



Учебное издание

Абдурахманов Гайирбег Магомедович, Криволицкий Дмитрий Александрович, Мяло Елена Григорьевна, Огуреева Галина Николаевна **Биогеография Учебник**

Редактор *В. А. Стряпчий*

Технический редактор *Н. И. Горбачева*

Компьютерная верстка: *А.Б.Орехов*

Корректоры *В. В. Кожуткина, Л. А. Богомолова*

Изд. № А-436-Ш. Подписано в печать 15.07.2003. Формат 60x90/16. Бумага тип. № 2. Печать офсетная. Гарнитура «Тайме». Усл. псч. л. 30,0. Тираж 20 000 экз. (1-й завод 1-5100 экз.). Заказ № 2574 Лицензия ИД № 02025 от 13.06.2000. Издательский центр «Академия». Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.003903.06.03 от 05.06.2003. 117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 223. Тел./факс: (095)334-8337, 330-1092.

Отпечатано с готовых диапозитивов в ГУП «Облтип. «Печатный двор» 432049, г. Ульяновск, ул. Пушкарева, 27

ГЛАВА I РАЗВИТИЕ БИОГЕОГРАФИИ

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

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

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

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

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

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

ПРЕДЫСТОРИЯ БИОГЕОГРАФИИ

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

переселиться при бескормице и что можно использовать в пищу на новом месте? Древний человек уже понимал задачу, которую современная наука формулирует так: *пользоваться дарами природы, живя с ней в согласии из поколения в поколение, не подрывая ее ресурсов.*

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

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

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

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

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

«Отцом ботаники» был Теофраст (Тсофраст, 371 — 286 до н. э.), написавший десятитомную «Естественную историю растений» и восемь книг «О причинах растений». В них упоминается примерно 500 видов растений, произрастающих в Греции и ее ближайших колониях, а также в тропиках, например индийская смоковница, кардамон и др. Из своих наблюдений за растениями разных мест Теофраст сделал вывод, что своеобразие растительности *«создается разницей в месте»*. То, что в жарких странах у лиственных деревьев не бывает ежегодного

листопада, Теофраст объяснял влиянием климата. Он справедливо сомневался в возможности самозарождения растений и считал, что семена разносятся водой, ветром, птицами и другими путями.

В книгах Теофраста сообщается, как выжигать древесный уголь, добывать смолу, деготь, пряности, как и где, применять различные сорта деревьев; имеются также замечания о географическом распространении растений, их болезнях, влиянии климата на рост и продолжительность жизни растений; он правильно подметил важную роль листьев в питании растений. Теофраст различал деревья, кустарники и травы, сухопутные и водные растения. Как все энциклопедисты Древней Греции, он уделял внимание разнообразным вопросам и оставил интересные рассуждения о географическом распространении не только растений, но и животных.

С античной эпохой связано развитие естественных наук. В это время жили великие ученые: Архимед и Диофант, Евклид и Аполлоний, Гиппарх и др., группировавшиеся вокруг знаменитой Александрийской библиотеки, насчитывающей 700 тыс. рукописей: свитков, пергаментов, папирусов. Широкое распространение в это время получила география, черпавшая новый материал из походов Александра Македонского (VI в. до н.э.) и многих путешественников (III в. до н.э. — IV в. н.э.), которые значительно расширили круг стран, известных в то время ученым, и способствовали обогащению сведений о растительном и животном мире Земли. Известный географ Страбон (63 г. до н.э. — 24 г. н.э.) ввел в географию описание растений и животных. С именем Птолемея (около 150 г. н.э.) связаны первые картографические работы. Географические сведения были обработаны Эратосфеном (275 — 194 гг. до н.э.) — библиотекарем Александрийской библиотеки.

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

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

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

В XIII в. венецианский путешественник Марко Поло (1254—1324) привез в Европу интереснейшие сведения о флоре и фауне ранее неизвестных отдаленных стран Азии, существенно пополнив этим представления о живой природе Земли. В

том же веке Альберт фон Больштед, прозванный «Великим» (ок. 1193—1280), вслед за Аристотелем развивавший представление о формах тел и их изменениях, свел в ряде трактатов накопившиеся к этому времени материалы о животных, растениях, минералах, привлекая данные древних авторов, которые в значительной степени были забыты. В целом же в этот период биогеографии как науки еще не существует, а имеются только в той или иной степени отрывочные или разрозненные сведения о видах растений и животных, местах и условиях их обитания.

Зарождение и формирование капитализма в феодальных странах Европы сопровождалось расширением связей между странами. Поиски морского пути в Индию, открытие новых материков и островов показали существование резких географических различий между вновь открытыми территориями и ранее известными. Поток диковинных растений и животных хлынул в Европу. Пробудился интерес к изучению природы в своем отечестве.

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

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

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

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

Среди наиболее известных сочинений этого времени можно упомянуть *«Новую книгу о травах»* немецкого ботаника И. Бока (1498—1544), *«Десять книг о*

населении экзотических стран» французского натуралиста К. Клюзия (1525— 1609), «Естественную историю птиц с их описаниями и простыми рисунками, сделанными с натуры» М.Белона (1518— 1564), «Книги по истории животных» швейцарского естествоиспытателя К. Геснера (1516—1565) и многие другие. Отдельно следует упомянуть ботаника Ж.Турнефора (1656—1708) «Сторой была приведена система растений номенклатуре (понятие рода и вида), ния о высотной поясности растительно 1704 гг. выходит трехтомная «Истории французского в ко-арной веде-696-егося английского ботаника Д. Рея (1628— 1705), в которой он впервые в ботанике сформулировал понятие вида и предложил деление цветковых растений на однодольные и двудольные.

Постепенно закладываются основы тематической картографии. С доисторических времен сведения о распространении промысловых животных доходят до наших дней в виде наскальных рисунков. Начиная с первых шагов картографии как метода познания земной поверхности данные о животных и растениях естественно вписывались в характеристики территорий или акваторий. На планах-путеводителях первой половины XIII в. помещали рисунки разнообразных рыб, змей, зверей, птиц, древесных растений. На первых географических картах эпохи раннего средневековья приведены вполне реалистичные изображения многих животных.

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

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

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

ЭПОХА ВЕЛИКИХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ОТКРЫТИЙ

Эпоха Великих географических открытий ознаменовалась многочисленными путешествиями, в которых добывались все новые и новые сведения об открытых землях, народах, населяющих эти земли, и, что особенно важно для биогеографии, появились указания на то, что каждый вновь открытый материк или остров обладает своей, чаще всего самобытной, флорой и фауной. Так было с открытием Америки, Австралии, проникновением в удаленные районы Африки, Азии, в громадные, почти ненаселенные пространства Сибири. Изменился и характер путешествий в дальние страны. Знакомство с природой посещенных островов и континентов становится обязательным. Английский путешественник Джеймс Кук берет с собой в

кругосветное путешествие естествоиспытателей — отца и сына Д.Форстера и Г.Форстера, а В.Беринг — Г.Стеллера. Ученые отмечали, что разница в облике растительности и животного населения зависит от географического положения материков или островов. С этим временем связано становление сравнительного метода в биогеографии.

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

Именно М.В.Ломоносову потомки должны быть благодарны за плодотворную идею организации грандиозных академических экспедиций в 1768—1774 гг., которые изучали природу отдаленных окраин России под руководством В.И.Беринга, П.С.Палла-са, И.И.Лепехина, С.Г.Гмелина, В.Ф.Зуева и многих других известных географов.

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

К наблюдениям о ходе кеты в верховья реки и гибели ее после метания икры русский землепроходец В. Атласов добавляет: *«Иных рыб много — 7 родов разных, а на русские рыбы не походят. И идет той рыбы из моря по тем рекам гораздо много и назад та рыба в море не возвращается, а помирает в тех реках и в заводях. И для той рыбы держится по тем рекам зверь ~ соболи, лисицы, выдры»* (Д. С. Оглоблин, 1891). Одно из замечательных географических описаний Сибири XVI [в. находим у Ю. Крижанича — священника хорвата, который приехал в Москву в 1659 г., а в 1661 г. был сослан в Тобольск, где пробыл до 1676 г. За это время он собрал о Сибири много интересных данных и написал большую работу «История Сибири», лучшей частью которой является описание «трех климатов»: *«Сибирь состоит из трех климатов, простирающихся от запада к востоку. Первый климат, омываемый ледовитым морем, — северный; здесь не произрастают ни плоды, ни овощи, зато отсюда получают шкурки соболей и чернобурыхлисиц... Второй климат, средний, смежный с упомянутым выше, населен русскими и татарами... Третий климат составляют обширнейшие степи, в которых блуждают кочевые калмыки со своими стадами»*. Таким образом, автор довольно четко выделил тундру и редкостойную северную тайгу; среднетаежную полосу; степи. Для каждой зоны он привел описание климата, растительности, животного мира и способа ведения хозяйства.

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

И. Г. Гмелин первым из ученых-натуралистов обосновал разделение Сибири на две естественноисторические провинции: Западную Сибирь и Восточную Сибирь, причем биогеографический элемент является важным в доводах ученого. *«Мне не казалось, — писал Гмелин в 1749 г., — что в Азии нахожусь, пока до Енисея реки не доехал... Но от Енисея реки как на восток, так и юг и на север земля другой вид и не знаю, какую другую силу получила; хребты и холмы сперва попадались местами, а там уже вся страна была гориста и красотой долин и степей между гор лежащих никакой стране не уступаю. Оказывались звери, нигде еще не известные, как, например, кабарги, или степные бараны. Не попадались уже травы, в Европе растущие, но вместо них новые, в Европе незнакомые, помалу появились. Сверх того чистые, светлые и здоровые воды, вкусные рыбы и птица и самый различный род тамошних народов довольно доказывали, что там особливая часть света».*

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

Труды ботаников и зоологов к концу XVIII в. были завершены выдающимся шведским ученым Карлом Линнеем (1707—1778), заложившим основы научной систематики живых организмов и создавшим известную «Систему природы» (1735), сыгравшую огромную роль в дальнейшем развитии биологических наук. Он обосновал систему соподчиненных номенклатурных категорий: класс, порядок, семейство, род, вид, к которым позже Ж. Кювье добавил категорию «тип», узаконил бинарную номенклатуру, согласно которой каждый вид имеет два латинских обозначения — родовое название и видовой эпитет, ввел до 1000 терминов, описывающих морфологические признаки растений и животных. Линней уточнил само понятие «вид», выделил в классификации животных высший класс —

млекопитающих — и отнес к нему человека. Его система получила широкое распространение, примененная им номенклатура и язык облегчили работу ботаникам и зоологам, позволив разобраться в массе накопленного материала и систематизировать его.

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

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

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

СТАНОВЛЕНИЕ БИОГЕОГРАФИИ КАК НАУКИ

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

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

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

В конце XVIII в. один за другим вышли из печати труды французского ученого Ж.Бюффона (1707—1788) — автора многотомной «Естественной истории», «Истории Земли» и ряда других сочинений, где он обобщил все имевшиеся к тому времени сведения о географическом распространении животных и растений. Н.А.Северцов (1855) справедливо отмечал, что Ж.Бюффон *«более всех своих предшественников и современников занялся зоологической географией, строго разграничил животных Старого Света от американских и указал общие, до сих пор верные зоологические признаки обоих материков. Далее он обратил особое внимание на различные условия распространения животных сухопутных и водяных, на сияние внешних условий, климата и местности на животную жизнь».* Ж.Бюффон признавал сильные и быстрые изменения поверхности земли, зависимость распределения животных и растений от размещения морей и суши, значение горных хребтов и больших водных пространств как преград к расселению организмов. Формулируя ряд важных биогеографических положений о преемственной связи между флорами и фаунами всех периодов в истории Земли, признавая самостоятельные центры распространения для каждого вида, он в то же время руководствовался в своих работах многими положениями теории катастроф. Ж.Бюффон высказал много новых оригинальных суждений о проблемах зоогеографии, весьма сходных с суждениями Е.Циммермана.

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

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

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

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

Несколько позже появляется опыт установления естественных фаумистических областей, предпринятые И. Миндингом, Н. П. Вагнером (1829—1907) и др. И.Миндинг (1829) установил относительный характер линейных границ фаунистических областей, ввел термины *автохтоны* (виды, обитающие в данной местности со времени своего становления) и *мигранты* (виды, пришедшие из других местностей) и дал их определение. Н.П.Вагнер (1844) на основании распределения млекопитающих разбил сушу земного шара на три пояса (северный, средний, южный), а каждый пояс -на восемь зоогеографических областей.

Г. Бергхауз продолжил исследования в области зоогеографии. Он делает вывод, что жизнь животных зависит от физических условий, особенно от теплоты и влаги, обуславливающих жизнь растений и, следовательно, влияющих на распределение животных по известной схеме: растения —травоядные —хищники. В основу установления зоологических областей он взял только хищных животных, объясняя это тем, что хищники распространены в зависимости от распределения других животных, служащих им пищей, и являются завершающим и самым надежным звеном при выделении областей распространения животных. В выделении областей Г. Бергхаузом большую положительную роль сыграло и то, что

он принял во внимание климатические и орографические условия. Это, в частности, нашло отражение на составленных им картах, помещенных во «Всеобщем зоологическом атласе» (1851). Заметным биогеографическим исследованием данного периода являются работы чешского ученого Л. Шмарды. В его книге «Географическое распространение животных» (1853) выделено три раздела: 1) условия географического распределения животных; 2) обзор зоологических областей суши; 3) зоологические области моря. Он различал две среды обитания животных и разделил животный мир на две группы: наземные (в том числе пресноводные) и морские животные. Л. Шмарда считал физические условия определяющими при распространении животных. К таким условиям он относил температуру, свет, пищу, электричество, давление атмосферы и т.д. Заслуга ученого заключается в том, что он свел воедино громадный фактический материал, собранный его предшественниками, сформулировал некоторые зоогеографические положения, расширив зоогеографическое деление мира до 31 области, и способствовал дальнейшему развитию экологического направления в зоогеографии.

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

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

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

деятельности человека в изменениях внешних условий жизни животных. После работ Рулье в России окончательно сложилось *экологическое направление* в биогеографии.

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

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

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

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

А. Гумбольдт отметил также, что системы поясов растительности имеют различное строение в горах жаркого, умеренного и холодного климатов. По праву классическими считаются описания растительных областей Южной и Центральной Америки, выполненные (1799—1802) Гумбольдтом совместно с французским ботаником и путешественником Э. Бонпланом (1773—1858). Результатом его наблюдений и исследований стал тридцатитомный труд «Путешествие по тропическим областям Нового Света в 1799—1804 гг.», принесший ученому мировую славу.

Выделение А.Гумбольдтом 19 «физиономических форм растений» — групп, включающих похожие друг на друга виды, часто далекие в систематическом отношении, но сходные по морфологическому облику, явилось основой учения о жизненных формах — одного из основных разделов экологии и экологической географии растений. Кроме того, он исследовал причины и способы распространения растений (с помощью ветра, воды, животных и человека). Представления Гумбольдта об общественных и одиночных растениях и о том, что облик растений есть выражение ландшафтных особенностей тех местностей, где они обитают, легли в основу науки о растительных сообществах — фитоценологии или геоботаники, которая в качестве самостоятельного направления выделилась много позже — в конце XIX — начале XX в. Эта идея Гумбольдта была разработана дальше его последователем — немецким ботанико-географом А.Гризебахом (1814—1879) в книге «Растительность земного шара».

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

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

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

Таким образом, к середине XIX в., ко времени появления эволюционного учения Ч.Дарвина, развились основные направления ботанической географии и зоогеографии; при этом сумма знаний, накопленных зоогеографами, была несколько меньше суммы знаний, накопленных ботанико-географами. Наметилась резкая дифференциация этих двух ветвей биогеографии. Лишь в трудах путешественников,

да в упомянутом труде Э.Форбса мы находим комплексные ботанико- и зоогеографические описания и некоторые общие теоретические положения.

РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ В БИОГЕОГРАФИИ (ДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД)

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

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

связывает уже и их географическое распространение. Причины изменений видов в процессе развития **К.М. Бэр** видел в изменении среды обитания, особенно климата.

Наш соотечественник, ученик К. Ф. Рулье, Н. А. Северцов (1827— 1885), воплотив в жизнь идеи учителя, создал первую экологическую монографию «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855). В этой работе, имевшей важное значение для дальнейшего развития биогеографии, он применил оригинальный метод и установил связь между особенностями фауны и теми физико-географическими условиями (климат, почва и т.п.), в которых живет и развивается эта фауна. Здесь приводятся многочисленные данные о влиянии экологических факторов на размещение животных и о животном мире разных ландшафтов. Распространение и миграция животных объяснялись ученым исключительно на основе современной экологической обстановки.

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

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

Английский зоолог и зоогеограф Ф.Л.Склстер (1829—1913) на основе применения статистического метода разработал систему зоогеографических (точнее, фаунистических) областей, которая с теми или иными изменениями применяется и современными зоогеографами. В отличие от выделения многочисленных мелких зоологических областей он обосновал существование шести крупных областей (*Палеарктической, Эфиопской, Индийской, Австралийской, Неарктической, Неотропической*), характеризующихся эколого-фаунистической общностью. Детализированная А.Уоллесом, впоследствии эта схема легла в основу современного зоогео-графического районирования. Первый набросок системы фаунистических областей, основанный на распространении птиц, был опубликован Ф. Л. Склстером за год до выхода в свет книги Ч.Дарвина «Происхождение видов».

Среди крупных ботанико-географов этого периода можно назвать также швейцарских ученых Огюстена Декандоля (отца, 1778—1841) и Альфонса Декандоля (сына, 1806—1893), английского ботаника Д. Гукера (1817—1911) и многих других. Продолжая издание «Системы растений», начатое его отцом, Альфонс Декан-лоль особое внимание уделял географии растений, в которую внес весьма значительный вклад. Опираясь на методику Э.Форбса, он изучал распределение и распространение растений, учитывая условия окружающей среды, и предложил новый метод исследования. Л. Декандоль считал, что к геологическим данным нужно обращаться только тогда, когда современные физические условия дают ответа на вопрос об истолковании тех или иных явлений. Он указывал на необходимость тщательного изучения видов как апологических объектов и их ареалов — основного и надежного материала для установления флористических регионов. Ученый не "фицал необходимости учета исторических данных, но требовал і ч і орожности в их использовании. Декандоль обосновал различия и и лов: *эндемических*, или обитающих только в одном регионе; *спорадических*, или распространенных в некоторых странах; *колонистов* и *автохтонных*. Первые две группы видов прямо определяют их распространение, вторые две — весьма важны при определении центров распространения. Результаты своих наблюдений А. Декандоль опубликовал в своей основной работе «Географии растений» (1855) — самом выдающемся произведении додарвиновского периода, оказавшем огромное влияние на дальнейшее развитие биогеографии.

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

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

Теория Ч.Дарвина о происхождении видов путем естественного отбора основывалась на всех достижениях биологии того времени, в том числе на фактах ботанической географии и зоогеографии. Она привела к пересмотру всех представлений о факторах дифференциации флор и фаун, положив начало новому

периоду в биогеографии. Ход рассуждений Ч.Дарвина хорошо виден на примере описания им Галапагосских островов (1867), расположенных в Тихом океане: *«Я увидел оригинальные виды птиц, пресмыкающихся и растений, не существующих нигде в другом месте Земли. А между тем все они носили на себе американский отпечаток. В песне пересмешника, в хриплом крике стервятников, в больших, похожих на канделябры опунциях, я ясно видел соседство Америки, хотя острова эти и разделялись таким огромным количеством миль океана от материка и значительно отличались от него по своему геологическому строению и климату. Еще удивительно было то обстоятельство, что большинство обитателей каждого отдельного островка этого небольшого архипелага отличалось между собою видовыми признаками, хотя и обнаруживало чрезвычайно близкое родство»*. Много интересного было высказано им о животном мире островов Хуан-Фернандес и Фолклендских.

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

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

Теория развития органического мира заставила по-новому по-и-йти к изучавшимся ранее вопросам. Впервые под биогеографическим исследованием была подведена фундаментальная научная и.т. После работ Ч. Дарвина ученые уже не могли верить в сотворенность видов, в их одновременное чудесное появление в

удаленных друг от друга районах земного шара. Представление о непрерывности существования видов и их изменении во времени легло и основу всех последующих биогеографических построений. Огромное значение приобрело исследование взаимоотношений организмов и среды, так как установленное Дарвином преобразование видов путем естественного отбора по-новому поставило вопрос о значении среды для процесса эволюции.

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

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

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

Немецкий систематик О. Друде (1852—1930) считал необходимым при ботанико-географических исследованиях применять статистические методы обработки материалов по составу флоры, сочетая их с климатическими построениями. В работах О. Друде впервые четко разграничены исследования флоры и растительности. В описываемый период быстро развивалась и зоогеография. В 1868 г. английский биолог Т. Гексли (1825—1895), друг Ч. Дарвина, предложил ввести в зоогеографическое (фаунистическое) районирование суши эволюционный принцип. Система фаунистического расчленения суши должна, по его мнению, отражать расположение основных центров развития классов животных, в частности млекопитающих. На основе этого принципа Р. Лидеккер (1896) выделил три царства или геи: *Нотогею* — центр развития сумчатых и однопроходных; *Неогею* — центр развития неполнозубых; *Арктогею* — центр развития большей части высших, плацентарных млекопитающих.

Историческая биогеография получила дальнейшее развитие в трудах К. Рютимейера, который в 1867 г. опубликовал работу *«О происхождении животного*

мира», где на основании палеонтологических данных и фактов современного распространения животных сделал попытку выделить на Земле фаунистические слои различной древности. Наиболее древней он считал фауну Мирового океана — колыбели жизни, утверждая, что от нее произошли обитатели пресных вод и суши. Из сухопутных фаун к самой древней Рютимейер относил австралийскую с ее однопроходными и сумчатыми, являющимися потомками мезозойской фауны. К более молодым он причислял африканскую и индийскую фауны (третичный возраст), а к самой молодой — мало изменившуюся ледниковую фауну Северной Америки и севера Старого Света. Историческое направление в зоогеографии утвердили также классические работы английского натуралиста и путешественника, сподвижника Ч.Дарвина А.Р.Уоллеса (1823 — 1913): «Зоологическая география Малайского архипелага» (1860), «Географическое распространение животных» (1876) и «Островная жизнь» (1880). А.Уоллес, самостоятельно пришедший к идее естественного отбора как главного фактора эволюции организмов, одновременно с Ч.Дарвином и независимо от него является автором термина «дарвинизм», примененного для наименования теории эволюции. Им был обобщен огромный биогеографический материал, в том числе и данные палеонтологии о прошлом распространении видов. Уоллес использовал метод, предложенный А.Декан-долем, тщательно изучал ареалы видов и более высоких таксонов (родов, семейств), учитывая при этом историю происхождения фаун различных частей Земли.

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

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

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

Крупным вкладом в экологическую географию были труды американских зоологов Ч.Мерриама (1894,1898), выдвинувшего теорию «зон жизни», и Д.Аллена (1838—1921), известного каждому экологу благодаря «Правилу Аллена» о соответствии выраженности внешних признаков у животных условиям среды и количественной зависимости распространения организмов в соответствии с соотношением тепла и влаги в наземных местообитаниях. Ч. Мерриам разделил Северную Америку на экологические зоны, каждая из которых характеризовалась

определенными биоценозами, или «*биотой*» (новый, введенный им в биогеографию термин). Идея «зон жизни», получившая широкое признание у американских географов, была применена к изучению территории одиннадцати западных штатов, гористый рельеф которых с наличием высотных поясов облегчал выделение «зон жизни и урожайности».

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

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

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

РАЗВИТИЕ БИОГЕОГРАФИИ В РОССИИ

Идеи и методы биогеографических исследований активно развивались в России на основе многолетних исследований ее огромной территории. До сих пор не потеряла своей научной значимости работа российского академика П. С. Палласа «Зоогеография рос-со-азиатика» (1811), в которой впервые дан анализ фауны и флоры азиатской части России. Из других русских зоогеографов напомним о работах К. М. Бэра, исследовавшего животный мир Новой Земли, Русской Лапландии, побережий Балтийского моря, Волги и Каспия (с 1837 по 1857 г.), Ф. Ф. Брандта, опубликовавшего несколько сводок по фауне позвоночных животных различных районов России, Г.И.Фишера, автора многотомной, оставшейся неоконченной сводки «Насекомые России», Г.С.Карелина, неутомимого исследователя флоры и фауны Южного Урала, Средней Азии, Алтая, основные

труды которого, к сожалению, погибли при пожаре его дома в Гурьеве, но который оставил о себе память в виде ценных статей и огромных коллекций.

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

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

А.Ф. Миддендорф многое сделал для изучения перелетов птиц, первым составил карту миграционных путей и предложил магнитную гипотезу ориентации птиц во время перелетов. Он же ставил вопросы об экологическом принципе деления Европы и Азии на зоогеографические зоны, намечает зоогеографическое деление Сибири, при этом отмечает роль таких крупных преград, как Уральский хребет, рек Енисея и Лены в распространении видов, ставит вопрос о связи фауны Сибири и Северной Америки через «Берин-гию», указывает на постоянство ареалов отдельных видов животных. Для огромных просторов Сибири Миддендорф отмечал явления неравномерного распространения животных и бедность их видового состава. Преобразования северных флор он обосновывал естественным отбором и приспособлением к изменяющимся условиям под постоянным воздействием постепенного охлаждения Центральной Азии.

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

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

Идеи Н.А. Свирцова оставили глубокий след в науке и получили дальнейшее развитие в трудах его учеников — М. А. Мензбира и П.П. Сушкина. Непреходящее значение имеют работы академика М.А. Мензбира (1855—1935), который

опубликовал «Орнитологическую географию Европейской России» (1882), где уточнил предложенное Северцовым разделение Евразии на зоогеографические пояса, выделил в Восточной Европе округа и дал очерк ее фауны со времен ледникового периода. Этой работой Мензбир оказал огромное влияние на развитие в России зоогеографии, во главе этой науки он был в течение пятидесяти лет. Классическая сводка Мензбира «Птицы России» и его исследования по фауне Средней Азии на долгие годы определили направления и методы работы отечественных зоогеографов, особенно орнитологов.

