

- Комаров В. Л., 1940 — Ботанический очерк Камчатки, Камчатский сборник, I, М.—Л. (Избр. соч., VI, 1950).
- Коржинский С. И., 1899 — Растительность России. Энциклопед. словарь Брокгауза и Эфрона, XXVII—A, СПб.
- Куренцова Г. Э., 1955 — К происхождению растительности Приханкайской равнины Приморского края. Бот. журнал, № 2.
- Лавренко Е. М., 1942 — О провинциальном расчленении Евразийской степной области. Ботанич. журнал СССР, 27, № 6.
- Лавренко Е. М. (ред), 1947 — Геоботаническое районирование СССР, АН СССР, М.—Л.
- Лавренко Е. М., 1950 — Основные черты бот.-географического разделения СССР и сопредельных стран. Проблемы ботаники, I, М.—Л.
- Ливеровский Ю. А., 1946 — О ландшафте равнин Южного Приморья и их генезисе. Пробл. физич. географии, 12, М.—Л.
- Ливеровский Ю. А. и Колесников Б. П., 1949 — Природа южной половины советского Дальнего Востока, Географгиз, М.
- Нечаев А. П., 1955 — Шантарские острова. Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. № 2. Хабаровск.
- Розенберг В. А., 1955 — Пихтово-еловые леса Южного Сихотэ-Алиния. Автореферат диссертации. ДВФАН СССР. Владивосток.
- Рубинштейн Е. С., 1953 — О влиянии распределения океанов и суши на земном шаре на температуру воздуха. Изв. Всесоюз. географ. об-ва, 85, № 4.
- Савич В. М., 1932 — Карта растительности Дальневосточного края в масштабе 1:15 000 000. Вест. ДВФАН СССР, I, Владивосток.
- Сочава В. Б., 1934 — Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала. Тр. СОПС АН СССР, серия дальневосточная, II, М.—Л.
- Сочава В. Б., 1944-а — Динамика воздушных масс и распределение растительности. Природа, № 1.
- Сочава В. Б., 1944-б — О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса. Бот. журнал, 29, № 5.
- Сочава В. Б., 1948 — Географические связи растительного покрова на территории СССР. Уч. записки Ленингр. гос. педагогич. ин-та им. А. И. Герцена, 73.
- Сочава В. Б., 1953 — Растительность лесной зоны. Животный мир СССР, IV, М.—Л.
- Сочава В. Б., 1954 — Принципы и задачи геоботанической картографии. Вопросы ботаники, I, М.—Л.
- Сочава В. Б. и Лукичева А. Н., 1953 — К географии кедрового стланика. ДАН СССР, ХС, № 6.
- Сукачев В. Н., 1950 — Ботаническая география. Большая советская энциклопедия, 2 изд., т. 5.
- Сукачев В. Н., 1952 — Геоботаника. Большая советская энциклопедия, 2 изд., т. 10.
- Толмачев А. И., 1943 — К вопросу о происхождении тайги, как зонального растительного ландшафта. Сов. ботаника, № 1.
- Толмачев А. И., 1954 — К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.—Л.
- Толмачев А. И., 1955 — Геоботаническое районирование острова Сахалина, М.—Л.
- Юнатов А. Н., 1950 — Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии АН СССР, вып. 39.

А. И. Куренцов

Историческая зоогеография и видообразование¹

Общеизвестно, что Ч. Дарвин, возвращаясь из кругосветного путешествия на корабле «Бигль», в 1836 г. уже имел выношенные идеи эволюционной теории. Первая его мысль об этом зародилась при посещении им Галапагосских островов и изучении их фауны и флоры. Он обратил внимание, что населяющие эти острова птицы, пресмыкающиеся и растения, хотя и отличаются от форм животных и растений близлежащего материка Южной Америки, но весь их морфологический склад, строй оставался американским. Углубляясь в изучение природы отдельных островов, Ч. Дарвин также заметил, что все их обитатели имеют между собою более тесные генетические связи, чем связи фауны всего архипелага с континентом Южной Америки.

Все эти факты изменчивости и географического распространения организмов послужили впоследствии Ч. Дарвину наиболее доказательными моментами его теории о происхождении видов.

Для нас сейчас важно отметить, что великий натуралист уже тогда оценил то огромное значение, какое может оказать биогеография для познания развития органического мира. Роль этой науки оценивалась им в то время не только в расшифровке современных процессов видообразования. Из сравнения той же фауны Галапагосских

¹ Доклад, прочитанный на IX «Комаровских чтениях» при Дальневосточном филиале имени В. Л. Комарова Академии наук СССР в декабре 1955 года.

островов с фауной Южной Америки и из сравнения видов и групп видов животных на отдельных островах он усматривал все значение географической изоляции при видообразовании — изоляции, изменяющейся в пространстве и во времени.

Уже в более позднее время, после выхода в свет «Происхождения видов», на протяжении второй половины XIX и в первой половине XX веков историческая биогеография, ставившая своей основной задачей выяснение этапов развития фаунистических и флористических областей и их более мелких подразделений, сыграла выдающую роль в упрочении и в дальнейшем развитии теории эволюционного развития органического мира. Разрешая вопросы эволюции зоогеографических или фитогеографических комплексов в целом, биогеография до начала XX столетия мало уделяла внимания специально вопросам видообразования, особенно видообразования пройденных фаз в развитии той или другой фауны или флоры. Происходило это прежде всего потому, что еще не было накоплено достаточно фактов в этом направлении. Кроме того, само понятие о виде и низших таксономических единицах, в связи с огромными успехами в области систематики, приобрело большое значение для эволюционного учения только в начале текущего столетия.

К этому времени относятся и выдающиеся исследования Владимира Леонтьевича Комарова в области систематики, морфологии и географии растений стран Дальнего Востока. В 1901 г. он первый из биологов ввел понятие географической расы, а позднее и понятие «рядов». Если первое понятие позволило конкретизировать современные текущие процессы видообразования, то понятие «рядов», объединяющих генетически близкие расы и мелкие виды, позволило в руках биогеографа согласовать номенклатуру с филогенией и ставить вопрос о видообразовании в прошлом, говорить о возникновении, развитии и расселении видов в пространстве и во времени — уловить процесс становления и бытия видов.

Владимир Леонтьевич всегда стоял в оппозиции к тем исследователям, которые проблему вида и видообразования сводили к эндогенным процессам. Оставаясь всегда противником неodarвинистов, разрешение проблемы видообразования он не мыслил, если все исследования проходят вне среды, без наблюдений за поведением видов в

природе — без учета их биоэкологии и географии. Отсюда вытекают и известные его определения вида, а именно: «вид — морфологическая система, помноженная на географическую определенность» и «чисто морфологического процесса, не сопровождаемого экологическим или географическим расслоением, не бывает».

В 1909 г. известный русский энтомолог А. П. Семенов-Тянь-Шанский разработал на зоологических объектах систему внутривидовых таксономических категорий и расчистил почву для широких исследований по вопросам видообразования с точки зрения зоогеографии. Несколько позднее целый ряд других русских авторов, как Л. С. Берг, В. Бианки, С. И. Огнев, А. Н. Авинов и другие, внес еще некоторые уточнения в понимание таксономических единиц и, увязывая их с эколого-географическими исследованиями, еще больше способствовал разработке вопросов видообразования на эколого-географической основе.

Иностранцы — Г. Турессон, В. Х. Торп, Д. Лэк, Б. Ренш, Э. Майр и другие — уже значительно позднее русских ученых пришли к необходимости разработки деталей внутривидовых таксономических подразделений, основанных на всех достижениях современных успехов в области систематики, экологии и географии животных. Так же как и русские авторы, некоторые из них пришли к необходимости выделения близко родственных групповых форм (расовых и видовых), облегчающих понимание текущего и пройденного процессов видообразования. К таким видовым группам относятся, например, понятие artenkreise немецких авторов и superspecies — английских ученых.

В целом проблема вида и вопросы видообразования за последние годы в научной литературе как у нас в Союзе, так и за границей получили широкое освещение. Необходимо в связи с этим напомнить, что за последние 10—15 лет написаны такие монографии по этому вопросу, как «Учение о виде растений» В. Л. Комарова, «Динамика вида» Е. Н. Синской, «Систематика и происхождение видов» Э. Майра, «Дарвиновы выюрки» Д. Лэка, «Вид» Л. Кэно, «Принцип географических Rassenkreise и проблема видообразования» В. Ренша, и другие.

Стоит в связи с этим вспомнить и многочисленные дискуссии по вопросу вида и видообразования как за границей, так и особенно у нас в Советском Союзе. Все

это является показателем глубокого интереса ученых к разрешению этой неисчерпаемой проблемы.

