием и только за последние годы против него, главным образом зоогеографами (Baur, Ortmann, Jhering), был выставлен ряд возражений, сводившихся к тому, что Микронезийские острова, включая сюда и Гавайские и Полинезийские острова, представляют собою остаток когда-то крупного материкового комплекса.

В совокупности против взглядов Уоллеса выставлены следующие возражения:

1. Фауна Полинезийских островов, в особенности крупных из них

(Вити, Гаваи), включает группы животных, случайный перенос которых через большие пространства океана совершенно исключается — напр., амфибии, змеи, легуан с острова Вити, существовавшие уже к моменту первого поселения человека на этих островах, бескрылые насекомые, наземные моллюски и др.

2. Если заселение этих островов происходило путем случайного заноса организмов ветром, морскими течениями и пр., то их фауна должна была бы носить случайный характер, т. е. должна была бы быть дисгармоничной, тогда как на самом деле она вполне гармонична (Baur).

3. Фауна и флора Микронезийских и Полинезийских островов носит индо-малайский характер, следовательно заселение их должно было происходить с запада на восток. Между тем морские и воздушные течения в пределах ареала этих островов в течение большей части года имеют как раз обратное направление.

Эти данные говорят за предположение о связанности этих островов в одну сушу. О возрасте последней существуют разные точки зрения. Связь фауны Полинезийских островов (б. м. за исключением Гаваи) с островами Малайского архипелага надо отнести к третичному периоду. В дугообразном расположении островов западной части Тихого океана можно видеть разорванные южные горные цепи.

На основании таких биогеографических, а также и геологических данных многие геологи пришли к заключению о необходимости допущения существования в пределах Тихого океана более крупной материковой суши. Так, Ог в своей «Геологии» высказывает предположение, что Гавайская возвышенность быть может представляла центральное, избегшее общего опускания ядро континентальной массы, существовавшей в северной части Тихого океана. Далее, если бы указание Зюсса на нахождение на Полинезийских островах мезозойного известняка подтвердилось, то можно было бы допустить, что этот известняк мог бы происходить из геосинклинальной области, которая проходила между северным тихоокеанским и южным тихоокеанским континентами. В этом случае экваториальное Средиземное море опоясывало бы всю землю.

Грегори (Gregory, 1930) в президентской речи, произнесенной в Лондонском Геологическом обществе лишь в позапрошлом году, указал, что несмотря на несомненную древность Тихого океана, берега его должны были претерпеть значительные изменения. Так, все специалисты по геологии Индии сходятся на том, что она представляет собою обломок сплошного материка, существовавшего в течение всего палеозоя и вдававшегося в Тихий океан. Эта древняя Малезия простиралась к северу, тогда как тогдашний Китай вдавался в океан на Восток. Австралия, как это всеми принято, была связана на востоке с о. Фиджи и Новой Зеландией, Азия же к югу от Японии простиралась к группе островов Лиу-Киу.

С американской стороны имеются геологические данные (Чили, Перу, Эквадор), указывающие на прежнее занятие восточной части Тихого океана сушей. На севере последнего существовало материковое соединение южнее Берингова моря, использованное крупными четвероногими для своей миграции. Существование материка на юге принимается всеми, допускающими связь Австралии и Новой Зеландии с Ю. Америкой, непосредственно или через Антарктику.

Но эти материковые продолжения побережья Тихого океана не удовлетворяют еще многих биогеографов, требующих допущения суши в центральной части океана (Archigalenis — Jhering) для понимания происхождения современного населения многих островов Тихого океана.

Геологические данные, согласно взглядам Грегори, вполне отвечают этим заключениям. Они указывают на то, что современный Тихий океан не существовал всегда, но представлял из себя ряд узких морей, разделенных сушей.

Происхождение населения островов Тихого океана, соответственно многим авторитетам, может быть объяснено только существованием крупной суши в Тихом океане, на которой развилась тихоокеанская (Eu-pacific) фауна и флора. Эта суша должна была быть связана с Полинезией и Австралией и, по всей вероятности, была соединена с прежним продолжением Азии в северо-западной части Перу. Эта суша поперек Тихого океана существовала, повидимому, до нижнего кайнозоя.

Все эти соображения говорят о том, что проблему Тихого океана разрешенной считать еще нельзя, и в этом отношении здесь быть может имеется наиболее серьезный случай, где теория перемещения материков так, как она изложена Вегенером, не может удовлетворять биогеографа.

Хотя этими возражениями не исчерпываются несоответствия гипотезы Вегенера с биогеографическими данными, но мы ими ограничимся. С нашей точки зрения они нисколько не заставляют отбросить гипотезу Вегенера, как неправильную, а лишь указывают на то, что в ней еще многое подлежит дальнейшей разработке и видоизменению.

Но тем не менее значение ее для биогеографии несомненно: она уже сейчас объясняет нам ряд до сих пор остававшихся совершенно непонятными моментов географии растений, она указывает нам на новые пути из того тупика, в который нас привели взаимно необходимые, но вместе с тем и взаимно исключающие друг друга теория постоянства океанов и теория мостов суши; она является наиболее удовлетворяющей современный уровень знания рабочей гипотезой, на которой может строить свои выводы историческая биогеография.

ЛИТЕРАТУРА.

Anteus, E. Die Jahresringe der Holzgewächse. Progressus rei botanicae B. V. 1917.

Arldt, Th. Handbuch der Palaeogeographie. I. II. 1922.

Beccari, O. Malesia, III. 1886.

Bonnier, C. Les études sur l'origine de la flore arctique et de la flore alpine. Rev. scientifique. 1880.

Braun-Blanquet, J. L'origine et le développement des flores dans le massif central de France. p. 27. 1923.

Briquet, J. Le développement des flores dans les Alpes occidentales. Rec. scient. du Congrès Intern. de botan. à Vienne 1905.

Briquet, J. Recherches sur la flore du districte Savoisien et du districte jurassique franco-suisse. Engler's Jahrb. XIII. 1891.

Briquet, J. Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines. Ann. du conserv. et du Jardin botan. de Genève. V. 1901.

Campbell, D. The Australian Element in the Hawaiian Flora. Proceed. of the third Pan-Pacific Science Congress. I. 1928.

Dacqué, E. Grundlagen und Methoden der Paläogeographie. II. Das Permanenzproblem. 1915.

Dacqué u. Wegener. „Palaeogeographie" in Enzyklop. d. Erdkunde hg. v. Kende. Wien. 1926.

Diels, L. Kontinentalverschiebung u. Pflanzengeographie. Ber. d. d. bot. Ges. XLVI, 1928. p. 49 — 58.

Drude, O. Die systematische u. geographische Anordnung der Phanerogamen in Schenck Handb. d. Botanik. III. 2. p. 210 1887.

Eckardt, W. R. Fortschritte und Aufgaben der modernen Tiergeographie. Petermanns Mitteilungen. Heft 3/4, Bd. 74. 1928.

Eckardt, W. R. Das Klimaproblem der geologischen Vergangenheit und historischen Gegenwart. Braunschweig, 1909.

Eckardt, W. Die Bezichungen der afrikanischen Tierwelt zur südasiatischen. Naturwissensch. Wochenschr. B. 21 № 51. 1922.

Engler, A. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode. I. p. 71, 100. 1879.

Fürstenberg v. Fürstenberg. Die Polarregionen im Lichte geologischer u. literarischer Forschung. Naturw. Wochenschr. XXIV, 1909.

Gothan, W. Refer. über Koch Fr. Ueber die rezente u. fossile Verbreitung der Koniferen. Zeitschr. f. Bot. XVII. 1925.

Gregory, J. W. The Geological History of the Pacific Ocean. (Presid. address. to the Geolog. Soc. of London on Febr. 21.). Nature № 3159, Vol. 125, p. 750. 1930.

Cuillaumin, M. Les regions floristiques du Pacifique d'après leurs endémisme et la repartition de quelques plantes phanérogames. Proceed. of the third Pan-Pacific Science Congress. I. 1928.

Gutenberg, B. B. Die Veränderungen der Erdkruste durch Fliesbewegungen der. Kontinentalscholle. Gerlands Beiträge z. Geophysik, XVI. Heft 3. 1927.

Hallier, H. Ueber frühere Landbrücken, u. Völkerwanderungen zwischen Australien u. America. Meded. van's Rijks Herbarium. № 8 — 14. 1912.

Hanausek, T. F. Wulfenia und die Pendulationstheorie. Oest. Bot. Zeitschr LVIII. 1908.

Hayek, A. Wulfenia. Pflanzenareale. I. H. 3. 1927.

Hayek, A. Allgemeine Pflanzengeographie. p. 207. 1926.

Heer. Flora arctica. I. 1868.

Hill, W. Antarctica and problems in geographical distribution. Proc. of the Intern. Congr. of plant sciences. II. 1929.

Hill, W. Present-Day Problems in taxonomic and Economic Botany. Nature № 3178. 1930.

Holdhaus. Zur Kritik von Simroth Pendulationsth. Verh. zool-bot. Ges. LIX. 1909.

Irmscher, E. Pflanzenverbreitung u. Entwicklung d. Kontinente. I. Mitt. d. Inst. f. allg. Botan. in Hamburg. V. 1922. II. Ibd. VIII. 1929.

Jhering. Geschichte des Atlantischen Ozeans. Jena. 1927.

Jerosch, M. Geschichte u. Herkunft d. Schweiz. Alpenflora, p. 12. 1903.

Joly. The surface history of the Earth. 1925. (русск. перев. Джоли. История поверхности земли. 1929).

Koch, F. Die Cycadeen im Lichte der Wegenerschen Kontinent und Polwanderungstheorie. Mitteil. d. deutsch. Dendr. Ges. 1925.

Koch, F. Ueber die rezente u. fossile Verbreitung d. Koniferen im Lichte neuerer geolog. Theorien. Mitt. d. d. dendr. Ges. 1925. Nachträge. Ibid. 1925.

Koch, Fr. Zur Frage der fossilen uud rezenten Verbreitung der Koniferen. Mitteil d. deutsch. dendrol. Ges. 1927.

Köppen, W. und Wegener, A. Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin. 1924.

Kräusel, R. Beiträge z. Kenntnis der fossilen Flora Südamerikas. Arkiv f. Bot. XIX. 1925.

Kräusel. Paläobotanische Notizen. IV. Die Erforschung der tertiären Pflanzenwelt, ihre Methoden, Ergebnisse u. Probleme. Senckenbergiana 3. p, 87 — 98. 1921.

Kubart, B. Bemerkungen zu A. Wegeners Verschiebungstheorie. Arb. phytopaläont. Lab. Univ. Graz. 11. 1926.

Lämmermayr, L. Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär. Rep. spec. nov. Beiheft B. XXIV. 1923.

Rosa D. L'ologénèse; nouvelle theorie de l'evolution et de la distribution geographigue des êtres vivants. Paris. 1931.

Saporta, G. et Marion, A. Evolution du règne végétale. II. p. 203 et ff. 1885.

Schellenberg, G. Die phylogenetische Entwicklung u. die Wanderungen der Connaraceen. Engler's Botan. Jahrbücher. 60. H. 1. 2. 1925.

Schroeter, C. Genetische Pflanzengeographie. Handwörterbuch der Naturwiss. IV. 1913.

Schuster I. Ueber das Verhältnis der systematischen Gliederung, der geographischen Verbreitung und der paläontologischen Entwicklung der Cycadaceen. Engler's Jahrb. B. 64 H. 2/3 1931.

Seward, A. C. Grenland. as it is and as it was. Nature, Suppl. № 3099. 1928.

Seward A. C. Plant Life through the age. 1931.

Simroth, H. Die Pendulationstheorie. 2. Aufl. 1914.

Simpson, G. G. Past climates. Nature, Vol. 124 № 3139. 1929.

Skottsberg, C. Juan Fernandez and Hawai. Bernice P. Bishop Museum Bull 16. 1925.

Skottsberg, C. Remarks on the relative Independency of Pacific Floras. Proceed. of the third Pan-Pacific Science Congress. 1928.

Soergel, W. Das Problem der Permanenz der Ozeane u. Kontinente. 1917.

Soulier, P. Le reliefe de la terre. Paris. 1925.

Studt, W. Die heutige und frühere Verbreitung der Konifern und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. Diss. Hamburg. 1926.

Svedelius, N. On the discontinuous geographical distribution of some tropical and subtrop. marine algae. Arch. f. Bot. 19. 1925.

Taylor, F. Sliding continents and tidal forces in theory of continental Drift. 1928.

Thiselton-Dyer, W. Geographical Distribution of Plants in Seward—Darwin and Modern Science. Cambridge, 1909.

Troll, K. Ozeanische Züge im Pflanzenkleid Mitteleuropas. Drygalski Festschrift. 1925.