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

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

Академик П. П. Сушкин (1868—1928), гармонично объединяя экологическое и историческое направления в биогеографии, разработал картину эволюции фаун Сибири и Центральной Азии. Он предложил гипотезу о былом существовании мощного центра формирования сухопутной фауны, располагающегося на северо-востоке Азии. Этот центр Сушкин вслед за А.Ф. Миддендорфом назвал *Берингией*. Гипотетическая Берингия, согласно П.П. Сушкину, соединяла северо-восток Азии и северо-запад Северной Америки. Этим он и объяснял большое сходство фаун северных территорий двух материков.

Гипотеза П. П. Сушкина была в дальнейшем разработана Б. К. Штегманом, исследование которого «Основы орнитологического разделения Палеарктической области» (1938) замечательно попыткой разрешить трудности детального биогеографического районирования суши. Он уделял большое внимание изменяющимся во времени и пространстве сосуществующим «*типам фаун*». Области взаимопроникновения двух фаун ученый обозначал на картах (ьными мазками соответствующих цветов при линейных границах региональных выделов, подойдя вплотную к понятию *экошина*. Почти одновременно с аналогичным предложением выступил биогеограф В. Рейниг, который под «*типом фауны*» (или *поддругом фауны*», по терминологии многих зарубежных биогеографов) подразумевал комплекс видов, принадлежащих к одному таксоному центру

распространения. Точка зрения Б.К.Штегмана в настоящее время находит массу сторонников, хотя первоначально она была встречена скептически.

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

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

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

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

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

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

БИОГЕОГРАФИЯ В XX ВЕКЕ

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

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

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

В 1912 г. на Брюссельском международном ботаническом конгрессе термин *«синэкология»*, введенный в начале века К.Шрсте-ром и Э.Рюбелем, был рекомендован для обозначения учения о растительных сообществах в целом. Уже в то время синэкология, особенно в англосаксонской литературе, понимается более широко как научное направление, изучающее биоценозы, включая все их компоненты в зависимости от влияния на них окружающей среды.

В течение первой половины XX в. продолжают исследования в области экологической и исторической ботанической географии и зоогеографии. Накапливается огромный фактический материал по флористическому и

фаунистическому составу отдельных регионов мира и России. Появляется все больше работ, посвященных разработке учения о растительном покрове. Ботанике и зоогеографическая дифференциация суши, а также биогеографическое подразделение Мирового океана достигают значительной степени детализации.

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

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

Экспериментальное изучение популяционных процессов, разработка математического аппарата и методов постановки опытов способствовали становлению и дальнейшему развитию генетики популяций — мощного направления в современной геногеографии. Первые попытки создания общих биогеографических сводок и учебников появляются еще в конце XIX в. В 1896 г. был опубликован первый учебник ботанической географии А.Н.Бекетова. Он содержал характеристику растительности земного шара по областям, анализ исторических причин современного распространения растений и сведения о влиянии среды обитания на растения. В 20-е годы XX в. С. Г. Григорьев начал читать курс биогеографии на географическом факультете Московского университета.

Из крупных работ в области зоогеографии, выполненных в России, упомянем книги В. Г. Гептнера «Общая зоогеография*» (1936), Н.А. Бобринского, Л.А. Зенкевича, Я.О.Бирштейна «География животных» (1946), Н.А.Бобринского «География животных» (1951), Л.А.Зенкевича «Фауна и биологическая продуктивность моря» (1947—1951), зоогеографические работы А.Н.Формозова; из зарубежных работ можно отметить книги С.Экмана «Зоогеография моря» (1935), Р.Гессе «Зоогеография на экологической основе» (1924), Ф.Даля «Основы экологической зоогеографии» (1921 — 1923), а также «Зоогеографически и атлас» И.Г.Бартоломью, В.Е.Кларка и П.Г.Гримшоу (1911).

В этот период появляется целый ряд ботанико-географических работ, посвященных как географии растительного покрова, так и исторической географии

растений. Из отечественных ботанико-географических произведений заслуживают упоминания работы А. П. Ильинского «Растительность земного шара» (1937), В. В. Алехина «Географии растений» (1938), Е. В. Вульфа «Введение в историческую географию растений» (1933), «Историческая география растений» (1936), В. Н. Сукачева «История растительности СССР во время плейстоцена» (1938), М. Г. Попова «Растительный покров Казахстана» (1940), «Основы флорогенетики» (1963); среди зарубежных изданий — «Растительные сообщества Земли» Е. Рю-бея (1930), «Основы ботанической географии» С. А. Кейна (1944), «География цветковых растений» Р. Гуда (1953).

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

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

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

Особое направление, выделившееся еще в 60-е годы прошлого столетия, — островная биогеография — заложено в работах Ф. Престона (1962), Р. МакАртура и Е. Уилсона (1963, 1967). Они предложили особые подходы к изучению динамики островных фаун и обратили внимание на связи между числом видов и площадью острова, на соотношения процессов колонизации и вымирания видов (оборот видов), а также на фаунистический коллапс. Значение этого направления было оценено самим Ф. Престоном, однако практическое развитие оно получило только в последнее время, главным образом при реализации программ по охране природы.

В исторической биогеографии выделилось направление, получившее название *викариантной биогеографии*, наиболее приверженным сторонником которой был

итальянский ботанико-географ Л. Круаза, опубликовавший трехтомную «Панбиогеографию» (1958). Викариантная биогеография рассматривает распространение географически изолированных родственных таксонов как результат движения литосферных плит, разделивших ранее единый ареал предкового таксона. Ее сторонники пытаются согласовать схему филогенетического ветвления (*кдадограмму*) с последовательностью расхождения фрагментов единого мезозойского континента Пангеи.

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

В этот период создаются оригинальные книги по биогеографии. На русском языке были изданы «Биогеография (с основами биологии)» А.Г.Воронова (1963), «Основы биогеографии» Ж.Леме (1976). Популярная «География жизни» У. Нейла вышла в свет в 1969 г. и переведена на русский язык в 1973 г. В 60-е и 70-е годы опубликованы: «Биогеография мира» А. Кайе на английском языке (2-е издание в 1961 г.), «Биогеография» Л.Кадара (1965) на венгерском языке, «Биогеография» Р.Кэлинеску, А. Бунеску и М. Н.Петроеску (1972) на румынском языке. В Англии были опубликованы две книги. В книге Б.Седдона «Введение в биогеографию» (1971) рассмотрены методы биогеографического картографирования, влияние местных и климатических факторов на распределение организмов, методы описания, особенности приспособления и классификации растительности, миграции и распространение организмов, понятия реликтов и убежищ, изменения распространения в течение времени, межконтинентальные миграции. Книга Ц.Б.Кокса, И. Н.Хили, П.Д. Мура «Биогеография в экологическом и эволюционном подходе» (издававшаяся дважды: в 1973 и 1976 гг.) посвящена основным чертам жизни, ее физическим ограничениям, жизни на островах, далекому прошлому и современному положению жизни на Земле; специальный раздел под заглавием «Знак человека — ранние дни, современные проблемы» посвящен антропогенным влияниям на природу Земли.

Можно сказать, что во второй половине XX в. ботанико- и зоо-географические исследования поднимаются на новый, более высокий уровень. Этому способствуют как развитие новых методов, так и разработка важнейших теоретических понятий, широко используемых в настоящее время в географической экологии и биогеографии. Формируются представления о биогеоценозах (В. Н. Сукамсв, 1940) и экосистемах (А.Тенсли, 1936) как понятиях биоцентричных, изучение которых ориентировано на анализ взаимодействия живого с абиотическими условиями, на выявление механизмов функциональной связи биотического компонента с другими. Исследования в области биогеоценологии и географии экосистем послужили основой для дальнейшего развития системной концепции в естествознании. На

развитие биогеографии огромное воздействие оказывал прогресс в смежных науках и в первую очередь в науках о Земле.

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

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

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

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

Зоогеографическое картографирование сформировалось в России сравнительно недавно. В работах профессора Московского университета Б.М.Житкова (1932, 1940) было показано значение географического метода в зоогеографических исследованиях. Он впервые предложил перечень сюжетов зоогеографических карт.

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

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

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

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

А. Г. Воронов (1987) определял биогеографию как науку о географическом распространении и размещении сообществ организмов и их компонентов. Основной задачей этой науки является установление географической специфики причинных связей между средой обитания в целом и ее факторами, с одной стороны, и сообществами и их компонентами — с другой. Современная биогеография развивается по нескольким направлениям, среди которых многие находятся в русле классической науки (историческая биогеография, экологическая биогеография или географическая экология, биогеографическое районирование, картографирование), другие же направления являются принципиально новыми. В последние годы активно развиваются исследования географии биоразнообразия как важной части глобальной проблемы. По-прежнему актуально использование биогеографических знаний для решения широкого круга прикладных задач, в том числе рационального природопользования и охраны животного и растительного мира.

ГЛАВА II БИОСФЕРА — СРЕДА ЖИЗНИ

Средой обитания живых организмов является биосфера. В 1875 г. австрийский геолог Э.Зюсс ввел понятие об оболочках земной коры: водную оболочку он назвал *гидросферой*, твердую — *литосферой*, а *биосферой* — область земной коры, охваченную жизнью. Еще раньше газовая оболочка Земли получила название атмосферы. Однако широкое распространение термин «*биосфера*» получил только полвека спустя, после того как В. И. Вернадским была разработана концепция действия биогеохимических процессов на земной поверхности и образования биосферы в качестве специфической оболочки Земли, физические, химические и энергетические параметры которой созданы современной и прошлой деятельностью живых организмов. Концепция биосферы определила и современную парадигму отношения человечества и природы: человек — порождение и элемент биосферы; разрушив ее, он подорвет и условия для собственной жизни.

Биосфера — оболочка Земли, где распространена жизнь, существует «*живое вещество*», определяющее химический состав и энергетические процессы в атмосфере, гидросфере, верхнем слое литосферы и в почвенном покрове. Иначе говоря, биосфера — единая динамическая система на поверхности Земли, созданная и регулируемая жизнью.

Биосферная концепция В.И.Вернадского, изложенная им в книге «Биосфера» (1926), получила всеобщее признание потому, что в ней научно обоснованы и раскрыты механизмы функционирования биосферы, в силу чего она стала жизненно необходимой человечеству. Только на ее основе было осознано, что в современную эпоху крупномасштабного преобразования окружающей среды человеком все ресурсы биосферы ограничены, исчерпаемы, а мировое сообщество несет ответственность за сохранение среды обитания и, следовательно, обеспечение условий жизни для будущих поколений.

ПРЕДЕЛЫ БИОСФЕРЫ

Биосфера как специфическая земная оболочка включает: нижнюю часть воздушной оболочки (атмосферы), так называемую *тропосферу*, где активная жизнь может существовать до высоты 10 — 15 км; покоящиеся зачатки жизни могут достигать высоты 20 км и выше, т. е. проникать в *стратосферу*; всю водную оболочку (гидросферу), в которой жизнь проникает до наибольших глубин Мирового океана, превышающих 11 км; верхнюю часть твердой оболочки (*литосферы*) — кору выветривания, имеющую мощность обычно 30 — 60, иногда 100 — 200 м и более (рис. 1).

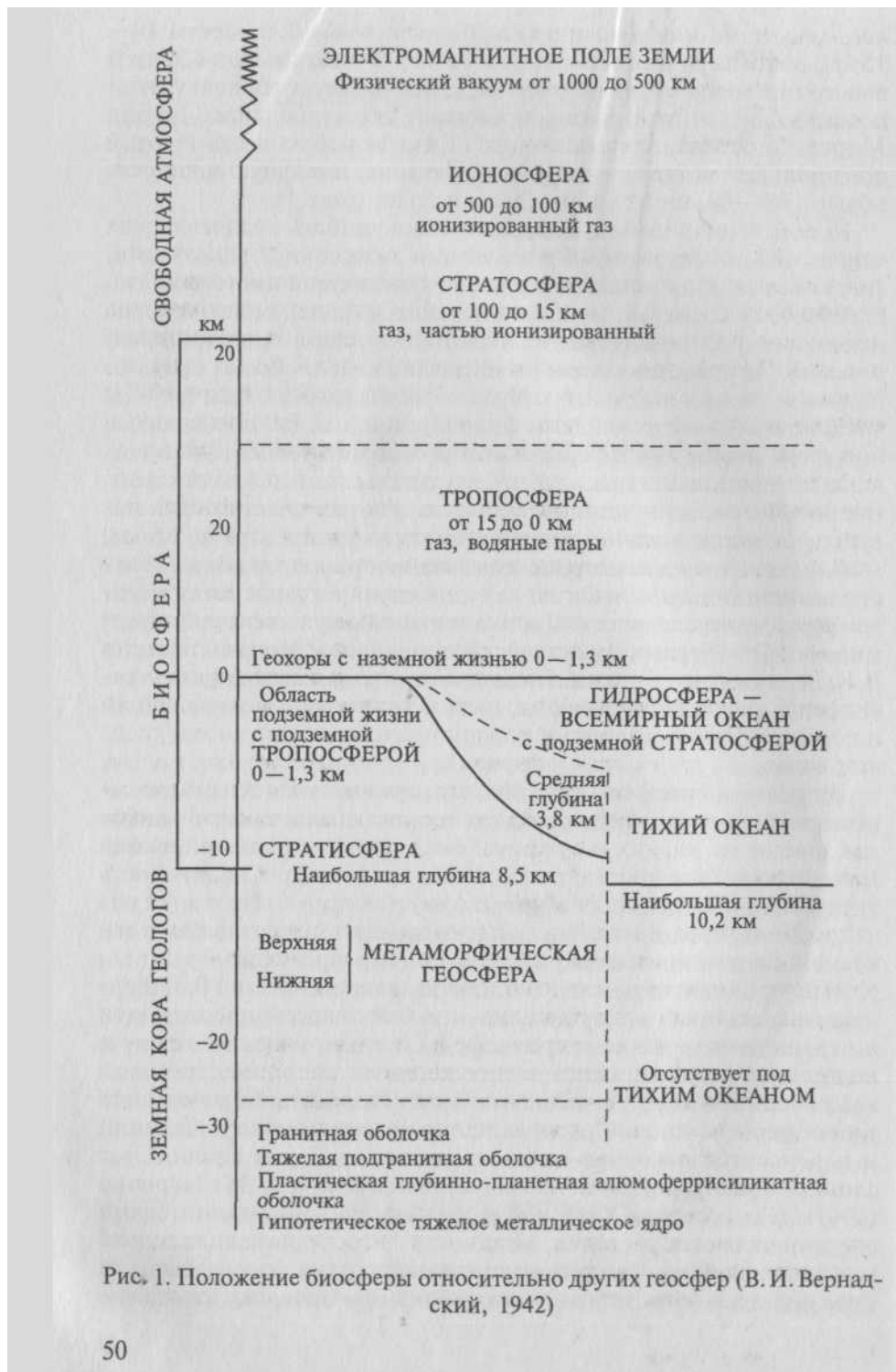
Корой выветривания называют совокупность геологических отложений, образованных продуктами окисления, гидратации, гидролиза и выщелачивания

горных пород различного состава, оставшуюся на месте ее возникновения или перемещенную на небольшое расстояние, но не утратившую связь с материнской породой. За пределами коры выветривания жизнь может быть обнаружена лишь в отдельных случаях. Так, на глубине более 4500 м в нефтеносных водах найдены микроорганизмы. Если включить в биосферу и слои атмосферы, в которых возможен перенос покоящихся зачатков организмов, то ее пределы по вертикали составят 25 — 40 км, хотя установленные на ракетах специальные ловушки выявили наличие микроорганизмов на высотах до 85 км.

Влияние жизненных процессов сказывается не только на области активной жизни, но и на верхних слоях литосферы — *стратисфере*, минералогический и элементный состав которой сформирован биосферами геологического прошлого. Мощность ее, по В. И. Вернадскому, 5 — 6 км. Главными агентами, создающими стратисферу, являются организмы, вода и ветер, перерабатывающий и перемещающий осадочные породы после их поднятия над уровнем воды.

В пределах биосферы есть области, где активная жизнь невозможна. Например, в верхних слоях тропосферы, а также в наиболее холодных, жарких и сухих районах земного шара организмы могут находиться лишь в покоящемся состоянии. Совокупность этих областей биосферы называется *парабиосферой*. Но и в тех областях биосферы, в которых организмы могут существовать в активном состоянии, жизнь распределена неравномерно.

Непрерывный слой живого вещества, как называл его В. И. Вернадский, занимает водную толщу и узкой полосой простирается по границе литосферы и тропосферы, где он включает почву и подпочву с находящимися в них корнями растений, грибами, микроорганизмами и почвенными животными, и приземную часть тропосферы, в которой располагаются надземные части растений и переносится основная масса их пыльцы, спор и семян. Этот слой В. Б. Сочава (1944) назвал *фитосферой*, а Е.М.Лавренко (1949) *фитогеосферой*, так как в нем основными накопителями энергии являются растения. Мощность фитосферы велика только в области океанов, где она достигает несколько более 11 км, на суше она измеряется метрами или десятками метров, лишь в отдельных небольших по размерам регионах возрастает до 100—150 м. При этом в литосфере и гидросфере, а также на границах с тропосферой организмы осуществляют весь цикл развития, в то время как в тропосфере, в отрыве от жидкой и твердой оболочек, живые существа могут находиться лишь временно, поскольку некоторые функции, например размножение, не могут быть здесь осуществлены.



50

Нередко для обозначения наиболее насыщенного современной жизнью слоя на планете используют термин «*экофера*» — слой биосферы, где биогенная миграция атомов биогенов количественно преобладает над их переносом физическими факторами. Экофера имеет мощность всего лишь несколько десятков метров и занимает примерно 1/3 земной поверхности.

ОРГАНИЗОВАННОСТЬ БИОСФЕРЫ

Для биосферы характерно не только присутствие живого вещества. Она обладает также следующими тремя особенностями: в ней в значительном количестве содержится жидкая вода; на нее устремляется мощный поток энергии солнечных лучей; в ней находятся поверхности раздела между веществами, находящимися в трех фазах — твердой, жидкой и газообразной. В связи с этим в пределах биосферы осуществляется непрерывный круговорот вещества и энергии, в котором активнейшую роль играют живые организмы.

Биосфера аккумулирует и перераспределяет огромные потоки вещества и энергии. Этот процесс возможен только благодаря химическим свойствам *циклических*, или «*органогенных*», элементов, названных так В.И.Вернадским в геохимической классификации элементов за их способность к многочисленным химически обратимым процессам.

Циклический характер химических реакций сначала для газов атмосферы, особенно для кислорода, был предугадан учеными XVIII в. В четкой форме идеи химических циклов были высказаны шотландским ученым Дж.Принглем в 1773 г., когда он рассуждал о равновесии растительной и животной жизни по отношению к свободному кислороду и углекислоте, а затем А.Лавуазье. Французские ученые Ж. Б.Дюма и Ж. Буссенго в 1842 г. дали яркую картину химических циклов, а несколько позже К. Бишоф и Ю.Либих перенесли эти представления на зольные элементы земной коры. Именно такой биотический круговорот был назван В. И. Вернадским «*организованностью биосферы*». Важнейшим моментом здесь представляется геохимическая деятельность живого вещества.

В 1919 г. Вернадский писал: «*Под именем живого вещества я буду подразумевать всю совокупность всех организмов, растительных и животных, в том числе и человека. С геохимической точки зрения эта совокупность организмов имеет значение только той массой вещества, которая ее составляет, ее химическим составом и связанной с ней энергией*». Тогда же ученый впервые высказал мысль об органогенном парагенезисе как факторе геохимических преобразований — совместном нахождении химических элементов в живом веществе, которое определяется биологическими свойствами организмов, а не химическими свойствами элементов.

К основным элементам органогенного парагенезиса В. И. Вернадский относил С, О, Н, N, S, P, Cl, K, Mg, Ca, Na, Fe, к которым обычно присоединяют еще Si, Mn, F, I, Co, B, Sr, Pb, Zn, Ag, Br, V. В живых организмах всегда содержится не менее 20 — 25 химических элементов.

Химические элементы, потребляемые организмами, способствуют протеканию в них биохимических процессов: дыхания, фотосинтеза, синтеза белков, белкового, углеводного и жирового обмена, поддержания гомеостаза внутренней среды, ее водно-солевого равновесия. Эти физиологические процессы определяют потребности живых организмов в тех или иных элементах в био-

логически доступной форме и протекание биогеохимических процессов в окружающей среде.

Из 105 химических элементов для построения живых организмов обязательны шесть: С, N, H, O, P, S. Для этих элементов характерны малая атомная масса, легкость отдачи и присоединения электронов. Главный элемент среди них — углерод. В силу электронейтральности атома, способности атомов соединяться в цепи углерод может образовывать бесконечное множество соединений. Остальные пять элементов также чрезвычайно легко образуют общие электронные пары с атомами других элементов, в том числе и друг с другом.

Что касается количества накапливаемых элементов, то 99,9 % живой массы организмов составляют элементы «исходной дюжины»: H, C, N, O, Na, Mg, P, S, Cl, K, Ca, Fe. Все они относятся к первым 26 самым легким элементам Периодической системы, на что обратил внимание еще Д.И.Менделеев. 99 % живой массы образовано всего четырьмя элементами: H, C, N, O, которые отличаются высокой реакционной способностью, имеют хорошо растворимые соединения и активно взаимодействуют с углеродом.

Надо помнить, что никакие биохимические реакции на Земле не идут без воды, а наличие свободной воды является такой же важнейшей особенностью биосферы, как и деятельность «живого вещества». Даже пределы активной жизни в биосфере обусловлены возможностью нахождения здесь воды в жидком состоянии. Большое количество воды характерно для любых живых организмов настолько, что, как писал известный немецкий физиолог Э.Дюбуа-Реймон, организм является одушевленной водой. Для живого организма связанная вода, не теряющая основных свойств, — непрменный составной компонент. Количество ее в живых организмах, за исключением спор и инертных семян, колеблется от 60 до 99,7 %.

В биосфере круговорот элемента будет быстрым и устойчивым только в том случае, если вещества не только растворимы, но и летучи, т.е. если одно из соединений элемента может, подобно воде, возвращаться на сушу через атмосферу. Таких элементов в биосфере не менее трех: С, N и S. Среди их «воздушных» соединений — диоксид углерода (CO_2), метан (CH_4), свободный азот (N_2), аммиак (NH_3), сероводород (H_2S) и диоксид серы (SO_2). Интересно, что в процессе круговорота углерод, азот и сера меняют свои валентности. Явно неслучайно, что все они находятся в биосфере в более восстановленной форме, чем в окружающей среде.

Современная биохимия полагает, что три основные химические реакции обеспечивают образование биомассы и биогенный круговорот:

- фиксация углерода в процессе фотосинтеза или хемосинтеза, иначе говоря, *карбоксилирование*;
- восстановление серы микробами — облигатными анаэробами;
- восстановление азота путем присоединения водорода, т. е. *гидрогенирование*.

Из этих реакций только фиксация углерода непременно происходит в зеленом растении под действием солнечного света. Две другие реакции проводятся микробами в анаэробных условиях. Вода в принципе способна обращаться

самостоятельно, без помощи биосферы. Но, будучи источником водорода, дающего биосфере энергию, вода не может не оказаться вовлеченной в реакции, идущие в живом веществе.

В обмене веществ между живой и неживой природой наиболее важно перераспределение газов. Растения, синтезируя органическое вещество, поглощают из атмосферы углекислый газ и выделяют кислород. Связывание в органическом веществе 1 г углерода сопровождается выделением 2,7 г кислорода. С каждого гектара луга за год в атмосферу выделяется 10—12 тыс. м³ этого газа. Ежегодно запас кислорода пополняется на $(7—10) \cdot 10^{10}$ т за счет фотосинтеза зеленых растений.

Важнейшая стадия этого круговорота — фотосинтетическое восстановление диоксида углерода. По существу это реакция гидрогенирования, дающая в результате формальдегид. Источником водорода служит дегидрогенирование воды (отнятие у нее водорода); при этом попутно освобождается кислород. Такой способ накопления энергии химических связей свойствен только зеленым растениям, но аккумулированная энергия становится пригодной для использования и внутри организма для других жизненных реакций, и в экосистеме для функционирования трофических (пищевых) цепей. Углерод, фиксированный растениями и использованный затем не только ими, но и животными, возвращается вновь окисленным до диоксида во внешнюю среду, где может включиться в любой геохимический круговорот.

Химическое восстановление азота — одна из важнейших реакций гидрогенирования — не может проводиться зелеными растениями, хотя его результат отнюдь не безразличен для них: круговороты углерода и азота тесно зависят один от другого. Без микроорганизмов, поглощающих азот из воздуха и гидрогенирующих азот (источником углерода для них служит его диоксид), весь азот биосферы вскоре перешел бы в атмосферу и остался там в устойчивой окисленной форме.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Способность накапливать энергию солнечного света в органическом веществе называется *продуктивностью живых организмов*. Даже при оптимальных условиях растения на суше могут использовать лишь несколько процентов видимого излучения Солнца, а коэффициент полезного действия для всей поверхности суши составляет 0,1 — 0,3 %.

Как было сказано выше, выделяют три основные группы организмов: *продуценты* — зеленые растения, способные к фотосинтезу, и бактерии, осуществляющие хемосинтез, т.е. организмы, дающие первичную продукцию; *консументы* — организмы, потребляющие первичную или вторичную продукцию, т.е. потребляющие готовое органическое вещество и переводящие его в другие формы органического вещества (животные, паразитические растения и др.);

редуценты (деструкторы) — организмы, живущие за счет мертвых органических веществ и разлагающие их до минеральных веществ (многие бактерии, грибы и некоторые животные).

В свою очередь, консументы подразделяют на три подгруппы: консументы первого порядка — растительноядные организмы, *фитофаги*, потребители органического вещества, доставляемого растениями; консументы второго порядка — хищники и паразиты, питающиеся растительноядными организмами; консументы третьего порядка — хищники и паразиты, питающиеся хищными животными и паразитами. Представители последних двух групп называются *зоофагами*. Это подразделение в известной степени условно: имеется значительное количество всеядных животных, *эврифагов*, питающихся и растительной и животной пищей. Кроме того, животные, как указывал М.С. Гиляров (1965), не только переводят органическое вещество из одного вида в другой, но и выделяют минеральные или органические легко минерализующиеся вещества, т. е. являются как консументами, так и в некоторой степени редуцентами. Таким образом, разделение организмов на три группы соответствует их роли в превращении вещества. Обмен веществ, происходящий в природе, возможен только при участии представителей всех трех групп организмов.