Переходя к настоящему сообщению, считаю необходимым отметить, что наряду с другими задачами, которые стоят перед исторической зоогеографией, разрешение ею вопросов видообразования встречает много трудностей и требует продолжительного их изучения. Однако вскрыть пройденные этапы видообразования в той или другой фауне и увязать их со стадиями развития последней представляет одну из заманчивых задач, стоящих перед исследователем.

Какими же методами должен владеть последний, чтобы подойти к разрешению данных вопросов?

Так же как и при изучении других задач зоогеографии (выяснение динамики ареала вида или экологических их комплексов — фаунах, установление направленности в смещении фаунистических зон, разработка зоогеографического районирования какой-либо страны, обоснование истории развития фауны), при разрешении вопросов о протекающих в прошлом процессах видообразования в фаунах исследователь прежде всего должен исходить из наличия ныне существующих отношений среди животного мира. Ориентироваться на выводы палеонтологического материала не приходится чаще всего потому, что неполнота геологической летописи и до сего времени остается очень большой. Кроме того, палеонтологический метод явится, может быть, и идеальным методом в том случае, если мы будем иметь дело с фауной, которая в геологически долгий срок развивалась спокойно и, следовательно, могла сохранить характерный отпечаток той или иной эпохи до нашего времени без позднейших извне наслоений. В фаунах же смешанных, где сказывалось влияние последующих переселений животных, создавших иные перераспределения и нарушивших былые соотношения в фауне, палеонтологический метод должен уступить место зоогеографическому. В данном случае зоогеографический метод скорее поможет подойти к выяснению исторических причин, определивших характер изучаемой фауны и протекавших в ней процессов видообразования.

Конечно, все имеющиеся данные палеогеографии, как-то: ледниковые явления, трансгрессии и регрессии морей, смены ландшафтов и другие, которые для третичного периода и квартала приобретают известную досто-

верность, должны быть также использованы при разрешении поставленной нами задачи. В то же самое время и зоогеография, основываясь только на изучении ныне сложившихся отношений в фаунах, самостоятельно приходит к палеогеографическим реконструкциям и тем самым может являться одним из методов в палеогеографии.

С нашей точки зрения наиболее полный и конкретный материал по затрагиваемому здесь вопросу можно получить лишь при детальном и продолжительном исследовании региональных фаун. При дальнейшем изложении я и буду приводить факты и делать вытекающие из них выводы и обобщения, основываясь, главным образом, на своих многолетних исследованиях фауны Дальнего Востока.

Изучение динамики ареалов некоторых представителей дальневосточной энтомофауны при учете всех особенностей их биологии, экологии, распространения и систематики позволяет грубо разделить их на две группы: одна группа (преимущественно гетерогенные роды) будет характеризоваться наличием явно выраженных признаков текущего или современного процесса видообразования, дающего примеры становления подвидовых или видовых форм (морфологическое обособление, стациональная локализация в других условиях, выработка новых биологических привычек, образование иного ареала); другая группа, включающая в основном гомогенные роды, характеризуется обратными признаками (отсутствие изменчивости, строгая локализация в одной лишь станции, отсутствие биологической пластичности, сохранение постоянства области распространения или даже распад прежнего ареала и переход вида на спорадическое существование), которые указывают на угасание некоторых видов этих родов и позволяют уловить уже пройденные этапы их дивергенции и эволюции.

Поэтому образование видов первой группы может быть связано с позднейшими физико-географическими изменениями страны и эволюцией ее ландшафтов. Возникновение же видов второй группы надо отнести к более ранним этапам геологической истории и развития ее ландшафтов. Между этими группами есть и переходные, связывающие их комплексы видов.

Перейдем к рассмотрению примеров. Прежде всего обратим наше внимание на соприкасающиеся или имею-

шие лишь незначительные разрывы ареалы двух или трех близких географических рас, происхождение которых от одного их общего предка не вызывает никакого сомнения. Одна группа этих рас в горах Сихотэ-Алиня выработалась в результате расселения исходной формы по современным трем вертикальным поясам растительности — смешанных и широколиственных лесов, тайги и гольцов (рис. 1).

При этом только немногие виды освоили все три пояса и дали соответственно три расы. К таковым из бабочек относятся *Pamphila palaemon* Pall. с ее расами: *P. p. albigitata* Christ. (гольцы), *P. p. taigana* Kurenz. (пояс тайги) и *P. australis* Kurenz. (смешанные и широколиственные леса) и *Lethe epimenides* Mèn. также с тремя расами, но распределенными несколько иначе, чем расы предыдущего вида. В поясе гольцов последний вид имеет расу *L. e. atratus* Kurenz., в поясе смешанных и широколиственных лесов встречается его раса *L. e. epimenides* Mèn. и, наконец, третья раса — *L. e. eraminondas* Stg., морфологически близкая к первой, от которой она отделена не только поясом обитания второй расы, но и поясом тайги, в котором отсутствует этот вид. Встречается она в условиях открытых ландшафтов — среди кустарниковых зарослей или даже на травянистых стациях (рис. 2).

Есть несколько видов чешуекрылых, расы которых занимают только два нижних вертикальных пояса. Из таких для примера укажу на восточную бруквенницу, у которой одна раса развивается в широколиственных лесах нижнего пояса (*Pieris napi pseudomelete* Vrtv.), а вторая раса (*P. n. sichotensis* Kurenz.), по окраске близкая к весенней форме первой расы, почти в два раза больше ее по размерам и летает в поясе тайги.

Наконец, обыкновенный сатир желтоглазка (*Pararge achnine* Sc.) в Приморском крае представлен тремя расами: в поясе тайги встречается мелкая его раса *P. a. pusilla* subsp. n., в поясе смешанных и широколиственных лесов — раса *P. a. achninoides* Vtl. Третья раса *P. a. koreana* Mats. распространена на самом юге Приморья в чернолихтово-широколиственных лесах, на о. Фуругельма и в Корее (рис. 3).

Очень характерным примером горизонтального распространения на Дальнем Востоке является сибирский

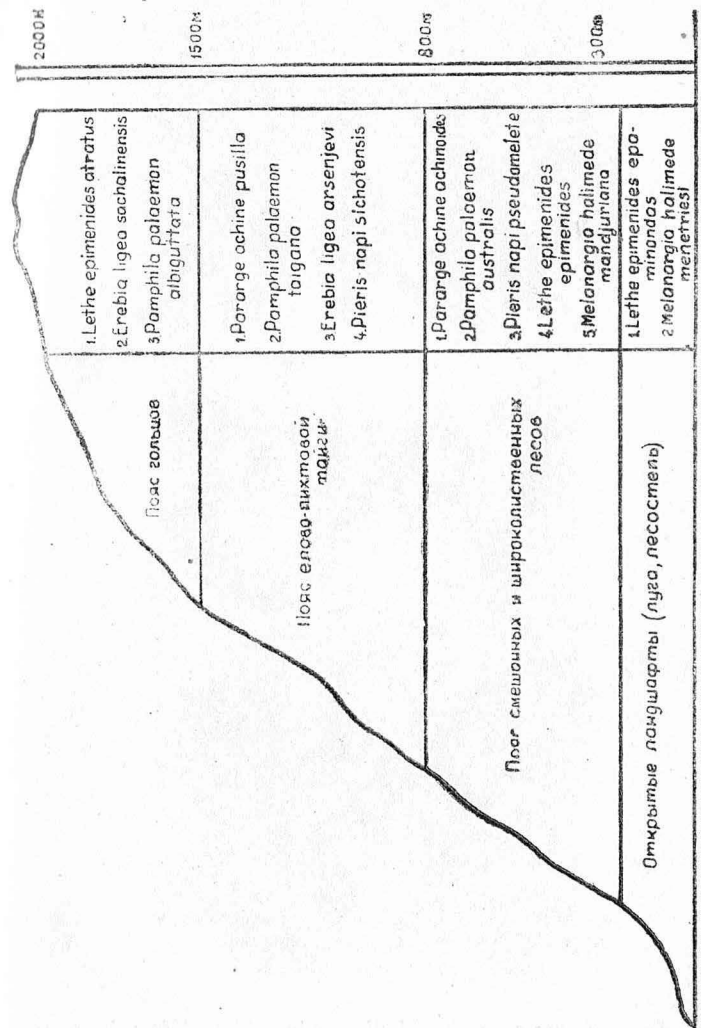


Рис. 1. Вертикальные пояса фауны в Сихотэ-Алине и распределение по ним географических рас бабочек