Wallace, A. Island life. 1880 (p. 81 et ff. — The permanence of great oceanic basins).
Walther, J. Die Vererbung des Stoffwechsels im Verlaufe der geologischen Perioden. Forsch. u. Forschr. VI. № 13. 1930.
Van Waterschoot u. auth. Theory of Continental Drift. A Symposium on the Origin and Movement of Land Masses both Inter-Continental and Intra-Continental, as proposed by A. Wegener. N. Y. 1928.
Wegener. Die Entstehungen der Kontinente und Ozeane. 4 Aufl. 1929 Русский перевод—Вегенер, А. Происхождение материков и океанов. 1925.
Wetterhan. Ueber die allgemeinen Gesichtspunkte der Pflanzengeographie. Ber. d. Senckenb. Gesellsch. in Frankf. a/M. 1872.
Winkler, H. Musaceen. Pflanzenareale. I. H. 2. 1926.
Базилевская Н. Критический обзор трибы. Sophoreae сем. Leguminosae в связи с историей ее происхождения. Изв. Гл. Бот. С. XXIX в 3—4. 1930.
Бельский, А. Образование материалов. Природа, 1913.
Боголепов М. А. Происхождение некоторых морей в Европе. Землеведение XXXIII в. 1—2. 1931.
Васильев, В. С О происхождении континентов. Саратов. 1925.
Герасимов, А. П. История поверхности земли. Природа, № 9 — 10. 1926.
Голенкин, М. И. Победители в борьбе за существование. Москва. 1927.
Дарвин, Ч. Собрание сочинений, т. I. Происхождение видов. p. 249, изд. Поповой. 1898.
Коржинский, С. Гетерогенезис и эволюция. Зап. И. Ак. Наук. 8 Сер. IX. № 2, p. 76 1899.
Криштофович, А. Гренладская третичная флора на Северном Урале и ботан.-геогр. провинции третичного периода. Природа, № 5. 499. 1928.
Личков. Б. Основная закономерность вековых поднятий и опусканий земной коры. Природа, № 11. 1927.
Личков, Б. Л. Изостазис и современные представления о движениях земной коры. Природа № 7 — 8. 1928.
Личков, Б. Л. Движение материков и климаты прошлого земли. Ленинград. 1931.
Мензбир, М. Тайна Великого океана 1922.
Ог, Э. Геология, перев. под ред. Павлова, отд. 3.

Introduction to the historical geography of plants.

E. V. Wulff.

Summary.

Chapter I.

Purposes, sciences connected, methodics of investigation.

The author gives the determination of that part of botanical geography, which has been termed by him historical plant geography. The purpose of the latter is to study the areas of distribution of the actually existing plants and to ascertain, on this basis, the origin, the history of development and the modifications of the floras, which in turn affords the clue to our knowledge of the history of the earth. In this respect the historical geography of plants and animals is the direct continuation of historical geology. The latter bases its conclusions on the study of fossil organisms, animals or plants, therefore its rôle in fathoming the depths of history of our planet terminates with the tertiary, or the beginning of the quaternary period.

From this moment the further study of the former destinies of the earth passes over *to* the biologist. On the basis of the present distribution of the actually existing organisms, and of the data on their former habitats, the biologist establishes the changes having taken place in the complex combinations of different factors by whose interactions the areas of these organisms are determined, and in result of the analysis of these changes contributes to the reconstitution of the past physiognomy of the earth, and of its history.

The vegetation of our earth undergoes the continual influence of the most various factors promoting or, on the contrary, checking its development. The circumstances influencing the vegetation of the earth, have been taking place not only during former geological periods, when changes in the arrangement and configuration of the present continents, the formation of new mountain systems, changes in the climatical conditions, induced changes in the distribution of the plants, having led to the present location of their areas. These circumstances joined by another powerful factor, the agency of man, continue their work in the present chapter of the history of the earth.

These last changes having taken place in the vegetation — the disappearance of forests, formation of deserts, draining of swamps and modification of their vegetation, supplanting of one species by others and

succession of the plants, elimination of separate species and whole floras — which frequently may be traced on the basis of historical data — these last pages in the history of vegetation cannot but form one of the chapters of historical plant geography.

Such a conception of the scope of the discussed branch of botanical geography, leads us to its very name — „historical plant geography". This name, it seems to us, must be partly ascribed to Stromeyer, but chiefly to Schouw who used it in his „Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie" as title for that part of his work, which corresponds to the branch of science discussed by us.

Later on, De Candolle termed it „epionthology"; Engler calls it „Entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie", seeing the principal purpose of this part of botanical geography in the history of evolution of the floras. Diels and Schroeter use the name of „genetical geography of plants", essentially returning to the term of De Candolle (The separate views held in regard to this question will be found in the table in the Russian text).

All these names have their negative sides depriving them of exhaustive clearness and of a concrete shape. The „Entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie" of Engler is somewhat unwieldy, difficult do translate in one word into other languages (among them into Russian) and, above all, narrows the concept under discussion. The name „genetical plant geography" shows the same drawback, embracing only the questions of the origin of the floras, without mirroring their present destinies. Besides, the sound of it suggests an entirely alien branch of science — genetics — which recently has singled out a special discipline „genogeography".

The name historical geography also has its drawbacks, as under history we usually understand the events connected with the period of the existence of man. Some botanist-geographers (for instance Stromeyer (1800) Historia vegetabilium Geographia applicata: Flahault (1907) Phytogéographie historique) understand under this name the changes in the plant world having taken place through the agency of man.

Nevertheless we stick to this name, as we think that for the given part of botanical geography, closely connected with historical geology, the fittest name is „historical plant geography", a concept embracing all the multifarious purposes making up the scope of this branch of science, devoted to the study of the development of the present vegetation in its historical vista.

Further on, the author discusses the relation of historical plant geography to other sciences: 1) other disciplines of botanical geography; 2) phytopalaeontology; 3) phylogenetic systematics; 4) palaeogeography; 5) palaeoclimatology; 6) historical geology.

The methodics of the historic-geographical investigation of the distribution of plants, are given.

Chapter II.

History of the study.

The author gives a survey of the history of the study of historical plant geography, beginning with the works of Willdenow and Humboldt, up to the fundamental modern works of general character.

Chapter III.

The area.

1) The author gives the determination of an area, its shape and dimensions, pointing out the difference between the area of distribution and the topography of a species. 2) The question concerning the limits of an area is discussed in detail. 3) The question as to the origin of an area and 4) that regarding its centre, receive consideration. 5) The principal types of areas are given: cosmopolitan and endemic areas, vicarious, relict, continuous and disjunctive ones. 6) Instances are given for the principal disjunctive areas.

Chapter IV.

Indirect methods of reconstituting the history of the geographical distribution of plants.

The parasites of plant, as well as of animal origin, connected in their life cycles with definite plants, may afford valuable data concerning the history of the spread of their hosts. A parallel study of hosts and parasites will reveal their interrelations, the lines on which migration has taken place, as well as the area of their former geographical spread, frequently testifying of another distribution of the dry land, as well as of the climatical zones on the earth. Thus, by means of this indirect method, we are able to reconstitute the picture of the former distribution of plants, when the usual methods—the data of the present distribution and of phytopalaeontology — do not supply sufficient information.

This method has been used not infrequently in ascertaining origin and spread of different groups of animals, but up to now has found but little application in studying the geography of plants. In the works of Mordvilko (1925, 1926) we find valuable data obtained in comparing the distribution of the rust fungi and of their hosts. In this case the possibility of botanic-geographical conclusions is based on the peculiarity of the spring generation of the rust fungi forming on the host plants, so-called aecidia. These aecidia develop only in the presence of specific conditions necessary for them, found in the usual host plant, but not repeated in any other plants. The summer and autumn generations of the fungus are less specialized. The uredo- and teleutospores formed by them are able to develop on other new plants, not only the usual ones, this giving rise to facultative heteroeciousness of the rust which, later on, becomes constant. If the new host plants prove to be a more favourable substratum, the summer generation will develop on them usually. Thus the originally autoecious parasite becomes a heteroecious one, though frequently, along with the heteroecious forms, the original autoecious ones are preserved.

In cases that there exists only a summer and autumm generation of rust on the secondary hosts, it may be assumed that they have arisen from autoecious forms, in places of the occurrence of the primary host on which the whole life cycle of the fungus, including the spring aecidia-generation, has passed.

Further on, a series of instances is given, illustrating the possibility of availing oneself of this peculiar feature in the biology of rust fungi for the purposes of historical plant geography.

Analogous to plant parasites, the insects parasitizing on plants, as for instance lice, may afford valuable indications as to the history of distri-

bution ot their hosts. The elaboration of these interesting interrelations between lice and the plants on which pass their life cycles, is due to Mordvilko.

For lice, connected in regard to their habitat with definite plants, as well as for rusts, the disappearance from a region of their primary hosts leads to the origin of forms with incomplete cycles, settling on secondary hosts. The presence of such forms admits of the supposition that formerly there existed in these habitats forms with complete cycles and, consequently, also with primary host plants. A series of instances is given, showing the possibility to trace the former distribution of the species of different ligneous plants on the basis of the actual distribution of lice.

If this method is really a correct one, then its importance for tracing the areas of plants in the process of their historical evolution, will be indeed very great. With reference to the instances mentioned above, we have a very illustrative picture of the reduction of the areas of Pistacia since the tertiary period. It suffices to think that Pistacia mutica was growing from the Mediterranean region to Greenland, North America, and even to Brasil, that P. terebinthus was distributed over the whole of the holarctic empire. The data testifying of the still recent occurrence of the latter species, along with P. mutica, in the Crimea and Turkestan, as is the case now in the Balkan peninsula, point to the still continuing reduction of the areas of these species. These data show the necessity of a further deepened study of the interrelations of plant and animal organisms, from a geographical point of view, no matter whether these interrelations are of parasitic or symbiotic character.

Chapter V.

Age as a factor of the geographical distribution of plants.

The views held by different authors in regard to age as a factor of the geographical distribution of plants, are given. Further on the theory of Willis is exposed, as well as its critique by different authors. In conclusion, the importance of age as a factor of the geographical distribution of plants is brought into prominence. If Willis has overestimated this factor, and has failed to establish on its basis a law governing the distribution of plants, still much credit is due to him for once more having drawn the attention of the botanist-geographer to this in a considerable degree forgotten factor.

Chapter VI.

Natural factors of the geographical distribution of plants.

The purpose of this chapter is to answer the question whether the distribution of plants is of a mass character and takes place gradually, embracing more and more territories until some barrier checks further spread, or the progress of a species may proceed in leaps, separate individuals penetrating into more or less distant localities isolated from the general area.

In the first case the disjunction of the areas is the result of the dying out of a species in the intervening territories, or of the isolation of the territories themselves owing to geological causes. Such areas are, consequently, relict ones. In the second case isolation is due to the fact that the plant, or a part of it, for instance the seeds, has been carried to a

considerable distance from the place where the mother plant was growing.

In order to answer this question, the faculty of spreading shown by the plant, is discussed in general outlines, as well as the biological adaptations promoting this spread.

Further on the natural factors of the distribution of plants, as wind, water (sea currents, rivers and water streams, glacial and moraine boulders, floating islands), animals, are discussed. The author makes it his purpose not to accept the literary data, which are frequently cited without proof, unquestioned, but only after a critical examination.

Besides, in admitting the possibility that seeds or plant portions have been carried for a great distance, it still remains to prove that they have been able to strike roots and become part of the alien flora, in spite of a series of obstacles as relief, climatical and soil conditions, as well as the exclusiveness of the plant associations.

The author points out that the importance of such an accidental transference for the distribution of plants, is not sufficiently proved. He mentions the works of Palmgren illustrating the colonisation of virgin territories adjoining nearly situated lakes. Further on, the author dwells on the history of the study of the colonisation of the island Krakatao with plants, having become a so called „Paradebeispiel" of the importance of accidental factors for the distribution of plants. On the basis of the works of Baker, the author comes to the conclusion that these data are of no serious scientific importance for the study of the question under discussion.

These conclusions deprive the accidental factors of their chief support and once more forewarn us not to attribute too much importance to them Where we have to deal with the spread of seeds or fruits on small distances, or with riparian or aquatic vegetation, there we cannot but admit the importance of such factors. But where great, sometimes enormous distances are involved, it is not expedient to resort to accidental factors. In view of the entire lack of proof, the explanation of areas separated by great distances, by seeds carried in through the agency of wind, birds, and other natural factors, brings us not the least bit nearer to the comprehension of the origin of these areas.

The above exposed makes us think that the historical past of all these species and floras is the chief factor conditioning their actual distribution. We are still far from the explanation of many things seeming incomprehensible and accidental in the actual distribution of plants. But gradually new possibilities of solving the problems hitherto having seemed insoluble, present themselves.

Chapter VII.

Changes in the climatical conditions as a factor of the migration of species.

In this chapter the theory of the distribution of plants, recently published by Good (1931), and called by him „theory of tolerance", is exposed.