Скорость процессов обмена веществ, происходящих на нашей планете, кажется несовместимой с незначительной массой живого вещества, которая составляет примерно 0,01 % массы земной коры в слое 16 км. Приведем основные термины, используемые при рассмотрении изменений биомассы и биологической продукции.

Биомасса — масса организмов, присутствующих в экосистеме в момент наблюдения и учтенная на единицу площади; она может быть выражена в единицах массы и энергии (калориях).

Продукция — количество органического вещества, создаваемого в единицу времени на единицу площади.

Первичная валовая продукция (P_v) — суммарная продукция фотосинтеза (суммарная ассимиляция), включающая, следовательно, и вещество, сжигаемое при дыхании за единицу времени. Чистая первичная продукция определяется эффективностью фотосинтеза, которая зависит от чистой продуктивности фотосинтеза, площади фотосинтезирующих органов, а также от длительности периода активного фотосинтеза; *чистая продукция* ($P_ч$) — это вещество, которое можно взвесить при уборке урожая. Наконец, *вторичная продукция* (P_2) — биомасса, создаваемая консументами.

Продуценты начинают собой трофические (пищевые) цепи. Трофические цепи образуют последовательность иерархических уровней, начинающуюся уровнем создания продукции, за которым следуют несколько уровней потребления.

Масса организмов (*биомасса*) какого-либо трофического уровня характеризуется некоторым количеством энергии, накопленной на этом уровне и находящейся в химической форме. Поток энергии, проходящий через трофический уровень, представляет собой суммарную ассимиляцию на этом

уровне, или сумму продуцируемой биомассы и веществ, затраченных в процессе продуцирования на дыхание. Согласно второму закону термодинамики, при переходе с одного уровня на другой значительная часть потенциальной энергии каждый раз теряется. Уже в момент соприкосновения солнечной энергии с уровнем продуцентов большая ее часть рассеивается в форме теплоты, лишь 1 % используется на фотосинтез. Точно так же переходы через различные уровни потребления сопровождаются значительными потерями вещества, а следовательно, и химической энергии. Судьба органического вещества какого-либо трофического уровня, которое служит кормом организмам вышестоящего уровня, неоднозначна: значительная часть его выбрасывается в форме неассимилированных экскрементов, становящихся началом цепей питания сапрофагов; заметная доля ассимилированной пищи сгорает в процессе дыхания, остальная служит материалом для образования новой протоплазмы. Таким образом, в потоке сохраняется лишь малая часть потенциальной энергии предыдущего уровня, тогда как ее большая часть рассеивается в форме теплоты.

Трофические цепи можно разделить на три важнейшие группы.

1. Цепи зеленых растений, или так называемые *«пастбищные»* пищевые цепи, начинаются зелеными растениями или водорослями, создающими органическое вещество путем фотосинтетической фиксации CO_2 . Затем эта цепь разветвляется на несколько потоков, в том числе продолжается фитофагами (потребителями зеленых растений) — насекомыми, нематодами, моллюсками, млекопитающими, птицами, — а далее потребителями фитофагов: хищниками и паразитами.

2. *Детритные* пищевые цепи начинаются с мертвого органического вещества, созданного ранее растениями и неиспользованного в пастбищной цепи. Здесь возможно несколько вариантов, в том числе цепи морского и пресноводного планктона, где первое звено гетеротрофов представлено бактериями — потребителями растворенного или дисперсного органического вещества, а далее цепь продолжают бактериофаги и хищники нескольких трофических уровней. Другой вариант — цепи почвенных микофагов (потребителей грибов), которые начинают грибы, разлагающие мертвые растительные остатки, а продолжают бесчисленные потребители грибов, их хищники и паразиты. Существуют и цепи *«собственно детритофагов»* (дождевых червей, моллюсков, грунтоядов морей и пресных вод), которые, заглатывая разлагающиеся органические вещества, переваривают в первую очередь микробов, осуществляющих это разложение, и продукты их метаболизма. У этих животных есть множество своих врагов (хищников и паразитов), так что эта цепь, особенно в море, может состоять из 5 — 6 звеньев.

3. Цепи *«хемобиоса»*, образующиеся в донных осадках, на разломах океанической коры и в почвах автотрофными бактериями, способными к получению энергии за счет восстановления серы или окисления неорганических веществ.

Приводимая типология трофических цепей, как было показано Д.А.Криволуцким и А.Д. Покаржевским (1985), не является единственно

возможной: ее можно строить по движению по цепи не только органического вещества, т.е. соединений углерода, но и азота, водорода или серы. Интересно отметить, что в любой трофической цепи обязательно присутствует «микробальное звено» или в виде «внешнего» компонента в открытой среде, или в «внутреннего» звена в кишечниках потребляющих органические вещества животных, поскольку основные по массе органические соединения экосистем (гумус, лигнины, целлюлозу) могут перерабатывать только микробы.

На рис. 2 схематически показан поток энергии через три уровня простой цепи питания. Чистая продукция ($P_ч$) равна первичной валовой продукции ($P_в$) за вычетом потерь на дыхание (D_1):

$$P_ч = P_в - D_1.$$

Легче всего измерить величины $P_ч$ (фактически продуцированная биомасса за период исследования) и D_1 (по количеству выделенного CO_2). Следовательно, суммарная ассимиляция продуцентов, или их валовая продукция,

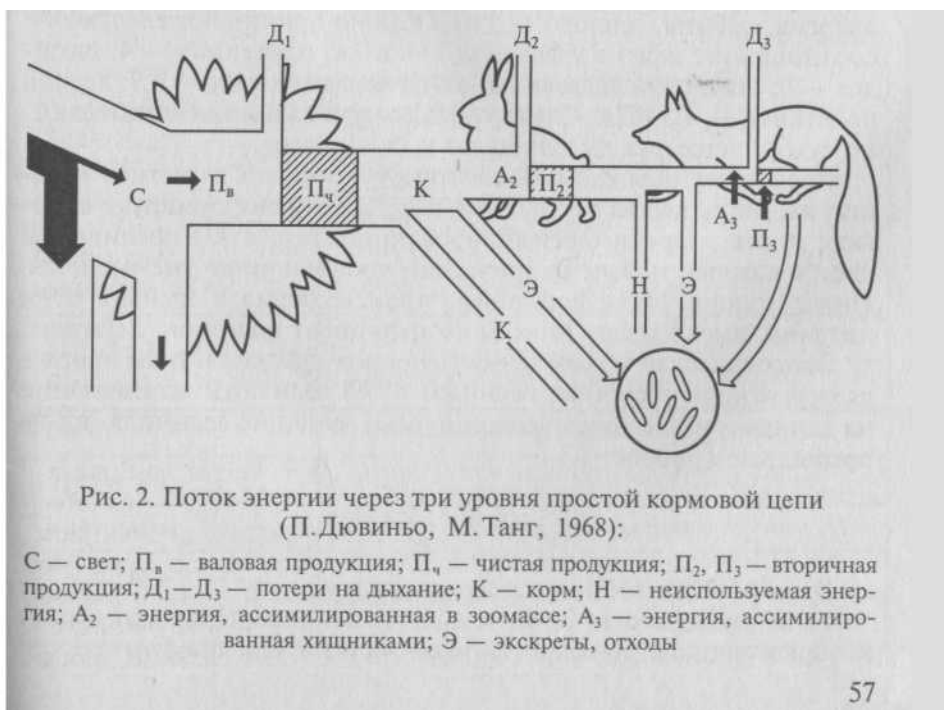
$$P_в = P_ч + D_1.$$

Часть созданных продуцентами веществ служит кормом (K) растительноядным животным; остальная часть их (H) оказывается неиспользованной; она в конце концов отмирает и поступает в пищу биоредуцентам. Из количества пищи K , съеденной растительноядными, некоторое количество (A_2) ассимилируется, а часть выбрасывается в форме выделений и экскрементов (Ξ). Из ассимилированного корма (A_2) лишь часть идет на образование биомассы растительноядных животных; для создания биомассы используется энергия, выделяемая при дыхании, на что и затрачивается вторая часть ассимилированного корма. Следовательно, вторичная продуктивность (на уровне растительноядных) определяется формулой

$$P_2 = A_2 - D_2.$$

Поток энергии, проходящий через первый уровень потребления,

$$A_2 = P_2 + D_2.$$



Хищники не истребляют всех возможных жертв, а из той доли, которую они пожирают и ассимилируют, лишь одна часть вещества используется на создание биомассы этого уровня; другая часть затрачивается на дыхательную энергию.

Поток энергии, проходящий через трофический уровень плотоядных, определяется формулой

$$A_3 = P_3 + D_3.$$

Как видно, продукцию, или поток энергии, можно выразить в граммах созданного или ассимилированного вещества (в переводе на сухую массу) за единицу времени. При этом следует принять во внимание, что равные количества различных биологических веществ не обязательно равны и по своим энергетическим показателям. Чтобы измерить поток энергии, протекающий через экосистему в форме ассимилированных органических веществ, необходимо количество последних выразить в одинаковых единицах этой энергии, работы, теплоты (кДж). Обычно принимают следующие соотношения: для 1 г углеводов — 4 кДж; протеинов — 4; липидов — 9; стволовой древесины — 4,5; живых листьев — 4,7; лесной подстилки — 4,5 кДж. Следовательно, при сжигании 1 г абсолютно сухого вещества выделяется 4 кДж энергии.

Представленная схема иллюстрирует хорошо известное явление: живые существа с большими потерями трансформируют энергию; поток энергии (ассимилированного вещества) по пищевой цепи с каждым новым трофическим уровнем резко уменьшается. Иначе говоря, трансформации, происходящие в звеньях цепи питания, имеют очень низкий коэффициент полезного действия. Экологическая эффективность природной экосистемы определяется отношением (выраженным в %) величины ассимиляции на данном уровне трофической цепи к величине ассимиляции на предыдущем уровне:

$$P_B \quad A_2 \quad \wedge -100\%; \quad \wedge -100\%.$$

Эта эффективность всегда очень низка.

Если расположить один над другим прямоугольники, длина которых пропорциональна потоку энергии или продуктивности каждого уровня, то получится *экологическая пирамида* (пирамида энергии, пирамида продуктивности); высота пирамиды соответствует длине пищевой цепи (при удлинении цепи число прямоугольников в пирамиде становится больше). При изображении кормовых цепей хищников, если рассматривается только число особей или их биомасса, получаются пирамиды, подобные показанным (пирамиды чисел, пирамиды биомасс). Главной характеристикой наземной экосистемы можно считать продуктивность растительного покрова, иными словами, — поток энергии на уровне продуцентов. В 6 т древесины и 4 т листвы, полученных с 1 га леса, содержится 46 млн кДж энергии.

Следует заметить, что эти цифры определяют чистую продукцию; валовая продукция намного больше. В буковом лесу Центральной Европы в возрасте от 40 до 60 лет активность экосистемы достигает максимума: листья синтезируют 23,5 т вещества на 1 га/год. В ветви, ствол и корни направляется 16,2 т, но 40 % из них в течение года составят потери на дыхание и опад отмерших частей. Из 7,3 т вещества, оставшегося в листьях, 65 % затрачивается на дыхание, если считать, что опад мертвой листвы составит лишь 2,5 т.

Таким образом, почти половина углеводов, созданных в процессе фотосинтеза (более 10 т/га), расходуется на дыхание и, следовательно, утрачивается.

В табл. 1 представлена годовая продукция ряда ценных культур, у которых используют лишь надземные части.

Таблица 1

Средняя годовая продукция некоторых культур (растения целиком), тонны сухого вещества с 1 га (Ю.Одум, 1959)

Культура	Чистая продукция		Страна
Пшеница	3	1	Голландия
Овес	3,	9	Дания
Кукуруза	4	7	Канада
Рис	4,	1	Япония, Италия
Травы	4	9	США
Картофель	3,	8	Голландия
Сахарная свекла	7,	1	Голландия

Сахарный	1	3	США (Гавайи)
----------	---	---	--------------

Измерения в природе свидетельствуют о том, что продукция, равная 10 т органического вещества на 1 га в год, характерна для многих типов растительности. Эта величина соответствует ежегодной чистой продукции — 2,75 г сухого вещества на 1 м² в день; валовую продукцию можно считать примерно вдвое большей (5,5 г на 1 м² в день).

Все живое вещество суши составляет $6,4 \cdot 10^{18}$ г, а живое вещество океана — $29,9 \cdot 10^{15}$ г. Таким образом, биомасса океана примерно на три порядка меньше биомассы суши. Почти все живое вещество суши образовано растениями, биомасса животных составляет всего $0,006 \cdot 10^{18}$ г, в океане же на долю биомассы растений приходится $1,1 \cdot 10^{15}$ г, на долю биомассы животных — $28,8 \cdot 10^{15}$ г. На суше биомасса растений примерно на три порядка больше биомассы животных, в океане же биомасса животных примерно в 28 раз выше биомассы растений.

Можно попытаться обобщить все изложенное выше и определить, согласно Ю.Одуму (1959), мировое распределение первичной продукции.

1. Очень низкой продуктивностью обладают океанические глубины и пустыни (0,1 г/м² в день). Хотя ограничивающие факторы двух сред совершенно различны (в океанах — питательные вещества, в пустынях — вода), как различны и продуцирующие организмы (водоросли — в океанах), глубины океанов и аридные территории по продуктивности можно рассматривать как пустыни.

2. Сходной низкой продуктивностью (0,5 — 3 г/м² в день) характеризуются травяные формации, морские литорали и плохо культивированные земли.

3. Продуктивностью от 10 до 20 г/м² в день обладают влажные леса, земли с интенсивным сельскохозяйственным использованием, аллювиальные формации, эстуарии и коралловые рифы. Максимально возможная продуктивность экосистемы, по-видимому, не может превышать 25 г/м² в день.

Значительные скопления биомассы на суше наблюдаются в лесах. Биомасса травяной растительности земного шара в 5—10 раз меньше биомассы растительности лесов.

БИОГЕННЫЙ КРУГОВОРОТ

Рассмотрим играющие наибольшую роль в биосфере круговороты, к которым относятся биогеохимические циклы углерода, азота, кислорода, серы, фосфора.

Круговорот углерода. Источники углерода в природе столь же многочисленны, сколь и разнообразны. Между тем только углекислота, находящаяся либо в газообразном состоянии в атмосфере, либо в растворенном состоянии в воде, представляет собой тот источник углерода, который служит основой для переработки его в органическое вещество живых существ.

Поглощенная растениями в процессе фотосинтеза, она превращается в сахара, а в других процессах биосинтеза преобразуется в протеины, липиды и т.д. Эти различные вещества служат углеводным питанием животным и незеленым растениям. Животные-сапрофаги и микроорганизмы, обитающие в почве, превращают отмершие растения и останки животных в новое образование органической материи, более или менее мощный слой коричневой или черной массы — гумус. Скорость воздействия разлагающих организмов на гумус далеко не одинакова, а цепи грибов и бактерий, приводящие к окончательной минерализации углерода, бывают различной длины. Иногда цепь может быть короткой и неполной: органические остатки накапливаются в форме торфа и образуют торфяные болота. В некоторых болотах с мощным покровом из сфагновых мхов слой торфа может достигать 20 м и более. Здесь и приостанавливается круговорот углерода. Залежи ископаемых органических соединений в виде каменного угля и нефти свидетельствуют о стагнации круговорота в масштабах геологического времени (рис. 3). В воде также происходит стагнация круговорота углерода, так как уголекислота накапливается в форме CaCO_3 (мел, известняки или кораллы) химического или биогенного происхождения. Часто эти массы углерода остаются вне круговорота в течение целых геологических периодов, пока CaCO_3 в виде горных цепей не поднимется над поверхностью моря. С этого момента начинается поступление углерода и кальция в круговорот вследствие выщелачивания известняка атмосферными осадками, под воздействием лишайников, а также корней цветковых растений. Деятельность человека играет большую роль в круговороте углерода. Человечество ежегодно расходует около $6 \cdot 10^9$ т углерода, находящегося в ископаемом состоянии. Если бы образующийся в результате сжигания уголекислый газ не удалялся из атмосферы, ежегодный прирост его содержания в воздухе составил бы 2,3 млн т. За последние 100 лет содержание уголекислого газа возросло с 290 до 320 млн т, причем более 1/5 этого прироста падает на последние десятилетия. Таким образом, общий прирост содержания уголекислого газа в атмосфере составляет примерно лишь 1/3 количества газа, выделяющегося при сгорании (по абсолютной массе — $200 \cdot 10^9$ т). Остальная доля уголекислого газа уходит на прирост растительной массы (поскольку известно, что растения растут быстрее, если содержание CO_2 в атмосфере выше); часть его растворяется в водах океана. Хотя, по некоторым подсчетам, биомасса суши за последние 100 лет могла вырасти на $15 \cdot 10^9$ т, однако прямых доказательств этого нет.

Интенсивность деятельности человека все возрастает. Повышается год от года и скорость потребления горючих ископаемых. Через 15 лет содержание CO_2 в атмосфере увеличится с 320 до 375 — 400 млн т. Рост содержания CO_2 в атмосфере с неизбежностью приведет к повышению температуры поверхности Земли, а следовательно, к таянию ледников, повышению уровня океана и другим столь же серьезным последствиям. Поэтому перед человечеством стоит задача поиска таких энергетических источников и технологических процессов, при которых содержание уголекислого газа в воздухе не будет расти со столь значительной скоростью. Извест-

но также, что вырубка лесов, использование земель под дороги и строения уменьшают площадь зеленого покрова Земли и снижают темпы ассимиляции. При использовании природных фитоценозов и замене их культурными следует иметь в виду необходимость сохранения общего уровня фотосинтеза, а еще лучше — обеспечить его подъем.

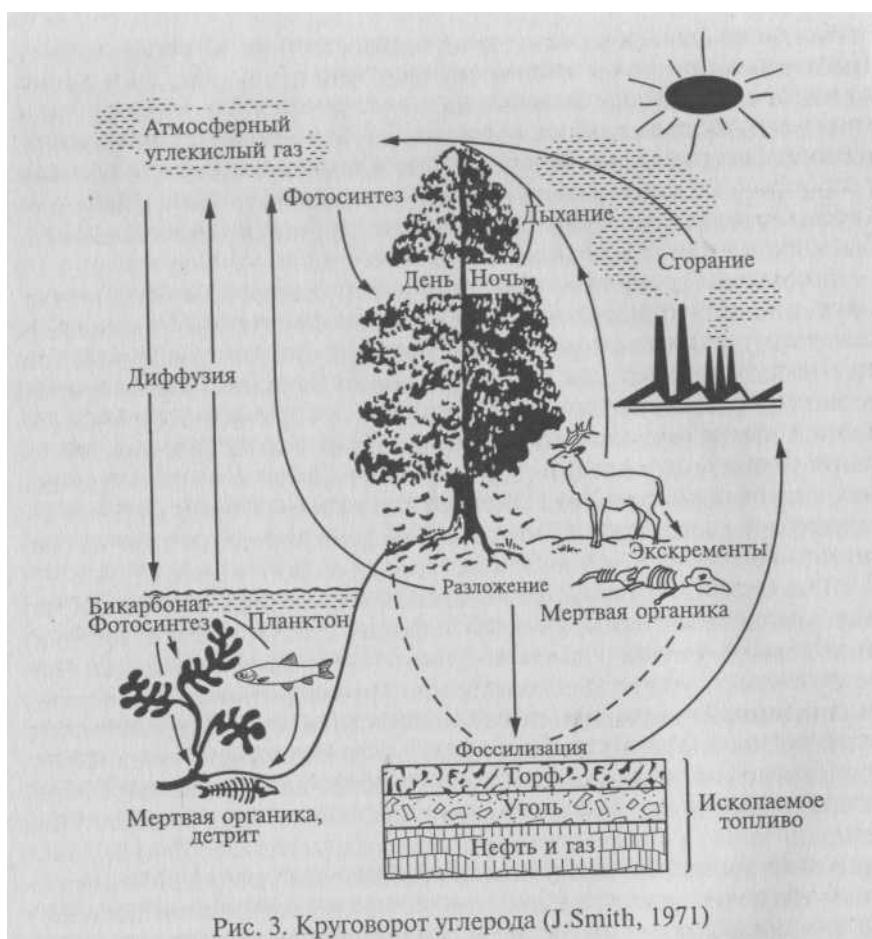


Рис. 3. Круговорот углерода (J. Smith, 1971)

Круговорот азота — сложный процесс. Хотя в составе атмосферы на долю азота приходится 70%, для его фиксации необходимо, чтобы он находился в виде определенных химических соединений. Пути фиксации азота весьма разнообразны (рис. 4). Связывание азота происходит в процессе вулканической деятельности, при грозовых разрядах в атмосфере, когда имеет место ее ионизация, в момент сгорания метеоритов. Однако несравненно большая роль в процессе фиксации азота принадлежит микроорганизмам, как свободно живущим, так и обитающим на корнях в особых клубеньках, а иногда и на листьях некоторых растений.

Громадный резервуар свободного молекулярного азота атмосферы не используется высшими растениями напрямую, так как для разрушения прочных связей между атомами в молекуле N_2 требуется много энергии. Только 0,001 % азота биосферы связана в биомассе и метаболитах организмов. Перевод молекулярного азота в связанное состояние осуществляется в природе азотфиксирующими микроорганизмами, образующими из него соединения с

аминогруппой NH_2 — основным продуктом азотфиксации, который и включается в биогенный круговорот всеми остальными организмами: микробами, растениями, грибами, животными. В дальнейшем богатые азотом соединения (аммиак, ионы аммония, аминокислоты) окисляются в воде и в почвах нитрито- и нитратообразующими бактериями до оксидов азота NO_2 и NO_3 , а на последнем этапе круговорота эти оксиды превращаются денитрифицирующими бактериями снова в молекулярный азот, поступающий в атмосферу. Ежегодно бактерии переводят в связанную форму не менее 1 млрд т азота, в то время как количество связанного азота в минеральных удобрениях не превышает 90 млн т в год.

Азотфиксирующие организмы на корнях растений представлены бактериями, реже грибами. Клубеньки с азотфиксирующими организмами развиваются на корнях представителей семейства бобовых и других растений различной систематической принадлежности. Выход фиксированного азота для клубеньковых бактерий, обитающих на корнях бобовых, составляет нередко 350 кг/га в год, т.е. примерно в 100 раз выше, чем для свободноживущих азотфиксирующих организмов.

Вероятно, самым крупным вмешательством человека в круговорот веществ в природе является промышленная фиксация азота. По данным К. Делвича (1972), промышленность ежегодно фиксирует азота столько же, сколько его фиксировали живые организмы до введения современной агротехники.

Круговорот кислорода. Несомненно, большая часть кислорода атмосферы имеет биогенное происхождение, лишь малая его доля появилась в результате фотоллиза (разложения воды на кислород и водород энергией света). Роль живых существ и органического вещества в возникновении углекислого газа атмосферы также бесспорна. Можно с определенностью утверждать, что жизнь, возникшая на Земле, постепенно привела к появлению современного состава атмосферы, который и поддерживается деятельностью живых существ. В количественном отношении кислород — главная составляющая живой материи. Если учитывать воду, содержащуюся в тканях, то, например, тело человека содержит 62,8 % кислорода и 19,4 % углерода. Если рассматривать биосферу в целом, этот элемент по сравнению с углеродом и водородом является основным среди простых веществ.

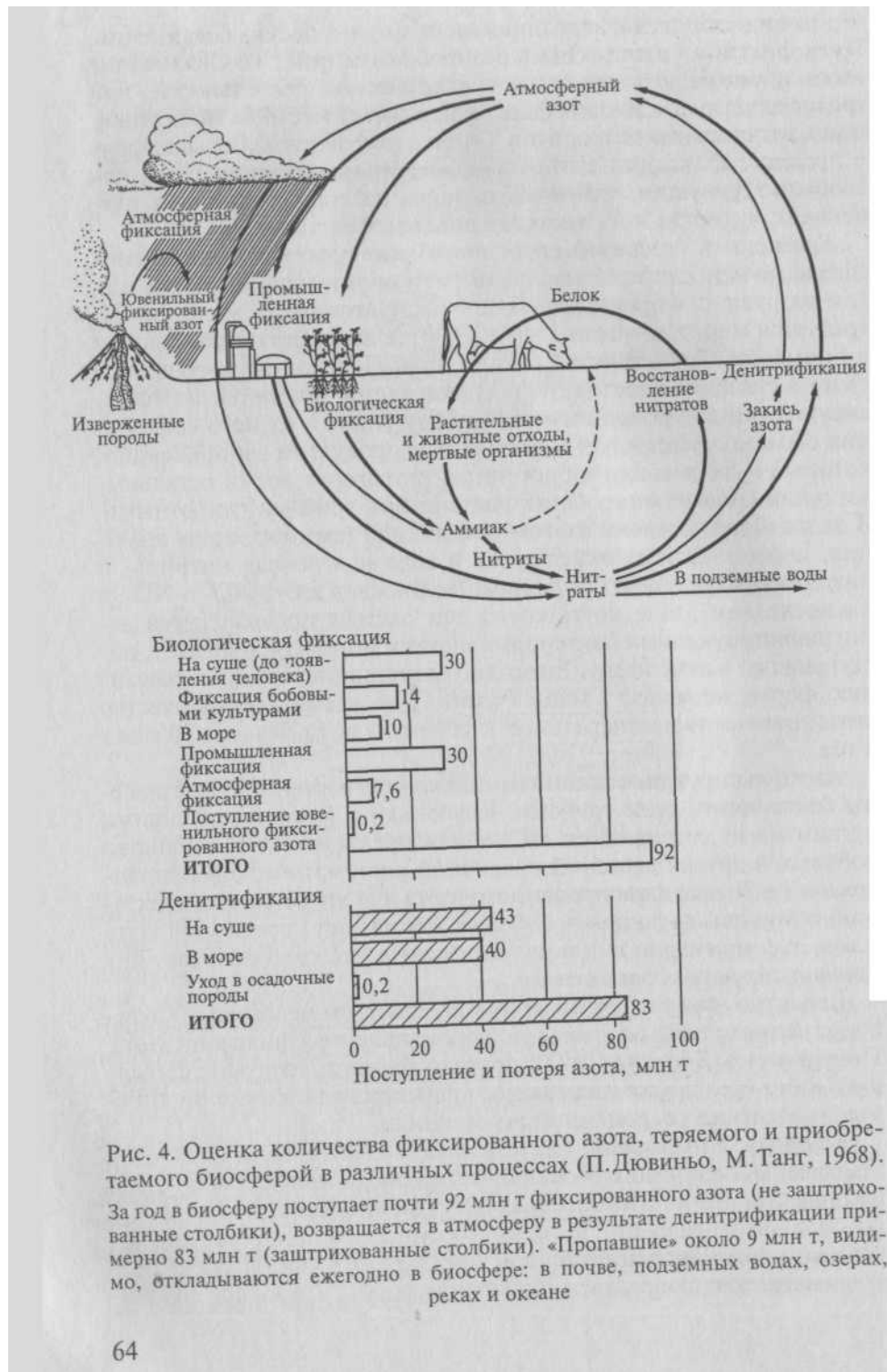


Рис. 4. Оценка количества фиксированного азота, теряемого и приобретаемого биосферой в различных процессах (П. Дювиньо, М. Танг, 1968). За год в биосферу поступает почти 92 млн т фиксированного азота (не заштрихованные столбики), возвращается в атмосферу в результате денитрификации примерно 83 млн т (заштрихованные столбики). «Пропавшие» около 9 млн т, видимо, откладываются ежегодно в биосфере: в почве, подземных водах, озерах, реках и океане

Круговорот кислорода очень усложнен способностью элемента образовывать многочисленные химические соединения, представленные в различных формах. В результате возникает множество эпициклов, происходящих между литосферой и атмосферой, или между гидросферой и двумя этими средами.