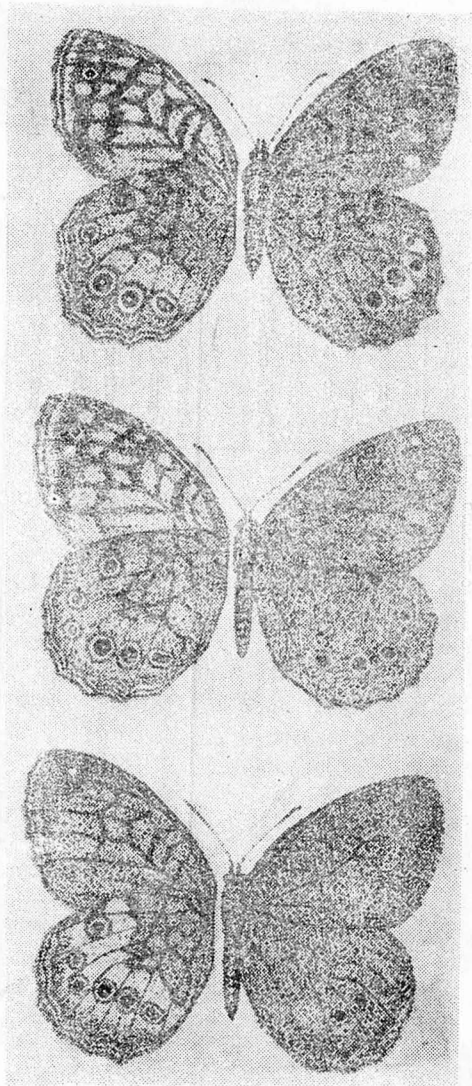


Рис. 2. Географические расы *Lethe epimenides* Mén.: *L. e. epimenides* Mén. (вверху), *L. e. atratus* Kurenz. (в середине) и *L. e. epaminondas* Stg. (внизу)

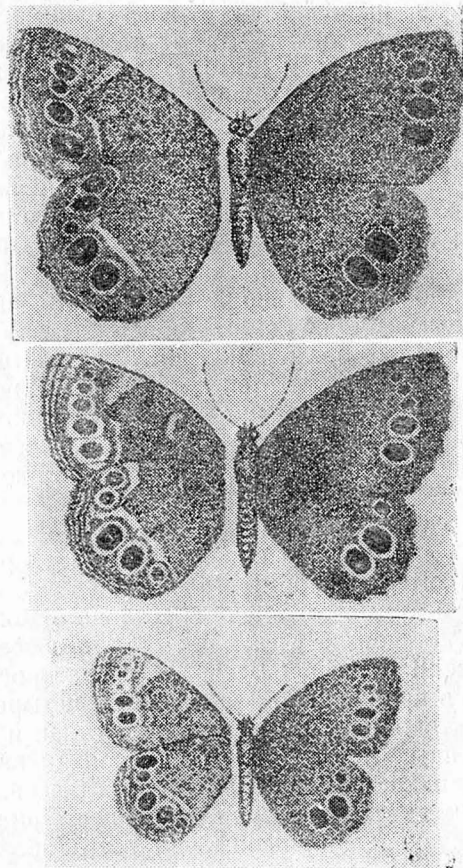


Рис. 3. Дальневосточные географические расы *Pararge achine* Scop.: *P. a. chosensis* Mats. (вверху), *P. a. achinoides* Butl. (в середине) и *P. a. pusilla* subsp. n. (внизу)

шелкопряд, имеющий здесь три географические расы. Восточносибирская раса (*Dendrolimus sibiricus sibiricus* Tshet.) распространена на Амуре к востоку от низовий р. Зеи в области лиственничных лесов, в которых повреждает в основном даурскую лиственницу. Маньчжурская раса (*D. s. mandshuricus* Kusp.) занимает область произрастания корейского кедра, с которым она биологически, главным образом, и связана. Наконец, в горах Сихотэ-Алиня, в низовьях Амура и на Сахалине и Курилах живет сахалинская раса (*D. s. albolineatus* Mats.), экологически приуроченная к темнохвойным лесам, в которых гусеница ее питается не только лиственницей, но и аянской елью и пихтами. Вспышки массового размножения отмечены у всех трех рас, которые, вероятно, происходят через большие промежутки времени.

Взаимоотношения типично лесных территорий с районами безлесными или со слабым облесением на Дальнем Востоке привели к образованию двух рас клетчатого сатира (*Melanargia halimede* Mén.), хорошо отличных морфологически (даже в строении гениталий), биологически и экологически. Одна раса (*M. h. mandjuriana* Houlb.) является лесной и распространена на востоке. Другая (*M. h. menetriesi* Houlb.) более светло окрашена, относится к представителям открытого ландшафта (луга, степи). В районах соприкосновения этих двух рас встречаются гибридогенные формы (рис. 4).

Интересным примером в фауне Дальнего Востока может служить общеизвестный вид — хвостonosец Маака (*Papilio maackii* Mén.). Весь ареал распространения этой бабочки в крае можно разделить на четыре района: зона чернопихтovo-широколиственных и отчасти кедрово-широколиственных лесов Приморья, Приханкайская лесостепная равнина, область смешанных лесов, охватывающая нижнее течение Уссури и среднее Приамурье, и сравнительно узкая зона периферии всего ареала этого вида. Если первые три района расположены в области развития лесов маньчжурского типа, то последний уже внедряется в зону елово-пихтовой тайги и представляет сравнительно узкий пояс обитания вида.

В первых трех районах хвостonosец Маака имеет две генерации: весеннюю, более мелкую и известную под названием формы *raddei* Brem., и летнюю, которая по величине почти вдвое крупнее весенней. Кроме того, изред-

ка в июне, то есть в то время, когда оканчивается летняя весенней формы и не появляется еще летняя генерация, встречается в этих районах третья форма хвостonosца Маака; по размерам она занимает среднее положение между весенней и летней формами. В 1928 г. последняя была описана под названием *f. minima* Kard. По своей биологии она отличается от особей других популяций *Papilio maackii* Mén. тем, что зимует в стадии гусеницы. Таким образом, фенологическое развитие обоих поколений формы *minima* Kard. происходит с большим опозданием, по сравнению с основными формами этого

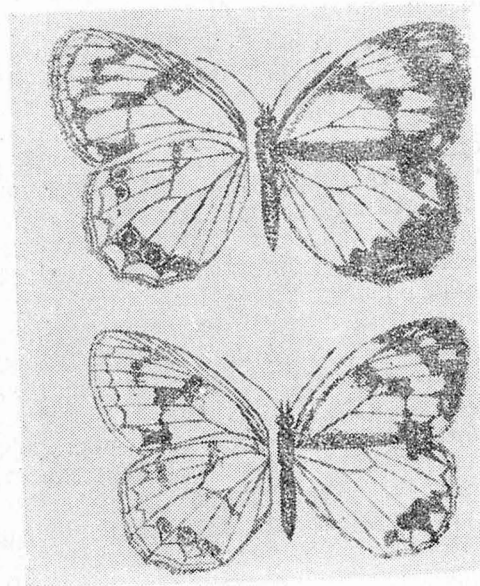


Рис. 4. Географические расы *Melanargia halimede* Mén.: *M. h. mandjuriana* Houlb. (вверху) и *M. h. menetriesi* Houlb. (внизу)

вида. За последние годы нам удалось установить, что в периферийной зоне ареала этого хвостonosца обитает только его форма *minima* Kard. или во всяком случае очень близкая к ней, но которая в данных, более суровых экологических условиях дает только одну генерацию и биологически связана здесь с травянистым растением ясенцом (*Dictamnus dasycarpus*). Кормовым же расте-

нием гусениц *P. maaskii* во всех других частях ареала является бархатное дерево (*Phellodendron amurense*), которое в своем распространении не доходит до периферийной зоны ареала этой бабочки. В Приханкайской лесостепи хвостаносец Маака нередко развивается на лесных культурах в массовом количестве и приносит заметные повреждения.

Итак, из всего только что сказанного о распространении и обитании *Papilio maaskii* на Дальнем Востоке можно сделать следующие выводы: из четырех популяций этой бабочки популяция у периферийной зоны явно выделяется как по своему ареалу, так и по биоэкологии. Морфологически она может быть отнесена к раннелетней фенологической форме (*f. minima* Kard.) основного вида. Обособление этой формы произошло, вероятно, в результате сокращения ареала вида под влиянием неблагоприятных условий (смещения ландшафтных зон), вызвавших географическую изоляцию названной формы.

В целом о географических расах приведенных видов можно сказать, что в настоящее время они отражают тот этап формообразования, когда закончилось или заканчивается становление их как подвидов. Во всех случаях распространение последних всегда связано с соответствующими вертикальными поясами растительности или с широтными зонами. Это дает нам право утверждать, что ландшафтно-географические зоны выступают как арены формообразования в фауне. На вопрос: когда во времени возник этот процесс эколого-географической дифференциации названных видов? — можно было бы сказать, что он начался в то время четвертичного периода, когда установились современные зональные взаимоотношения в фауне Дальнего Востока.