The author of the present paper points out that the very idea on which the theory is based is, in its essence, nothing entirely new. A series of investigators have emitted analogous views, in particular Forbes in 1842, Darwin in 1852, Blytt in 1876 and 1882. In 1882 the same point of view was definitely formulated by Engler, whereby said author points out the rôle played in the distribulion of a species by its "Lebens-

fähigkeit". In the term „vitalité", „Vitalität", existing in ecological plant geography we find the reflection of what is called „tolerance" by Good. In conclusion the author mentions a series of instances illustrating the lack of harmony between some species and the present conditions of their habitat, serving to confirm the above exposed theory. This lack of harmony shows itself in the presence of some relict species; in the want of adaptation of the periodicity of growth of some species to the rhythm of climate; in the lack of correspondence between the biological peculiarities of some species and the present conditions of their habitat; in the presence of species showing no complete cycle of development; in the dying out of some species preserved in the present flora from a vegetation having had its spread under other climatical conditions.

Chapter VIII.

Artificial factors of the distribution of plants.

Under artificial factors of the distribution of plants we understand in this chapter the changes called forth in this distribution through the deliberate or involuntary agency of man.

The instances are much too numerous and too well known for dwelling on them in detail. Our purpose is to discuss only the general quest tions connected with the influence of man on the distribution of the plants, and to establish the degree of importance of man's agency for the explanation of these moments in the geographical distribution of plants, forming the object of the branch of science we are interested in.

The influence of man on the landscape, the propagation of plants by him and his rôle as a factor of their geographical distribution are discussed.

Further on, the author dwells on the changes undergone by the plant in the process of cultivation and breeding by man, which not infrequently make the plant incapable of an independent existence outside of cultivation.

He further speaks of the obstacles preventing the cultivated plants from leading an independent natural existence, created by their low faculty for acclimatization and naturalization, the competition with the wild growing vegetation, the dependence of the species on the environment in which it grows. The slightest digression beyond the limits of favourable growth conditions leads to the perishing of the species.

This circumstance accounts for the fact that adventive vegetation seemingly entirely naturalized, ceases to fructify and propagate as soon as man leaves it to itself and deprives it of its deliberate or involuntary protection.

There exists a series of adventive plants for which the above mentioned obstacles seem to play no rôle. The lines of their spread have been traced step by step, and the colonisation of the earth by them seems to have no limits, being independent of the laws of the geographical distribution of plants. To these plants belong Elodea canadensis, Amaranthus retroflexus, Impatiens parviflora, Veronica Tournefortii, polita and agrestis, Linaria cymbalaria, Solidago serotina; a series of American species: Aster, Erigeron canadensis, Xanthium spinosum, Matricaria suaveolens, Galinsoga parviflora.

However, a careful and detailed study shows that the cosmopolitism of these species, in spite of their extremely wide range of adaptation, still has its geographical limit. A series of instances is given.

Entirely concrete data on the geographicalty of weeds and adventive plants, obtained by Malzev, are given. According to the conclusions based on many years' careful study, only a few of the weed species as the quackgrass, Agropyrum repens, shepherd's purse, Capsella bursa pastoris, goose foot, Chenopodium album, dandelion, Taraxacum officinale, show large areas of distribution, which is explained by the presence among them of numerous forms and races adapted to ditferent conditions of life.

In some cases, for instance in regard to Taraxacum officinale, the monographic study of this species has revealed its collective character, and the necessity of dividing it not only into separate races, but even into species.

The majority of weeds has restricted areas of distribution, beyond the limits of which they cannot reach.

As regards the geographical distribution of the weed species, Malzev divides the territory of European USSR into six regions. He comes to the important conclusion that the old opinion, according to which the same weeds are spread everywhere, is entirely erroneous. Every more or less important region, with its own natural conditions, has its own weeds. On the other hand, such a distribution according to regions shows that the geographical distribution of weeds is connected not only with the agency of man, but is determined in the first place by natural conditions, the climate and, in particular, the moisture conditions.

From the above stated it follows that the rôle played by man in the changes having taken place in the vegetation, especially as regards the perturbance of its natural condition, is very important. The same applies to the distribution of plants over the surface of the earth, though the influence of man is considerably limited by geographical conditions. Thus the importance of the agency of man, regarding the distribution of the species in the actual vegetation cover of the earth, is considerably overestimated. There is no doubt that it has acquired such dimensions only during the last centuries. Only the modern development of the ways of communication, the constant moving of people and loads over the whole earth, the extension of the cultivated acreages and the introduction into cultivation of plants from remote countries, have imparted to the rôle of man such a pre-eminent character among the other factors of the geographical distribution of plants. It is quite evident that, as we turn to remote epochs, the influence of man grows less and less. There is no doubt that for the elucidation of the complex question of historical plant geography, the comprehension of the present areas of ancient plant species, the solution of the problems connected with the disjunctive habitats of the plants, the agency of man is a too recent factor. Here, as well as in the preceding chapters, we once more come to the conclusion that the solution of all these complex questions must be sought in the history of the continents themselves.

Chapter IX.

Cultivated plants as an object of historical plant geography.

The author gives a determination of the concept of a „cultivated" plant, pointing out the complexity of this concept and the necessity of subdividing it.

Among the cultivated plants there are such ones which have entirely lost their connection with the wild flora, which not only do not occur

themselves in wild state, but for which it is difficult even to ascertain the initial forms. To the second category belong species whose connection with the wild representatives may be readily traced, but which themselves are not met with in wild state. Both are cultivated plants in the full meaning of the word. As already mentioned in the preceding chapter, they frequently have so much changed their biological features in cultivation, that they have entirely lost the faculty for an independent existence, without the support of man.

Finally the third category is formed by plants still met with in wild state, either in the region of cultivation itself, or in places frequenty not distant from it. In this case we have to deal with wild species, little altered or quite unaltered by man, which might be more correctly called „grown" species, in opposition to the above mentioned „cultivated" species.

From this category there is but one step to the wild species utilized by man in wild state, by way of gathering the plants or their produces. This is the first stage in the origination of cultivated plants, which for some of them is connected with the present day while for others it has become a remote past.

The origin of the cultivation of any plant must be thought of as a series of successive stages of domestication, through which the given plant passes. Beginning with the accidental acquaintance with the plant in its wild state, wits subsequent deliberate gathering of its produces, and finally its intentional introduction into cultivation and gradual selection of the forms most valuable for man — such are the stages through which every cultivated plants has passed, and still passes, in its evolution. At the present time all these stages of the transformation of a wild plant into a cultivated one, may be simultaneously observed. Thus we have a series of plants which are utilized by man simply by way of gathering them — it suffices to mention the medicinal plants, different fruits and berries, as well as many technical plants, etc. We can cite a series of examples of the utilization of stands of wild growing plants by way of certain improvements, cultivation of the soil, application of fertilizers, and the elimination of other species growing promiscuously with them. We are able not only to trace, but to observe at the present time the transformation of the wild growing weeds admixed to the crops, into cultivated plants.

Thus, even such a superficial analysis of what we call „cultivated" plants, admits of singling out species — and such will be the majority — the study of which supplies a series of valuable data for the historical geography of plants. The importance of the latter becomes still greater with a deeper study of cultivated plants.

A great hindrance in tracing the history of the origin of cultivated plants, is their insufficient systematical study. Monographical investigations exist only for a few of them, in the majority of cases they almost have not been touched upon by investigation. This may be explained by the preconceived and erroneous opinion, commonly met with among botanists and botanist-geographers working with vegetation, that cultivated plants being a product of man's agency, are no interesting object for botanical study. Thus, the monographical study of cultivated plants has fallen to the share of those few botanists which work in the still young branch of botanical science — applied botany. The works published by them during the last years, which shall be discussed in detail further on, have revealed to us a very interesting picture of the distribution and origin of cultivated plants.

One of the chief merits of these monographical works is their having cleared up the collective and conventional character of the names given to cultivated plants. They have shown that in the majority of cases such

names as communis, vulgaris, officinalis, sativus, domesticus, etc. are of no taxonomical value, and express only that the plants designated by them are in one or the other way utilized by man. The attribution of taxonomical value to these designations, as well as the absence of a critical study of the plants themselves, has led us to the erroneous notion that the distribution of the cultivated plants is to a great extent independent of geographical necessities, being controlled exclusively by the will of man. Under such conditions there could be no question of any area of cultivated plants, or of any possibility of making use of them for biogeographical investigations.

The erroneousness of this opinion became evident as soon as the cultivated plants were made the subject of a systematic monographical investigation by means of the method introduced by N. I. Vavilov and called by him the „differential botanic-geographical method" (1926). Further on the principles of this method are exposed.

The author gives a series of instances concerning the study of the areas of the cultivated plant species as: wheat, cultivated and wild oats, beans, cotton, potato, cucurbits, etc.

It may be said that the botanical study of cultivated plants, on the basis of the differential geographical method of Vavilov, which alone will enable us to see our way in the complex system represented at the present time by these plants, is still in its early stages. Nevertheless, the above mentioned instances by which the work connected with the study of cultivated plants is by no means exhausted, are no exceptions. On the contrary, the deeper these investigations are carried, the more it becomes certain: 1. That the majority of cultivated plant species are complex combinations united under one name only through want of knowledge; 2. That these collective species are of polyphyletic origin and correspondingly must be subdivided into more natural taxonomical units; 3. That the latter have quite definite, more or less well delimited areas, in which there may be distinguished their centre of origin, a primary natural area and a secondary one. With regard to the latter the rôle of man, in the extension of its limits, admits of no doubt.

The study of the areas of cultivated species has shown, that among them there may be found relict and endemic areas, as well as disjunctions of areas perfectly corresponding to the disjunctions observed in the areas of wild growing species. By way of instance the author mentions the disjunction in the area of cultivated plants spread in Afghanistan and North Western India, on one side, and in Abyssinia, on the other, a disjunction perfectly corresponding to that observed in the area of the wild growing species. The above stated points to the ancientness of the interrelations of the cultivated species, which must be referred to the beginning of the quaternary period. The same is shown by the features of secondary character, distinguishing the Afghan and West Asiatic forms from the Abyssinian ones, and testifying of the duration of this disconnection.

But if these forms have originated in such remote times, i. e. before the appearance of man in general, and long before his sedentary life began, it is quite evident that man has played no part in their origination and in their transference from Asia to Africa, or vice versa. This conclusion supplies a very important proof that the species later on introduced into cultivation, have originated long before the appearance of man, and that the sources of origin of the cultivated plants must be sought in the tertiary flora.This explains the noncoincidence of the areas and centres of origin of the cultivated plants with those of the related wild species. To regard the latter as the wild progenitors of many cultivated

plants was erroneous, and with regard to many plants has led the investigator into a blind alley, a way out of which has been found owing to the investigations carried out on the basis of the differential-botanical method devised by Vavilov. This method has shown that the plants found in cultivation in isolated mountainous countries, in the hands of backward peoples having preserved the forms of primitive agriculture, are almost the same as they existed, and in many cases still continue to exist, in wild state. That for a part of the cultivated plants the existence of such wild relatives is not known, means only that the latter either have not yet been found, or have been destroyed by man in the period preceding agriculture, or later on, through his ruthless devastation of the wild vegetation.

Chapter X.

Historical causes conditioning the structure of the present areas of plants.

All facts exposed in the preceding chapters, have led us to the conclusion that the explanation of the structure of many areas of plants, by factors working at the present time, is not possible. The actual distribution of the plants is the result of the changes undergone by the continents during the period of existence of the given species, and of the altered climatical conditions induced by these changes. To ascertain these historical changes having taken place on the surface of our planet is the ultimate purpose of geology and palaeogeography, a problem which must be regarded as far from being solved. Therefore the elucidation of the history of the areas, this most difficult purpose of biogeography, is still very far from being accomplished.

In the present paper are discussed only the principal of the theories bearing on this question, with the indication of those most meeting the requirements of botanical geography. But before dwelling on these theories, the author exposes his own view in regard to the polytopic origin of species, though the problems of species formation are beyond the scope of the present work. In the given case an exception must be made, as it is on the point of view adopted in regard to the monotopic or polytopic formation of species that depend the views held in regard to the theories discussed further on.

The theory of polytopic species formation is discussed, and the conclusion is drawn that so far we have no sufficient data for accepting this hypothesis. Thus we may continue the study of the origin of the areas of species within the limits of historical evolution, which we would have entirely to discard if we were to adopt the point of view of polytopic species origination, and to return to the views of pre-evolutionary biology.

The theories mentioned below are discussed, subjected to critique, and applied to the solution of botanic geographical questions: theory of land-bridges, theory of the permanence of continents and oceans, theory of pendulation, theory of the polar origin of the floras, theory of continental drift.

Considerable attention is devoted to the last theory. The hypothesis of Wegener and Joly is exposed in detail. The author discusses the available tests of the distribution of plants. in admitting the displacement of continents, namely: the algae according to the data of Svedelius. cicada plants—Koch, mosses and ferns—Herzog, Christ, Irmscher, conifers—Studt, Angiospermae—Irmscher. A botanic-geographical critique of the theory of Wegener is given; the author points out

that in this theory the solution of the problem of the Pacific, in particular of the flora of its islands, is wanting.

The author comes to the conclusion that the theory of continental drift is indisputably of importance for biogeography. Already now it throws light on a series of moments in plant geography, which up to now were incomprehensible. It shows us a way out of the blind alley where the mutually necessary, but at the same time mutually excluding one another, theory of the permanence of the oceans and that of the land-bridges, have led us. With the present state of our knowledge it is the most adapted hypothesis to serve as basis to the conclusions of historical biogeography.