Кислород, содержащийся в атмосфере и многочисленных поверхностных минералах (осадочные кальциты, железные руды), имеет биогенное происхождение. Огромные после кембрийские отложения оксидов железа свидетельствуют о большой активности примитивных организмов, которые иногда

связывали весь свободный кислород гидросферы в своей биомассе и метаболитах. Формирование в атмосфере озонного экрана, способного задерживать наиболее опасную ультрафиолетовую радиацию, началось с момента достижения кислородом концентрации примерно 1 % его современного содержания. После этого автотрофные организмы-эукариоты смогли развиваться в верхних слоях воды (там, где солнечный поток был наиболее мощным), что увеличило интенсивность фотосинтеза и, соответственно, продукцию кислорода.

Потребление атмосферного кислорода и его возмещение первичными продуцентами осуществляется довольно быстро. Подсчитано, что для полного обновления всего атмосферного кислорода требуется 2 тыс. лет. Зато необходимо 2 млн лет, чтобы все молекулы воды гидросферы были подвергнуты фотолизу и вновь синтезированы живыми организмами. Что касается атмосферного углекислого газа, то его полный круговорот происходит весьма быстро, так как требуется всего лишь 300 лет для его полного возобновления. Большая часть кислорода, вырабатываемого в течение геологических эпох, не оставалась в атмосфере, а фиксировалась в литосфере в виде карбонатов, сульфатов, оксидов железа и т.д. Эта масса составляет $590 \cdot 10^{14}$ т против $39 \cdot 10^6$ т кислорода, циркулирующего в биосфере в виде газа или сульфатов, растворенных в океанических и континентальных водах.

Круговорот серы. Преобладающая часть круговорота этого элемента имеет осадочную природу и происходит в почве и воде при существовании многочисленных газообразных соединений серы, таких, как сероводород и диоксид серы.

Основной источник серы, доступный живым существам, — всевозможные сульфаты. Хорошая растворимость в воде многих сульфатов облегчает доступ неорганической серы в экосистемы. Поглощая сульфаты, растения их восстанавливают и вырабатывают серосодержащие аминокислоты (метионин, цистеин, цистин).

Всевозможные органические остатки в биоценозе разлагаются гетеротрофными бактериями, которые в конце концов образуют сероводород из сульфопротеинов, содержащихся в почве.

Черные илы, которые в естественных условиях встречаются на дне некоторых морей (например, Черного), озер, а также в различных пресноводных континентальных водоемах после загрязнения их человеком, богаты сероразлагающими организмами, функционирующими в анаэробных условиях. Некоторые разновидности бактерий, например *Beggiatoa*, могут восстанавливать сероводород до элементарной серы. Однако существуют бактерии, способные опять окислить сероводород до сульфатов, что вновь увеличивает запас серы, доступной продуцентам.

Последняя фаза круговорота серы полностью осадочная. Она заключается в выпадении в осадок этого элемента в анаэробных условиях в присутствии железа. Различные этапы этого процесса, особенно обратимые, в дальнейшем позволяют использовать запасы осадочных пород.

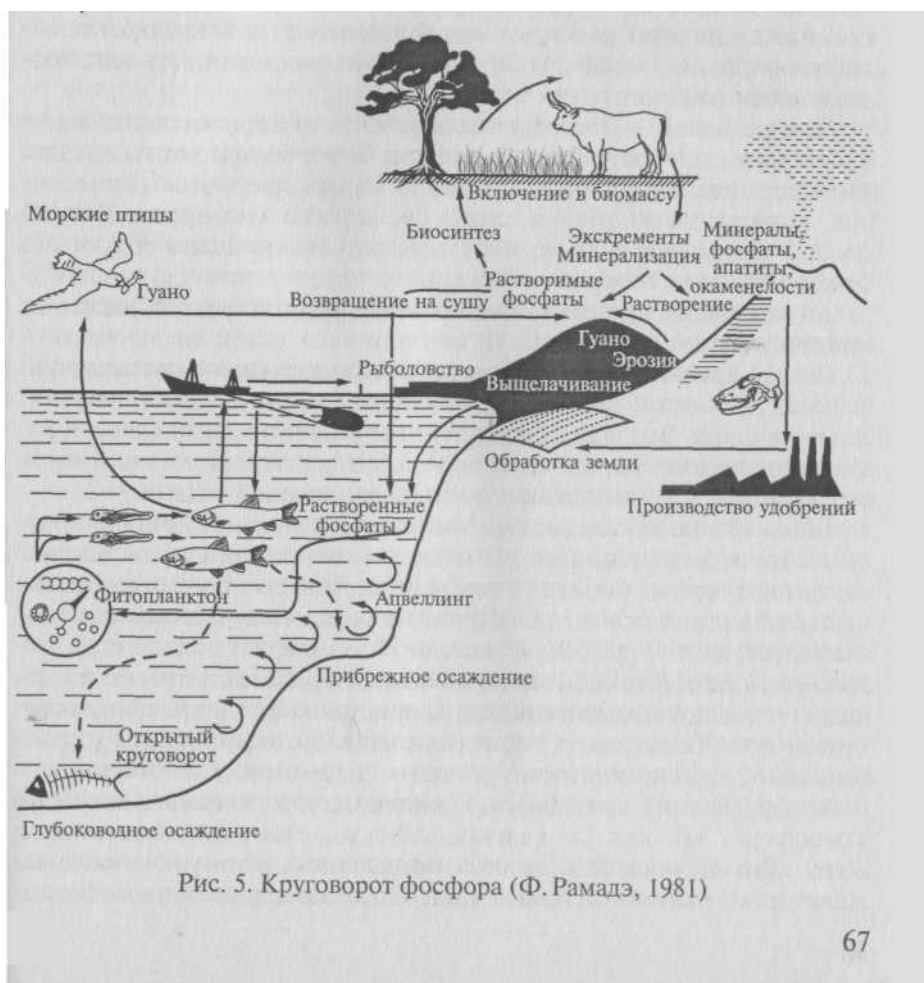
Таким образом, последняя фаза круговорота серы заканчивается медленным и постепенным накоплением ее в глубоко залегающих осадочных породах.

Круговорот фосфора. Этот элемент является одной из основных составляющих живого вещества, в котором он содержится в довольно большом количестве.

Запасы фосфора, доступные живым существам, полностью сосредоточены в литосфере. Основными источниками неорганического фосфора являются изверженные (например, апатиты) или осадочные (например, фосфориты) породы. Минеральный фосфор — редкий элемент в биосфере, в земной коре его содержание не превышает 1 %, что является основным фактором, лимитирующим продуктивность экосистем. Неорганический фосфор из пород земной коры вовлекается в циркуляцию выщелачиванием и растворением в континентальных водах. Он попадает в наземные экосистемы и поглощается растениями, которые при его участии синтезируют различные органические соединения, и таким образом включается в трофические цепи. Затем органические фосфаты вместе с останками, отходами и выделениями живых существ возвращаются в землю, где снова подвергаются воздействию микроорганизмов и превращаются в минеральные ортофосфаты, готовые к потреблению зелеными растениями и другими автотрофами.

В водные экосистемы фосфор приносится текучими водами. Реки непрерывно обогащают океаны фосфатами, что способствует развитию фитопланктона и живых организмов, расположенных на различных уровнях пищевых цепей пресноводных или морских водоемов. Возвращение минеральных фосфатов в воду осуществляется посредством биовосстановителей. Во всех водных экосистемах, как и в континентальных, фосфор встречается в четырех формах, соответственно нерастворимых или растворимых.

Проследив все превращения фосфора в масштабе биосферы, можно заметить, что его круговорот не замыкается (рис. 5). В наземных экосистемах круговорот фосфора проходит в оптимальных естественных условиях с минимумом потерь на выщелачивание (окаменение скелетов позвоночных на суше — явление довольно редкое, поэтому воздействие его на круговорот фосфора не заслуживает внимания). В океане дело обстоит далеко не так. Это связано с беспрестанной седиментацией органических веществ, в частности, обогащенных фосфором останков рыб, фрагменты которых, не использованные в пищу детритофагами и деструкторами, постоянно накапливаются на дне морей. Органический фосфор, осевший в приливно-отливной полосе и на мелководьях, может быть возвращен в круговорот после минерализации, однако это не распространяется на отложения на дне глубоководных зон, которые занимают 85 % общей площади океанов. Фосфаты, отложенные на больших морских глубинах, выключаются из биосферы и не могут больше участвовать в круговороте. Конечно, как заметил В. А. Ковда (1968), элементы биогеохимического осадочного круговорота не могут накапливаться до бесконечности на дне океана. Тектонические движения способствуют медленному подъему осадочных пород, накопленных на дне геосинклиналей, к поверхности. Таким образом, замкнутый цикл осадочных элементов имеет продолжительность, измеряемую геологическими периодами, т. е. десятками и сотнями миллионов лет.



67

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Современная биосфера — продукт длительной эволюции самой нашей планеты и жизни на ее поверхности. В кратком изложении развитие биосферы Земли можно рассматривать как последовательную смену трех этапов.

Первый этап — восстановительный — завершился на Земле появлением гетеротрофной биосферы более 4 млрд лет назад. Для первого этапа характерно появление малых сферических анаэробов. Присутствуют только следы свободного кислорода. Ранний способ фотосинтеза был, по существу, анаэробным. Развилась фиксация азота, чему способствовало то, что часть ультрафиолетовой радиации проникала через атмосферу и быстро разлагала присутствующий аммиак.

Самые древние горные породы, преимущественно метаморфические, залегают в докембрийских щитах почти на всех материках земного шара. Возраст их древнейших участков определяется радиологическими методами в 3,8 — 3,5 млрд лет. В той или иной степени они ассоциированы со следами древней жизни.

Биохимические следы существования древних организмов представлены в виде наиболее устойчивых химических соединений в осадочных горных породах

земной коры. В целом органическое вещество биологического происхождения широко распространено.

Второй этап — слабоокислительный — отмечен появлением фотосинтеза не менее 3,8 млрд лет назад. Аэробный фотосинтез начался у предков цианобактерий, древнейших фотосинтезирующих прокариот. Кислород производили морские водоросли и цианобактерий, строящие строматолиты — известняковые тонкослоистые образования. Но лишь малое количество его накапливалось в атмосфере, так как он реагировал с железом, растворенным в воде. При этом оксиды железа осаждались, образуя полосчатые железистые формации докембрия. Только когда океан освободился от железа и других поливалентных металлов, концентрация кислорода начала возрастать.

Третий этап характеризуется формированием *окислительной фотоавтотрофной среды*. Он начался с завершения отложений полосчатых железистых кварцитов примерно 1800 млн лет назад. Для этого этапа характерно наличие такого количества свободного кислорода, которого достаточно для появления и развития животных, потребляющих его при дыхании. Возникает кислородное дыхание, озоновый слой, что ведет к расширению осваиваемых жизнью условий.

Последние два этапа в развитии биосферы фиксированы в каменной летописи геологической истории. В породах, возраст которых порядка 3 млрд лет, обнаружен пигмент фикобилин, используемый при фотосинтезе современными цианобактериями. Некоторые организмы раннего докембрия, относящиеся к сине-зеленым водорослям, или цианобактериям, мало изменились в ходе геологической истории; очень близкие им формы и сейчас обитают на Земле. Древнейшая жизнь, вероятно, существовала в качестве гетеротрофных бактерий, получавших пищу и энергию от органического материала абиогенного происхождения, образовавшегося еще раньше. Отсюда можно себе представить, что начало жизни как таковой отодвигается еще дальше, за пределы каменной летописи земной коры, т.е. более чем на 4 млрд лет назад.

Нетрудно прийти к общему заключению о том, что жизнь на Земле существует примерно столько же времени, сколько существует и сама планета. Уже в отложениях возраста 4,5 — 4 млрд лет находят следы присутствия фотосинтезирующих организмов, использовавших энергию излучения Солнца для усвоения CO_2 и H_2O . Однако автотрофы имели предшественников. Видный советский биолог А. А. Заварзин отмечал, что окислительные процессы (дыхание) имеют вторичное происхождение. Освобождение энергии в первоначальном живом веществе было связано с молекулярными перестройками, аналогичными процессам брожения. Отсюда следует, что вначале должны были возникнуть организмы гетеротрофные с интрамолекулярным дыханием, не требовавшим свободного кислорода. По имеющимся данным можно заключить, что первичная биосфера нашей планеты, во-первых, ограничивалась водной средой, во-вторых, была насыщена гетеротрофными организмами, которые питались растворенными в воде органическими веществами, ранее возникшими преимущественно в космохимических условиях. Длительность существования подобной биосферы, скорее всего, занимала небольшой отрезок геологического времени.

Устойчивое содержание свободного кислорода в биосфере привело к полной перестройке биоты, в первую очередь за счет появления эукариот примерно 2 млрд лет назад. Первые эукариоты возникли в планктонных ассоциациях открытых вод. Конец исключительного господства прокариот наступил приблизительно 1,4 млрд лет назад, хотя первые эукариоты появились значительно раньше. Так, по последним данным, облик ископаемых органических остатков из черных сланцев и углистых образований района Верхнего Озера свидетельствует о появлении эукариотных микроорганизмов 1,9 млрд лет назад.

По мнению академика Б.С.Соколова (1979), многоклеточные растения и животные появились почти одновременно. В отложениях позднего докембрия встречаются разнообразные представители водных растений. Наиболее видное место занимают многоклеточные водоросли, слоевища которых нередко переполняют толщи некоторых пород этого периода: аргиллитов, глин, песчаников. Часто встречаются макропланктонные водоросли, колониальные, спирально-нитчатые водоросли и др.

Для этого же периода надежно установлены многочисленные морские беспозвоночные, среди которых 70 % составляют кишечнополостные, особенно медузообразные плавающие формы, либо неприкрепленные колониальные организмы вроде современных сифонофор. Кроме этих животных в состав фауны входили морские черви, напоминавшие современных полихет, существа без панциря, похожие на членистоногих животных, и трехлучевые дискообразные организмы типа морских звезд. Некоторые организмы были довольно крупными. Например, обнаружена медуза диаметром почти 1 м, морские перья длиной более 1 м, а также морские черви длиной 1 м и толщиной менее 3 мм.

На смену докембрийской, в своей основе прокариотной биосфере, приходит фанерозойская. Наиболее существенные изменения в развитии мира животных произошли на нижней границе кембрия. По меткому выражению геологов, это «*величайшая биостратиграфическая граница*». Она характеризовалась тем, что у морских животных стали формироваться твердые части тела: покровы, раковины, внутренний скелет; произошла так называемая *кембрийская скелетная революция*. Твердый скелет должен был служить опорой для организма и способствовать увеличению его размеров. Кроме того, твердый скелет, например, у морских губок позволил им занять большее пространство и, соответственно, поглощать большее количество пищи. У других животных скелет усилил их прочность за счет жесткости конструкции. Раковины у ранее мягкотелых животных предохраняли их от физических повреждений. Они стали служить защитой от хищников, которые появились позднее. В результате образования скелетов в кембрии возникли новые способы обитания в области морских мелководий. Губки приобрели возможность фильтровать бактерии, трилобиты — зарываться в донные отложения, моллюски — ползать по поверхности морского дна. Брахиоподы, мшанки и иглокожие с помощью скелетов смогли подниматься вертикально из воды, держась чуть-чуть над ее поверхностью, что позволило им более эффективно фильтровать воду с микроорганизмами в целях получения пищи. Без твердых частей тела подобный образ жизни был бы невозможен или, во всяком случае, менее продуктивен.

Вся последующая эволюция биосферы происходила в относительно стабильных геохимических условиях при бурной, все ускоряющейся эволюции живых организмов, особенно растений и животных.

Вопрос о времени появления жизни на суше решается по-разному. Часто его относят к кембрийскому периоду, т. е. ко времени порядка 430 — 550 млн лет назад. В последнее время многие исследователи склонны считать, что на суше жизнь появилась очень давно, вероятно, в среднем докембрии. По-видимому, местами были развиты водорослевые корки и, возможно, лишайники, существовали беспозвоночные животные. Согласно М.С.Гилярову (1949), средой обитания этих ранних животных суши являлись почвы, формирующиеся при участии низших растений.

В конце силура происходит одно из ключевых событий в истории биосферы — появление сосудистых растений; эта группа живых организмов по своей средообразующей роли не имеет себе равных. С их появлением связано увеличение интенсивности образования органического вещества.

Уже в ту эпоху направление эволюции растительного и животного мира шло различными путями. Для растений были характерны: широкая экологическая пластичность, связанная с неподвижностью и, следовательно, с невозможностью уйти от неблагоприятных условий; возрастание относительной поверхности соприкосновения со средой, что способствовало повышению энергии фотосинтеза. Для наземных растений оказались важными: развитие механической ткани, что позволило существовать длинным стеблям; развитие проводящей системы, обеспечивающей доставку воды в концевые части стеблей. Огромную роль в жизни организмов сыграла редукция и совершенствование гаметофитов (полового поколения) в процессе размножения и возрастание роли спорофитов (бесполого поколения). Это изменение сопровождалось уменьшением роли воды в процессе оплодотворения.

При эволюции животных (если не учитывать некоторых боковых ветвей развития) возрастала подвижность, обеспечивающая возможность ухода от неблагоприятных условий, развивались более сложные формы поведения, связанные с усилением деятельности органов чувств, осуществлялся переход от лучевой к двусторонней симметрии, обеспечивающей большие скорости передвижения. При выходе на сушу передвижение стало более быстрым, образовались надежные защитные покровы, предохраняющие как от высыхания, так и от повреждения врагами. Прохождение первых стадий развития на суше привело к образованию плотных яйцевых оболочек и созданию запасов питательных веществ в яйцах.

Следующим важным моментом в эволюции биосферы явилось мощное развитие в течение мезозоя древовидных споровых растений — плауновидных, клинолистных (предков современных хво-щевых) и голосеменных (беннеттитовых, саговниковых, кордаитовых и др.).

Резкое изменение планетарной биоты в меловом периоде, часто называемое *«великим вымиранием»*, затронуло различные группы живых организмов как морских, так и сухопутных. Одним из ключевых моментов в становлении растительного мира было появление и распространение покрытосеменных

растений, сопоставимое по своим масштабам с появлением сосудистых растений и «скелетной революцией». Покрытосеменные, как ни одна из ранее господствующих групп живых организмов, представлены широким спектром биоморф, среди которых особое место занимают травянистые формы растений. Огромную роль в становлении таксономического разнообразия покрытосеменных растений сыграла их *коэволюция* (сопряженное развитие) с насекомыми и совершенствование способов опыления, в том числе перекрестного опыления цветков, т. е. переноса пыльцы одного цветка на другие. В течение мелового периода в наземных экосистемах среди позвоночных возрастает роль птиц и млекопитающих, хотя гигантские палеозойские рептилии исчезают только к его концу. С этого времени развитие и эволюция экосистем суши связано с покрытосеменными или цветковыми растениями, насекомыми опылителями (шмелями, бабочками, жуками), общественными насекомыми (пчелами, муравьями, термитами), из позвоночных преобладают плацентарные млекопитающие и птицы. Уже в кайнозое (более 60 млн лет назад) происходит становление травяных биомов (исходных по отношению к степям, прериям, саваннам), основанное на коэволюции злаков и крупных травоядных млекопитающих.

Огромное влияние на эволюцию органического мира, развитие наземных и водных экосистем оказывали эпохи орогенеза, движение литосферных плит, трансгрессии и регрессии Мирового океана, глубокие изменения климатов, вызывавшие неоднократно повторяющиеся великие оледенения. Это вызывало коренную перестройку биоты, вымирание или снижение роли целых групп организмов, ранее господствовавших на планете, и, соответственно, появление новых, более прогрессивных форм развития жизни в результате эволюции.

Возраст современных систематических групп различен. Некоторые крупные систематические категории (типы губок, членистоногих, класс радиолярий) существуют на Земле еще с верхнего протерозоя. Другие появились позднее: рыбы — в силуре, насекомые — в девоне, голосеменные растения — в пермском, покрытосеменные — в меловом периодах.

В прошлые геологические эпохи нередко достигали широкого развития группы, ныне не сохранившиеся или не играющие в настоящее время прежней роли. Так, трилобиты были широко распространены в начале палеозоя; вымершие группы голосеменных растений — в юрском периоде; аммониты, белемниты и гигантские пресмыкающиеся — в юрском и триасовом периодах; папоротникообразные и плаунообразные растения — в каменноугольном периоде и т.д.

В настоящее время преуспевают покрытосеменные растения, млекопитающие и птицы из наземных позвоночных, насекомые из наземных беспозвоночных, брюхоногие моллюски из наземных и водных беспозвоночных. Хотя родственные связи многих видов растений и животных прослеживаются преимущественно с неогена, но и более древние периоды истории нашей планеты представляют для познания эволюции морских и наземных экосистем огромный интерес.

В ходе эволюции биосферы происходило усложнение строения организмов, повышение таксономического разнообразия флоры и фауны, усложнение структуры и увеличение разнообразия экосистем, возрастание роли живых организмов в формировании химического состава атмосферы и гидросферы, организации потоков вещества и энергии.

Один из важнейших этапов развития биосферы связан с появлением *гоминид*, древних предков человека, конечным звеном эволюции которых стал в четвертичном периоде человек разумный (*Homo sapiens*). Согласно современным данным, эволюция гоминид, которые ближе всего стоят к африканским человекообразным обезьянам, на самом раннем этапе протекала в Африке.

Есть свидетельства присутствия гоминид в африканских регионах к югу от Сахары и в Юго-Восточной Азии 2,5—1,0 млн лет назад, когда они, возможно, колонизировали и промежуточные тропические регионы Старого Света, включая части Среднего Востока и полуостров Индостан.

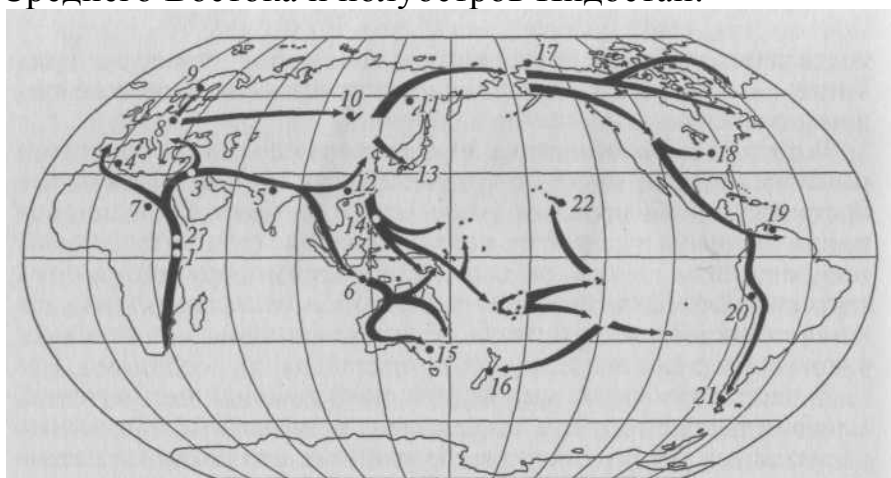


Рис. 6. Приблизительные даты расселения первобытных людей по земному шару (лет назад) (К.М.Петров, 2001):

Аustralopитеки: 1 — 5 млн. *Homo erectus*: 2 — 1,6 млн; 3 — 1 млн; 4 — 700 тыс.; 5 — 500 тыс.; 6 — 800 тыс. *Homo sapiens*: 7 — 92 тыс.; 8 — 33 тыс.; 9 — 12 тыс.; 10 — 15 тыс.; 11 — 14 тыс.; 12 — 67 тыс.; 13 и 14 — 30 тыс.; 15 — 38 тыс.; 16 — 1000; 17 — 4500; 18 — 19 тыс.; 19 — 14 тыс.; 20 — 22 тыс.; 21 — 11 тыс.; 22 — 1600

Считается, что освоение гоминидами теплых умеренных зон, включая и средиземноморские области Европы, началось в промежутке между 1,0 и 0,7 млн лет назад. Хотя и высказывались многочисленные предположения о более раннем освоении Европы, древнейшие из известных находок, обнаруженные в Италии, датируются возрастом 1,0 млн лет. В промежутке между 300 тыс. и 40 тыс. лет назад гоминиды «включили» в сферу своего обитания северные широты. Этот период совпал с дальнейшей эволюцией человека прямоходящего (*Homo erectus*) и появлением человека разумного (рис. 6).

В интервале между 40 тыс. и 10 тыс. лет назад гоминиды расселились во все остальные области земного шара.

На ход расселения гоминид безусловно влияли географические и экологические барьеры (влияние этих факторов зависело от потребностей видов).

Географические барьеры, в особенности океан, горы и ледники, очевидно, сыграли важную роль в задержке освоения гоминидами Австралии.