Однако иногда в образовании географических рас имеют значение не только ландшафты с охватом больших территорий, но и узко очерченные условия, могущие поддерживать постоянство изоляции географической формы. В качестве примера можно привести морфологически хорошо отличную расу бабочки *Aphantopus hyperantus insularis* subsp. n., приуроченную в своем распространении к островку Фуругельма у южных берегов Приморья. На материке же живет своя особая географическая форма этого вида (рис. 5).

Перейдем к рассмотрению группы подвидов, которые

по своему происхождению являются более древними по сравнению с указанными выше географическими расами. От этих примеров перейдем ниже к анализу видовых групп гетерогенных родов.

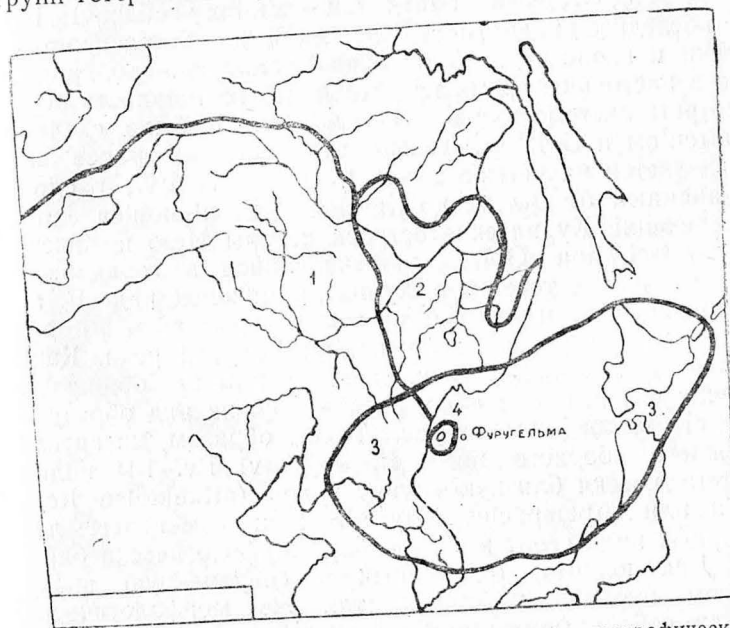


Рис. 5. Карта распределения дальневосточных географических рас *Aphantopus hyperantus* L.: 1— *A. h. centrifera* Seitz, 2— *A. h. amurensis* Stg., 3— *A. h. ocellatus* Bil. и 4— *A. h. insularis* subsp. n.

Прежде всего укажу на распространение в Сихотэ-Алине трех близких рас бабочки *Erebia ligea* L. Одна раса этого вида — *E. l. ajanensis* Mén. встречается в горах, в поясе елово-пихтовых лесов. На юг она проникает лишь до среднего Сихотэ-Алиня. Вторая раса — *E. l. sachalinensis* Mats. занимает центральные части этого хребта и горы о. Сахалина и летает на горных лугах. Третья раса — *E. l. arsenjevi* Kur. также распространена в Сихотэ-Алине, но связана со станциями более южных ельников. Все три расы хорошо отличимы морфологически. По своему возрасту названные географические расы, по сравнению с расами предыдущих видов, возникли, вероятно, раньше, и в происхождении их сыграли уже

роль более сильные изменения на пространстве ареала этого вида, в данном случае — отделение от материка о. Сахалина.

Второй пример. В горах Восточной Азии широко распространен вид горных бархатниц — *Erebia sedakovi* Ev. За последнее двадцатилетие наши познания о распространении и экологии этой бабочки настолько пополнились, что в настоящее время представилась возможность пересмотреть систематику этого вида, что и было сделано Warren'ом и Golz'ом. Теперь этот сборный ранее вид разделяется на четыре вида: *E. sedakovi* Ev., распространенный от Алтая до Камчатки; *E. nipponica* Jans., заселяющий Курильские острова и горы Иезо и Хонсю; *E. szetschwana* Golz, встречающийся в горах верхнего и среднего течения р. Хуанхе, и, наконец, вид *E. alcmene* Gr.-Gr., известный из горных хребтов, в которых начинаются верхние левые истоки Голубой реки. Каждый из названных четырех видов занимает обширную территорию и, естественно, распадается на ряд образующих его географических рас. Таким образом, на ареале прежнего сборного вида *E. sedakovi* Ev. мы видим систематически близкую группу видов (*artenkreise* Rensch'a или *superspecies* Mayr'a). При этом первые два северных вида стоят между собою морфологически близко. Два южных, отделенных в современную эпоху поясом пустынь и степей, так же морфологически между собою ближе, чем со своими северными сородичами.

Далее, каждый вид в морфологическом отношении не представляет однообразной популяции, а дает тесный ряд географических рас, из которых каждая к тому же имеет свой ареал и свою экологию. Таким образом, на ареале данной группы видов и географических рас мы видим два этапа в процессе видообразования: первый, более ранний, связанный, вероятно, с инвазиями к югу предковой формы названных видов рода *Erebia*, которая в горах среднего Китая дала комплекс новых видов; в условиях же Восточной Сибири в то время образовалась группа своих видов; второй, уже сравнительно поздний, приведший к дифференциации географических рас в каждой группе этих видов (рис. 6).

Пример видообразования, близкий к только что рассмотренному, дает еще группа бабочек желтушек —

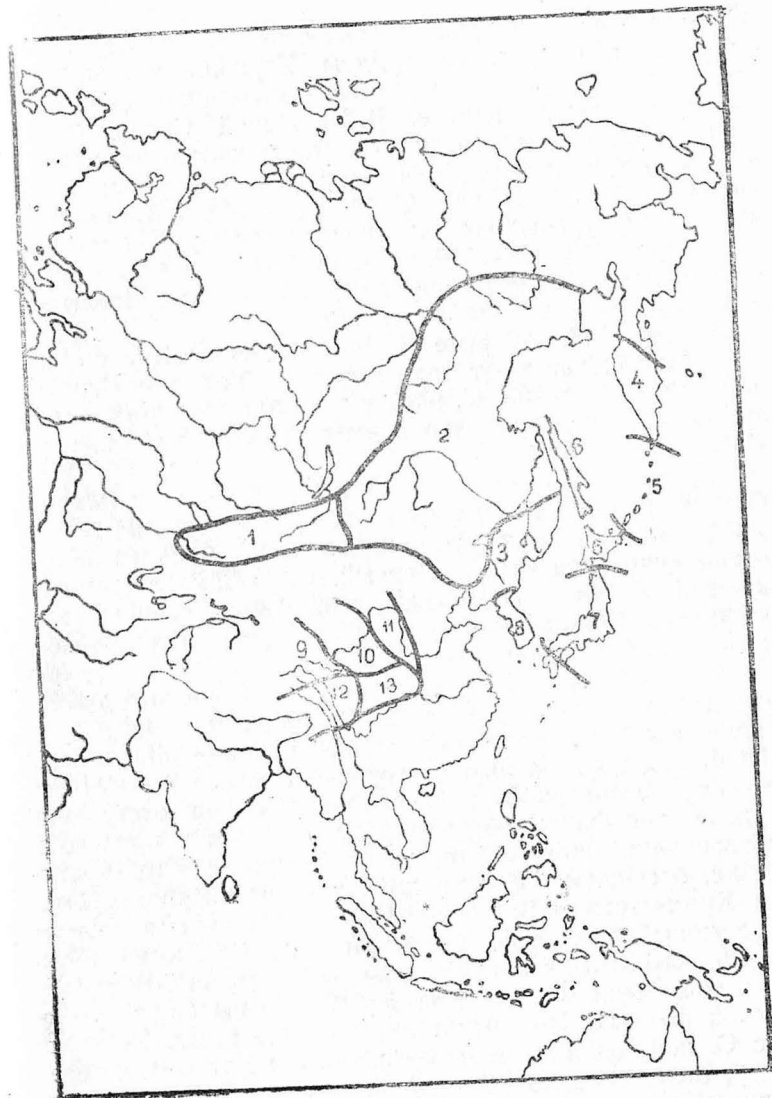


Рис. 6. Карта ареалов географических рас видов *Erebia* из группы *sedakovi* — *alcmene*: 1 — *Erebia sedakovi sajanensis* Warr., 2 — *E. s. sedakovi* Ev., 3 — *E. s. alcmeneides* Shel., 4 — *E. s. septentrionalis* Golz, 5 — *E. nipponica doi* Nak., 6 — *E. n. scoparia* Butl., 7 — *E. n. nipponica* Jans., 8 — *E. n. chosensis* Mats., 9 — *E. szetschwana seminigra* Golz, 10 — *E. s. ignosa* Golz, 11 — *E. alcmene mien-schanica* Golz, 12 — *E. s. szetschwana* Golz, 13 — *E. a. tatsiena* Golz

Colias nastes Boisd., *C. melinos* Ev. и *Colias behri* Edw. Первый вид заселяет тундры Евразии и север Неварктики. Близкие к нему два остальных вида распространены значительно южнее. В Восточной Сибири (*Colias melinos* распространен к югу до монгольских степей и образует три подвида, или географические расы: *Colias melinos vitimensis* Aust., *C. m. herzi* Stg. и *C. m. melinos* Ev., приуроченных к различным районам Восточной Сибири и Забайкалья. Первые два более северных подвида экологически связаны с марями. Последний является характерным степняком.