LIST OF TEXT FIGURES.

Fig. 1. Alexander Humboldt (portrait).
Fig 2. Alphonse De Candolle (portrait).
Fig. 3. Interrelation of fauna and flora in the British Islands (Fores, 1846).
Fig. 4. Joseph Dalton Hooker (portrait).
Fig. 5. Adolf Engler (portrait).
Fig. 6. Map showing the development of the vegetation in the regions of the world, beginning with the tertiary period (Engler, 1879).
Fig. 7. Stations of the fossil arctic flora known up to 1895 (Andersson).
Fig. 8. The lines on which the oak-tree has spread in Scandinavia (Andersson, 1897).
Fig. 9. Habitats of Saponaria ocymoides L and S. pumila Janchen, connected with the mountain peaks of the Alps (Hegi).
Fig. 10. Habitats of Euphorbia palustris L. connected with the river systems in Central Europe (Hegi).
Fig. 11. Climatical limits of different species (De Candolle, 1885)
Fig. 12. Distribution of the species belonging to the genus Celsia in South Europe (Murbeck, 1925).
Fig. 13. Centres showing an abundance of areas of endemic species belonging to the genus Hieracium, in the Scandinavian peninsula (Samuelson, 1909).
Fig. 14. Morphological differences of two vicarious species of the pine-Pinus strobus and P. monticola (M. Victorin 1729).
Fig. 15. Vicarious species of the genus Gentiana—G. Victorini and G. mesophylla — endemic for Eastern Quebec (M. Victorin, 1929).
Fig. 16. Area of distribution of Draba lutea in the Cordilleras, and of the geographical race v. monganensis (M. Victorin, 1929).
Fig. 17. Vicarious species of the genus Celsia in the Balkan peninsula (Murbeck, 1925).
Fig. 18. High mountain disjunctions in the genus Euphrasia (Wettstein, 1896).
Fig. 19. The same. Area of Ranunculus pigmaeus in Europe (Hegi).
Fig. 20. The same. Area of Thalictrum alpinum (Hegi)
Fig. 21. Arctic-Alpine disjunction. Area of Clematis alpina in Europe (Hegi).
Fig. 22. North Atlantic disjunctions. Areas: I. Spartina alternifolia; 2. Spartina patens. 3. Puccinella maritima; 4. Najas flexilis; 5. Spiranthes Romanzowiana (Fernald, 1929).
Fig. 23. North Atlantic disjunction. Area of Carex Hostiana (M. Victorin, 1929).
Fig. 24. Area of distribution of Anagallis tenella (Hegi).
Fig. 25. North Atlantic and Asturian disjunctions. Areas: 1. Eriocaulon septanguare; 2. Erica Mackaii; 3. Rubia peregrina! 4. Arbutus unedo; 5. Saxifraga geum; 6. Genus Corema (America) and Dorema alba (Europe). (Fernald, 1929).
Fig. 26. The same. Areas of Liriodendron tulipifera (America) and L. chinensis (China). (Fernald, 1929)
Fig. 27. North Pacific disjunctions. Areas: 1. Symplocarpus foetidus, 2. Polygonum virginianum (Fernald, 1929). Area of distribution of the genus Stuartia (Hutchinson, 1926).
Fig. 28. North-South-American disjunction. Area of the family Sarraceniaceae. Genera: 1. Darlingtonia; 2. Sarracenia; 3. Meliamphora (Hutchinson, 1926).
Fig. 29. Eurasian disjunction. Area of distribution of Betula humilis (Hegi).
Fig. 30. Mediterranean disjunction. Area of Ilex aquifolium (Hegi).
Fig. 31. The same. Area of Buxus sempervirens (Christ).
Fig. 32. Tamus communis (Kirchner, Loew u. Schroeter, 1921).
Fig 33. Eastern Mediterranean disjunction. Area of Geranium striatum (Markgraf, 1927).
Fig. 34. West-Mediterranean disjunction. Area of Biarum tenuifolium v. typicum (Markgraf, 1927).
Fig. 35. Balkan—Asia Minor disjunction. Area of Podanthum lobeloides (Markgraf, 1927).
Fig. 36. The same. Area of Cynanchum speciosum and Marina persica (Markgraf, 1927).
Fig. 37. Crimean—Asia Minor disjunction. Orchis Comperiana, Pinus Laricio Pallasiana, Arbutus Andrachne. (Original).
Fig, 38. Pantropical disjunction. Area of the genus Buddleia (fam. Lagoniaceae (Hutchinson, 1926).

Fig. 39. The same. Area of the genus Cochlospermum (fam. Cochlospermaceae (Hutchinson 1926)
Fig. 40, The same. Area of the genus Hernandia (fam. Hernandiaceae) (Hutchinson, 1926),
Fig. 41. The same. Area of the genus Diospyros (Fernald, 1924).
Fig. 42. Palaeotropical disjunction. Area of the genus Wormia (Hutchinson, 1926)
Fig. 43. The same. Area of the genus Ancistrocladus (Hutchinson, 1926)
Fig. 44. The same. Area of the genus Anisophyllea (fam. Rhizophoraceae). (Hutchinson, 1926).
Fig. 45. Neotropical disjunction. Area of the family Vochysiaceae (Hutchinson, 1926).
Fig. 46. The same. Area of the genus Symphonia (fam. Guttiferae) (Hutchinson, 1926).
Fig. 47. Tropical disjunctions. Area of the species 1. Vismia, 2. Haronga, 3. Hypericum mysorense. 4. Crotoxylon, 5. Eliaea (Hutchinson, 1926).
Fig. 48. Indo-Malayan disjunction. Area of the genus Engelhardtia (Berry, 1923).
Fig. 49. Area of the genus Ravenala (fam. Musaceae) (Winkler, 1926).
Fig. 50. South Pacific disjunction. Area of the section Hebe of the genus Veronica (Fernald, 1924).
Fig. 51. The same. Area of the genus Nothofagus (Fernald, 1924).
Fig. 52. The same. Area of the genus Dacrydium (Reuben T. Patton. 1928).
Fig. 53. The same. Area of the genus Jovellana (Hutchinson 1926)
Fig. 54. The same. Area of the genus Pernettya (fam. Ericaceae) (Hutchinson 1926)
Fig. 55. The same. Area of the genus Eucryphia (fam. Eucryphiaceae). (Hutchinson. 1926),
Fig. 56. Australian disjunction. Area of the section Erythrorhiza of the genus Drosera (Diels, 1906).
Fig. 57. The same. Area of the genus Jacqsonia (Diels, 1906).
Fig. 58. The same. Area of the genus Banksia (Diels, 1906).
Fig. 59. Area of the genus Doona (fam. Dipterocarpaceae) endemic for Ceylon.
Fig. 60. Areas of species of different age. The genus Haastia (Willis, 1922)
Fig. 61. The same. The genus Gunnera (fam. Halorrhagaceae) in New Zealand (Willis, 1922).
Fig. 62. Present and past area of distribution of Taxodium distichum (Berry, 1923)
Fig. 63. Present and past distribution of the genus Sequoia (Berry, 1923).
Fig. 64. Areas of the present distribution of the different genera of Magnoliaceae (Berry, 1923).
Fig. 65. Stations of the fossil occurrence of the genus Magnolia (Berry, 1923).
Fig. 66. Map of the islands of the Sunda straits.
Fig. 67. Schematical drawing of the island Krakatao. (Baker, 1929).
Fig. 68. Map of distribution of senecio vernalis in western Europe (Berger from Hegi).
Fig. 69. Area of lentil cultivation—Lens esculenta (Barulina, 1930).
Fig. 70. Occurrence of the lentil in pre-historical times (Barulina, 1930).
Fig. 71. Area of distribution of the wild growing species of the genus Lens (Barulina, 1930).
Fig. 72. Areas of distribution of the subspecies of Lens esculenta (Barulina, 1930).
Fig. 73. Centres of form origination of the lentil Lens esculenta (Barulina, 1930).
Fig. 74. Principal centres of form origination of cultivated wheats (Vavilov, 1926).
Fig. 75. Areas of distribution of the species belonging to the genus Triticum (according to Flaksberger)
Fig. 76. Area of distribution of Avena strigosa (Malzev, 1930).
Fig. 77. Area of distribution of Avena fatua (Malzev, 1930).
Fig. 78. Centre of origin of the subsect. Aristulatae of the genus Avena and the direction of the axes of the areas (Malzev, 1930).
Fig. 79. Centre of origin of the subsect. Denticulatae of the genus Avena and the direction of the axes oi the areas (Malzev, 1930).
Fig. 80. Areas of the distribution of the subspecies of V. faba (Muratova, 1930),
Fig. 81. Areas of the distribution of the principal groups of cotton, Gossypium (Zaitzev, 1928).
Fig. 82. Area of melon cultivation (Pangalo, 1928)
Fig. 83. Centres of diversity of the variety-types of melons in South-Western Asia (Pangalo, 1028).
Fig. 84. Snake-like melons—Cucumis flexuosus—in Afghanistan (Phot. of Vavilov).
Fig. 85. Area of distribution of snake-like melons—Cucumis flexuosus (Pangalo, 1928).
Fig. 86. Area of distribution of the small-fruited melons (Pangalo, 1928).
Fig. 87. Area of distribution of the weed melons (Pangalo, 1928).
Fig. 88. Area of distribution of wild growing melons (Pangalo, 1926).

Fig. 89. Area of distribution of cultivated melons (Pangalo, 1903).
Fig. 90. Turban-shaped pumpkin—Cucurbita turbaniformis (Zchiteneva, 1930).
Fig. 91. Bottle gourd—Lagenaria vulgaris (Kobyakova, 1930).
Fig. 92. Geographical distribution of the groups of cucumbers — Cucumis sativus (Gabayev, 1930).
Fig. 93. Area of the cultivation of the shattering flax—Linum crepitans (Elladi 1929).
Fig. 94. Area of distribution of Primula farinosa and of its subspecies. (Hegi).
Fig. 95. Ancient continents and oceans (Arldt, 1919)
Fig. 96. Ancient continents in the Pliocene (Arldt, 1919).
Fig. 97. Schemas showing the outlines of the continents, admitting the rise of the present level of the sea by 300 m., and its falling by 200 m. (Soulier 1925)
Fig. 98. Map of the world divided into a Western and an Eastern hemisphere along the circle of oscillation (Simroth, 1914)
Fig. 99. The distribution of conifers (Simroth, 1914)
Fig. 100. Map showing the regions of the preservation of the beech-tree in the diluvium (Lämmermayr, 1922)
Fig. 101. Map of the fossil occurrence of plants in Greenland (Seward 1928)
Fig. 102. Northern limits of the species existing at the present (Seward, 1928)
Fig. 103. Present distribution and fossil occurrence of Liriodendron tulipifera (Berry 1923)
Fig. 104. Area of distribution of the present genus Pasania and of the allied genus Dryophyllum (Berry 1923)
Fig. 105. Present area and fossil occurrence of the genus Carpinus (Berry 1923)
Fig. 106. Present area and fossil occurrence of the genus Coryllus (Berry, 1923)
Fig. 107. Present distribution of the genera Castanopsis, Fagus and Nothofagus (Berry 1923)
Fig. 108. Areas of distribution of the genera belonging to the family Winteraceae (Hutchinson, 1923)
Fig. 109. Area of the genus Gunnera (Halorrhagaceae). (Hutchinson 1926).
Fig. 110. Section through the metasphere, according to the theory of isostasy (Wegener 1922)
Fig. 111. Section through America and Africa along the great circle (Wegener 1922)
Fig. 112. Western part of Pangaea (Behms)
Fig. 113. Reconstruction of the position of the continent from different points of view (Wegener 1922)
Fig. 114. Diagram of the successive formation of mountain systems in consequence of movements of the earth's crust (Taylor, 1928)
Fig. 115. Map showing the direction of the processes of mountain formation called forth by continental drift along the radii, from the North pole towards the equator (Taylor 1928)
Fig. 116. Map illustrating the formation of disjunctive basins within the limits of the polar region, in consequence of continental drift from the North pole towards the equator (Taylor 1928)
Fig. 117. Distribution of floras and location of the equator during the Carboniferous and the Permian (Koeppen u. Wegener 1924)
Fig. 118. Location of swamps, deserts, and of the equator in the Eocene (Koeppen u. Wegener 1924)
Fig. 119. Location of glaciers, swamps, deserts, and of the equator in the Miocene (Koeppen u. Wegener 1924)
Fig. 120. Location of glaciers, swamps, deserts, and of the equator in the Pliocene and the early Quaternary period (Koeppen u. Wegener, 1924)
Fig. 121. Shifting of the North pole in regard to Europe (Koeppen u. Wegener 1924)
Fig. 122. Shifting of the North pole from the region of the Pacific (Eocene) to its present location, according to Wegener, in comparison with its oscillation, according to the data of the theory of pendulation. (Fr. Koch 1929)
Fig. 123. Area of the distribution of the genus Clethra (Irmscher 1919)
Fig. 124. Area of the distributiou of the genus Nipa (Palmae) and stations of fossil occurrence (Irmscher 1919)
Fig. 125. Area of distribution of the genus Phoenix (Palmae) and fossil occurrence of the genus Phoenicites (Irmscher 1919)
Fig. 126. Present area and fossil occurrence of the genus Cinnamomum (Irmscher 1919)
Fig. 127. Present area and fossil occurrence of the genus Eucalyptus (Irmscher 1922)
Fig. 128. Present area and past area of distribution of the genus Diospyros (Berry 1923)
Fig. 129. Geographical distribution of the genus Dictyosphaeria (Algae) (Svedelius 1925)
Fig. 130. Area of the distribution of the genus Eustichia (Irmscher 1929)
Fig. 131. Area of the distribution of the genus Tortula sect. Hyophiladelphus (Irmscher 1929)
Fig. 132. Area of the distribution of the genus Hookeria (Irmscher 1929)

Fig. 133. Area of the distribution of the genus Blindia (Irmscher 1929)
Fig. 134. Area of the distribution of the genus Araucaria in the Carboniferous, Permian, Cretaceous periods, and at the present time (W, Studt 1926)
Fig. 135. Area of the distribution of the genus Araucaria in the Tertiary period (W. Studt 1926).
Fig. 136. Area of the present distribution and the fossil occurrence of the genus Podocarpus (W. Studt 1926)
Fig. 137. Area of the present distribution and the fossil occurrence of the genus Sequoia (W. Studt 1926)
Fig. 138. Lines of the spread of the conifers (Fr. Koch 1927)
Fig. 139. Area of the present distribution and the fossil occurrence of the genus Liquidambar (Berry 1923)
Fig. 140. Area of the present and past distribution of the genus Juglans (Berry 1923)
Fig. 141. Area of the present and past distribution of the genus Hicoria (Berry 1923)
Fig. 142. Area of the present distribution and the fossil occurrence of the genus Castanea (Berry 1923)

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ.