Радиационная адаптация человека происходила не в отрыве от других видов животных. Любопытно, что *Homo erectus* и ряд других видов (лев, леопард, гиена и волк) достигли умеренных широт Евразии примерно в одно время. В этой связи можно думать, что гоминиды были лишь частью некоего общего биогеографического процесса, в котором участвовали разнообразные виды и который замедлялся и ускорялся одними и теми же факторами. Вероятнее всего, факторы окружающей среды в наибольшей степени благоприятствовали организмам с определенными признаками; к числу этих признаков, по-видимому, относятся крупные размеры, хищническое поведение и социальность. Виды с подобными особенностями обладали высокой адаптивной способностью к освоению новых сред обитания.

Сходство между радиацией гоминид и крупных хищников, кроме всего прочего, позволяет предполагать, что эти организмы сильно зависели от мясной пищи и что независимо от того, какое место занимало мясоедение в жизни гоминид в тропической саванне, оно в значительной степени обусловило их успех в освоении новых сред.

Хотя расселение гоминид как часть общего биогеографического процесса во многом объясняется общими биологическими принципами, ряд вопросов остается все еще нерешенным. Выживание в высоких широтах поставило перед гоминидами весьма специфические проблемы, видимо, только гоминидам присущие некоторые особенности, которые сводятся к следующему. Если источники пищи доступны, но время на их утилизацию ограничено, отбор, очевидно, будет благоприятствовать стратегиям, которые предполагают использование источников пищи с высокой «энергетической отдачей» и (или) высокую эффективность утилизации источников. Первая стратегия часто сопровождается усилением хищничества, которое почти наверняка стало главным способом питания гоминид в высоких широтах. Вторая стратегия связана с повышением эффективности хищничества. «Охотничьи успехи» гоминид в целом зависели от эффективности соответствующих «технологий», а следовательно, отбор по эффективности пищевого поведения должен был протекать в форме технического развития. Здесь уместно отметить два обстоятельства. Во-первых, показано, что у современных охотников и собирателей прослеживается тесная связь между сложностью технических средств и широтой, на которой живет данная популяция. Популяции, живущие в высоких широтах, располагают более разнообразными орудиями, и орудия эти сложнее по устройству и состоят из большего числа компонентов. Во-вторых, хотя развитие техники изготовления орудий в плейстоцене имело общий характер, наиболее сильно оно было выражено именно в высоких широтах; орудия, найденные в разных частях тропиков, оставались простыми. Так, индустрия оббитых галек в Юго-Восточной Азии продержалась на протяжении всего плейстоцена, и лишь в голоцене на смену ей пришла технология микролитов. Следовательно, освоение высоких широт подвергало гоминид воздействию новых факторов отбора, успешное

противостояние которым зависело от технического прогресса. Это, вероятно, в свою очередь, способствовало развитию общих познавательных способностей гоминид, ибо изготовление каменных орудий требует сложных логических операций и большого воображения. Таким образом, если, согласно современным представлениям, эволюция анатомически современных людей протекала в Африке, то их расселение в высоких широтах можно рассматривать и как важное проявление давления естественного отбора, и как следствие этого эволюционного сдвига.

Социальная эволюция человека, формирование и развитие человеческого общества постепенно обусловили возникновение одного из мощнейших факторов воздействия на биосферу — антропогенного.

Человек с момента его появления на Земле оказывал и продолжает оказывать все нарастающее влияние на процесс формирования экосистем. Однако первобытный человек влиял лишь на растительный и животный мир. Затем пришли цивилизации, способные изменять педосферу, обрабатывая почву, и внедряться в литосферу, добывая из глубин Земли полезные ископаемые, изменяя при этом также и гидросферу, и атмосферу.

НА ПУТИ К НООСФЕРЕ

В наше время биосфера получает совершенно новое понимание как планетное явление космического характера.

Вершиной научного и философского творчества В. И. Вернадского является учение о переходе биосферы в *ноосферу*. Еще в 1926 г. он писал, что созданная в течение всего геологического времени, установившаяся в своих равновесиях биосфера начинает все сильнее и глубже меняться под влиянием деятельности человечества.

Французский математик и философ Э. Леруа в лекциях в Коллеж де Франс в Париже ввел в 1927 г. понятие «*ноосферы*» как современной стадии, геологически переживаемой биосферой, подчеркивая при этом, что он пришел к такому представлению вместе со своим другом, крупнейшим геологом и палеонтологом Тейяром де Шарденом. Слово «*ноосфера*» составлено из древнегреческого «*ноос*» — разум и «*сфера*», что означает «*сфера разума*».

Становление этапа ноосферы В. И. Вернадский связывает с действием многих факторов: единством биосферы и человечества, единством человеческого рода, планетарным характером человеческой деятельности и ее соизмеримостью с геологическими процессами, развитием демократических форм человеческого общежития и стремлением к миру народов планеты, небывалым расцветом, «взрывом» достижений науки и техники. Он писал: «*Сейчас, в XIX и XX столетиях, началась в истории Земли новая геологическая эра... Человек, как он наблюдается в природе, как и все живые организмы, как всякое живое вещество, есть определенная функция биосферы, в определенном ее пространстве—времени. Человек во всех его*

проявлениях составляет определенную закономерную часть строения биосферы. И перед ним, перед его мыслью и трудом, становится вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера».

В.И.Вернадский обращал особое внимание на геохимические последствия деятельности человека, позднее названные академиком А. Е. Ферсманом «техногенезом». Он придавал большое значение возможным открытиям внебиосферных источников энергии, которые никогда ранее живыми организмами не были использованы. Освоение независимых от биосферы потоков энергии, а также синтез аминокислот — основного структурного элемента белка — ведут к «автотрофности человечества», его качественно новому экологическому состоянию. Достижение такого состояния — дело будущего. Но уже сейчас человек способен регулировать биологическую продукцию, циклы некоторых биогенных элементов, строить свои отношения с «живым покровом» планеты, сохраняя биоразнообразие. И в этом видится глубокий оптимизм учения В.И.Вернадского: окружающая среда перестала противостоять человеку в качестве непознанной, могучей, но слепой внешней силы. Однако, регулируя силы природы там, где они подвластны разуму, человек берет на себя огромную ответственность. Так преломилось учение В.И.Вернадского в вопросах этики поведения человека, так родилась современная новая биосферная, экологическая этика XX—XXI вв.

ГЛАВА III БИОЦЕНОЗ, БИОГЕОЦЕНОЗ И ЭКОСИСТЕМА

Сложная многовидовая система, сформировавшаяся в процессе эволюции живых существ биосферы, получила название *биоценоз* («ценоз» — общий), или сообщество. Ельник-зеленомошник, фрагмент красочной луговой степи, своеобразные псаммофильные группировки животных и растений песчаных пустынь — это примеры биоценозов, сочетаний совместно обитающих и взаимодействующих организмов (и их популяций) в различных природных условиях. Различные группы организмов, входящие в состав биоценозов, характеризуются особенностями связей со средой и с другими группами организмов; именно поэтому можно выделять в качестве самостоятельного объекта исследований сообщества микроорганизмов, мелких или крупных млекопитающих, птиц, беспозвоночных, растений.

Важнейшая структурная часть биоценоза — растительное сообщество — *фитоценоз*. Одно из лучших определений фитоценоза принадлежит В.Н.Сукачеву (1954): «*Фитоценозом, или растительным сообществом, надо называть всякую совокупность как высших, так и низших растений, обитающих на данном однородном участке земной поверхности, с только им свойственными взаимоотношениями как между собой, так и с условиями местообитания, и поэтому создающую свою особую среду, фитосреду*». Фитоценоз в совокупности с животными — это и есть биоценоз.

В то же время биоценоз — часть более сложных природных систем, известных как биогеоценозы. Основатель биогеоценологии В.Н.Сукачев рассматривал *биогеоценоз* как биокосную систему, состоящую из совокупности абиотических условий среды (включая климатические и почвенно-грунтовые) и организмов, образующих биоценоз. В составе биогеоценозов организмы подразделяются на две функциональные трофические группы: *автотрофов* и *гетеротрофов*. Автотрофы представлены в основном фототрофами (главным образом растениями), способными на основе использования энергии солнечных лучей создавать органическое вещество, и в меньшей степени — хемотрофами, микроорганизмами, использующими энергию восстановленных химических соединений. Гетеротрофы (животные, бактерии, актиномицеты, грибы, паразитные и сапротитные растения) получают от автотрофов не только энергетический материал, но и необходимые для жизни вещества. Гетеротрофы, особенно сапротрофы, осуществляют минерализацию отмерших органов растений, а некоторые из них — фиксацию атмосферного азота. Гетеротрофы в значительной степени обеспечивают автотрофов необходимыми для них элементами минерального питания и углекислым газом, а также участвуют в трансформации энергии и биологическом круговороте веществ.

Часто наряду с термином «*биогеоценоз*» используют термин «*экосистема*». Экосистема и биогеоценоз по существу — близкие понятия. Однако экосистема понимается как безразмерное образование. Как экосистему, например, рассматривают гниющий пень в лесу, отдельные деревья с живущими на нем организмами, лесной фитоценоз, в котором эти деревья и пень расположены, лесной

массив, в который входит ряд фитоценозов, лесную зону и т.д. Экосистемой может быть не только биогеоценоз, но и зависимые от биогеоценозов природные биокосные системы, в которых организмы представлены лишь гетеротрофами, а также такие созданные человеком биокосные системы, как зернохранилище, аквариум и др. Биогеоценоз же всегда понимают как хронологическую пространственную единицу, имеющую определенные границы, очерченные входящими в его состав фитоценозами. «Биогеоценоз — это экосистема в границах фитоценоза» (Е. М. Лавренко, Н. В. Дылис, 1968).

Изучение биоценоза требует выявления закономерностей его организации. В. Н. Сукачев (1975), характеризуя закономерности организации фитоценозов, отмечал, что основным свойством всякого сообщества является многостороннее взаимное влияние растений друг на друга. Отношения между членами сообщества зависят от экологических свойств растений, входящих в состав сообществ, и от условий среды. Эволюция растений протекала, с одной стороны, под влиянием воздействия условий среды и этих взаимоотношений — с другой. Каждый вид формировался в соответствии с условиями сообщества, одновременно с выработкой тех или иных экологических особенностей растений; как логическое следствие этого шла выработка и взаимоотношений между видами в сообществе. Все это в равной мере относится и ко всем другим группам организмов. Именно связи и взаимодействия — фундаментальная черта биоценозов, они определяют их целостность.

В организации биоценозов выделяют трофические, средообразующие, конкурентные и некоторые другие связи. Наиболее значимы *конкурентные взаимоотношения*, видимо, наиболее всеохватывающие в природе, поскольку ресурсы (средства для жизни) всегда ограничены (свет, влага, элементы минерального питания для растений, пища, в меньшей степени укрытия, территория — для животных). Сложные механизмы конкурентных взаимоотношений в биоценозах — предмет детальных исследований. Среди конкурентных взаимоотношений различают внутривидовые и межвидовые. *Внутривидовая конкуренция* — конкуренция между особями одной популяции, имеющими потребности в одних и тех же ресурсах для их роста, размножения и выживания. Внутривидовая конкуренция влияет преимущественно на плодовитость и смертность, регулируя таким образом численность популяции.

Так, на любой лесосеке, на одном гектаре насчитываются сотни тысяч экземпляров всходов или семян какой-либо древесной породы, однако стволов во взрослом состоянии на той же площади остается всего лишь несколько сотен. Высокая смертность всходов и молодых деревьев на ранних этапах зарастания лесосек и формирования искусственных лесных насаждений давно изучена лесоводами, а по отношению к травянистым растениям — и агрономами. Существует известная зависимость между скоростью роста древесной породы, возрастом древостоя и выпадением стволов. Число погибших деревьев возрастает с момента смыкания крон и, достигнув максимума в определенном возрасте древостоя, сходит на нет (рис. 7).

Ход изреживания стволов с возрастом на единицу площади протекает по-разному у светолюбивых и тенелюбивых пород: первые характеризуются более

высокой убылью по мере роста. Один из парадоксальных результатов внутривидовой конкуренции у растений — уменьшение плотности популяции вида в более благоприятных условиях, при лучшей обеспеченности ресурсами. Казалось бы, в таких условиях интенсивность убыли должна быть снижена. Однако за счет более быстрого роста и достижения больших индивидуальных размеров число взрослых стволов на единицу площади ниже, а смертность выше. Следовательно, внутривидовая конкуренция ограничивает численность популяции вида, которая, в свою очередь, варьируется в разных местообитаниях в зависимости от обеспеченности ресурсами.

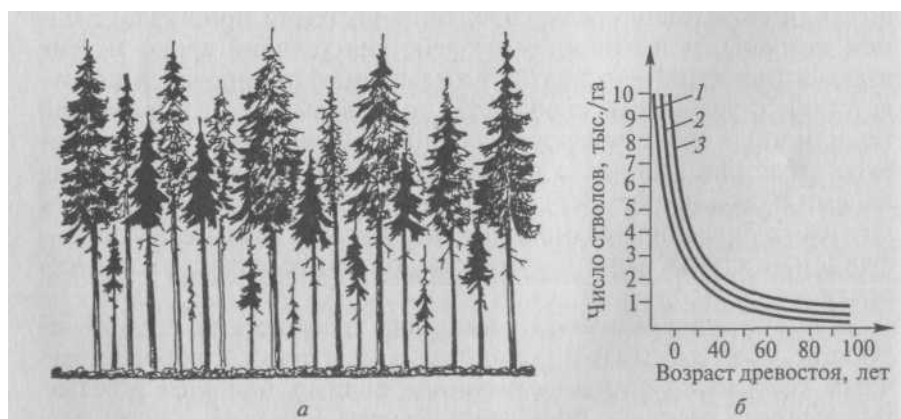


Рис. 7. Самоизреживание в древесных насаждениях: *а* — господствующие и угнетенные деревья в ельнике; *б* — ход изреживания стволов с возрастом у сосны (1), березы (2) и ели (3) (Г.Ф.Морозов, 1928)

Одним из наглядных выражений внутривидовой конкуренции является дифференциация одновозрастного древостоя по высоте, диаметру ствола, мощности крон. Известная классификация Крафта делит все деревья на пять классов. Если к классу I относятся господствующие деревья, особенно мощные кроны которых расположены над общим древесным пологом и исключительно хорошо развиты, то к классу II — деревья, составляющие основу лесного полога, кроны которых развиты несколько хуже, чем у деревьев I класса, а к V классу относятся деревья, кроны которых полностью размещаются ниже общего полога, это угнетенные, отмирающие или уже отмершие деревья (В.Н.Сукачев, 1928). Между классами разных деревьев существуют постепенные переходы.

Внутривидовая конкуренция сказывается на плодоношении деревьев. Если принять плодоношение у ели для деревьев I класса за 100 %, то плодоношение для остальных классов выразится в следующих цифрах (в %): II класс — 88, III — 37, IV — 0,5, V — 0, т. е. деревья не плодоносят. Таким образом, как писал Г. Ф. Морозов (1925), «оставляют после себя потомство только победившие в борьбе за существование, только наделенные наибольшей индивидуальной силой роста».

В любом биоценозе выражены и межвидовые конкурентные отношения. Возможность совместного сосуществования многих видов в одном биоценозе определяется их эколого-биологической индивидуальностью и дифференциацией условий существования в пространстве (почва, подстилка, осветленные «окна» и пятна под сомкнутыми кронами в лесу, различия в освещенности от верхнего полога

растительности до припочвенных слоев) и во времени (хотя бы от сезона к сезону). Длительное существование в составе многовидового сообщества привело в эволюционном плане к тому, что каждый вид пространственно и функционально занимает определенное положение в составе биоценоза, или особую, свойственную ему *экологическую нишу*.

Представление об экологических нишах введено зоологами. В опытах Г. Ф. Гаузе с простейшими животными (*Paramecium caudatum*, *P. aurelia*) при совместном существовании двух видов в однородной среде численность одного возрастала, а второй вид исчезал (рис. 8). Это послужило поводом для обоснования *принципа конкурентного исключения* одного вида другим: два вида на одной и той же территории не в состоянии занимать длительное время одну и ту же экологическую нишу. Первоначально экологическая ниша трактовалась только как ниша пространственная, т.е. как место видовой популяции в биоценозе. Позже экологическую нишу стали рассматривать как интегрированное выражение места вида в биоценозе, в том числе по отношению к факторам внешней среды, и его функциональную роль.

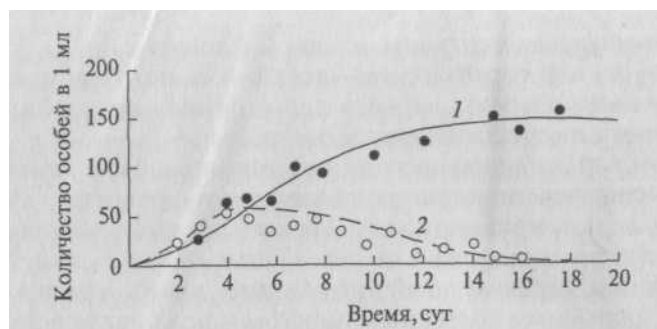


Рис. 8. Динамика конкурентных отношений двух видов инфузорий: *Paramecium aurelia* (1) и *P. caudatum* (2) в экспериментальной культуре (Г.Ф.Гаузе, 1934)

По образному выражению американского эколога Ю. Одума (1975), «*экологическая ниша некоторого организма зависит не только от того, где он живет, но и от того, что он делает (как он преобразует энергию, каково его поведение, как он реагирует на физическую и биологическую среду) и как он ограничен другими видами*». Следовательно, в сложившихся биоценозах существует столько экологических ниш, сколько видов входит в их состав. Конкурентные взаимоотношения между видами смягчены благодаря процессам сопряженной эволюции и взаимной адаптации.

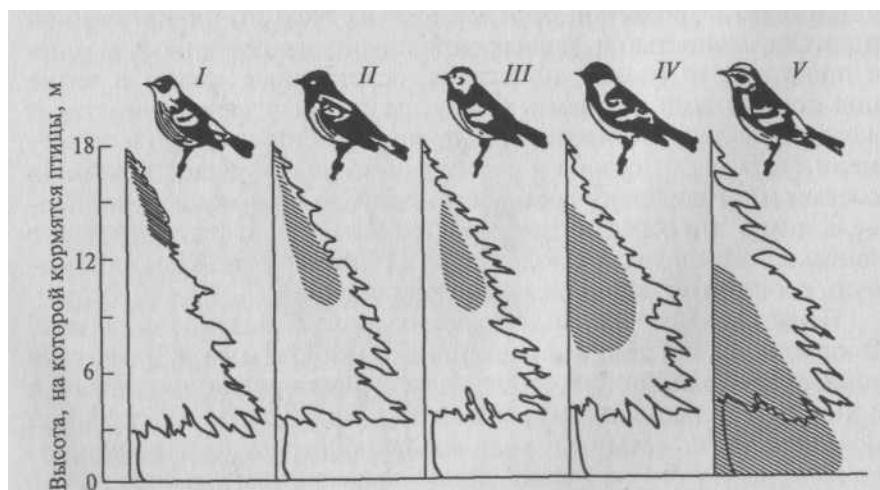


Рис. 9. Локализация мест кормежки пяти видов американских славков (*Dendroica*) в еловых лесах штата Мэн (R. H. MacArthur, 1958): I — *D. tigrina*; II — *D. fusca*; III — *D. virens*; IV — *D. castanea*; V — *D. coronata*

Данное положение находится в соответствии с представлением об экологической индивидуальности видов и является одной из важных предпосылок, определяющих возможность их совместного существования. В то же время четкого разграничения экологических ниш в биоценозах нет и не может быть, они всегда частично перекрываются (рис. 9).

Межвидовую конкуренцию рассматривают как движущую силу эволюции в направлении выживания разных видов в одном биоценозе путем дифференциации взаимоотношений видов со средой и друг с другом. Таким образом, биоценоз — «это система взаимодействующих, дифференцированных по экологическим нишам, частично конкурирующих друг с другом видов. Виды, входящие в состав одного и того же сообщества, эволюционировали в направлении дифференциации их экологических ниш» (Р. Уиттекер, 1980).

ЭКОТОП, БИОТОП, МЕСТООБИТАНИЕ

Совокупность факторов окружающей среды, влияющих на состав и структуру биоценозов, носит название *местообитание*, *эко топ* или *биотоп*. Комплексные факторы среды могут быть подразделены на элементарные факторы. По отношению к действию каждого из них у организмов существуют различные адаптации, в связи с чем виды могут быть объединены в экологические группы. Так, по отношению к свету растения подразделяются на *светлюбивые* (или *гелиофиты*), *тенелюбивые* (*сциофиты*) и *теневыносливые* (переносят затенение, но хорошо растут на свету); по отношению к влаге — на *гидрофиты* — водные и наземно-водные, частично погруженные в воду растения мелководий; *гигрофиты* — наземные растения, связанные с повышенной влажностью воздуха и часто влажными почвами; *мезофиты* — способные переносить краткую и не очень сильную засуху; *ксерофиты* — растения местообитаний с недостаточным атмосферным и почвенным увлажнением.

По отношению к температуре все разнообразие организмов подразделяется на *пойкилотермные* (жизнедеятельность которых зависит от тепла, поступающего извне, а температура определяется внешней средой) и *гомойотермные*, способные поддерживать постоянную внутреннюю температуру тела. К пойкилотермным относятся все микроорганизмы, растения, беспозвоночные животные, к гомойотермным — птицы и млекопитающие.

Не менее значимы эдафические факторы: химические, физические и механические особенности почв, играющие огромную роль в распределении растений и животных, в том числе почвенных микроорганизмов. Среди микро- и макроэлементов, поглощаемых корнями растений из почвы, особенно большую роль играют фосфор, калий и азот. Дефицит в почве доступных форм азота — один из важнейших факторов, оказывающих влияние на состояние растений, их конкурентоспособность.

Высока чувствительность различных видов растений к рН почвенных растворов; давно известны различия в составе и структуре биоценозов, формирующихся на известняках и силикатных породах. Выделяют экологические группы *ацидофильных* и *кальцефильных* растений. К ацидофильным растениям относятся, например, сфагновые мхи, основные ценозообразователи таежных и тундровых болот, кальцефилы — бук лесной, ясень и др.

Существенно различаются местообитания на песчаных и суглинистых или глинистых почвах. Песок — подвижный субстрат, имеющий рыхлую структуру, в связи с чем обитатели песков, растения и животные, обладают специфическими особенностями, позволяющими им осваивать этот субстрат. Растения способны давать придаточные корни при засыпании песком нижних частей их стеблей, у многих из них имеются длинные корневища, скрепляющие субстрат, часто корни одеты чехликами из частиц песка, надежно защищающими их от высыхания. Плоды покрыты пленчатой оболочкой, образующей пузырь, или представляют собой шарики с упругими волосками на поверхности, что дает им возможность перекатываться по песку. Это особая экологическая группа — *псаммофиты*.

Животные, обитающие в песках, способны быстро в них зарываться. Ящерицы-круглоголовки делают это с такой быстротой и так хорошо и быстро заравнивают песок, что, даже наблюдая за этим процессом, трудно обнаружить место укрытия. На лапках многих животных, обитающих в песках, имеются щеточки из волосков или роговые чешуйки, увеличивающие поверхность опоры. Это приспособление для более успешного рытья нор в рыхлом грунте, а также, видимо, для быстрого передвижения по песку.

К эдафическим факторам относят и снежный покров, который, укрывая поверхность почвы, способствует сохранению тепла в ней. В многоснежных районах возможно подснежное развитие растений, которые после этого зацветают ранней весной. Животных по отношению к снежному покрову А.Н.Формозов предложил разделить на две группы: *хионофобов* — «снегоненавистников», для которых снежный покров неблагоприятен, так как они ведут надснежный образ жизни, и *хионофилов* — «снеголюбов», которые обитают под снегом, снежный покров создает для них более благоприятные условия существования.

Орографические факторы, за редким исключением, прямо не воздействуют на организмы, но существенно влияют на перераспределение тепла и влаги. Так, значительны различия в условиях местообитания на склонах северной и южной экспозиции. В.В.Алехин и Г.Вальтер сформулировали правило предварения, согласно которому виды южного распространения на севере тяготеют к склонам южной экспозиции, а виды северного распространения, наоборот, на юге предпочитают склоны северной экспозиции.

Огромное воздействие на формирование условий местообитания и их трансформацию оказывает деятельность человека. Различные формы и виды воздействия (вырубки, распашки, выпас домашнего скота, разработка месторождений полезных ископаемых, прокладка дорог и т.д.) всегда в той или иной степени изменяют условия местообитания. Глубокой трансформации подвергаются местообитания при добыче полезных ископаемых, особенно в тех случаях, когда на поверхность выводятся коренные породы, при загрязнении поверхности продуктами нефтедобычи.

Экологические условия местообитания складываются за счет совокупного действия ряда факторов; особенно большое значение в формировании экологического режима имеют влажность и температура. Иногда различают факторы прямого действия (свет, тепло, влага и др.) и косвенного действия (почвообразующие породы, рельеф). Можно вслед за Г.Н.Высоцким выделить собственно экологические условия (влажность, свет, тепло, обеспеченность элементами минерального питания для растений, пища, наличие убежищ для животных) и топологические (почвообразующие породы, уровень грунтовых вод и т.п.) условия.

Конкурентно более сильные виды осваивают в ряду прочих более теплые и влажные местообитания, лучше обеспеченные пищей, участки с наиболее благоприятными экологическими условиями (рис. 10).

Каждый биоценоз воздействует на среду обитания, существенным образом изменяя температурный режим, влажность воздуха, количество света, почвенные условия и т.д. Огромная роль во влиянии биоценозов на условия среды принадлежит растениям, формирующим свою *фитосреду*, хотя и вклад животного населения значителен. Надземные органы растений, образующие более или менее сомкнутые покровы, частично перехватывают поступающие в биоценоз солнечную радиацию и атмосферные осадки, изменяют световой и тепловой режимы, а также обеспеченность водой. Вода, проникая в почву в период активной вегетации растений, в большинстве биоценозов поглощается их корнями и расходуется на транспирацию, а также на построение новых органов. Расход воды может быть значительным, например одно дерево березы в солнечный день испаряет 100 л воды, а бука за вегетационный период — 9000 л (В.Лархер, 1978). Благодаря этому растения оказывают воздействие на уровень почвенно-грунтовых вод. Его понижение из-за интенсивной транспирации растений нередко приостанавливает болотообразовательный процесс, что дает возможность поселяться мезофильным растениям с неглубокой корневой системой. Некоторые виды, обладающие сильно развитой воздухоносной тканью, например тростник, способны аэрировать почву, насыщенную водой (К.А. Куркин, 1976).