В Северной Америке *Colias nastes* Boisd. со своими расами заселяют также тундры, как и в Евразии. К югу же от ареала *C. nastes* в западных частях там же встречается изолированно в высокогорных условиях вид *Colias behri* Edw.

Принимая во внимание характер ареалов и близкие систематические связи трех названных видов, мы можем говорить, что данная группа видов рода *Colias* имела два этапа видообразования. Первый, связанный с временем широкой трансгрессии арктической фауны тундры далеко к югу, может быть датирован периодом локального оледенения северо-восточных частей Сибири и более широкого оледенения Северной Америки. Обратные движения арктической фауны к северу привели к разрыву в Неварктике ранее более обширного ареала *Colias nastes* Boisd. и к образованию в горах на юге вида *C. behri* Edw. В условиях же Восточной Сибири отступление арктической фауны обратно к северу хотя и привело к образованию вида *C. melinos*, но процесс этот происходил, очевидно, более продолжительный период времени. Кроме того, в Восточной Сибири в то время произошел тесный контакт фауны степи и тундры, а это не могло не отразиться и на процессах видообразования. В Забайкальской степи могли оказаться многие выходцы арктической фауны. Поэтому возникновение географических рас *C. melinos* в Восточной Сибири надо отнести ко второму, более позднему периоду формообразования, когда одни из популяций вида могли дать степные подвиды (*C. m. melinos*), другие, обитавшие дальше к северу, образовали подвиды, экологически приуроченные к горным тундрам и болотам (*C. m. herzi*, *C. m. vitimensis*).

Наконец, к сравнительно недавно возникшим видам

и, может быть, также в результате инвазий северной фауны к югу надо отнести желтушек *C. hyperborea* Gr.-Gr. и *Colias viluensis* Mén., ареалы которых расположены таким образом, что первый вид населяет лесотундру и тундру северо-востока Сибири, а второй спускается значительно южнее, встречаясь в светлохвойной тайге, до границы забайкальской лесостепи. Точные копии этих видов в лице *C. ilis* Struk. и *C. meadi* Edw. распространены и в северо-западной Америке. В целом все четыре вида образуют генетически близкую группу, члены которой лишь сравнительно недавно прошли период расового обособления и сейчас вступили на путь становления видов. Все это лишней раз подтверждает, что территориальная связь между Старым и Новым светом в области северо-восточной Сибири и Аляски существовала на протяжении значительной части голоцена.

Переходя к третьей группе видов, интересных для выяснения поставленной перед нами задачи, мы находим в них то общее, что все эти виды образуют дизъюнктивные ареалы, которые несомненно и отражают более ранние стадии процесса видообразования, захватывающие время с конца третичного периода и до середины четверти. Рассмотрим четыре типа дизъюнкций в распространении видов данной группы.

Первый тип разорванных ареалов дают тождественные или очень близкие виды, которые, с одной стороны, распространены в бассейне Усури и среднего Амура (иногда с включением и Японских островов), а с другой стороны, известны из южной или даже из средней Европы. Примерами таких видов могут служить: из птиц — голубая сорока (*Cyanopica cyana pallescens* Stg.), распространенная на юге советского Дальнего Востока, в Маньчжурии и на Пиренейском полуострове (*C. c. souki* Br.); из насекомых — бабочка ленточница камилла, которая на Дальнем Востоке известна как раса (*Limenitis camilla japonica* Mén.) европейского ее вида (*L. camilla* L.).

Второй тип дизъюнктивных ареалов образуют виды, распространенные на материковых частях Дальнего Востока или Восточной Азии и на прилегающих к континенту островах. К таковым относятся некоторые представители шелкопрядов из рода *Dendrolimus* и род листоверток — *Ceraceopsis* с двумя близкими видами: *C. si-*

shotensis Kurenz. из северного Приморья и *C. sapporensis* Mats. с о. Иезо.

К третьему типу дизъюнктивных ареалов мы относим большое число видов, имеющих разрывы при распространении от бассейна Амура (иногда с включением и прилегающих островов) к юго-западу через Китай до Тибета и Гималаев. К таким видам относятся: 1) *Eolimnitis eximia* Molt. и близкие к ней виды, распространенные по лесному поясу гор от Уссури до Центрального Китая, 2) род усачей *Rosalia* с рядом видов, известных из Японии, Калифорнии, Центрального Китая и Индо-Малайской области и 3) род *Argynnis* группы *cheldreni* — *zenobia*, распространенный по скалистым обнажениям гор от южного Приморья до Центрального Китая.

Примером последнего четвертого типа ареалов может служить группа видов *alberganus* из рода *Erebia*. Разрывы в распространении ее видов охватывают северное полушарие (рис. 7).

Всю группу видов *alberganus* по систематическим признакам и по характеру распространения можно разделить на четыре подгруппы, из которых каждая будет объединять круг наиболее близких видов (ряды видов В. Л. Комарова). К таковым относятся: европейская с одним видом, восточносибирская с тремя видами, алтайско-саянская с шестью видами и североамериканская с 5 видами. Восточносибирская группа, которая нас в настоящее время прежде всего интересует, имеет еще и вторичный разрыв в отношении одного вида (*Erebia dabanensis* Ersch.). Названный вид, кроме своего основного ареала в заенисейской Сибири, имеет еще маленький островной ареал за Уралом в бассейне р. Печоры.

Какие же причины, какие палеогеографические факторы могли явиться причиной указанных дизъюнкций в ареалах и определить в прошлом ход видообразовательного процесса или нарушить протекающий ранее процесс видообразования и поставить некоторые группы видов на положение реликтов или вымирающих видов?

Причиной образования видов с дизъюнкцией первого типа, по всей вероятности, были ледниковые явления, которые разъединили в северных широтах когда-то общий ареал одного вида и путем изоляций восточных и западных его популяций, оставшихся в благоприятных для них условиях, привели к появлению приведенных выше видов.

В некоторых случаях возможно, что смещения степей и пустынь к северу могли также способствовать разрыву лесных панпалеарктических видов и приводили к образованию восточных и западных их викариатов.

Второй тип дизъюнкции и связанный с ней процесс видообразования возник в результате трансгрессии ранее небольшого внутреннего Японского моря и появления дуги восточноазиатских островов. Последние не только получили, вернее сохранили почти в целом всю фауну прилегающего континента, но, оказавшись в более благоприятных условиях климата, дали для некоторых групп взрыв нового видообразовательного процесса. В частности, в отношении приведенного рода *Dendrolimus* на о. Хонсю, кроме двух общих с материком видов, возник третий очень близкий к ним вид *D. superans* Butl. Два же указанных выше вида листоверток из рода *Ceraceopsis*, встречающихся в горных смешанных лесах северного Сихотэ-Алиня и о. Иезо, по своим морфологическим признакам очень близки, и, несомненно, обособление их в самостоятельные виды произошло сравнительно недавно в результате отторжения островов от материка, создавшего их изоляцию.

Третий тип дизъюнкции в отношении приведенных групп видов имеет то общее в своем происхождении, что развитие всех ареалов животных, как горных, так и долинных, происходило в направлении с северо-востока к юго-западу. Поэтому, взяв любую группу видов, представляющих систематически тесные комплексы, или видов-братьев, как говорил Н. А. Холодковский, которые рассеяны на путях их области распространения, будут ли то жуки рода *Rosalia*, имеющего в Японии, Калифорнии, Центральном Китае и в Приморье своих представителей в смешанных лесах, говорим ли мы о серии близких видов особого рода восточных ленточниц — *Eolimnitis eximia* Molt. — *E. pratte* Leech, приуроченных к горным лесистым ущельям в Приморье, Корее, Миньшане и Сычуане, или, наконец, относится ли это к группе скальных видов — *Argynnis childreni* Gray, *A. zenobia* Leech и *A. penelope* Stg., соответственно распространенных теперь в восточном Тибете, северном Китае и в южном Приморье, мы будем видеть следы того минувшего видообразовательного процесса, который был вызван в названных странах, вероятно, в связи с альпийским орогенезом и

поднятием Центральной Азии в конце третичного периода. Известное значение сыграли при этом трансгрессии и регрессии Китайского и Японского морей в более позднее время. При этом наличие в северо-восточных частях ареалов ряда более примитивных типов из названных родов указывает на центры возникновения многих китайско-гималайских типов именно в условиях северо-востока — на территориях современной маньчжурско-уссурийской фауны.