	Стр. [1])
Автохоры	38
Акклиматизация	124
Аллохоры	85
Ареал	123
Ареал бахромчатый	46
Ареал бицентрический	50
Ареал включенный	46
Ареал вкрапленный	47
Ареал дважды прилегающий	47
Ареал естественный	38
Ареал искусственный	38
Ареал космополитный	51
Ареал лучистый	46
Ареал многократно разорванный	67
Ареал налегающий	47
Ареал непрерывный	67
Ареал обособленный	47
Ареал объемлющий	46
Ареал островной	67
Ареал отделенный	67
Ареал полицентрический	50
Ареал потенциальный	162
Ареал прерывистый	46
Ареал прилегающий	47
Ареал продырявленный	47
Ареал прогрессирующий	41, 46
Ареал раздельный	47
Ареал раздельный с островными вкраплениями	47
Ареал разорванный	47
Ареалы разъединенные	67
Ареал растущий	46
Ареал регрессирующий	41, 46
Ареал сетчатый	47
Ареал совместный	47
Ареал сокращающийся	46
Ареал сплошной	46
Ареал униценрический	50
Ареал трицентрический	50
Ареал фрагментированный	47
Ареал частично налегающий	47
Ареал чересполосный	47
Ареал эндемичный	51, 52
Возраст вида	102
Викарные ареалы	54
Викаризм вертикальный	56
Викаризм горизонтальный	56
Викаризм внутриобластной	56
Викаризм настоящий	57
Викаризм областной	56
Викаризм ложный	57
Викаризм пространственный	56
Геоботаника	6
Генетическая география растений	8
Главная часть ареала	67
Границы ареала	42
Границы климатические ареала	42
Дизъюнкция гомогенная	68
Дизъюнкция гетерогенная	68
Жизнеспособность вида	162
Зональность ареалов	295
Изостазия	277
Историческая география растений	8
Космополиты	51
Круг качания	263
Кульминационный круг	262
Лентовидные продолжения ареала	67
Монотопное возникновение вида	252
Микроэндемики	54
Натурализация	185
Неоэндемизм	54
Нифе	278
Ологенез	253
Ореофиты	68
Орофиты	68
Палеоэндемизм	54
Пангея	281
Панэндемики	51
Панталасса	281
Пилитопное возникновение вида	252
Полюс качания	262
Пендуляция	262
Полиэндемичные виды	52
Подчиненная часть ареала	67
Полукосмополиты	52
Происхождение ареала	45
Псевдоэндемики	54
Псевдореликты	61
Псевдовикаризм	57
Псевдореликтовые местообитания	61
Размеры ареала	39
Рассеянные виды	52
Разъединение высокогорное	68
Разъединение гомогенное	63
Разъединение гетерогенное	68
Разъединение диффузное	67
Разъединение разнородное	68
Распространение синзоическое	123
Распространение эпизоическое	128
Распространение эндозоическое	128
Растения заносные	176
Растения культурные	176
Растения культивируемые	176
Растения сорные	176
Реликты геоморфологические	60
Реликты культурные	176
Реликты формационные	60
Реликты	59
Рестанцы	59
Реликты климатические	60
Реликты ледниковые	65
Реликты-переселенцы	61
Реликты степные	66
Реликты третичные	62
Связанность ареалов	295
Семикосмополиты	52
Сиал	278
Сима	278
Симметричность ареалов	295
Симметричность горизонтальная распространения	265
Симметричные точки	265
Симметричность меридиональная распространения	265
Спорадичные виды	52
Стенотермия	41
Стенотопия	41
Топография ареала	38
Факторы распространения искусственные	174
Факторы распространения естественные	122
Флористическая география растений	8
Форма ареала	38
Центр ареала	48
Центр ареала вторичный	50
Центр обилия ареала	49
Центр массовый ареала	49
Центр происхождения ареала	50
Центр развития ареала	50
Экологическая география растений	8
Эндемики	54
Эндемизм реликтовый	54
Эндемичные виды	52
Эндемизм вторичный	54
Эндемизм древний	54
Эндемизм консервативный	54
Эндемизм прогрессивный	54
Эпионтология	6
Эпибиотики	54
Эпибиотики активные	54

[1]) Указывается страница, на которой имеется объяснение термина.

СПИСОК
латинских названий растений.

	Стр.
Abutilon avicennae	183
Acanthus mollis	125
Acer campestre	315
„ plantanoides	32
Achillea nana	126
Actiniopteris radiata	243
„ radula	246
Aegilops cylindrica	236
„ triuncialis	256
Aeschynanthes grandiflorus	127
Agaricus tabularis	123
Agropyrum repens	192
Agrostemma githago	177, 184, 193
Ailanthus glandulosa	187
Ajuga reptans	123
„ bracteosa	247, 245
Alectrolophus apterus	183
Allium rotundum	193
Alnus viridis	130
Alsine liniflora	126
Alyssum umbellatum	82
Amaranthus retroflexus	191
Anagallis tenella	72, 141
Anchusa italica	236
Andromeda polifolia	65
Andropogon arundinaceus	187
„ glaucescens	187
„ halepensis	237
Androsace villosa	65
Androsaemum hircinum	79
Anemone baldensis	72
„ fulgens	77
Anona glauca	87
„ senegalensis	87
„ Klainii	87
Antirrhinum majus	188
Apium graveolens	135
Arabis albida	78
„ coerulea	126
„ turrita	131
Arachys hypogaea	124
Araucaria Bidwilii	267
„ brasiliensis	267
„ imbricata	267
„ Nalhorsti	310
Arctium lappa	146
Arenaria biflora	70
Arisaema enneaphyllum	247
Aristolochia arborea	189
„ clematitis	137
Asplenium septentrionale	137
Aster alpinus	126
Astragalus arenarius	66
„ epiglottis	79
„ sulcatus	76
Avena fatua	215, 218, 219
„ „ ssp. macrocarpa	215
„ „ s. sp. fatua	217
„ „ s. sp. Ludoviciana	217
„ „ s. sp. sativa	217
„ „ s. sp. septentrionalis	192
„ sterilis	215, 218, 219
„ fatua ssp. trichophylla	215
Avena strigosa	214, 219
„ „ ssp. abyssinica	214
„ „ „ barbata	214
„ „ „ hirtula	214
„ „ „ strigosa	218
„ „ „ Wiestii	214
„ „ „ Vaviloviana	214
Azalea pontica	99
Bauhinia purpurea	125
Beckmannia erucaeformis	179
Bellis perennis	168
Berberis aristata	245
„ vulgaris	99
Beta vulgaris	135
Betula cretacea	64
„ humilis v. cretacea	64
„ nana	32, 65
„ ojcoviensis	64
Biarum tenuifolium v. typicum	80
Blechnum spicant	80
Brassica juncea	179
Brasenia purpurea	65
Bromus grossus	183
„ pratensis	183
„ racemosus	183
„ secalinus	183
Buddleia madascariensis	87
Bupleurum fruticosum	186, 187
Buxus sempervirens	34, 124
Cardamine resedifolia	131
Calamintha nepeta	80
„ officinalis	80
Calendula officinalis	188
Calluna vulgaris	171
Caltha palustris	172, 173
Calvatia cyathiformis	123
Camelina glabrata	183
„ linicola	183
„ microcarpa	179
„ sativa	181
Campanula laciniata	135
Campanula thyrsoidea	126
Capsella bursa pastoris	143, 139
Cardamine impatiens	125
Carex brunnescens	70
„ flava	72
„ gracilis	172
„ hostiana	72
„ limosa	65
„ vesicaria	172
Catalpa bignonioides	73
„ Bungei	73
„ Kaempferi	73
„ punctata	73
Cedrus atlantica	268
„ deodara	268
„ libani	268
Celtis australis	78
Centaurea balsamica	236
„ cyanus	177, 193
„ depressa	236
„ iberica	236
„ picris	193
Centranthus ruber	188
Cephalanthera pallens	126
Ceratostigma abyssinica	244
„ Griffithii	244
Ceratostigma patula	244
„ plumbaginoides	244
Ceterach cordatum	245
„ Dalhousiae	243
Chamaecyparis nutkaensis	73
„ obtusa	73
„ pisifera	73
„ sphaeroidea	73
Cheilanthes coriacea	243
Chenopodium album	192
„ quinoa	222
Chrysanthemum sibiricum	65
Cichorium endivia	135
Cimicifuga foetida	75
Cirsium arvense	193
Citrullus aedulis	228
„ colocynthoides	228, 229
„ fistulosus	228
„ vulgaris	228
Clematis alpina	70
„ flammula	187
„ Jacqmannii	186
Colchicum atumnale	154
„ Bertolonii	80
„ Biebersteinii	170
„ umbrosum	168
Coleanthus subtilis	141
Coleus barbatus	105, 119, 245
„ elongatus	105, 119
Colutea arborescens	127
Convolvulus Calverti	82
„ holosericeus	82
Conringia orientalis	179
Coriaria myrtyfolia	79
Corpinus comatus	144
Cornus mas	138
Cnicus arvensis	146
„ benedictus	237
Crassula pentandra	245
Crepis aurea	126
„ Juvenalis	178
Crocus Pallasii	173
Crocus sativus	189
„ speciosus	168
Cronartium quercinum	98
Cucumis chinensis	223, 225
„ dipsaceus	234
„ flexuosus	223, 227
	240, 243
„ melo	223
„ microcarpus	223
„ prophetarum	234
„ sativus	231
„ trigonus	234
„ vulgaris	223
Cucurbita moschata	229, 230
„ maxima	229, 230
„ pepo	229, 230
„ turbaniformis	230
Cuscuta epilinum	184
Cycas circinalis	304
„ revoluta	304
„ siamensis	304
„ Thouorsii	304
Cyclamen coum	170
„ europaeum	169
„ persicum	169
Cymbaria borysthenica	76
„ dahurica	76
„ mongolica	76
Cyperus iria	236
Cynanchum speciosum	80, 81
Cynoglossum officinale	236
„ pictum	236
Cytisus laburnum	186, 187
Dacrydium Fonckii	88
„ laxifolium	88
Dabeocia polifolia	72
Daphne altaica	76, 141
„ arbuscula	64
„ laureola	186, 187
„ Julia	64, 76, 171
„ petraea	64
„ Sophia	64, 76, 141
Darlingtonia californica	75
Datura stramonium	178
Debregeasia bicolor	245, 247
Delphinium consolida v. pubescens	80
Deschampsia caespitosa	188
Descurainia Sophia	237
Dorstenia contrayerva	125
Draba aizoideis	126
„ cuspidata	82
„ incana	126
Dryas octopetala	32
Dryopteris crenata	243
Echium italicum	236
Ecballium ellaterium	124
Elaeagnus augustifolius	176, 187
Elodea canadensis	191
Empetrum nigrum	65
Epilobium hirsutum	78
Erica carnea	126, 171
„ mediterranea	171
Erigeron alpinum	126
„ canadensis	126, 143, 191
Erigeron polymorphus	57, 58
„ uniflorus	57, 58
Eriocaulon septangulare	71, 72
Eriophorum angustifolium	173

Стр.