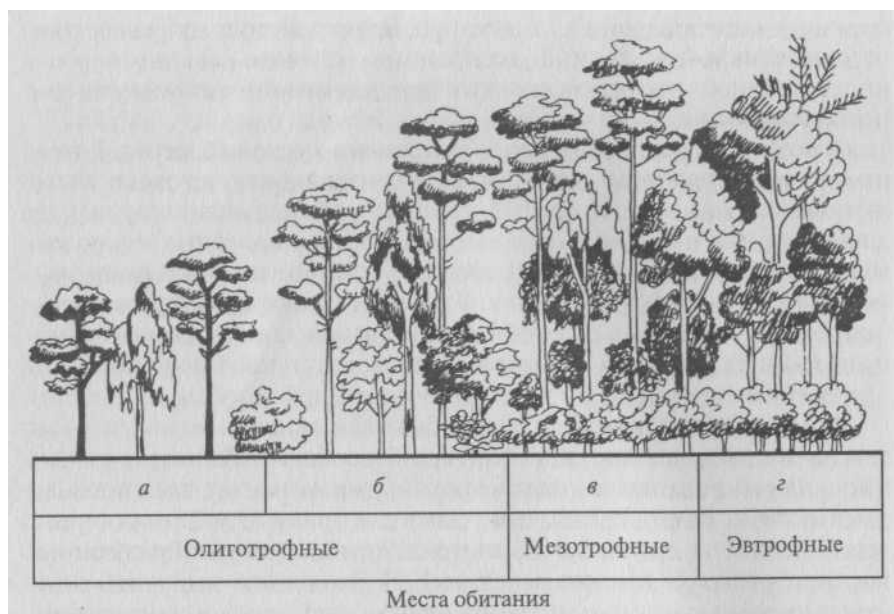


Рис. 10. Взаимосвязь типов леса и почвенных условий западнее Днепра: *a* — бор на песчаной почве (сосна с единичной березой); *б* — суборь на супеси (нижний древесный ярус образован дубом); *в* — сугрудок на суглинке (нижний ярус древостоя образован грабом); *г* — груд на серых лесных почвах, подстилаемых лёссом (верхний древесный ярус образован дубом, нижний — грабом; развит ярус кустарников) (П.С. Погребняк, 1968)

Внутри биоценоза снижаются сила ветра и интенсивность газо- и теплообмена. Большое значение в образовании фитосреды имеет ежегодное поступление в почву и на ее поверхность отмерших органов растений, которые могут накапливаться в виде подстилки, торфа, гумуса. Продукты разложения отмерших организмов играют исключительно важную роль в определении направления и интенсивности почвообразовательного процесса.

Формирование фитосреды наиболее резко выражено в лесах, особенно с хорошо развитым сомкнутым древостоем, где на поверхность почвы ежегодно поступает значительное количество отмерших листьев (опада), образующих особый, очень важный для произрастания растений и обитания многих видов животных горизонт — подстилку.

Примером различия в интегральном воздействии отдельных видов на среду и, как следствие этого, на другие компоненты биогеоценоза могут быть результаты наблюдений над посадками

ели и сосны в Подмоскowie (Н. В. Дылис и др., 1973). Здесь в одинаковых почвенных условиях было посажено равное число на единицу площади молодых деревьев ели и сосны. В возрасте 30 лет культура ели представляла собой чистое насаждение с очень плотным и равномерно сомкнутым пологом густоохвоенных крон ели, совершенно лишенное других растений: кустарников, трав, мхов. В культуре сосны того же возраста древесный полог был также хорошо сомкнут, но пропускал достаточно света для того, чтобы под сосной смогли произрастать 8 видов кустарников (преобладала малина) и 36 видов трав. За 30 лет в сосновом насаждении отмерло $\frac{3}{4}$ посаженных деревьев, а в еловом — только половина. Большие различия между посадками наблюдались также в составе других биокомпонентов (животных, микроорганизмов).

Различия в воздействии ели и сосны на среду хорошо заметны и в более старых культурах. Сосняк отличался от ельника не только сомкнутостью крон, но и их сквозистостью. Под полог сосны при высоте солнца 45° поступало 40 % прямой солнечной радиации, под полог ели — 30 %, в утренние и вечерние часы под полог ели проникало в 4 — 5 раз меньше солнечной радиации, чем под полог сосны. В связи с этим в сосняке лучше развит кустарниковый и травяной покров, но менее выражен почвенный покров из мхов. Оподзоленность почвы в сосняках выражена меньше. Масса подстилки в ельнике больше (8,7 т/га), чем в сосняках (4,2 т/га), что связано с медленным разложением опада ели. Очень большие различия установлены в составе зоокомпонентов: дождевых червей на 1 м^2 было в ельнике 131, в сосняке — 221.

Велико и средообразующее воздействие животных, особенно различных фитофагов и землероев. Воздействие животных-фитофагов заключается не только в отчуждении и частичной переработке растительной массы, оно оказывает ограничивающее влияние на рост и развитие поедаемых растений, способствуя таким образом уменьшению средообразующей роли одних и увеличению роли других видов.

Пример влияния животных на лесные биоценозы — деятельность насекомых-фитофагов. Листо- и хвоегрызущие насекомые нападают в разные годы с различной интенсивностью. У деревьев, ослабленных неблагоприятными условиями, например засухой, меньше сопротивляемость к повреждениям листогрызущих насекомых. В результате массовых вспышек размножения насекомых нередко происходит полная дефолиация деревьев. Так, по данным Р. И. Злотина и К. С. Ходашевой (1974), дубовая листовертка в лесостепных дубравах Курской области вызывала дефолиацию на значительной площади лесов в 1964, 1966— 1968 гг. Для лиственных пород достоверно неизвестна массовая гибель деревьев в результате нападения листогрызущих форм, хвойные же породы нередко гибнут на больших площадях. При этом не исключено, что массовая гибель свойственна деревьям в большей степени в искусственных сообществах или в сообществах, возобновляющихся на вырубках и пожарищах.

Средообразующее воздействие животных, в первую очередь млекопитающих и саранчовых, ярко проявляется в степях, где ими нередко травостой уничтожается полностью. Стадные саранчовые до тех пор, пока численность их не была подавлена человеком, появлялись в разных районах степей гигантскими стаями. Как грызуны, так и саранчовые — полифаги, в годы массовых размножений они широко используют и те растения, которые в годы пониженной численности относятся к числу второстепенных кормов. При отсутствии выпаса в степях накапливается влагоемкая подстилка, что приводит к гибели компонентов степи и к ее забурьяниванию, на что указывал еще И. К. Пачоский. Поэтому умеренный выпас копытных необходим для самого существования степей.

Многие виды млекопитающих связаны в своей жизнедеятельности с почвой как средой обитания; роющая деятельность животных оказывает прямое и косвенное воздействие на экотоп. Нарушая корневые системы растений при рытье убежищ и ходов, землерои изменяют взаимоотношения между видами, способствуя развитию определенных жизненных форм и видов растений. Перерывая почву,

животные выносят ее более глубокие слои на поверхность, происходит перемешивание с верхними слоями, улучшаются условия аэрации; в норах и на участках кормления происходит обогащение почвы азотом. Кроме того, многие землерои формируют специфический мелко- и микробугорковый нано- и микрорельеф. Все это вызывает дифференциацию экологических условий в пространстве. Наиболее существен вклад землероев в формирование условий местообитания в лугах, степях и прериях.

ВИДОВОЙ СОСТАВ БИОЦЕНОЗОВ

Видовой состав каждого биоценоза — результат естественного отбора и длительной эволюции на фоне колебаний природных режимов и антропогенного воздействия. Это перечень видов, т.е. флористический и/или фаунистический список, а в идеале — и почвенная микрофлора, беспозвоночные. Поскольку такая исчерпывающая или приближающаяся к ней характеристика видового состава требует совместной работы специалистов разного профиля, на практике чаще всего характеризуется видовой состав фитоценоза (высшие растения, лишайники) и некоторых групп животного населения (птицы, пресмыкающиеся, земноводные, млекопитающие).

Наиболее богаты в видовом отношении биоценозы, формирующиеся во влажных тропических климатах, наиболее бедны биоценозы аридных (пустынных) регионов, полярных пустынь, вблизи нивальной границы в горах. Лишь очень ограниченное число видов способно существовать в близких к экстремальным природным условиях Арктики, что и определяет относительно монотонный и бедный видовой состав сообществ. Общее увеличение числа видов в биоценозах от высоких широт Арктики и субниваального пояса в горах к влажным тропическим лесам — одна из ярких биогеографических закономерностей изменения видового разнообразия.

Количество видов в биоценозе, учтенное на единицу площади, называется *видовой насыщенностью*, которая у разных систематических групп животных и растений в одном и том же биоценозе различается. Наиболее высока она для цветковых растений, мхов и лишайников (биоценозы тундры, тайги), а также насекомых, значительно ниже — для птиц и млекопитающих.

Видовой состав биоценозов существенно меняется в зависимости от интенсивности и формы антропогенного воздействия. Создавая агроценозы (посевы, плантации, сады), человек добивается, чтобы они состояли из одного или малого числа видов. Во многих лесных районах мира в течение столетий осуществлялась направленная смена лесных пород в соответствии с возрастающей потребностью в древесине. Интересные сведения об изменении видового состава лесов Средней Европы содержатся в книге Г. Вальтера «Общая геоботаника» (1982).

Численность видов в биоценозе может быть оценена в абсолютных (масса вида, число особей на единицу площади) и относительных показателях (баллы, проективное покрытие). Одной из интегральных оценок численного соотношения видов является биомасса (фитомасса, зоомасса) на единицу площади,

устанавливаемая для каждого вида биоценоза. Используя те или иные оценки численности, можно получить представление об абсолютном или относительном преобладании видов. Сопоставление важно проводить сначала в пределах одного размерного класса, поскольку виды мелкие, низкорослые, преобладая численно, могут давать более низкую биомассу. В любом биоценозе (за немногими исключениями) выделяются, как правило, несколько численно преобладающих видов, которые зачастую определяют внешний облик биоценоза. Так, в еловых лесах помимо ели преобладают различные зеленые мхи, в разных типах ельников — кислица, черника и другие виды.

Виды, преобладающие по численности, являются *доминантами*, они господствуют в биоценозе и составляют его «видовое» ядро. Например, в ельниках Русской равнины могут быть выделены в качестве доминантов ель, кислица или другие виды, зеленые мхи;

среди птиц — королек, зарянка, пеночка-теньковка; из мышевидных грызунов — рыжая и красно-серая полевки и т.д. Однако большая часть видов в биоценозах сравнительно малочисленна, есть виды с единичным участием. Следует подчеркнуть, что *доминирование* — понятие относительное, т.е. доминант — это вид, преобладающий над другими видами в определенном биоценозе. Например, в пустынных биоценозах чаще всего у видов отмечаются низкая численность и малая биомасса и, соответственно, доминанты также характеризуются малыми величинами.

Кроме доминантов выделяют также *содоминанты* (или *субдоминанты*), а также второстепенные, редкие и малочисленные виды. В наиболее богатых в видовом отношении биоценозах, например во влажных вечнозеленых тропических лесах, практически все виды малочисленны и здесь нельзя выделить преобладающие. Доминантов от общего числа видов немного: произведенный В.В.Быковым (1965) подсчет для территории Евразии (в границах СССР) показал, что из 20 тыс. видов сосудистых растений к доминантам относятся примерно 1400 видов.

Значение редких и малочисленных видов в составе биоценоза велико; за их счет создается видовое богатство биоценоза. Многие второстепенные и малочисленные виды при изменении условий (колебаниях природных режимов или антропогенном воздействии) выходят на позиции доминантов, когда виды, доминировавшие ранее, снижают свою численность. Таким образом, анализ количественных отношений между видами и оценка роли доминантов и малочисленных видов в организации биоценоза показывают, что видовой состав биоценоза — не только результат подбора на сообитание, но и подбора видов на возможные колебания условий внешней среды для поддержания структуры биоценоза.

ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ И СТРАТЕГИИ ЖИЗНИ

Результатом сопряженной эволюции явилось возникновение видов, экологически индивидуальных; совокупность адаптации каждого — обеспечивает

им возможность сосуществовать с другими видами в одном биоценозе. Как писал В. Н. Сукачев (1975), *«по тому, какую роль играют отдельные виды в общественной жизни сообщества, среди них могут быть установлены особые фитоосоци-альные типы»*, или *фитоценоотипы*. Под фитоценоотипами понимаются группы видов со сходной ценотической значимостью. В. Н. Сукачев выделил две основные группы фитоценоотипов — *эди-фикаторы* и *ассектаторы*. Виды, в значительной степени изменяющие среду всего сообщества за счет своей жизнедеятельности, преобразующие ее таким образом, что другие виды вынуждены «прилаживаться», подстраиваться под специфические условия,

называются эдификаторами (от лат. *aedificator* — строитель). Доминантами могут быть виды, обладающие разными эколого-биологическими свойствами. Но эдификатор — это вид, обладающий механизмами мощного средообразующего воздействия. Так, в таежной зоне эдификаторами являются ель, сосна, южнее — дуб черешчатый, в степях — различные виды дерновинных злаков. Большая продолжительность жизни в онтогенезе, мощная крона, затенение, химическое действие опада, перехват в почве усвояемого азота и влаги за счет мощных корневых систем — вот механизмы средообразующего воздействия таких эдификаторов, как ель, сосна, дуб, определяющие условия жизни для остальных видов.

Только виды-доминанты могут претендовать на роль эдификаторов, но не все доминанты являются таковыми. Возвращаясь к примеру ельника — кисличника — зеленомошника и оценивая вклад каждого доминанта в средообразование, следует признать, что роль кислицы в преобразовании среды ничтожно мала по сравнению с ролью ели и зеленых мхов.

Ассектаторы (соучастники) — это виды, в силу своих размеров, массы, особенностей жизненного цикла сравнительно мало влияющие на другие виды и среду.

Известный русский ученый Л. Г. Раменский подошел к выделению фитоценоотипов (групп видов с различной ценотической значимостью) с иных позиций, положив в основу различия в способности видов к совместному произрастанию в биоценозах. Он выделил три фитоценоотипа: *виоленты* (силовики), *пациенты* (вынос-ливцы, терпеливцы), *эксплеренты* (выполняющие). Виоленты — конкурентно мощные растения, *«энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды»* (Л. Г. Раменский, 1938). Пациенты *«в борьбе за существование... берут не энергией жизнеспособности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным»*. Эксплеренты *«имеют очень низкую конкурентную мощь, но зато способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они и вытесняются последними»*.

Л. Г. Раменский сравнил виолентов со львами, пациентов — с верблюдами, эксплерентов — с шакалами. У виолентов в ходе эволюционного развития в условиях совместного произрастания вырабатывались способности наиболее полно использовать ресурсы среды, следствием чего является их большая ценотическая

значимость, большая средообразующая роль. Так, несомненно, к вио-лентам относятся ель, дуб, сфагновые мхи и другие растения. Виды, относящиеся к пациентам, эволюционировали в направлении выработки выносливости к неблагоприятным условиям, что позволяет им уйти от конкуренции с виолентами или сосуществовать вместе с ними за счет перехвата скудного «остатка» ресурсов. Адаптации пациентов направлены на произрастание в условиях недостатка влаги и/или обеспеченности элементами питания, светом, теплом и т.д. Если исключить конкуренцию с другими растениями, многие пациенты положительно реагируют на улучшение условий жизни. Экспериментально установлено, что многие ксерофиты, галофиты, тенелюбивые растения лучше развиваются при увеличении влажности, освещенности, уменьшении засоления почв токсичными солями. В известном эксперименте А. П. Шенникова (1964) дерновинный злак типчак, произраставший на высоких гривах поймы, был перенесен на межгривные понижения, где предварительно была снята дернина влаголюбивых злаков. Оказалось, что типчак гораздо лучше развивается на влажных почвах, чем на сухих, что и дало основания сделать вывод: типчак не «сухолоб», а «сухотерпец», т.е. в полном смысле этого слова пациент.

Виды, относящиеся к эксплерентам, эволюционировали в направлении выработки способности избегать конкуренции за счет быстрого распространения на участки с нарушенным растительным покровом. Их способность заполнять «пустоты» в живом покрове, поддерживать целостность растительного покрова тесно связана с большой семенной продукцией, мощным вегетативным размножением, а также тем, что семена накапливаются и длительное время сохраняются в почве.

Роль эксплерентов в поддержании целостности растительного покрова трудно переоценить. Они захватывают все гари и лесосеки, заброшенные пашни, участки с активизацией эрозионных процессов очень быстро, часто уже в год нарушения.

Доминировать в биоценозах могут как виоленты, так и пациенты и/или эксплеренты. Виоленты и пациенты, как правило, — виды, длительно живущие, и поэтому являются *устойчивыми доминантами*, эксплеренты же обычно доминируют крайне непродолжительное время и относятся к *неустойчивым доминантам*.

Ценотипы, выделенные Л. Г. Раменским, представляют собой по существу группы видов со сходной жизненной стратегией, которую можно определить как *«совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах»* (Т.А.Работнов, 1975).

Английский эколог Дж. Грайм (1979) выделил три основные стратегии, свойственные растениям: *конкурентную, стресс-толерантную и рудеральную*. *Конкурентная стратегия* свойственна видам, энергично размножающимся, заглушающим другие растения энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды. Это — *K-стратегии*, соответствующие виолентам Л. Г. Раменского. *Стресс-толерантная стратегия* свойственна видам с медленным ростом, адаптированным к неблагоприятным условиям среды. Это — *S-стратегии*, соответствующие пациентам. *Рудеральной стратегией* обладают виды,

отличающиеся высоким репродуктивным потенциалом и быстрым ростом. Это — *K-стратегии*, соответствующие эксплерентам.

При обилии ресурсов возникают популяции с высокой плотностью, для которых характерна конкурентная стратегия. Толерантная стратегия оправдана при недостатке ресурсов или в суровых условиях. Рудеральная стратегия целесообразна при достаточном количестве ресурсов, но в условиях нарушения целостности растительного покрова.

Выявление жизненных стратегий у животных, по Р. Мак-Артуру (1967), основано на том, что успешное выживание и воспроизводство вида возможно либо путем совершенствования адаптации организмов и их конкурентоспособности, либо путем интенсификации размножения, что компенсирует повышенную гибель особей. Первый путь назван *K-стратегией*; представители этого типа — чаще всего крупные животные с большой продолжительностью жизни; численность их лимитируется преимущественно внешними факторами. *K-стратегия* означает «отбор на качество» — повышение адаптивности и устойчивости. Второй путь — *R-стратегия* — «отбор на количество»: поддержание устойчивости популяции всегда через быструю смену составляющих ее особей. Этот тип стратегии более свойствен мелким животным с большой нормой гибели и высокой плодовитостью. Виды с *R-стратегией* легко осваивают местообитания с нестабильными условиями. Выживание этих форм в условиях неблагоприятных абиотических воздействий и сильного пресса конкуренции определяется высоким репродуктивным потенциалом, позволяющим быстро восстановить потери в популяции.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

В основу выделения жизненных форм положено сходство *адаптивных* (от лат. *adaptatio* — приспособление) признаков, среди которых различают анатомические, физиологические, в той или иной степени проявляющиеся во внешнем облике видов. *Жизненную форму* можно определить как морфологический тип адаптации животных или растений к определенным условиям среды и определенному образу жизни. Поскольку число возможных адаптации к определенным условиям ограничено, виды, произрастающие в сходных условиях, образуют конвергентные типы, группы жизненных форм.

Это положение, развивающееся в биогеографии начиная от Ч. Дарвина, А. Гумбольдта, В. Варминга и др., лежит в основе анализа видового состава биоценозов с экологических позиций. Первоначально жизненные формы стали выделять среди растений. Термин «*жизненная форма*» введен в 1884 г. датским ботаником В. Вармингом. Согласно его определению, это «*форма, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни — от колыбели до гроба, от семени до отмирания*». Как синоним жизненной формы приняты термины *экобиоморфа*, *биологический тип*, *форма роста*, *эпиморфа*.

В широко известной классификации датского ученого К. Раун-киера для систематизации жизненных форм растений использован только один, но главный

признак, имеющий огромное приспособительное значение в адаптации растений к условиям среды: положение почек или верхушек побегов в течение неблагоприятного времени года по отношению к поверхности почвы (рис. 11). Согласно Раункиеру, выделяются следующие группы жизненных форм.

I. *Фанерофиты* — древесные растения, почки возобновления которых расположены высоко над поверхностью почвы и полностью находятся под воздействием колебаний режимов тепла и влаги. К фанерофитам относятся деревья и кустарники высотой не ниже 25 см. Фанерофиты подразделяются на подтипы на основании различных морфобиологических признаков, среди которых важнейшими являются защищенность почек и наличие или отсутствие листьев в неблагоприятный сезон.

II. *Хамефиты* — растения, почки возобновления которых находятся выше поверхности почвы, но ниже 25 см. К хамефитам относятся кустарнички и полукустарники, розеточные кустарники, низкорослые суккуленты; иногда сюда же включают мхи и лишайники.

III. *Гемикриптофиты* — почки возобновления находятся на поверхности почвы или в ее поверхностном слое. Снег в холодном климате, опад, подстилка защищают ткани растений от неблагоприятных воздействий. К этому типу относятся многолетние травы.

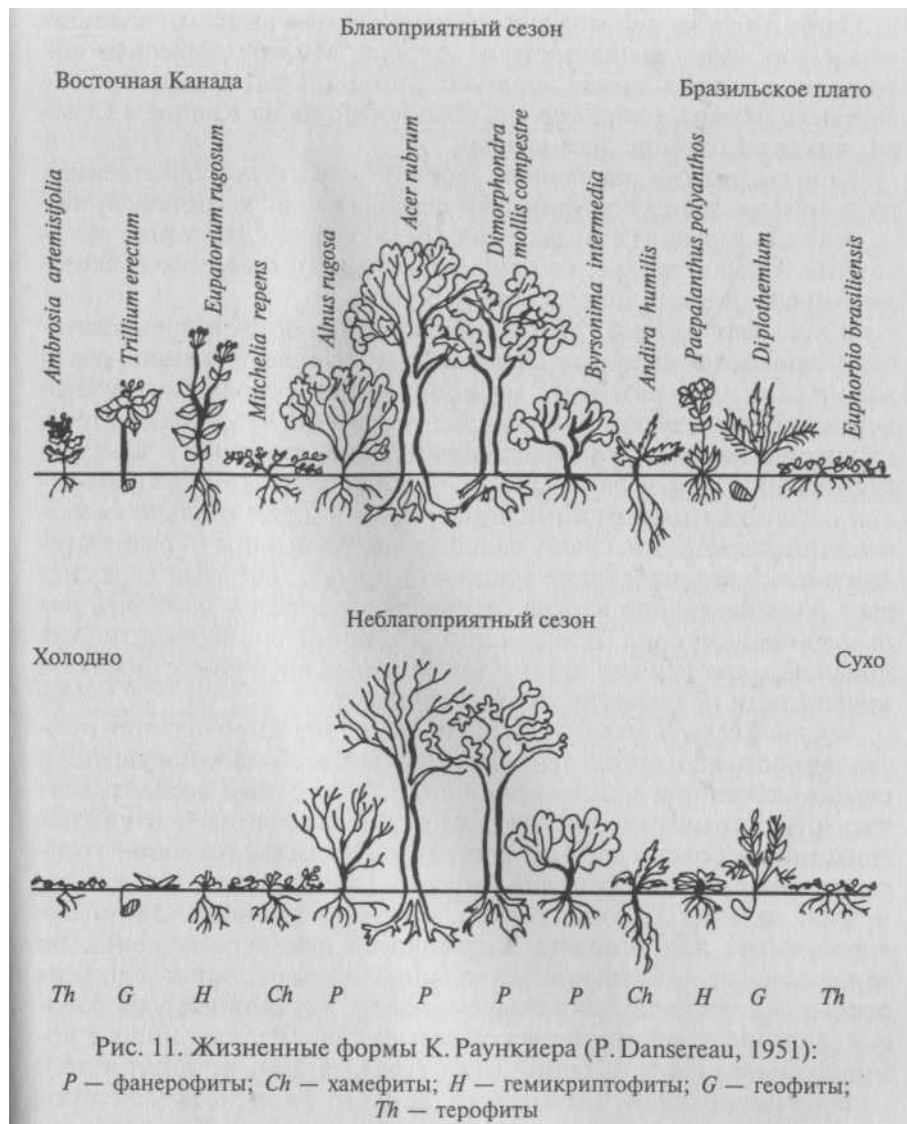
IV. *Криптофиты* — почки возобновления скрыты в почве (геофиты) или под водой (гелофиты). Это многолетние травянистые растения, луковицы, клубнелуковицы, клубни и корневища которых полностью скрыты от неблагоприятных воздействий среды

в почве или воде.

V. *Терофиты* — однолетние или эфемерные травы, переживающие неблагоприятный период года (а иногда и несколько лет)

только в виде семян.

К. Раункиер, а за ним и многие другие авторы для различных регионов суши подсчитали, сколько видов в процентах от общего их числа приходится на различные жизненные формы. Таким образом получают *биоспектры*, или экологические спектры, являющиеся хорошим отражением климатических условий.



Во влажных тропиках свыше 70 % всех видов составляют фанерофиты; в тропических пустынях, напротив, 42 — 82% видов — терофиты; в условиях средиземноморского климата с влажной весной и осенью и засушливым летом они также образуют основную группу видов. В умеренном климате Средней Европы значительно возрастает доля гемикриптофитов и криптофитов. В условиях Арктики и нивальном поясе Альп кроме гемикриптофитов хорошо представлены хамефиты, поскольку они зимой надежно защищены снежным покровом.

Один и тот же вид может быть представлен разными жизненными формами в зависимости от условий. Многие древесные породы на границах ареала образуют кустарниковые, нередко стелющиеся формы, например ель обыкновенная на Крайнем Севере, пихта на границе леса в горах.

При выделении жизненных форм у животных существенное внимание уделяется особенностям передвижения, характеру пищи. А.Н.Формозов (1956) выделил среди зверей следующие адаптивные типы: наземные, подземные (землерои), древесные, воздушные, водные. Между типами есть переходы.