Четвертый тип дизъюнкции показывает, что процесс видообразования горных видов на пространстве всего северного полушария носил сложный характер. На основании сохранившихся до нашего времени групп видов рода *Erebia* цикла *alberganus* в северных или горных островных их обитаниях, процесс этот связан с формированием альпийской фауны древнего материка Ангариды. С большой долей достоверности можно предполагать, что центром развития названной группы видов рода *Erebia* являлись горные системы этой суши, откуда и шло их расселение, начиная с третичного времени. Ход этого расселения нам представляется таким образом. От наиболее примитивного вида — *Erebia kozhantschikovi* Shel., занимающего сравнительно небольшой ареал в Становом и Яблоновом хребтах, отделился *E. rawlowskyi* Mém., который занял более обширный ареал в Восточной Сибири и проник на Камчатку. Третий восточносибирский вид — *E. dabanensis* Ersch., отошедший, вероятно, еще раньше от основной формы, занял более обширный ареал. На восток он проник до Чукотки, а на запад, с разрывом в Западной Сибири, он идет до Урала. Вид этот восточным крылом своего ареала связан с группой неарктических видов группы *alberganus*, а западное звено ареала позволяет установить его генетические связи с европейским видом из этой группы. Возникновение изолированных местообитаний видов данной группы надо считать явлением, связанным прежде всего с происходящими изменениями в конфигурации морей и суши у берегов северо-восточной Сибири и северо-западной Америки, с одной стороны, и в пределах Западной Сибири, с другой стороны. Кроме того, в более позднее время сказались при этом и ледниковые явления (рис. 7).

В качестве дополнения, или некоторой детализации к только что разобранным примерам видообразования в

прошлом фауны Дальнего Востока, считаю необходимым привести еще два примера.

Возьмем распространение короедов рода *Cryphalus* в фаунах Маньчжурии, Приморья, Приамурья и Японии. Современное видовое разнообразие и биоэкологическая



Рис. 7. Карта ареалов: — — *E. rawlowskyi* Mém.; — — — *E. kozhantschikovi* Shel.

своей изменчивости уже перешли на положение реликтов, что указывает на следы когда-то процветающего в этой группе рода процесса видообразования (рис. 8). По нашим исследованиям пеструшка Кузнецова является как бы связующим звеном между широко распространенным в Палеарктике видом *Neptis coenobita*

прошлом фауны Дальнего Востока, считаю необходимым привести еще два примера.

Возьмем распространение короедов рода *Styrphalus* в фаунах Маньчжурии, Приморья, Приамурья и Японии.

Современное видовое разнообразие и биоэкологическая

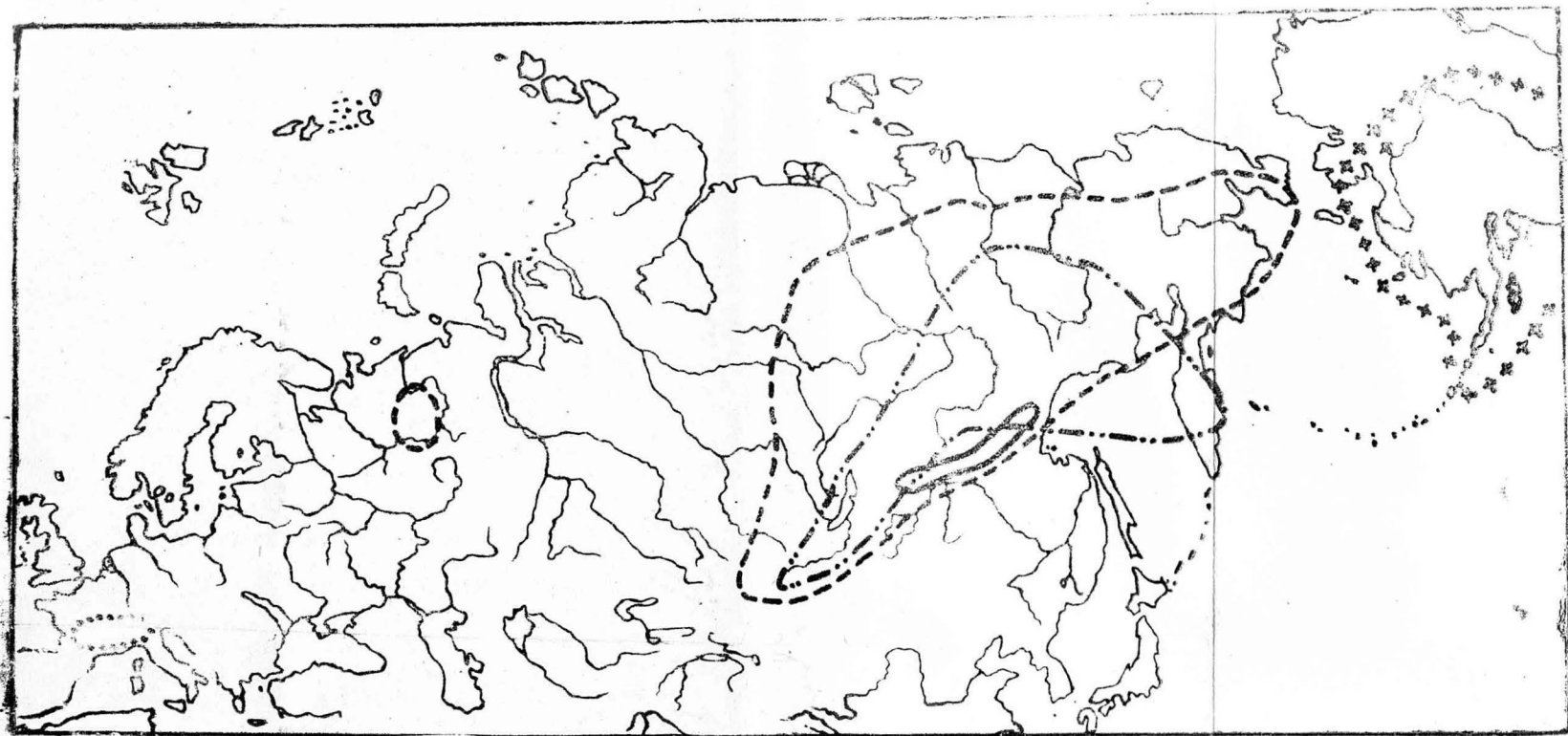


Рис. 7. Карта ареалов восточносибирских видов *Erebja* из группы *alberganus*: — *E. kozhantschikovi* Shel.; - - - *E. pawlowskyi* Mé n.; *E. dabanensis* Ersch.; - . - . *E. alberganus* De-Prun.; + + + + *E. youngi* Holl.

ской изменчивости уже перешли на положение реинтродукции, что указывает на следы когда-то процветающего в этой группе рода процесса видообразования (рис. 8).

По нашим исследованиям пеструшка Кузнецова является как бы связующим звеном между широко распространенным в Палеарктике видом *Neptis coenobita*

прошлом фауны Дальнего Востока, считаю необходимым привести еще два примера.

Возьмем распространение короедов рода *Cryphalus* в фаунах Маньчжурии, Приморья, Приамурья и Японии.

Современное видовое разнообразие и биоэкологическая дифференциация этого рода показывают, что последний, обладая высокой биологической стойкостью и экологической пластичностью, преодолел вековые изменения физико-географической среды и адаптировался своими многочисленными представителями к различным зонам и типам ландшафтов. Концентрируясь в основном в странах, фауны которых не переживали больших катастрофических явлений, род *Cryphalus* и подобные ему другие роды насекомых (например, из бабочек роды *Boarmia*, *Neptis* и другие) сохранили наряду с более молодыми видами и многие виды, которые, являясь наследием прошлого, отражают различные по времени этапы развития фауны.

Отделение Японских островов и образование в связи с этим островного варианта маньчжурской фауны, а также стадии формирования (образование вертикальных и горизонтальных зон) маньчжурской фауны на континенте, начиная с конца третичного периода и на протяжении всего квартала, создавали условия то ослабляющего, то усиливающего процесса видообразования. В целом же он оставался непрерывным, что и является причиной наблюдающегося в настоящее время видового многообразия в этих родах.