Erodium cicutarium 78
Eucalyptus dives 256
Euclydium syriacum 179
Exobasidium discoideum 99
Fagus japonica 269
„ ferruginea 269
„ orientalis 47, 269
„ Sieboldii 269
„ silvatica 47, 269
Falcaria Rivini 193
Festuca arenaria 66
Ficus carica 187
Fitzroya Aucheri 267
„ patagonica 267
Forsyttia europaea 269
„ suspensa 269
„ viridissima 269
Fragaria indica 123
„ vesca 123
Fraxinus excelsior 32
Fumaria agraria v. laeta 80
Galium tricorni 237
Galeopsis speceosa 131
Galinsoga parviiflora 179, 191
Galium aparine 78
„ cometerrhizon 80
Gentiana nivalis 126
„ purpurea 70, 126
Geranium columbinum 125
„ palustre 125
„ mascatense 245
„ simense 84
„ striatum 80, 81
Geum reptans 123
Gipardinia condensata 245
Gingko biloba 59
Glechoma hederacea 168
Glyptostrobus europaeus 74
„ groenlandicus 74
„ heterophyllus 74, 273
„ intermedius 74
„ pendulus 74
„ Ungeri 74
Goodyera repens 127
Gossypium Davidsonii 221
„ Klotzschianum 221
„ Stockii 221
„ Sturtii 221
Gymnadenia conopsea 126, 127
Gypsophyla repens 126
Hamamelis japonica 72
„ mollis 72
„ virginiana 72, 101
Hedera helix 32
„ „ v. canariensis 80
Heleocharis atropurpurea 236
„ palustris 236
Heliamphora nutans 75
Hellichrysum arenarium 66
Heliospora quadrifolia 126
Hevea brasiliensis 256
Hibiscus cannabinus 183
„ speciosus 135
Hieracium meticeps 50
„ chloroleucum 50
Hippophaea rhamnoides 187
Hohenackeria bupleurifolia 79
Hookeria acutifolia 304

Стр.

Hookeria incens 304
Hordeum spontaneum 233
Hura crepitans 125
Hydnum suaveolens 123
Hyoscyamus niger 143
Hypericum crispum 78
„ montanum 126
Hypoestes triflora 245
Impatiens nolitangere 124
„ parviflora 191
Iris pseudacorus 137
Juglans nigra 74
Juniperus excelsa 78
„ foetidissima 60
Kochia hirsuta 149
Lactuca scariola 237
Lagenaria vulgaris 230, 238
„ „ ssp. africana . . . 231
„ „ „ asiatica . . . 231
Lathyrus cicera 236
„ ciliatus 79
„ sphaericus 78
Lavandula abrotanoides 80
„ multifida 80
Lecanora esculenta 130
Leontice altaica 75
Lens esculenta 198, 199, 200, 233, 235, 240, 243
„ „ s. sp. macrosperma . 198, 243
„ „ s. sp. microsperma . 198, 202
„ lenticula 233
„ nigricans 233
„ orientalis 198, 202, 233
Liparis Loselii 173
Linum augustifolium 181, 208, 233
„ crepitans 241
„ usitatissimum 181, 234
Liquidambar formosana 73
„ orientalis 73
„ styraciflua 73
Ligusticum simplex 126
Liriodendron tulipifera 72, 269, 273
Linaria cymbalaria 191
Lobelia Dortmanna 72, 314
Loiseleuria procumbens 59
Lodoicea sechellarum 135
Lolium gracile 80
Ligularia sibirica 173
Lolium perenne 80
„ temulentum 177
Lupinus digitatus 125
Lycoperdon bovista 144
Lycopersicum esculentum 135
Lycopodium inundatum 72
Maclura aurantiaca 186, 187
Magnolia grandiflora 273
Mahonia aquifolium 186, 187
Marasmius oreades 123
Matricaria discoidea 180
„ suaveolens 191
Medicago sativa 135
Melilotus altissimus 76
Meriandra dianthera 245
„ strobilifera 245
Mesembryanthemum crystallinum . . 135
Middendorfia borysthenica 76
Monilia sitophila 151

Стр.

Monotropa hypophitis 127
Montia fontana 125
Moricandia arvensis 79
Morina persica 80, 81
Morus alba 187
Myosotis stricta 78
Myriophyllum spicatum 236
Najas flexilis 173
Narcissus polyanthus 77
Nepeta grandiflora 179
Nicotiana tabaccum 143
Notholaena lanuginosa 80
Ochradenus Aucheri 246
Ochradenus somalensis 244
Olea europaea 186
Onobrychis petraea 243
Onychium melanolepis 82
Orchis Comperiana 79
„ patens 80
„ „ v. canariensis 82
„ punctulata 126, 127
Orobanche ionantha 74
Osmorhiza amurensis 74
„ Berterii 74
„ brachypoda 74
„ brevistylis 74
„ chilensis 74
„ depauperata 74
„ japonica 74
„ nuda 78
Oxalis corniculata 222
„ tuberosa 66
Oxycoccus microcarpa 173
„ quadripetalus 127, 240
Papaver somniferum 240
„ „ ssp. tianshanicum 240
„ „ „ songaricum . 179
Parietaria officinalis 126
Parnassia palustris 237
Panicum crus galli 178
Paspalum distichum ssp. paspaloides . 276
Pelargonium Endlicherianum 246
Pellaea involuta 149
Petrosimonia brachiata 183
Phalaris brachystachys 183
„ truncata 140
Philica nitida 267
Phragmidium Bernarpi 63
Picea ajanensis 63
„ Engleri 186
„ morinda 63, 64
„ omorica 63
„ omorikoides 63
„ sitkaensis 60
Pinus brutia 267
„ canarisensis 60
„ eldarica 186
„ Gerardiana 60
„ halepensis 99
„ hepios 99
„ mitis 187
„ montezumae 267
„ omorica 267
„ peuce 60
„ pityusa 99
„ rigios 60
„ sarmatica 99
„ taeda 99

Стр.

Pirola uniflora 126, 127
Pistacia mutica 100, 101
„ terebinthus 100, 101
„ vera 100, 101
Pisum abyssinicum 241
„ sativum 241
„ „ ssp. abyssinicum . . . 241
„ „ „ asiaticum . . . 143
Plantago major 80
Platanus orientalis 80
Podanthum limoniifolium 81
„ lobelioides 34
Polygala chamaebuxus 144
Polyporus squamosus 236
Potamogeton fluitans 123
Potentilla anserina 126
„ grandiflora 123
„ reptans 246
Priatropis cytisoides 244
„ socotrana 126
Primula auricula 247, 248
„ Aucheri 244
„ Boveana 254
„ farinosa 247, 248
„ floribunda 246
„ Lacei 244
„ simensis 247, 248
„ verticillata 123
Psaliota arvensis 144
„ campestris 186
Pseudotsuga taxifolia 80
Pteris aquilina 62
Pterocarya rhoifolia 62
„ steonoptera 62
„ fraxinifolia 186
Pueraria Thunbergiana 99
Puccinia drabae 99
„ graminis 77
Quercus aegylops 60
„ ilex 32, 172
„ pedunculata 32, 172
„ sessiliflora 143
Raphanus raphanistrum 126
Ranunculus glacialis 70
„ pygmaeus 123
„ reptans 80
Rhamnus alaternus 80
„ glandulosa 80
Reseda luteola 80
„ „ v. australis 65, 126
Rhododendron ferrugineum 65
„ hirsutum 34, 62,63,269
„ ponticum 173
Rhynchospora alba 72
„ fussa 140
Rhus toxicodendron 79
Ribes petraeum 80
Roemeria hybrida 123
Rosa canina 267
Rubus bifrons 267
„ parvifolius 267
„ pauciloculare 123
„ radula 123
„ saxatilis 137
Rumex crispus 32, 70
Salix herbacea 32, 65
„ polaris 150
Salsola crassa 150

Стр.

Sambucus nigra 140
Sanicula europea 78
Saponaria glutinosa 79
Sauromatum abyssinicum 244
Saxifraga aizoon 123
„ aizoides 70
„ cunelfolia 123
„ flagellaris 123
„ geum 72, 314
„ hirculus 173
„ umbrosa 72
Scheuchzeria palustris 65
Schivereckia podo ica 99
Schweinfurthia aptera 247
„ la ifolia 247
„ papilionacea 247
„ pteroneura 245
„ sphaerocarpa 247
Scirpus atropurpureus 141
„ caespitosus 65
„ maritimus 236
„ mucronatus 236
Scutellaria albida 82
Secale cereale 233, 236, 237
Secale fragile 233
„ montanum 181, 233
Sedu maximum 547
Sequoia gigantea 74, 273, 311
„ Langsdorfii 311
„ sempervirens 74, 273, 311
Sempervivum acuminata 126
Senecio Bojeri 84
„ vernalis 188
Sericostoma albidum 245
„ Kotshyi 247
„ pauciflorum 247
„ strigosa 247
„ verrucosum 245
Sreratula rhaponticum 131
Sherardia arvensis 179
Sibbaldia procumbens 126
Silene acaulis 70, 126
„ atocion 135
„ linicola 184
„ noctiflora 179
„ valesia 126
„ venosa 126
Sisymbrium Sophia 143
Sisyrinchium anceps 188
Solanum nigrum 78
„ tuberosum 222
Solidago serotina 191
Sophora pachycarpa 236
Sonchus arvensis 193
Sorbus aria 80, 130
Spartium junceum 187
Spiraea aruncas 126
Spiranthes Romanzowiana 71, 72, 314
Srychnos heterodoxa 128
„ Renschi 128
Stanhopea oculata 127
Statice Thouini 77
Sternb rgia colchiciflora 168
Sueda splendes 149
Symphonia globulifera 87
Tamarix canariensis 176
Tamus communis 80
„ edulis 80

Стр.

Taraxacum officinale 192
Taxodium distichium 59, 74, 273
„ imbricarium 74
„ mexicanum 74
Thalictrum alpinum 70
Thunbergia grandiflora 188
Thyrsopteris elegans 276
Torreya californica 73
„ grandis 73
„ nucifera 73
„ taxifolia 73
Trachydium abyssinicum 244
Trachycarpus excelsa 186
Trapa natans 116
Triticum aegilopoides 212, 233, 239
„ compactum 211, 238
„ „ eligulatum . . . 240
Triticum dicoccum 210, 238
„ dicoccoides 209, 212, 233
239
„ durum 210
„ „ eligulatum 240
„ Juvenale 178
„ monococcum 209, 212, 233
241
„ „ aegilopoides . . 241
„ „ cereale 241
„ persicum 210, 240
„ polonicum 210
„ prostratum 179
„ sphaerococcum 211, 240
„ spelta 238, 240
„ Thaoudar 239
„ Timofeevi 211
„ turgidum 210
„ vulgare 211, 239, 240
„ „ eligulatum 242
Tropaeolum tuberosus 222
Tsuga canadensis 73, 99
„ europaea 99
„ Douglasii 73
„ dumosa 73
„ Pattoniana 73
„ Sieboldii 73
Ullucus tuberosus 222
Vaccaria parviflora 193
Vaccinium myrtillus 99
„ oxycoccus 65
„ uliginosum . . . . . .
„ vitis idaea 99
Verbascum pyramidatum 82
Veronica agrestis 191, 193
„ alpina 70
„ aphylla 126
„ fruticans 70
„ opaca 191, 193
„ polita 191, 192
„ Tournefortii 191, 192
Vicia ervilia 240
„ equina 219
„ faba 218, 220, 233, 241, 242
„ „ abyssinica 241, 242
„ „ farachica 241, 242
„ „ s. sp. paucijuga 218, 220
„ „ „ Eufaba 218, 220
„ major 219
„ Pliniana 218, 235

Стр.

„ narbonensis 235
Vinca major 123, 187
Viola canina 125
„ elatior 125
„ emirhensis 84
„ Riviniana 125
„ „ stagnina 125
„ rupestris 125
„ silvestris 125
„ tricolor 84, 125
Viscum album 32, 139, 255
Vitis labrusca 72
Vismia orientalis 87
Vogelia africana 244

Стр.

„ indica 246
„ pendula 244
Wistaria chinensis 73
„ floribunda 73
„ frutescens 73
„ japonica 73
Wulfenia Amherstiana 76, 269
„ Baldacii 76, 269
„ carinthiaca 76, 269
„ orientalis 76, 269
Xanthium spinosum 178, 191
Zannichellia palustris 236
Yucca aloefolia 137

СПИСОК КАРТ И РИСУНКОВ.

Рис. Стр.