В пределах каждой группы вырабатываются свои специфические приспособительные особенности — передвижение, образ жизни. Так, для наземных млекопитающих основными видами передвижения являются ходьба, бег и прыжки,

что проявляется в их внешнем облике. Например, прыгающие животные — кенгуру, тушканчики, кенгуровые крысы — отличаются компактным телом с удлинненными задними конечностями и значительно укороченными передними. Очень сильно развиты мышцы — разгибатели спины, увеличивающие мощность толчка. Длинный хвост играет роль балансира и руля, позволяющего резко изменять направление движения. Естественно, что кроме общих адаптивных признаков каждый вид отличается деталями внешнего строения в зависимости от экологической специфики.

Во внешнем облике птиц в наибольшей мере проявляется приуроченность их к определенным типам местообитаний и характер передвижения при добывании пищи. В связи с этим можно различать птиц, преимущественно лесных, представителей открытых ландшафтов, болот и водных пространств. В каждой указанной группе можно выделить жизненные формы, добывающие пищу с помощью лазания (многие голуби, попугаи, кукушки, дятловые, воробьиные) или в полете, кормящиеся при передвижении по земле (лесные — большинство куриных, казуары, киви и др.), на открытых пространствах (страусы, нанду, журавлиные), на болотах (фламинго, некоторые воробьиные); добывающие пищу с помощью плавания и ныряния (пингвины, гагары, поганки и др.). В формировании практически каждого биоценоза участвуют виды, относящиеся к разным жизненным формам. Так как каждый вид экологически индивидуален, любой биоценоз — это система экологически различных видов, относящихся к разным жизненным формам.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА

Вертикальная структура биоценоза определяется главным образом растениями, с высотой которых и их распределением по группам высот связана дифференциация условий внутри биоценоза, от чего зависит распределение животных. Вертикальная структура биоценоза — одна из наиболее ярких черт его пространственной структуры. Важнейший фактор высотной дифференциации — интенсивность света, состав спектра. В любом биоценозе интенсивность света уменьшается сверху вниз за счет его поглощения: виды, относящиеся к разным жизненным формам и адаптированные к той или иной интенсивности света, размещаются на разной высоте.

Расчленение биоценозов в их надземной части по вертикали на хорошо отграниченные горизонты — *ярусы* — наиболее четко проявляется в лесах умеренного пояса. Развитие представлений о ярусности лесных фитоценозов связано с работами исследователей скандинавской школы в лесах севера Финляндии. Значительный вклад в понимание ярусности внесли Г.Ф.Морозов и В.Н.Сукачев. В дальнейшем сформировалось представление о ярусах как о структурных частях биоценоза, каждый из которых по-разному использует и изменяет среду.

В лесах умеренного пояса, образованных растениями, относящимися к разным жизненным формам, — деревьями, кустарниками, травами и кустарничками, мхами и лишайниками — обычно различают четыре яруса. Это древесный, кустарниковый,

травяной или травяно-кустарничковый, моховой или мохово-лишайниковый ярусы (последние иногда называют напочвенным покровом). В зависимости от числа видов деревьев и их различий в высоте можно различать два и более древесных яруса. Кустарниковый ярус часто называют подлеском и включают в него кустарники и деревья, приобретающие в данном биоценозе кустарниковую форму. Так, В. Н. Сукачев включает в подлесок липу в подзоне южной тайги, где она часто принимает кустарниковую форму. В биоценозах тундры, где в жестких экстремальных условиях происходит «миниатюризация» жизни и растительный покров сжат по вертикали до дециметров и даже сантиметров, в одном ярусе оказываются растения разных жизненных форм; здесь выделяются мохово-кустарничковые, травяно-моховые, лишайниково-кустарничковые ярусы. Иными словами, жесткость условий среды определяет размещение на одном высотном уровне растений различных жизненных форм.

Ярусность выражена и в травяных сообществах (лугах, степях, саваннах), но часто недостаточно отчетливо (рис. 12); в луговых и некоторых степных биоценозах расчленение на ярусы практически отсутствует. Помимо протяженности яруса по вертикали огромное значение имеет степень его сомкнутости. Сомкнутость древостоя обычно оценивается в долях единицы. Менее сомкнутые верхние ярусы определяют возможность развития более сомкнутых нижних. Это говорит о взаимовлиянии ярусов, об их взаимном действии внутри биоценоза и подтверждает положение о том, что ярус — это структурная часть биоценоза.

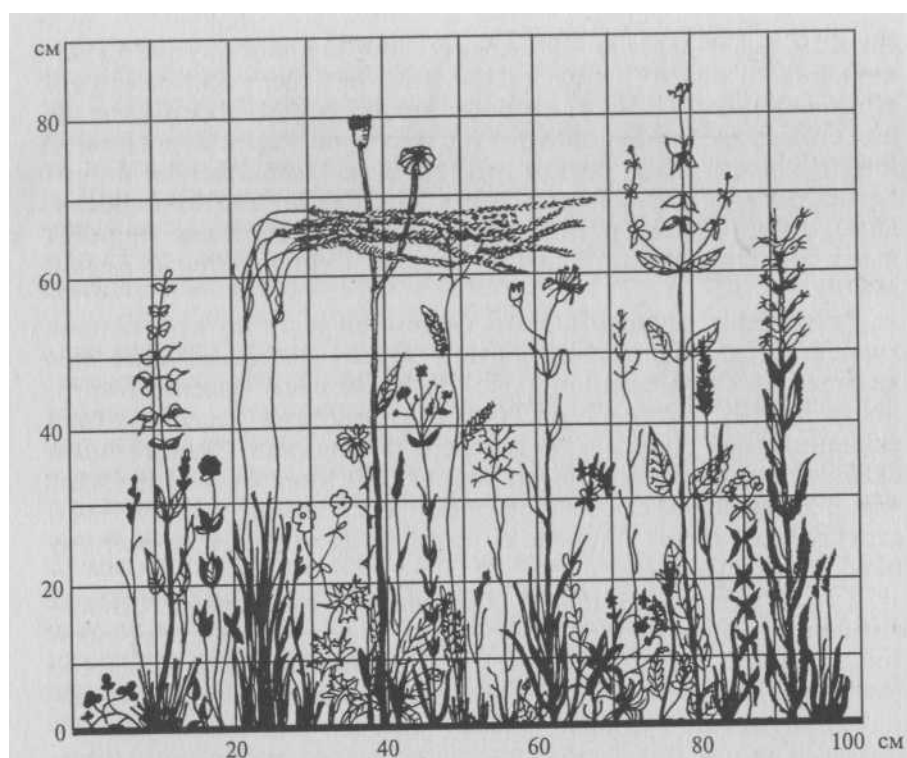


Рис. 12. Вертикальная проекция травостоя остепненного луга в Орловской области (Т. А. Работнов, 1968)

Особое внимание исследователей привлекает структура влажного тропического леса. Это объясняется необычайным богатством форм в этом типе сообществ, его древностью и, следовательно, «слаженностью» жизни. Глубоко

рассмотрел эти вопросы А. Г. Воронов (1985). Характерная особенность структуры влажного тропического леса — обилие числа видов деревьев. Как правило, наиболее многочисленные деревья относятся к невысоким, а самые высокие деревья представлены единичными экземплярами. Ярусы деревьев практически не выражены или выражены слабо, хотя некоторые авторы насчитывают в смешанном дождевом тропическом лесу пять ярусов, из них три древесных. Причинами невыраженности или слабой выраженности ярусов влажного тропического леса являются, во-первых, древность этого сообщества, в котором с максимальной полнотой используется пространство, а во-вторых, оптимальность условий, делающих возможным столь мощное развитие древостоя. Обилие разновозрастных стволов различной высоты окончательно затушевывает распределение растений по ярусам. Следует полагать, что вообще дифференциация деревьев в сообществах по ярусам — явление вторичное, результат либо аридизации климата, либо понижения температуры (рис. 13).

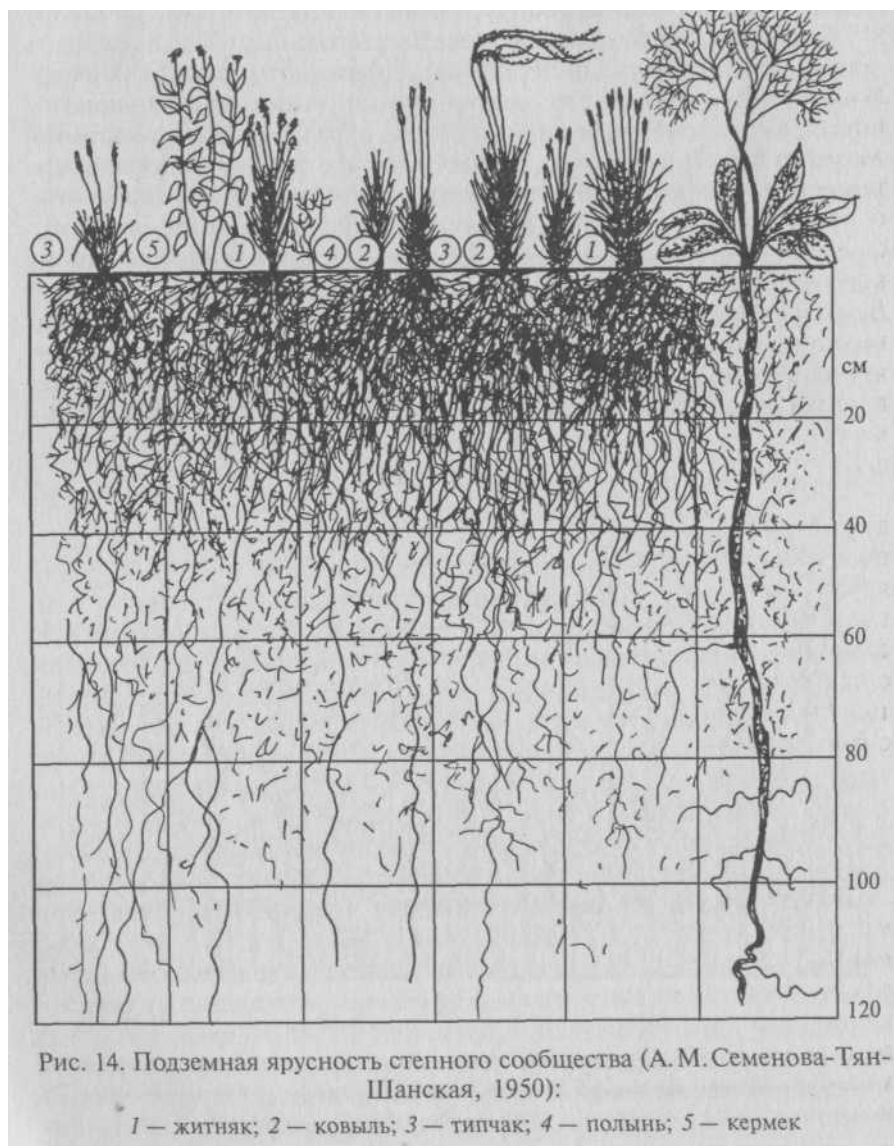
В тех случаях, когда ярусы образованы долгоживущими видами растений, они устойчивы по сезонам и годам. Например, ярус ели устойчив от сезона к сезону и не меняется по годам. Ярусы, образованные листопадными древесными породами, кустарниками и кустарничками, устойчивы по годам, но степень их сомкнутости варьируется от сезона к сезону, что определяет изменение условий для нижних ярусов в разные сезоны.

Травяные ярусы, образованные вегетирующими большую часть или весь вегетационный период растениями, отмирающими в надземной части в конце его, непостоянны по сезонам и изменяются по годам. Наконец, эфемерные ярусы, образованные геофитами и терофитами, как правило, существуют часть сезона и обнаруживают большое варьирование по годам.

Известное место в биоценозах занимают так называемые межъярусные растения — *лианы и эпифиты*. Эпифиты поселяются на разной высоте на различных растениях, чаще всего на деревьях, используя их как опору и развивая корни в воздушной среде. Лианы, обвиваясь вокруг стволов деревьев, поднимаются в наиболее благоприятные для них условия освещенности. Доля этих растений велика в различных типах тропических лесов, однако представлены они и в биоценозах умеренного пояса. Всем известны лишайники-эпифиты на стволах, столь свойственные таежным биоценозам, хмель, красиво цветущие лианы из рода клематис и др. Каждый вид в биоценозе представлен разновозрастной популяцией.



Сложен вопрос о ярусной принадлежности всходов и молодых растений, не достигших нормальной для данных условий высоты и не вступивших еще в генеративный период, тех растений, которые часто объединяют в категорию *подрост*. Можно отнести подрост к ярусу, куда входят зрелые особи, трактуя в этом случае подрост как временный полог — в перспективе молодые растения войдут в этот ярус. Согласно другому подходу, подрост следует включать в тот ярус, где размещены его органы ассимиляции; в этом случае подрост часто оказывается в одном ярусе с подлеском. При этом один и тот же вид оказывается в разных ярусах, в зависимости от того, в какой ярус попадают разновозрастные особи вида.



Таким образом, при рассмотрении вертикальной структуры биоценоза следует выделять степень расчленения биоценоза на ярусы, состав ярусов и их сформированность.

Помимо надземной различают и подземную ярусность. Распределение корневых систем в подземной сфере обусловлено изменением с глубиной обеспеченности растений доступными формами элементов минерального питания, степени увлажнения почвы, а также ее аэрации. Установлено, что за очень редким исключением общая масса подземных органов растений закономерно снижается сверху вниз, особенно за счет мелких, в том числе сосущих, корней, в основном сосредоточенных в верхнем горизонте почвы. Даже глубоко укореняющиеся растения активно используют поверхностные горизонты почвы, в которых они формируют постоянно или временно существующие (эфемерные) корни. Постепенно уменьшаясь в количестве, корни многих растений проникают на значительную глубину, нередко существенно превышающую высоту надземных частей растений (рис. 14).

Как было сказано выше, вертикальный каркас биоценоза определяется растениями. Наземные животные меняют свое ярусное положение в течение дня,

года, жизни, проводя в том или ином ярусе более продолжительное время, чем в других. В большей степени связаны с определенными глубинами почвы различные населяющие ее беспозвоночные обитатели. Но и тут точнее говорить о тех грациях глубин, на которых встречаются представители той или иной систематической группы, того или иного вида, а не о приуроченности к определенному подземному ярусу.

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА

В горизонтальном сложении биоценозов проявляется *мозаичность*; практически в любом биоценозе могут быть выделены *микроценозы* (микроразделки, по терминологии некоторых авторов), различающиеся по видовому составу, количественному соотношению видов, сомкнутости и т.д. Самые простые примеры — осветленные межкрупные «пятна» под сомкнутым пологом леса; мощные (диаметром до нескольких десятков сантиметров) дерновины злаков (ковыля, например) в сухих степях и пятна почти обнаженной поверхности почвы между дернинами. Мозаичность биоценозов формируется под воздействием как абиотических, так и биотических факторов.

Степень однородности условий биотопа, в известной степени, относительна; так, нанорельеф — мельчайшие повышения и понижения — изменяет условия увлажнения и влияет на развитие всходов тех или иных растений. Сложная мозаика почвенных условий в пределах одного биотопа ярко обнаруживается там, где биоценозы формируются на твердых почвообразующих породах, различия в степени выветривания которых определяют размещение тех или иных видов. Огромную роль в формировании мозаичности играет жизнедеятельность самих растений и животных.

Фитогенная мозаичность обязана своим возникновением средообразующей роли растений, само чередование подкрупных и межкрупных пятен в лесу — результат средообразующей (перехват света) жизнедеятельности растений. В смешанных хвойно-широколиственных лесах изучены различия в условиях, формирующихся, например, под дубом и под елью. Опад под елью состоит преимущественно из хвои, которая очень медленно разлагается, поэтому образуется мощная подстилка; в почвах, как правило, хорошо выражен подзолистый горизонт и слабо развит гумусовый. Опад дуба разлагается быстрее, в почвах гумусовый горизонт выражен лучше, а подзолистый хуже, чем под елью, прослеживается четкая приуроченность зеленых мхов, таежных трав и кустарничков (кислицы, черники и др.) к подкрупным пятнам ели и неморальных трав — к дубу (рис. 15).

Степень выраженности мозаичности в различных лесных биоценозах варьирует в зависимости от мощности эдификаторов, степени сомкнутости верхнего яруса. Так, под густым пологом ели мозаичность может быть выражена очень слабо, в то время как в лиственных лесах на северо-востоке России к подкрупным пятнам приурочены зеленые мхи, а в межкрупных осветленных участках развивается сплошной покров лишайников.

Фитогенная мозаичность в травяных биоценозах выражена слабее, чем в лесных. Однако свойственное многим травянистым растениям групповое

распределение (яркий пример — дерновины многих злаков, «пятна» и «латки» многих двудольных) также способствует формированию мозаичности. Часто мозаичность возникает за счет деятельности растений и абиотических факторов. Так, в пустынных биоценозах Монголии вокруг кустарников накапливается мелкозем, переносимый ветром, что ведет к образованию вокруг кустов караганы микроповышений, к которым приурочен определенный набор видов. Это так называемая *эолово-фитоген-ная мозаичность*.

Зоо?енная мозаичность, обусловленная жизнедеятельностью животных, чаще всего возникает в результате выброса на поверхность кучек земли (кротовины в лесу и на лугах, сусликовины в степях), а также за счет интенсивного поедания растений вблизи нор, гнезд, различных убежищ. В возникновении мозаичности биоценозов умеренного пояса значительную роль играют муравьи, а биоценозов влажных тропиков — термиты.

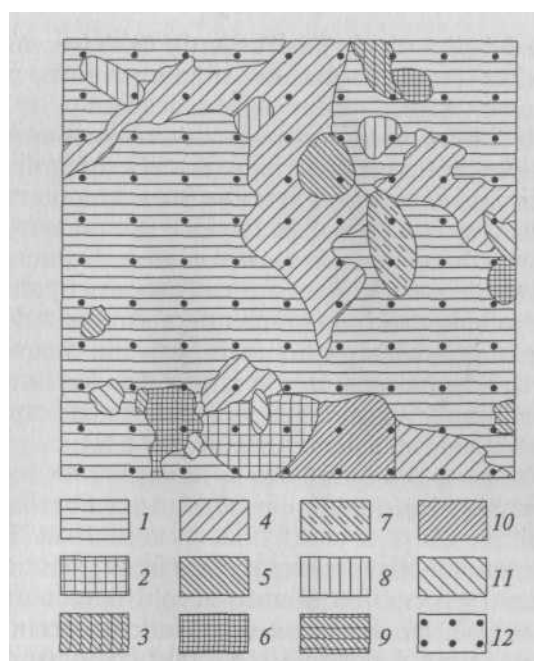


Рис. 15. Мозаичность в елово-дубовом лесу; микрогруппировки (Н.В.Дылис, 1969):

1 — елово-волосистоосоковая; 2 — елово-кисличная; 3 — крупнопоротниковая в «окне» древесного полога; 4 — дубово-снытиева; 5 — елово-костянично-пальчатоосоковая; 6 — елово-щитовниковая; 7 — дубово-осиново-зеленчуково-медуничная; 8 — березово-елово-мертвопокровная; 9 — лещиново-щитовниково-вая в «окне»; 10 — осиново-снытиева; 11 — снытиева в «окне»; 12 — маршрутные точки наблюдений

Микроценозы, микрогруппировки любого биоценоза находятся в тесной взаимозависимости друг от друга, связаны воедино переносом зачатков и продуктов жизнедеятельности, формируются в условиях свойственной данному биоценозу фитосреды, в первую очередь фитоклимата.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЦЕНОЗОВ

Динамичность — одно из фундаментальных свойств биоценозов и более сложных природных систем — биогеоценозов и экосистем. Как открытые системы, они характеризуются существен-

ной ролью вероятностных процессов в их функционировании и находятся в непрерывном изменении и развитии как под воздействием внешних условий, так и в связи с особенностями динамики численности и биологической активности отдельных популяций. Изменения биоценозов характеризуются суточной и сезонной ритмикой, могут проявляться в течение ряда лет, на протяжении столетий или же охватывать целые геологические эпохи, отражая развитие биосферы в целом. *Суточные изменения* биоценозов определяются суточной ритмикой жизнедеятельности организмов. Это колебания интенсивности транспирации, дыхания и фотосинтеза у растений; среди цветковых суточный ритм определяется и тем, что большинство видов открывает цветки днем. Характерна смена суточной активности у представителей различных групп животных (различают дневных, сумеречных и ночных).

Сезонная изменчивость биоценозов проявляется в изменении состояния и активности видов, существенных колебаниях соотношения их численности в различные сезоны года. Важнейшие особенности сезонной изменчивости (ритмики) биоценозов связаны с сезонными изменениями светового и теплового режимов, а также условий увлажнения. Для большинства регионов Земли характерны изменения в течение года длительности фотопериода, интенсивности света, температуры, поступления атмосферных осадков. В процессе отбора видов на совместное обитание в данных климатических и почвенных условиях в состав биоценозов вошли виды, способные наиболее полно использовать условия, возникающие в отдельные сезоны года.

Во влажном тропическом лесу, где в течение года не проявляется заметной дифференциации температурного режима и условий увлажнения, большая часть видов деревьев имеет существенно различные сезонные ритмы цветения и плодоношения; для одних характерно относительно короткое обильное цветение в определенное время года, другие — цветут менее обильно в течение длительного периода. С видами, характеризующимися разным ритмом цветения, связаны и различные опылители. Так, одни виды колибри ориентированы на кратковременно цветущие виды, охватывая обширные территории в их поисках, другие — посещают любые доступные цветки необильно цветущих видов.

В более контрастных природных условиях, где в течение года меняются условия тепла или увлажнения, сезонная изменчивость биоценозов выражена более отчетливо; важное значение имеет дифференциация на два основных отрезка — период активного развития видов (лето, влажный период — в тропическом поясе) и время их полного или хотя бы частичного покоя: для многих растений полупокой, для животных спячка (зима, сухой период). В неблагоприятные сезоны года многие виды животных мигрируют, например перелетные птицы, многие виды млекопитающих. В целом от полярных до тропических широт длительность активного сезона изменяется от нескольких недель до года.

Самые яркие сезонные изменения связаны с жизнедеятельностью растений и их эколого-биологическими особенностями. В зависимости от выраженности

ярусности и сезонной устойчивости надземных органов растений находится и сезонная изменчивость структуры биоценоза. Так, например, в сосняке-беломошнике (с плотным напочвенным покровом кустистых лишайников) в обоих ярусах в течение всего года не происходит существенных изменений. В дубраве же от осени к весне происходят изменения, связанные с листопадом; весной в нижнем ярусе ярко проявляется ценотически обусловленная сезонная изменчивость структуры — развивается группа раннецветущих видов. Чаще всего объясняют сезонное изменение структуры в дубраве изменением условий освещенности под пологом дубового леса ранней весной, когда листья дуба еще не распустились, а температура воздуха и почвы уже положительная.

Представление о смене состояний видов и изменении их роли в течение года дают фенологические спектры, составляемые на основании детальных многоцветных наблюдений в одних и тех же типах фитоценозов.

В связи с сезонными изменениями биоценозов возникло понятие «смена аспектов» — изменение внешнего облика биоценозов в течение года или благоприятного для жизни периода. Во многих типах биоценозов важную роль в формировании аспектов играют сменяющиеся фазы цветения или плодоношения некоторых видов растений. Так, для степных биоценозов характерен ярко выраженный аспект плодоносящих видов ковыля или ранней фазы цветения прострела.

Смена аспектов в той или иной мере свойственна почти всем биоценозам, но степень ее выраженности зависит от эколого-биологических особенностей видов и структуры биоценоза. Во многих типах темнохвойных лесов она может в той или иной мере проявляться только в травяном ярусе. В листопадных лесах смена аспектов проявляется во всех ярусах, будучи наиболее ярко выраженной в травяном. Наиболее четко смена аспектов проявляется в травяных многовидовых биоценозах; классический пример — смена аспектов в луговых степях, изучение которых связано с именем В.В.Алехина.

В тех случаях, когда изменения режима тепла и/или увлажнения особенно контрастны, многие, а иногда почти все виды, формировавшие один аспект, исчезают из состава травостоя, сохраняясь в почве в виде жизнеспособных зачатков и/или семян. Так, в биоценозах южных пустынь Средней Азии весной формируется сомкнутый покров из осоки толстостолбиковой и мятлика луковичного, видов, полностью исчезающих из наземного покрова

по мере наступления сухого жаркого периода. Не менее контрастна смена аспектов в тех случаях, когда на сезонные климатические изменения накладываются значительные колебания гидрологического режима. В столь характерных для южных степей и полупустынь многочисленных западинах, известных в разных регионах под названием *поды*, *лиманы*, весной в условиях поверхностного затопления развиваются частуха подорожниковая, ситняг болотный, иногда камыш озерный и некоторые другие водно-болотные и прибрежно-водные виды. После спада воды аспект создают пырей ползучий, некоторые виды разнотравья, а все гелофиты сохраняются только в почве в виде луковиц, клубней, корневищ. Таким образом, в разные отрезки вегетационного периода в один биоценоз входят экологически контрастные, в других условиях несовместимые виды.

Сезонная изменчивость проявляется и в сменах животного населения. В летнее время для биоценозов тундры характерен большой набор видов птиц, насекомых и других животных. Зимой большинство птиц и северные олени мигрируют на юг, другие животные впадают в оцепенение и выключаются из активной жизни.

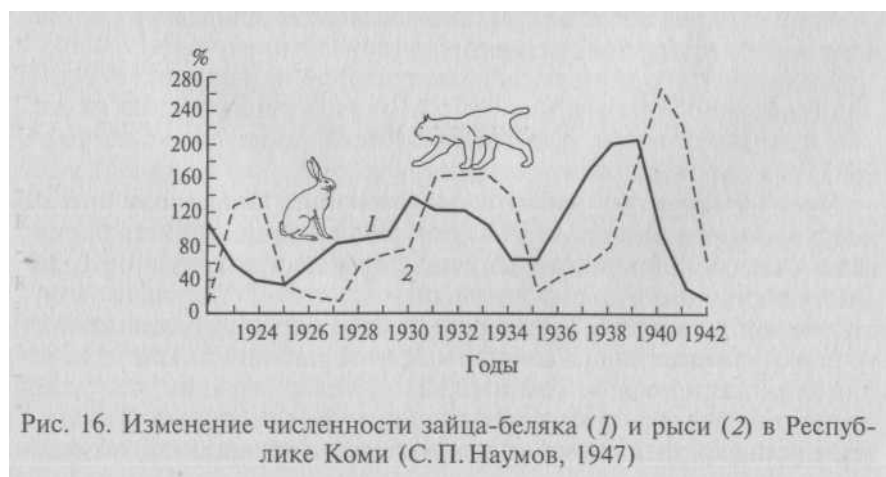
Циклические (ритмические) изменения сообществ, происходящие от года к году или в течение нескольких лет, известны всем пользователям природных ресурсов и являются предметом специальных исследований. По отношению к этой изменчивости употребляются различные термины, от многолетней, погодичной, разногодичной изменчивости, которые предлагались разными исследователями, до получившего в последнее время наиболее широкое распространение термина «*флуктуация*». Многолетняя изменчивость, флуктуации, — одна из ярких способностей биоценоза реагировать на колебания параметров внешней среды изменением численности, соотношением популяций разных видов, изменением их жизненного состояния. Флуктуации биоценоза связаны также и с проявлением жизненных ритмов организмов, особенностями жизненного цикла различных видов, в первую очередь доминантов и эдификаторов, с особенностями динамики численности животных, массовым размножением патогенных организмов.