Второй пример. В современной фауне юга Дальнего Востока и сопредельных стран среди гетерогенных родов мы, однако, наблюдаем некоторые их звенья, явно клонящиеся к угасанию морфологического разнообразия. Так, в роде *Neptis* из группы *pygeri* — *soenobita* выделяются некоторые горные виды (например, в Сихотэ-Алине *N. kusnetzovi* Kurenz., а в горах о. Хонсю — *N. sp.*), которые по своим крайне незначительным ареалам, строгой экологической локализации и отсутствию морфологической изменчивости уже перешли на положение реликтов, что указывает на следы когда-то процветающего в этой группе рода процесса видообразования (рис. 8).

По нашим исследованиям пеструшка Кузнецова является как бы связующим звеном между широко распространенным в Палеарктике видом *Neptis soenobita*

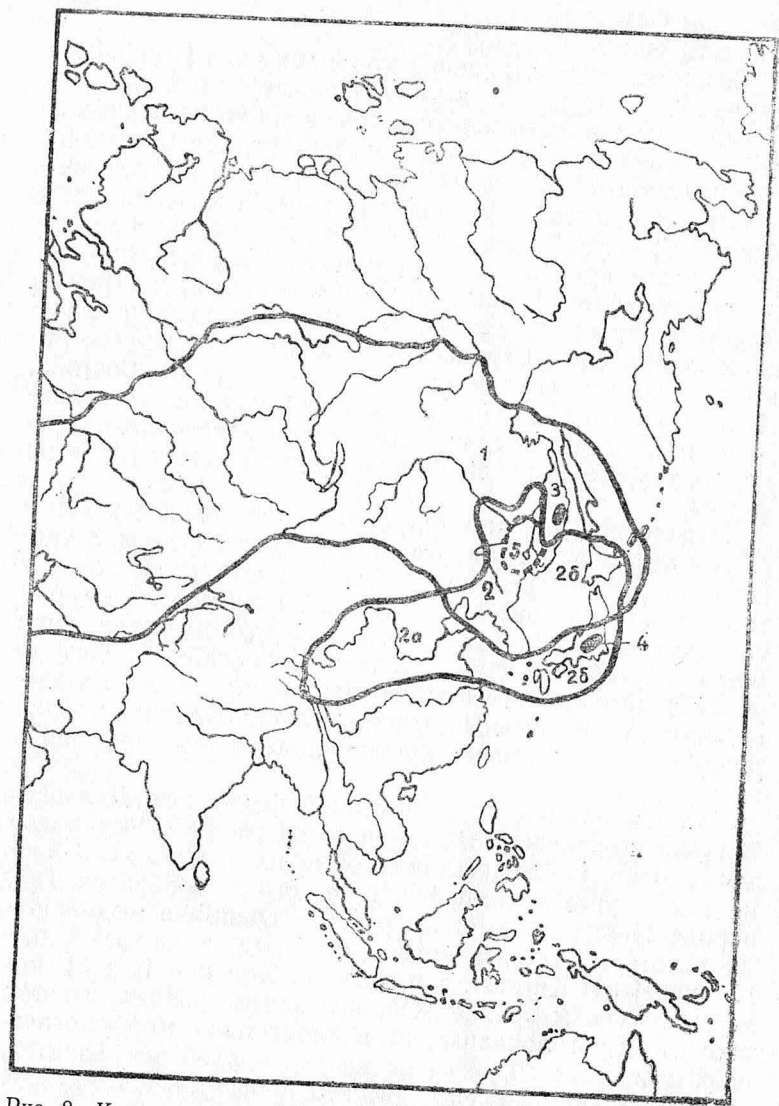


Рис. 8. Карта ареалов видов *Neptis* из группы *soenobita* — *pryeri*: 1 — *N. soenobita* Stoll. и ее географические расы; 2 — *N. pryeri* *adetria* Fruhst.; 2a — *N. p. arboretorum* Oberth.; 2б — *N. p. pryeri* Btl.; 3 — *N. kusnetzovi* Kurenz.; 4 — *Neptis* sp. n.; 5 — *N. speyeri* Stg.

Stoll. и приамурскими видами — *N. speyeri* Stg. и *N. pryeri* *adetria* Fruhst. При этом последний вид распространен и в Японии (*N. p. pryeri* Btl.), где в горах о. Хонсю встречается еще очень близкий к сихотэалинскому виду — *N. kusnetzovi* Kurenz. и свой особый вид, который вероятно, может считаться эндемиком горных лесов средней Японии. Таким образом, на примере разобранный группы видов пеструшек мы видим не только общие генетические связи между фаунами приамурской и японской, но и улавливаем те пройденные этапы процесса видообразования, который протекал параллельно в этих фаунах в связи с отделением островов от материка и развитием в горах вертикальной зональности (рис. 9).

Примерами такого же угасания видообразовательного процесса, но только целых родов, могут служить из насекомых прямокрылых кузнечики родов *Anatlasticus*, *Atlanticus*, *Paradrymadusa*, *Drymadusa* и некоторые другие. Из них первый, по своему строению более древний род, сохранился в настоящее время только в числе двух видов в горах южного Приморья и северной Кореи. Второй представлен целым рядом видов как в стране Восточной Азии, так и в Северной Америке. Остальные роды, в противоположность двум первым лесным или скально-лесным родам, являются степными или пустынными. Основываясь на изучении систематики, экологии и географии названных родов кузнечиков, можно прийти к заключению, что процесс древнего видообразования в этой группе прямокрылых проходил таким образом. Анцестральный тип этих родов *Anatlasticus*, сочетающий признаки рода *Atlanticus* и пустынно-степного рода *Paradrymadusa*, в раннетретичное время образовал две ветви: западную, давшую позднее ксерофильные роды *Paradrymadusa*, *Drymadusa* и другие, распространенные в зоне пустынь и степей Азии и Европы, и восточную, получившую впоследствии распространение в области смешанных и лиственных лесов Восточной Азии и Северной Америки. Сохранившиеся до настоящего времени два вида рода *Anatlasticus* (*A. uwarovi* Mir. в южном Сихотэ-Алине и *A. koreana* Bey-Bienko в горах северной Кореи) являются, несомненно, уже реликтовыми и знаменуют угасание третьей, более древней ветви этой группы кузнечиков.

Следы еще более древнего видообразования, вероят-

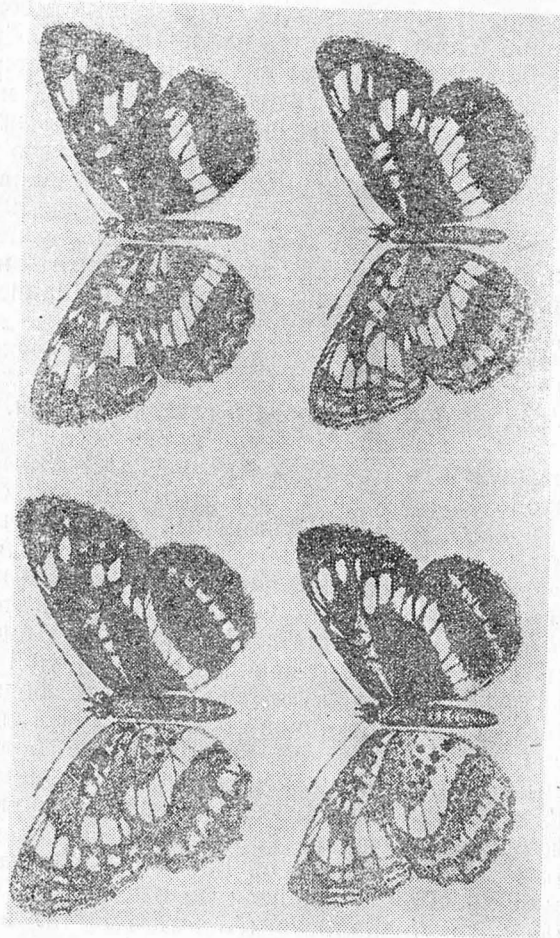


Рис. 9. *Nepis pueri* pueri Btl. (слева сверху), *N. p. adelgia* Fruhst. (слева внизу),
N. sp. n. (справа сверху), *N. kusnezovi* Kuznez. (справа внизу)

но, восходящего к палеогену, мы находим в современных фаунах при изучении дизъюнктивных ареалов монотипных, реже олиготипных, генетически близких родов. Виды последних в морфологическом отношении обыкновенно синтезируют признаки различных родов, указывая тем самым на исходные их корни в прошлом для других родов. Сохраняясь только в немногих географических точках и при строго экологических условиях, эти роды, несомненно, являются реликтовыми. Примерами распространения таких родов из птиц является *Sanachites*, известный из хвойных лесов северо-западной Америки, и близкий к нему наш черный рябчик, относящийся к особому роду *Falciennis*.