1. Александр Гумбольдт (портрет) . . . 15
2. Альфонс Де-Кандоль (портрет) . . . 18
3. Взаимоотношения фауны и флоры Великобританских островов (Forbes, 1846) 20
4. Джозеф Дальтон Гукер (портрет) . . . 21
5. Адольф Энглер (портрет) . . . 29
6. Карта истории развития растительных областей земного шара с третичного периода (Engler, 1879) . . . 30
7. Местонахождения ископаемой арктической флоры, известные до 1895 г. (A. Nathorst, 1892) . . . 31
8. Пути расселения дуба в Скандинавии (Andersson, 1897) . . . 33
9. Местообитание Saponaria ocymoides и *S.* pumila связанные с горными вершинами в Альпах (Hegi) . . . 38
10. Местообитания Euphorbia palustris L., связанные с речными системами в Средней Европе (Hegi) . . . 39
11. Климатические границы различных видов (De Candolle, 1855) . . . 42
12. Распространение видов рода Celsia в южной Европе (Murbeck, 1925) . . . 46
13. Центры о[с]ления ареалов эндемичных видов рода Hieracium на Скандинавском пол. (Samuelsson, 1909) . . . 50
14. Морфологические отличия двух викарных видов сосны — Pinus strobus и P. monticola (M. Victorin, 1929) . . . 55
15. Викарные виды рода Gentiana — G. Victorini и G. nesophylla, эндемичные для восточного Квебека (M. Victorin, 1929) . . . 56
16. Ареал распространения Draba luteola в Кордильерах и ее географической расы — v. monganensis (M. Victorin, 1929) . . . 57
17. Викарные виды рода Celsia на Балканском пол. (Murbeck, 1925) . . . 58
18. Высокогорные разъединения в роде Euphrasia (Wettstein, 1896) . . . 68
19. Арктическо-альпийское разъединение. Ареал Ranunculus pygmaeus в Европе (Hegi) . . . 69
20. То же. Ареал Thalictrum alpinum (Hegi) . . . 69
21. То же. Ареал Clematis alpina в Европе (Hegi) . . . 70
22. Северо-атлантические разъединения. Ареалы: 1. Spartina alterniflia, 2. Spartina patens, 3. Puccinella maritima, 4. Najas flexilis, 5. Spiranthes Romanzowiana (Fernald, 1929) . . . 71
23. Северо-атлантическое разъединение. Ареал Carex Hostiana (M. Victorin, 1929) 71
24. Ареал распространения Anagallis tenella (Hegi) . . . 72
25. Северо-атлантическое и астурийское разъединения. Ареалы: 1. Eriocaulon septangulare, 2. Erica Mackaii, 3. Rubia peregrina, 4. Arbutus unedo, 5. Saxifraga geum, 6. Рода Corema (Америка) и Corema alba (Европа) (Fernald, 1929) 73
26. Северо-тихоокеанское разъединение. Ареалы Liriodendron tulipifera (Америка) и L. chinensis (Китай) (Fernald, 1929) . . . 74
27. Северо-тихоокеанские разъединения. Ареалы: 1. Рода Stuartia (Hutchinson, 1926), 2. Symplocarpus foetidus, 3. Polygonum virgianum (Fernald, 1929) . . 75
28. Северо-южно-американское разъединение. Ареал сем. Sarraceniaceae. Роды: 1. Darlingtonia, 2. Sarracenia, 3. Heliamphora (Hutchinson, 1926) . . . 76
29. Евразийское разъединение. Ареал распространения Betula humilis (Hegi) . . 76
30. Средиземноморское разъединение. Ареал Ilex aquifolium (Hegi) . . . 77
31. То же. Ареал Buxus sempervirens (Christ, 1913) . . . 78
32. То же. Tamus communis (Kirchrner, Loew u. Schroeter, 1921) . . . 78
33. Восточно-средиземноморское разъединение. Ареал Geranium striatum (Markgraf, 1927) . . .
34. Западно-Средиземноморское разъединение. Ареал Biarum tenuifolium v. typicum (Markgraf, 1927) . . . 79

35. Балкано-Малоазийское разъединение. Ареал Podanthum lobeloides (Markgraf, 1927) . . . 81
36. То же. Ареал Cynanchum speciosum и Marina persica (Markgraf, 1927) . . . 81
37. Крымско-Малоазийское разъединение. Orchis Comperiana, Pinus Laricio Pallasiana, Arbutus andrachne (ориг.) . . . 82
38. Пангропическое разъединение. Ареал рода Buddleia, сем. Lagoniaceae. (Hutchinson, 1926) . . . 83
39. То же. Ареал рода Cochlospermum, сем. Cochlospermaceae. (Hutchinson, 1926) 83
40. То же. Ареал рода Hernandia, сем. Hernandiaceae. (Hutchinson, 1926) . . . 83
41. То же. Ареал рода Diospyros. (Fernald, 1924) . . . 84
42. Палеотропическое разъединение. Ареал рода Wormia, сем. Dilleniaceae. (Hutchinson, 1926) . . . 85
43. То же. Ареал рода Ancistrocladus, сем. Dipterocarpaceae. (Hutchinson, 1926) . 85
44. То же. Ареал рода Anisophyllea, сем. Rhizophoraceae. (Hutchinson, 1926) . . 85
45. Неотропическое разъединение. Ареал сем. Vochysiaceae. (Hutchinson, 1926) . 86
46. То же. Ареал рода Symphonia, сем. Guttiferae. (Hutchiuson, 1926) . . . 86
47. Тропические разъединения. Ареал родов: 1. Vismia, 2. Haronga, 3. Hypericum mysorense, 4. Cratoxylon. 5. Eliaea, сем. Guttiferae. (Hutchinson, 1926) . . . 86
48. Индо-Малайское резъединение. Ареал рода Engelhardtia, сем. Iuglandaceae. (Berry, 1923) . . . 87
49. Ареал рода Ravenala, сем. Musaceae. (Winkler, 1926) . . . 88
50. Южно-Тихоокеанское разъединение. Ареал секции Hebe, рода Veronica. (Fernald, 1924) . . . 89
51. То же. Ареал рода Nothofagus. (Fernald, 1924) . . . 89
52. То же. Ареал рода Dacrydium, сем. Coniferae. (Reuben T. Patton, 1928) . . . 89
53. То же. Ареал рода Jovellana, сем. Scrophulariaceae. (Hutchinson, 1926) . . . 90
54. То же. Ареал рода Pernettya, сем. Ericaceae. (Hutchinson, 1926) 90
55. То же. Ареал рода Eucryphia, сем. Eucryphiaceae. (Hutchinson, 1926) 90
56. То же. Ареал рода Jacqsonia, сем. Leguminosae. (Diels, 1906) 91
57. То же. Ареал рода Banksia, сем. Proteaceae. (Diels, 1906) 92
58. Австралийское разъединение. Ареал секции Erythrorhiza, рода Drosera. (Diels, 1906) . . . 93
59. Ареал рода Doona (сем. Dipterocarpaceae эндемичного для Цейлона. (Willis, 1922) . . . 107
60. Ареалы видов различного возраста. Род Haastia, сем. Compositae. (Willis, 1922) 109
61. То же. Род Gunnera, (сем. Halorrhagaceae) в Новой Зеландии. (Willis, 1922) . 109
62. Современное и прошлое распространение рода Sequoia. (Berry, 1923) 111
63. Современный и прошлый ареал распространения Taxodium distichum. (Berry, 192[3]) . . . 113
64. Ареалы современного распространения различных родов семейства магнолиевых. (Berry, 1923) . . . 114
65. Ископаемые местонахождения рода Magnolia. (Berry, 1923) 115
66. Карта островов Зондского пролива. (Baker, 1929) . . . 153
67. Схематический рисунок о. Кракатао. (Baker, 1929) . . . 153
68. Карта расселения Senecio vernalis в Зап. Европе. (Berger из Hegi) 192
69. Ареал культуры обыкновенной чечевицы — Lens esculenta. (Барулина, 1930) 197
70. Местонахождения чечевицы в доисторических местообитаниях человека. (Барулина, 1930) . . . 199
71. Ареалы распространения дикорастущих видов рода Lens. (Барулина, 1930) . 200
72. Ареалы распространения подвидов Lens esculenta. (Барулина, 1930) 201
73. Центры формообразования чечевицы — Lens esculenta. (Барулина, 1930) . . . 203
74. Основные очаги формообразования культурных пшениц. (Вавилов, 1926) . . 211
75. Ареалы распространения видов рода Triticum L. (по Фляксбергеру) 214
76. Ареал распространения Avena strigosa. (Мальцев, 1930) 216
77. Ареал распространения Avena fatua. (Мальцев, 1930) 216
78. Центр происхождения subsect. Aristulatae секции Euavena и направление осей ареалов. (Мальцев, 1930) . . . 217
79. Центр происхождения subsect. denticulatae секции Euavena и направление осей ареалов. (Мальцев, 1930) . . . 218
80. Ареалы распространения подвидов V. faba. (Муратова, 1931) 220
81. Ареалы распространения основных групп хлопчатника рода Gossypium. (Зайцев, 1928) . . . 222
82. Ареал культуры дыни. (Пангало, 1928) . . . 224
83. Центры разнообразия сортотипов дынь юго-зап. Азии. (Пангало, 1928) . . . 225
84. Змеевидные дыни — Cucumis flexuosus в Афганистане (фот. Вавилова) . . . 225
85. Ареал распространения змеевидных дынь — Cucumis flexuosus. (Пангало, 1928) 226
86. Ареал распространения мелкоплодных дынь. (Пангало, 1928) 226
87. Ареал распространения сорно-полевых дынь. (Пангало, 1928) 227
88. Ареал распространения дикорастущих дынь. (Пангало, 1828) 228
89. Ареалы распространения культурных дынь. (Пангало, 1930) 229

90. Чалмовидная тыква — Cucurbita turbaniformis. (Житенева, 1930) 230
91. Посудная тыква или горлянка — Lagenaria vulgaris. (Кобякова, 1930) 231
92. Географическое распространение групп огурцов — Cucumis sativus L. (Габаев, 1930) 232
93. Ареал культуры льна-прыгунца — Linum crepitans. (Эллади, 1929) 242
94. Ареал распространения Primula farinosa и ее подвидов. (Hegi) 254
95. Древние материки и океаны. (Arldt, 1919) 258
96. Древние материки в плиоцене. (Arldt, 1919) 259
97. Схемы контуров материков при допущении подъема современного уровня моря на 300 *м* и опускания его на 200 *м*. (Soulier, 1925) 260
98. Карта земного шара, разделенного на западное и восточное полушария по кругу качания. (Simroth, 1914) 264
99. Распространение хвойных. (Simroth, 1914) 266
100. Карта областей сохранения бука в дилювии (Lämmermayr, 1922) 268
101. Карта ископаемых местонахождений растений в Гренландии. (Seward, 1928) . 270
102. Современное распространение и ископаемые местонахождения Liriodendron tulipifera. (Berry, 1923) 271
103. Ареал распространения современного рода Pasania и ему близкого рода Dryophyllum. (Berry, 1923) 272
104. Современный ареал и ископаемые местонахождения рода Carpinus. (Berry, 1923) 272
105. Современный ареал и ископаемые местонахождения рода Corryllus. (Berry, 1923) 273
106. Современные ареалы распространение родов Castanopsis, Fagus и Nothofagus. (Berry, 1923) 274
107. Ареалы распространения родов сем. Winteraceae. (Hutchinson, 1923) 275
108. Ареал рода Gunnera, сем. Halorrhagaceae. (Hutchinson, 1926) 275
109. Разрез через литосферу согласно учению об изостазисе. (Wegener, 1922) . . 277
110. Разрез через Америку и Африку по большому кругу. (Wegener, 1922) . . . 278
111. Западная часть пангеи. (Behms) 279
112. Реконструкция положения материков с различных точек зрения. (Wegener, 1922) 280
113. Диаграмма последовательных стадий образований горных систем, вследствие движения земной коры. (Taylor, 1928) 281
114. Карта направления горообразовательных процессов, вызванных перемещением материковых масс по радиусам в направлении от северного полюса к экватору. (Taylor, 1928) 283
115. Карта, иллюстрирующая образование дизъюнктивных бассейнов в предалах полярной области, вследствие перемещения материковых масс в направлении от северного полюса к экватору. (Taylor, 1928) 284
116. Распределение флор и расположение экватора в каменноугольном и пермском периодах. (Koeppen u. Wegener, 1924) 287
117. Расположение болот, пустынь и экватора в эоцене. (Koeppen u. Wegener 1924) 287
118. Расположение ледников, болот, пустынь и экватора в миоцене. (Koeppen u. Wegener, 1924) 288
119. Расположение ледников, болот, пустынь и экватора в плиоцене и раннем четвертичном периоде. (Koeppen u. Wegener, 1924) 288
120. Перемещения северного полюса по отношению к Европе. (Koeppen u. Wegener. 1924) 290
121. Перемещение северного полюса из области Тихого океана (эоцен) в современное положение по Вегенеру, в сопоставлении с его качанием по данным теории пендуляций. (Fr. Koch. 1929) 291
122. Ареал распространения рода Clethra. (Irmscher, 1922) 292
123. Ареал распространения рода Nipa (сем. Palmae) и ископаемые местонахождения рода Nipatites. (Irmscher, 1922) 293
124. Ареал распространения рода Phoenix (сем. Palmae) и ископаемые местонахождения рода Phoenicites. (Irmscher, 1922) 294
125. Современный ареал и ископаемые местонахождения рода Cinnamomum (Irmscher, 1922) 295
126. Современный ареал и ископаемые местонахождения рода Eucalyptus. (Irmscher, 1922) 296
127. Современный и прошлый ареал распространения рода Diospyros. (Berry, 1923) 297
128. Географическое распространение рода Dictyosphaeria (Algae). (Svedelius, 1925) 298
129 Ареал распространения рода Eustichia. (Irmscher, 1923) 299
130. Ареал распространения рода Tortula сем. Hyophiladelphus. (Irmscher, 1929) . 300
131. Ареал распространения рода Hookeria (Irmscher, 1929) 301
132. Ареал распространения рода Blindia. (Irmscher, 1929) 302
133. Ареал распространения рода Araucaria в каменноугольном, пермском, меловом и современном периодах. (W. Studt, 1926) 306
134. Ареал распространения рода Araucaria в третичном периоде. (W. Studt, 1926) 306
135. Ареал современного распространения и ископаемые местонахождения рода Podocarpus. (W. Studt, 1926) 307
136. Ареал рода Sequoia — штриховка современное распространение, черные точки — ископаемые местонахождения. (F. Koch, 1926) 307
137. Пути расселения хвойных (F. Koch, 1927) 308
138. Ареал распространения рода Liquidambar. (Berry, 1923) 314
139. Ареал распространения рода Iuglans. (Berry, 1923) 315
140. Ареал распространения рода Hicoria. (Berry, 1923) 316
141. Ареал распространения рода Castanea. (Berry, 1923) 317