Из насекомых ручейников к таким родам относятся: наиболее примитивный в систематическом отношении *Architremma*, сохраняющийся только на отдельных высотах южного Сихотэ-Алиня, и генетически ему очень близкие, но более молодые роды: *Tremma* — из Европы, *Eotremma* — из Японии и *Neotremma* — из Сев. Америки.

Наконец, примером угасшего процесса видообразования, относящегося, по всей вероятности, ко времени мезозоя, можно считать такие примитивные роды прямокрылых, как *Grylloblattina*, открытый лишь недавно на о. Попова в Приморье, *Galloisiana*, известный из Японии, и *Grylloblatta*, живущий в западных частях Северной Америки.

По своему морфологическому облику названные роды являются конечными ветвями когда-то более разнообразного отряда прямокрылых или, может быть, даже реликтами вымерших предковых групп древнейших насекомых. И несмотря на довольно большие систематические расхождения названных родов, все-таки в их морфологическом габитусе сохраняется и до настоящего времени то общее, что сближает их филогенетически и позволяет усматривать в этом геологически пройденный процесс видообразования.

Из всего изложенного можно сделать следующие выводы:

1. Изучение систематики, экологии и географии расовых, видовых и родовых, филогенетически близких групп животных позволяет не только найти пути текущего, но и во времени более отдаленного процесса видообразования в современных фаунах.

2. Процессы видообразования в прошлом, так же как и в современную эпоху, определялись ходом изменяющихся физико-географических условий или изменением ландшафтов в целом. Поэтому они могут быть датированы определенными моментами геологической истории.

3. Установление в той или другой фауне протекающих в пространстве и во времени процессов видообразования вместе с тем дает возможность и более точно конкретизировать отдельные этапы развития изучаемых фаун.

THE HISTORICAL ZOOGEOGRAPHY AND SPECIATION

By A. I. Kurentzov

The Far-Eastern Branch of the Academy of Sciences of the USSR.

S U M M A R Y

The materials for the present paper have been the author's investigation on study of the entomological fauna in the basin of the rivers Ussuri and Amoor.

The author proves that the methods of the historical zoogeography and first of all the study the dynamics of the areas of now living species permits to reveal stages the speciation in the fauna.

The present process speciation is observed among species, having some forms, which have recently appeared by means of the ecological and geographical isolation in the special vertical and horizontal zones (for example *Parrage achine* and *Melanargia halimede* with theirs subspecies).

The signs of earlier stage of speciation are caught on study the distribution of several species of the heterogeneous genera by their habitats. They have appeared as a result influence of the several paleogeographic causes (the transgression and regression of seas, glacial phase, displacement of landscapes) in the end of tertiary period and in the first half of quaternary. The most part of these genera in the present time is prosperous. (*Colias*, *Erebia*, *Eranthis* and anth.). Only some groups of their species and some monotypic genera have the evident tendency to the dying of a morphological diversity and they have passed into a relicts (for example *Anatlanticus*, *Neptis kusnetzovi*).

The signs of more ancient speciation, which can be traced back to paleogenic time probably, are observed in the fauna of the Amoorland on study the genetically close genera with the discontinuous areas. Preserving only in some geographical spots and in the definite ecological condition these genera are the relicts (*Architremma* in the Ussuriland, *Tremma* in Europe, *Eotremma* in Japan and *Neotremma* in North America).

At last, so primitive genera of the orthopteroous insects such as *Grylloblattina* from the Island Petrov (Ussuri Province), *Galloisiana* known from Japan, and *Grylloblatta* living in the western parts of the North America, are also an examples of the ancient speciation but it probably concern mesozoic time. By their morphological habitus these genera must be related to the relicts of ancestral groups of the most ancient insects.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авиннов А., 1913 — О некоторых новых формах рода *Parnassius*. Ногое Soc. Ent. Ross., XL
2. Берг Л. С., 1910 — О виде и его подразделениях. Биологический журнал. Кн. 3.
3. Бей-Биенко Г. Я., 1951 — Исследования по кузнечиковым (Orthoptera, Tettigoniidae) Союза ССР и сопредельных стран. Тр. Всесоюз. энг. общ., т. 43.
4. Бей-Биенко Г. Я., 1951 — Новый представитель ортоптеридных насекомых из группы *Grylloblattoidea* (Orthoptera) в фауне СССР. Энт. обозрение, т. XXXI, № 3—4.
5. Бианки В., 1916 — Вид и подчиненные ему таксономические формы. Русский зоол. журнал, т. I. вып. 9—10.
6. Гольц Д., 1934 — *Golz D.* — Ueber *Erebia sedakovi* Ev. und *E. alcmene* Gr.-Gr. Iris XLVIII.
7. Голланд В. И., 1919 — *Holland W. I.* — The butterfly book.
8. Дарвин Ч., 1936 — Путешествие натуралиста на корабле „Бигль“. Ленинград.
9. Дарвин Ч., 1939 — Происхождение видов путем естественного отбора. Ленинград.
10. Комаров В. Л., 1901 — Флора Маньчжурии. Т. I.
11. Комаров В. Л., 1908 — Введение к флорам Монголии и Китая. Тр. Ботанического сада, 29, № 2.
12. Комаров В. Л., 1944 — Учение о виде у растений.
13. Куренцов А. И., 1911 — Современные ареалы формообразования у чешуекрылых уссурийской фауны. Тр. Горно-таежной ст. Ак. наук СССР, т. IV.
14. Куренцов А. И., 1956 — О двух замечательных вилах листовертков из Сихотэ-Алиня. Тр. Д-з филиала Ак. наук СССР, серия зоол., т. III.
15. Кэно Л., 1936 — *Cuenot L.* — L'Espece.

16. Лэк Д., 1947 — Дарвиновы вьюрки.
17. Майр Е., 1947 — Систематика и происхождение видов.
18. Огнев С. И., 1914 — Вопрос о виде в свете новейших данных. Зоолог. журнал, т. XXIII, вып. 1.
19. Ренш Б., — Rensch В. — Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung.
20. Семенов Тянь-Шанский А. П., 1910 — Таксономические границы вида и его подразделений. Зап. Ак. наук, т. XXV, в. 1.
21. Семенов Тянь-Шанский А. П., 1911 — О новом представителе рода *Rosalia* (Coleoptera, Cerambycidae) из Южно-Уссурийского края. Рус. энт. обзор., XI, N. 1.
22. Синская Е. Н., 1948 — Динамика вида.
23. Торп В. Г., 1945 — Thorpe W. H. — The evolutionary significance of habitat selection. Journ. Anom. Ecology, 14, N. 2.
24. Турессон Г., 1936 — Rassenökologie und Pflanzen-geographie. Bot. Not., 3—4.
25. Уорен Б., 1936 — Warren В. С. S. — Monograph of the genus *Erebia*.
26. Холодковский Н. А., 1910 — О биологических видах. Изв. Ак. наук.

Г. И. Иванов

Почвы горных хвойно-широколиственных лесов южного Приморья¹

Приморье с давних пор привлекало внимание естествоиспытателей своим разнообразием растительного и животного мира. Специфику природы в целом, а также и отдельных составляющих ее элементов, отмечали почти все естествоиспытатели, когда-либо работавшие на Дальнем Востоке. Многие особенности и своеобразие природы Приморья отмечал и выдающийся исследователь Дальнего Востока В. Л. Комаров. Например, характеризуя растительность Маньчжурской флористической области со свойственными для нее хвойно-широколиственными лесами, В. Л. Комаров писал: «Едва ли не самой характерной особенностью маньчжурской флоры является ее богатство разобщенными видами. То это формы тождественные с европейскими, гималайскими или американскими, но совершенно исчезающие на всем пространстве Сибири, средней и центральной Азии и на севере у побережий Тихого океана, или даже и всего запада Северной Америки, то виды заменяющие»².

По данным Б. П. Колесникова, в лесных группировках кедрово-широколиственных лесов насчитывается около 200 видов деревьев, кустарников и лиан. Такое разнообразие растительности, а также климатических условий юга Приморья не могло не отразиться на характере почвенных процессов. Для каждой географической точки свойственны определенные биоклиматические условия,

¹ Доклад, прочитанный на IX «Комаровских чтениях» при Дальневосточном филиале имени В. Л. Комарова Академии наук СССР.

² В. Л. Комаров, Избр. соч., 1953, т. IX, стр. 525.