ДОПОЛНЕНИЕ (к гл. VII)

После того как набор этой книги был закончен, мы познакомились со статьей **Кашкарова Д. и Коровина Е.** Опыт анализа экономических путей расселения флоры и фауны Средней Азии (Журнал экологии и биоценелсгии т. I 1931) звключающей новые и интересные мысли и данные о путях миграции растений и животных. Авторы, на основании анализа распределения растительности Средней Азии, приходят к заключению о связанности миграции организмов не только с климатическими факторами, но со всей совокупностью факторов обитания, иначе говоря с суммой экологических условий. Таким образом создается via oecologica — экологический путь расселения, обуславливающийся взаимодействием суммы климатических, эдафических и др. факторов. Эти пути могут охватывать обширные пространства, при наличии однородности условий обитания, как имело место, например, в третичном периоде в Евризии, или же пролегать по узким „экологическим желобам". Изменение экологических условий, продвижение этих экологических путей в новые территории создает фактор дальнейшего расселения, как растений, так и животных.

ОГЛАВЛЕНИЕ.

Стр.

Предисловие 3

Глава I. *Задачи исторической географии растений, отношение ее к близким наукам, методика исследования* 5
Задачи и наименование 5
Отношение к другим дисциплинам ботанической географии . . . 8
Отношение к фитопалеонтологии 9
„ к филогенетической систематике 9
„ к палеогеографии 10
„ к палеоклиматологии 11
„ к исторической геологии 11
Методика историко-географического исследования 12
Литература 13

Глава II. *История изучения* 13
Литература 36

Глава III. *Понятие об ареале* 38
Определение понятия ареал 38
Границы ареала 42
Происхождение ареала 45
Центр ареала 48
Основные типы ареалов 51
Космополитные и эндемичные ареалы 51
Викарные ареалы 54
Реликтовые ареалы 58
Третичные реликты 62
Ледниковые реликты 65
Степные реликты 66
Непрерывные и разъединенные ареалы 67
Главные типы разъединения ареалов 69
Арктическо-альпийское разъединение 69
Северно-атлантическое разъединение 71
Астурийское разъединение 72
Северно-тихоокеанское разъединение 72
Северно-Южно-Американское разъединение 74
Евразиатское разъединение 75
Средиземноморские разъединения 76
Разъединение на связанной территории Средиземноморской области 77
Разъединение северная часть Средиземноморской области — Сев. Африка 77
Разъединение материковая часть Средиземноморской области — острова Средиземного моря 79
Разъединение материковая часть Средиземноморской области — острова Атлантического океана 80
Разъединение Балканский пол. — Италия 80
Разъединение Балканский пол. — Малая Азия 81
Разъединение Крым — Закавказье — Малая Азия 82
Тропические разъединения 82
Азиатско-Африканское разъединение 83
Африканско-Мадагаскарское разъединение 84
Африканско-Американское разъединение 87
Индо-Малайское разъединение 88
Гондванское разъединение 88
Южно-Тихоокеанское разъединение 88
Южно-Атлантическое разъединение 91
Австралийские разъединения 92
Литература 94

Глава IV. *Косвенные методы восстановления истории географического распространения растений* 96
Ржавчинные грибы, как показатели распространения их растений-хозяев 97
Тли как показатели распространения их растений-хозяев 100
Антарктическое разъединение 93
Литература 101

Глава V. *Возраст как фактор географического распространения растений* 102
Теория Виллиса 105
Критика теории Виллиса 111
Литература 120

Глава VI. *Естественные факторы географического распространения растений* 122
Биологические особенности и приспособления для распространения растений 122
Ветер, как фактор географического распространения растений . . . 129
Вода, как фактор географического распространения растений . . . 134
Морские течения 134
Реки и водные потоки 137
Ледниковые и моренные валуны 137
Плавающие острова 138
Животные, как фактор географического распространения растений . 139
Значение естественных факторов в распространении растений . . . 143
Роль препятствий в распространении растений 146
Количество видов и случай, как факторы географического распространения растений 151
Остров Кракатао и проблема распространения растений 153
Литература 157

Глава VII. *Изменения климата, как фактор перемещения видов* 159
Теория Гуда 162
Доказательства теории Гуда 165
Сходность степени жизнеспособности индивидуумов одного и того же вида 166
Акклиматизация растений 166
Реликтовые местонахождения 166
Периодичность произрастания растений 167
Несоответствие биологических особенностей некоторых видов современным условиях обитания 169
Виды не имеющие никакого цикла развития 172
Вымирание видов 172
Литература 173

Глава VIII. *Искусственные факторы географического распространения растений* 174
Влияние человека на характер ландшафта 174
Распространение растений человеком 176
Значение деятельности человека, как фактора географического распространения растений 180
Потеря растениями, сопутствующими культурным растениям, способности самостоятельного существования и распространения 180
Акклиматизация и натурализация растений 184
Географичность заносной растительности 191
Литература 193

Глава IX. *Культурные растения, как объект исторической географии растений* 195
Ареалы культурных видов 195
Пшеница 209
Овсы и овсюги 212
Бобы 218
Хлопчатник 219
Картофель 221
Бахчевые 222
Несовпадение ареалов некоторых культурных видов с ареалами дикорастущих видов, считаемых за их „родичей“ 232
Естественные препятствия распространения культурных видов . . . 235
Реликты и эндемики культурных растений 237
Разрывы ареалов культурных растений 241
Литература 250

Глава X. *Исторические причины, обусловившие строение современных ареалов растений* 252
Монотопное и политопное возникновение видов 252
Теория мостов суши 255
Теория постоянства материков и океанов 258
Теория пендуляций 262

Ботанико-географические подтверждения теории 265
Возражение против теории пендуляции 270
Теория полярного происхождения флор 271
Теория перемещения материков 277
Учение об изостазисе и современные представления о строении земной коры 277
Гипотеза Вегенера 280
Гипотеза Джоли 285
Палеогеография растений 287
Закономерность в построении ареалов, как основа для проверки теории перемещения материков 294
Распространение тропических и субтропических водорослей . 298
Распространение мхов 301
Распространение цикадовых 303
Распространение хвойных 305
Распространение покрытосемянных 310
Ботанико-географические возражения против теории перемещения материков 313
Литература 322
Указатель латинских названий растений 342
Указатель терминов 340
Указатель карт и рисунков 336

CONTENTS

Preface 3
Chapter I. *Purposes, sciences connected, methodics of investigation* 5
Purposes and name 5
Relation to other disciplines of botanical geography 8
„ „ phytopalaeontology 9
„ „ phylogenetic systematics 9
„ „ palaeogeography 10
„ „ palaeoclimatology 11
„ „ historical geology 11
Metodics of historic-geographical investigation 12
Bibliography 13
Chapter II. *History of the study of historical plant geography* 16
Bibliography 33
Chapter III. *The area* 38
Determination of the area concept 38
Limits of the area 42
Origin of the area 45
Principal types of areas 51
Cosmopolitan and endemic areas 51
Vicarious areas 54
Relict areas 58
Tertiary relicts 62
Glacial relicts 65
Steppe relicts 66
Continuous and disjunctive areas 67
Principal types of disjunctive areas 69
Arctic-Alpine disjunction 69
Northern-Atlantic disjunction 71
Asturian disjunction 72
Northern-Pacific disjunction 72
North-South American disjunction 74
Eurasian disjunction 75
Mediterranean disjunctions 76
Disjunction in the connected territory of the Mediterranean region 77
Disjunction „Northern part of Mediterranean region — Northern Africa“ 77

Disjunction „Mainland of Mediterranean region — islands of Mediterranean sea“ 79
Disjunction „Mainland of Mediterranean region — islands of the Atlantic“ 80
Disjunction „Balkan peninsula — Italy“ 81
Disjunction „Balkan peninsula — Asia Minor 81
Disjunction „The Crimea — Transcaucasia — Asia Minor“ 82
Tropical disjunctions 82
Asiatic-African disjunction 83
African-Madagascar disjunction 84
Indo-Malayan disjunction 88
Gondvan disjunction 88
South Pacific disjunction 88
„ Atlantic „ 91
Australian disjunction 92
Bibliography 94
Chapter IV. *Indirect methods of reconstituting the history of the geographical distribution of plants* 96
Rust fungi as index of the distribution of their hosts 97
Plant lice as indexes of the distribution of their hosts 100
Bibliography 101
Chapter V. *Age as factor of the geographical distribution of plants* 102
The theory of Willis 105
Critique of the theory of Willis 111
Bibliography 120
Chapter VI. *Natural factors of the geographical distribution of plants* 122
Biological peculiarities and adaptations for the spread of plants 122
The wind as a factor of the geographical distribution of plants 129
Water as a factor of the geographical distribution of plants 134
Sea currents 134
Rivers and water streams 137
Glacial and moraine boulders 137
Floating islands 138
Animals as a factor of the geographical distribution of plants 139
Rôle played by natural factors in the distribution of plants 143
Number of species and accident, as factors of the geographical distribution of plants 151
The Krakatao islands and the problem of plant distribution 153
Bibliography 157
Chapter VII. *Changes in the climatical conditions as a factor of the migration of species* 159
The basic propositions of Good's theory of tolerance 159
Analogous views held by old authors in regard to the same question . 160
The theory of Good 162
The proofs of Good's theory 165
Similarity of the degree of tolerance in individuals of one and the same species 166
Acclimatization of plants 166
Relict habitats 166
Periodicity of the growth of plants 167
Lack of correspondence between the biological peculiarities of some species and the present conditions of their habitat 169
Species showing no complete cycle of development 172
The dying out of species 173
Bibliography 174
Chapter VIII. *Artificial factors of the geographical distribution of plants* 174
Influence of man on the character of the landscape 174
Propagation of plants by man 176
The agency of man as a factor in the geographical distribution of plants 180
The loss of the faculty of independent existence and propagation, by plants having become the attendants of cultivated ones . 180
Acclimatization and naturalization of plants 184
Bibliography 193

Chapter IX. *Cultivated plants as an object of historical plant geography* . . . .

Areas of cultivated species 1
Wheat 2
Cultivated and wild oats 2
Common beans (Vicia faba) 21
Cotton 21
Potato 22
Cucurbits 22
Noncoincidence of the areas of some cultivated species regarded as their „relatives“ 23
Relicts and endemics of cultivated species 235
Disjunctions in the areas of cultivated species 242
Bibliography 251

Chapter X. *Historical causes conditioning the structure of the present areas of plants* 252

Monotopic and polytopic origin of species 252
Theory of land-bridges 255
„ „ the permanence of continents and oceans 258
„ „ pendulation 262
Botanic-geographical confirmation of the theory 265
Arguments against the theory of pendulation 270
Theory of the polar origin of the floras 271
„ „ continental drift 277
Theory of isostasy and the present conception of the structure of the earth's crust 277
Hypothesis of Wegener 280
„ „ Joly 285
Palaeogeography of plants 287
The regularity in the structure of the areas as basis for the testing of the theory of continental drift 294
Distribution of tropical and subtropical algae 298
„ „ cycada plants 301
„ „ mosses 303
„ „ conifers 305
„ „ the Angiospermae 310
Botanic-geographical arguments against the theory of continental drift 313
Objections of Diels 314
Objections of Kubart 318
Roblem of the Pacific 319
Bibliography 322
English Summary 325

Index of Latin plant names 342
„ „ terms 340
„ „ maps and text figures 336

Редактор *О. А. Мухина*.
Сдана в набор 26/IV 1931 г.
Бумага 62×93 (1/16).
Технический редактор *С. О. Рубашев*.
Подписана к печати 20/III 1932 г.
Тип. зн. в 1 печ. л. 49.776.
Инд. 51—Г. СКХГиз № 2634. Апрель 1932 г.
Ленгорлит № 37314. Тираж 3200—22½. Заказ № 578.

20-ая типография ОГИЗ'а им. Евг. Соколовой, Ленинград, пр. Красных Командиров, 29.