Различия по годам в тепле и влаге, связанные с метеорологическими флуктуациями, прямо (для растений) или косвенно (для многих животных) оказывают влияние на численность популяций различных видов. В первую очередь происходят изменения продуктивности растений, прироста, урожайности, семенной продукции. В известной связи с этим находятся колебания численности многих видов-фитофагов (насекомых, мышевидных грызунов); существует определенная связь между колебаниями их численности и численностью хищников (рис. 16).

В степях Монголии в годы массового размножения полевки Брандта (одного из типичных мышевидных грызунов) происходит разрыхление почвы, увеличение содержания в почве азота за счет минерализации отмерших растений, экскрементов животных. Разрыхление почвы на значительных площадях приводит к разрастанию корневищных злаков, в первую очередь востреца, и почти полному отмиранию типичных для этих степей дерновинных злаков. Вострецовые травостой господствуют в течение нескольких лет, пока в результате снижения численности полевки не восстанавливается вновь господство дерновинных злаков.

По многолетним наблюдениям в Барабинской степи выявлены интересные особенности флуктуации биоценозов в связи с чередованием нескольких засушливых и влажных лет подряд. Постепенное понижение уровня грунтовых вод в засушливый период 1950—1955 гг. стимулировало проникновение вслед за ними корневых систем глубокоукореняющихся трав, например колосняка мохнатого, кермека Гмедина. У этих видов отсутствовала реакция на иссушение почвы, но затем, при повышении уровня грунтовых вод, они пострадали в первую очередь из-за отмирания затопленных водой корневых окончаний. Засуха особенно сильно сказалась на влаголюбивых видах, которые или гибли, изреживаясь, или переходили в состояние покоя. Усилившееся в засуху засоление почв послужило причиной массового отмирания некоторых типичных степных растений. Во влажные годы, когда промачивание почвы привело к ее опреснению в верхних слоях, эти виды

появились вновь. Высокая температура и усиление аэрации почвы способствовали развитию бактерий-нитрификаторов и накоплению нитратов, что стимулировало массовое размножение осота полевого, одуванчика и других азотлюбивых видов. Когда энергия нитрификации вслед за увеличением влажности почв снизилась, эти виды, не выдержав конкуренции со злаками, перешли в угнетенное состояние.



Изменения в биоценозах были усилены при массовом размножении в 1953 г. нестадных саранчовых. Прямокрылые съели до 80 — 90% массы мягколистных злаков: пырея, костра, типчака и др. У жестколистных колосняка, тростника и других они уничтожали всходы по мере их появления. В этот год бурно разрослось непоедаемое саранчовыми разнотравье, для которого была устранена конкуренция со стороны злаков. Последствия размножения саранчовых сказались и на соотношении злаков в следующие два года. В засушливые годы муравьи заселили кроме возвышенностей высохшие низинные луга, что повлияло и на условия произрастания растений (К. А. Куркин, И. В. Стебаев, 1976). Такие флуктуации имеют тенденцию повторяться вслед за периодическими колебаниями климата, обусловленными изменением общей циркуляции атмосферы, усилением и ослаблением солнечной активности.

На фоне колебаний природных режимов в ходе флуктуации сохраняется в основном видовой состав при существенном варьировании численности, изменении ценотической значимости различных видов. Малочисленные виды в определенных ситуациях увеличивают обилие при одновременном понижении численности других видов. В некоторых случаях при этом происходят смены доминантов. «Исчезновение» и появление каких-то видов в большинстве случаев — кажущееся. В неблагоприятные для некоторых растений годы они переходят в угнетенное или покоящееся состояние.

Таким образом, распространяя данное Т. А. Работновым (1983) определение флуктуации фитоценозов на биоценозы, их можно определить как *ненаправленные, различно ориентированные или циклические изменения биоценозов от года к году или в течение краткосрочных климатических циклов, завершающихся возвратом к исходному или близкому к нему состоянию.*

СУКЦЕССИИ

Происходящие во времени смены одного биоценоза другим получили название *сукцессии*. Одно из важнейших свойств биоценоза — способность реагировать на направленное изменение условий существования последовательными сменами. Так, под воздействием непрерывного, медленного, но неуклонного повышения уровня грунтовых вод на какой-то территории происходят изменения влажности почв, миграции солей, условий аэрации, что существенным образом сказывается на корнеобитаемом слое. В связи с этим происходит изменение ценотически сложившихся отношений в биоценозе, численность одних видов снижается вплоть до их исчезновения, происходит постепенное внедрение новых видов извне, с течением времени возникает новый биоценоз.

Направленная и непрерывная последовательность появления и исчезновения популяций разных видов, изменение видового состава биоценоза во времени, приводящая к последовательной смене одного биоценоза другим, и есть *сукцессия*, а отдельные биоценозы, соответствующие разным этапам развития биоценозов, — это *стадии сукцессии*.

Глубокая разработка теории сукцессии связана с именами американских ученых — Г. Коулса и Ф. Клементса; большой вклад в развитие этой теории внесли крупнейшие отечественные ученые — Г. Ф. Морозов, И. К. Пачоский, Г. Н. Высоцкий и особенно В. Н. Сукачев. Наиболее полно изучены сукцессии растительности, что объясняется огромной ролью растений в формировании структуры биоценоза и развитии сукцессии, их способностью в известной степени направлять ее ход, контролируя возможности существования для других организмов. Это не исключает роли животных, особенно фитофагов и землероев, в развитии тех или иных стадий сукцессии, их воздействия на численность и существование тех или иных видов.

Сукцессии разномасштабны как по площади, которую они охватывают, так и по продолжительности. Это смены, например, при зарастании временных водоемов, склонов молодых оврагов, гарей, залежей, сукцессии на выбросах земли из нор кротов, сусликов. Длительные вековые смены связаны с крупномасштабными климатическими изменениями.

Принципиально важно разделение сукцессии на *первичные* и *вторичные*. *Первичные сукцессии* развиваются на субстратах, где ранее жизнь отсутствовала, это сопряженные процессы почвообразования и постепенного формирования растительности и животного населения, очень медленные, протекающие столетиями. Таковы смены растительности на породах, обнажившихся после таяния ледников или на побережьях вследствие отступления моря. Так, на обнажившихся скальных породах развитие биоценоза начинается с поселения накипных лишайников или пионерных видов в трещинах скал. Это, как правило, очень длительная стадия, для которой характерно также присутствие водорослей, некоторых простейших, насекомых и клещей. По мере разрушения твердой породы и постепенного образования тонкого рыхлого слоя поселяются другие группы лишайников, различные виды мхов, увеличивается разнообразие животных,

продолжается формирование почвы, с развитием которой происходит вселение сосудистых растений, идет обогащение животного населения.

Таким образом, в ходе первичной сукцессии идет процесс первоначального становления биоценоза, связанный с заселением нового пространства пионерными формами жизни, отбором видов в процессе освоения конкретных условий среды и конкуренцией за средства жизни — *эцезис*.

Рассмотрим развитие первичной сукцессии, например, на молодых ледниковых отложениях в Канаде (М.Бигон, Д.Харпер, К.Таундсен, 1989). Необыкновенно быстрое отступление ледника отмечено на юго-востоке Аляски, в районе бухты Глейшер. Примерно с 1750 г. ледник отошел здесь почти на 100 км, оставив морены, возраст которых может быть оценен по числу годовых колец наиболее старых поселившихся на них деревьев. На последней моренной гряде максимальный возраст деревьев примерно 200 лет, а по мере приближения к леднику снижается.

Первыми на молодых ледниковых отложениях поселяются мхи и отдельные сосудистые растения с поверхностной корневой системой, в частности куропаточья трава, затем — ивы, сначала стелющиеся, позже — кустарниковые виды. Вскоре в сукцессию вовлекается ольха, и примерно через 50 лет возникают ее плотные заросли высотой до 10 м, в которых единично встречается тополь. Ольха вытесняется ситхинской елью и в конечном итоге образуется густой смешанный лес с видами тсуги.

Важная движущая сила сукцессии в данном случае — изменение почвы первыми поселенцами. И куропаточья трава, и ольха имеют симбионтов, фиксирующих атмосферный азот, что приводит к накоплению в почве его запасов. Ольха также способствует сильному подкислению почвы, снижая за 50 лет pH в ее верхних горизонтах приблизительно с 8,0 до 5,0. После этого ситхинская ель, используя накопленный азот, может поселяться и замещать ольху. Постепенное накопление в почве углерода ведет к развитию мелкокомковатой структуры, повышению аэрации и влаго-ёмкости субстрата.

На хуже дренированных склонах сукцессия не всегда заканчивается елово-тсуговым лесом. Во влажных местах, с худшим дренажем, бурно развиваются сфагновые мхи, накапливающие воду и сильно подкисляющие почву, которая испытывает дефицит кислорода; при этом большинство деревьев гибнет. Единственный вид, способный выдержать плохую аэрацию субстрата возникающего болота, — сосна скрученная. Таким образом, в развитии сукцессии важное значение приобретают экологические различия; формирование растительности на поздних стадиях сукцессии контролируется почвенно-геоморфологическими условиями.

Вторичные сукцессии — это смены биоценозов, начинающиеся от сформированной растительности. Там, где есть почвы с запасом семян, спор, различных вегетативных зачатков, развиваются вторичные сукцессии, как правило, протекающие намного быстрее первичных. Вторичные сукцессии развиваются под воздействием внешних по отношению к биоценозу факторов (изменение уровня грунтовых вод, подтопление, накопление токсичных солей в верхних почвенных горизонтах, выпас, вырубki, пожары) и в результате деятельности биоты. Если внешнее воздействие вызывает полное или почти полное уничтожение

растительности, то вторичная сукцессия развивается в направлении восстановления нарушенного (уничтоженного) биоценоза. Так, на месте пожара или вырубki начинается восстановительная сукцессия, смена биоценозов идет в направлении к состоянию, близкому к исходному, существовавшему до нарушения. Этот процесс восстановления в ходе сукцессии исходных биоценозов получил название *демутации*. В ряде случаев, например под воздействием выпаса, происходит постепенная смена биоценозов, сопровождающаяся упрощением структуры, обеднением видового состава и на крайних стадиях характеризующаяся почти полным исчезновением растительности (сильно выбитые пастбища). Этот процесс известен под названием *дигрессия*.

Многообразие сукцессии потребовало их дифференциации. В зависимости от того, обусловлена ли сукцессия изменением условий среды под воздействием жизнедеятельности самих организмов или определяется внешними по отношению к биоценозу причинами, их подразделяют на *автогенетические* (эндоэкогенетические, по В.Н.Сукачеву) и *аллогенные* (экзоэкогенетические). В основе эндоэкогенетических сукцессии лежат изменения связей в биогеоценозах, вызывающие их саморазвитие, экзоэкогенетические сукцессии обусловлены внешними, абиотическими причинами.

Яркий пример автогенетических смен — сукцессии при зарастании озер. Не менее интересны смены при развитии сфагновых болот, формирующихся на месте низинных (рис. 17). Отложение торфа в низинных болотах обуславливает в конце концов повышение его поверхности и отрыв от притока грунтовых вод, что вызывает обеднение верхней части торфяной толщи элементами минерального питания. В этих условиях происходит разрастание сфагновых мхов, мощных эдификаторов, формирующих сфагновые ковры с очень бедным видовым составом. На этой стадии торфяная масса, образуемая растительными остатками, постепенно поднимает и уплотняет жидкий горизонт и создает условия, благоприятствующие разрастанию многолетнего травянистого растения — пушицы. Для этой стадии характерен гораздо более устойчивый моховой покров, лежащий на уплотненном, во всей толще спрессовавшемся торфе, образованном другими видами сфагнума. Дальнейшее накопление торфа ведет к созданию условий, благоприятных для произрастания кустарничков и сосны. Таким образом, последовательность смен в ходе этой сукцессии всецело определяется постепенным накоплением торфа, образующегося из остатков отмерших растений. В центре болота заполненное водой «окно» («болотный глазок»); болото окаймляет заболоченный лес.

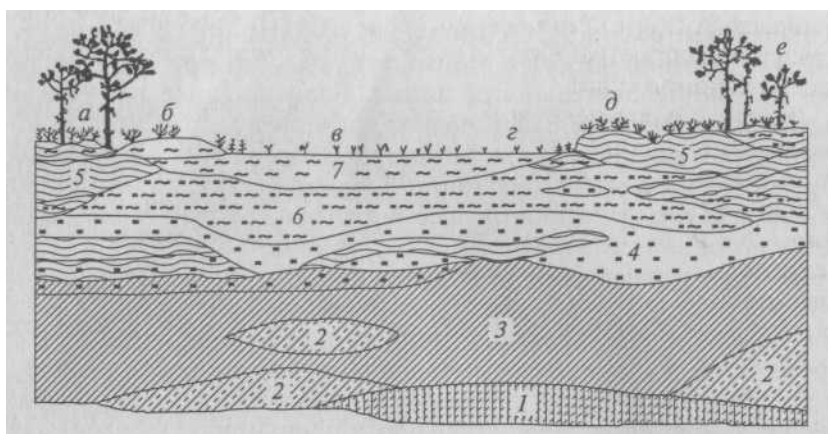


Рис. 17. Профиль среднетаежной болотной грядово-среднемочажинной экосистемы в Западной Сибири (О. Л. Лисе и др., 2002): *Растительный покров*: а — сосново-кустарничково-сфагново-зеленомошный; б — кустарничково-сфагновый; в — шейхцерево-пушицево-сфагновый; г — подбелово-сфагновый; д — клюквенно-сфагновый; е — сосново-кустарничково-сфагновый. *Торфяная залежь*: 1 — ил; 2 — камышовый торф; 3 — осоковый торф; 4 — кустарничково-сфагновая; 5 — лесной торф; 6 — более старый сфагновый торф; 7 — более молодой сфагновый торф.

Общее направление смен в ходе описанной сукцессии, весьма типичной для лесной зоны, связано с изменением характера увлажнения — переходом от натежного или почвенно-грунтового увлажнения в начале сукцессии (выходы грунтовых вод на поверхность или повышение их уровня) к увлажнению поверхности болота за счет влаги атмосферных осадков — верховое болото. Общее обеспечение водой растений при этом не изменяется, но меняется режим — от проточного к застойному — и обеспеченность растений элементами минерального питания. На так называемой стадии атмосферного питания болота минеральные элементы доступны растениям только из влаги атмосферных осадков или оседающей с ними на поверхность болот пыли. Это олиго-трофная стадия развития болота (*олигос* — бедный, *трофность* — питание), которая как раз и характеризуется доминированием различных видов сфагновых мхов — мощных торфообразователей.

Разнообразие аллогенных смен чрезвычайно велико. Они идут под воздействием климатических изменений, в связи с развитием рельефообразующих процессов, засолением-рассолением почв, изменением почвенно-грунтовых условий на террасах рек при прекращении воздействия половодья, жизнедеятельностью различных* групп животных и особенно в результате деятельности человека. Антропогенные сукцессии по масштабу воздействия и площади распространения стоят на первом месте в подавляющей части регионов суши.

Живой покров некоторых природных зон, в частности степей и саванн, в значительной степени сформирован под воздействием выпаса и, по существу, представлен различными стадиями пастбищных (или пасквальных) сукцессии. Исследованиями Г. Н. Высоцкого и И. К. Пачоского еще в начале века были выявлены важнейшие закономерности развития пастбищной сукцессии в степях европейской части России. Так, И. К. Пачоский (1914) для типчаково-ковыльной подзоны выделил следующие стадии развития сукцессии.

I. *Стадия недостаточного выпаса* (или полное отсутствие последнего). Характерно скопление большого количества отмерших надземных органов растений, что препятствует нормальному росту типичных степных трав. Семенное размножение дерновинных злаков подавлено. Места, освобождающиеся после отмирания старых дерновин, занимают главным образом корневищные злаки (пырей ползучий, костер безостый) и некоторые двулетние двудольные. Поскольку испарение с поверхности почвы сокращается, происходит мезофитизация травостоя.

II. *Стадия умеренного выпаса* (ковыльная стадия, по Е.М.Лавренко). Все дерновинные злаки хорошо развиты, много молодых дерновин (показатель успешного семенного возобновления дерновинных злаков, одно- и двулетних растений). В этой стадии степь дает максимальную продукцию.

III. *Стадия угасания ковылей* (типчачовая стадия, по Е. М. Лавренко). По мере увеличения интенсивности выпаса ковыли постепенно отмирают: вначале ковыль опушеннолистный, узколистный, украинский, затем ковыль Лессинга и, наконец, ковыль-волосатик — тырса; начинает преобладать типчак, в дальнейшем образующий сплошной покров. Продуктивность снижается, растительность становится более ксерофитной. Типчачовые степи, представляющие определенную стадию пастбищной дигрессии типчачово-ковыльных степей, широко распространены.

IV. *Стадия тонконового сбоя*. При усилении выпаса типчак изреживается, начинает преобладать хорошо переносящий вытаптывание мятлик луковичный.

V. *Стадия сбоя* (по И. К. Пачоскому, стадия выгона) — наиболее сильно вытаптываемые места (стойбища, близ селений, колодцев), преобладают однолетники со стелющимися побегами (лебеда татарская, рогач песчаный, спорыш и др.).

По мере перестройки и ксерофитизации растительности происходит расселение и увеличение численности более сухолюбивых животных — насекомых, птиц, млекопитающих (суслики, тушканчики, степные виды полевок). Возрастает численность специфических паразитов домашнего скота, некоторых крупных хищников, происходит концентрация падальщиков.

Выпас домашнего скота в лесах также приводит к сменам; под влиянием вытаптывания и стравливания меняется не только травяной покров, но часто прекращается и естественное возобновление древесных пород, что происходит как за счет непосредственного уничтожения молодых деревьев скотом, так и в силу уплотнения верхних слоев почвы. Уплотнение этого слоя почвы, перенасыщенной влагой, часто приводит к формированию своеобразного микрорельефа — скотобойных кочек (зоогенная мозаичность). В сухих и умеренно влажных условиях часто наблюдается иссушение почв. Интенсивное вытаптывание, особенно в засушливых климатах, на легких по механическому составу почвах вызывает развитие эоловых процессов, что может привести к формированию бугристых песков, почти лишенных растительности.

Задолго до того, как появились стада домашнего скота и человек перешел к скотоводству, растительный покров находился под воздействием животных. Наиболее хорошо изучена роль животных в формировании степных и пустынных экосистем. Роющая деятельность сурков, сусликов, песчанок и других грызунов

вызывает смены растительности на нарушенных участках, часто определяя ее состояние (А.Н.Формозов, А.Г.Воронов, 1939).

Воздействие копытных, сформировавшееся в процессе естественной эволюции, специфично и направлено на поддержание устойчивости растительных сообществ. Известно, что в африканских саваннах большие стада многих видов копытных не разрушают растительность благодаря выработанным в ходе эволюции сложным взаимоотношениям. Разные виды животных скучивают растения на неодинаковой высоте, предпочитают разные корма и, передвигаясь в течение суток, охватывают большие площади, не сосредоточиваясь на отдельных участках, как домашний скот.

Не менее значимы сукцессии, возникающие под воздействием пожаров, *пирогенные* (*пирос* — огонь) смены, довольно хорошо изученные в лесах. Так, низовой пожар, прошедший в сосновом борозеленомошнике или беломошнике, уничтожает главным образом напочвенный покров. Под сохранившимся пологом сосны разрастаются травы, преимущественно злаки. В случае сильного верхового пожара, который уничтожает полог сосны или ели, возникают совершенно иные условия и развивается длительная, складывающаяся из нескольких стадий сукцессия. На открытых участках, где почва не защищена от инсоляции, хорошо разрастаются светолюбивые травянистые растения, малина, а потом и такие древесные породы, как береза или осина, обыкновенно обильно плодоносящие, с легкими семенами, распространяемыми ветром. По мере смыкания крон березы или осины образуется

сплошной полог, под которым постепенно снова поселяется ель, формируя новое сообщество. В то же время с ростом и развитием хвойных пород, особенно после того как они выйдут в первый ярус древостоя, возобновление осины или березы под их пологом прекращается. Часто меньше, чем за 100 лет, прослеживаются стадии восстановления прежних сосновых или еловых лесов. Аналогично протекают и сукцессии на вырубках.

Параллельно происходят смены животного населения: на ранних, так называемых открытых стадиях сукцессии характерны разнообразные насекомые, грызуны, свойственные лугам и лесным полянам, большое число видов птиц. С развитием кустарников, преимущественно ягодных (малины, жимолости и др.), вырубки охотно посещают медведи; ягоды потребляют и рыжие полевки, численность которых резко увеличивается; находит обильный корм на вырубках тетерев. На стадии развития мелколиственных пород (березы и осины) на вырубках охотно кормятся лоси и зайцы, сюда вселяются специфические для мелколиственных пород растительноядные насекомые. Наконец, под пологом мелколиственного леса развивается молодняк коренных хвойных пород и состав обитателей леса приближается к исходному.

Рассматриваемые сукцессии столь распространены, что почти все березняки и осинники в таежной зоне представляют собой стадии, развившиеся на месте еловых, пихтовых, лиственничных лесов.

С момента овладения огнем человек широко использовал пожары (так называемые палы) для расширения и поддержания продуктивности биоценозов степей, прерий, саванн. В различных регионах тропического пояса пожары и в

настоящее время — важнейший способ регулирования состояния пастбищ, метод борьбы с разрастанием кустарников, удаления сухих частей растений в сухой сезон.

Воздействие пожаров в эволюционном масштабе времени привело к тому, что в разных типах биоценозов в различных регионах суши формировались виды, в той или иной степени устойчивые к их воздействию, что определило их место в пирогенных сукцессиях. Например, многие виды семейства протейных в Австралии распространяются только после воздействия огня на их плоды.

Восстановление биоценозов после нарушения демонстрируют сукцессии на залежах. При зарастании распаханной целинной степи вначале появляются однолетние, двух- и трехлетние травянистые растения, обладающие летучими семенами и отличающиеся быстрым ростом. Они образуют неустойчивое сообщество, сменяемое корневищными злаками (пырей и др.), образующими сплошной покров. В это сообщество внедряются дерновинные злаки (ковыль, типчак, тонконог); их разрастание приводит к восстановлению типичного степного фитоценоза.

В связи с эколого-биологическими особенностями и разными стратегиями жизни возникло представление о *ранне-* и *поздне-сукцессионных видах*. Как правило, жизненный цикл раннесукцессионных видов короток, они характеризуются быстрым ростом и высокой способностью к поселению на нарушенных участках. Для позднесукцессионных видов свойственны более низкая скорость роста, большая продолжительность жизни, значительно меньшая семенная продукция. В табл. 2 приведены важнейшие характеристики растений, свойственные ранним и поздним стадиям сукцессии.

В ходе сукцессии изменяются продукция, биомасса, возрастает участие надземной биомассы растений в общей биомассе, в стадии развития кустарников или молодых лесов надземная биомасса в 2—3 раза превосходит массу корней, в спелых лесах это соотношение повышается до 5—6. Масса отмерших частей растений, так называемой подстилки, возрастает от 0,1—0,4 до 1,6 кг/м² в молодых лесах, достигая еще большей величины в спелых древо-стоях.

Не менее важная закономерность — изменение видового разнообразия на разных стадиях сукцессии (рис. 18). На более поздних стадиях, связанных со становлением лесных биоценозов, по мере формирования структуры и смыкания лесного полога число видов часто убывает, как это происходит на стадии формирования ельников, дубрав, где под пологом уживается сравнительно ограниченное число видов. В ходе сукцессии происходит усложнение структуры биоценоза, ярусное расчленение. Скорость (время) развития от стадии к стадии в ходе сукцессии замедляется, что связано со сменой небольших и короткоживущих растений первых стадий более крупными и длительно живущими — на поздних. Так, широко известная и описанная выше смена после пожара в таежной зоне демонстрирует переход от одно- и многолетних травянистых растений к относительно недолговечным березе или осине, под пологом которых начинает развиваться ель, порода, длительно живущая. Биоценозы, сформированные долгоживущими породами, характеризуются относительной устойчивостью, как правило, на этих стадиях уже не происходит внедрения новых видов.

Таблица 2

Характеристики растений, свойственные ранним и поздним стадиям сукцессии
(по Р. Риклефс, 1979)

Характеристика	Стадии сукцессии	
	ранние	поздние
Количество семян	Много	Мало
Размер семян	Мелкие	Крупные
Расселение	Ветром; прилипают к животным	Под воздействием силы тяжести; заглатываются животными
Выживаемость семян	Длительная; покоящиеся стадии в почве	Короткая
Соотношение корней и побегов	Низкое	Высокое
Скорость роста	Высокая	Низкая
Размеры в зрелом состоянии	Мелкие	Крупные
Теневыносливость	Низкая	Высокая



Рис. 18. Изменение чистой продукции (1), биомассы (2) и видового разнообразия (3) дубово-соснового леса (Брукхейвен, штат Нью-Йорк) в ходе сукцессии (Р. Уиттекер, 1980): 1 — чистая продукция увеличивается до стабильного уровня в травяной стадии, затем, поскольку в сообщества внедряются деревья, вновь возрастает до уровня, который может сохраняться в климаксе; 2 — биомасса низка в травяных стадиях, но быстро увеличивается при накоплении древесных тканей кустарников и деревьев; климаксовый уровень биомассы, вероятно, может быть достигнут не ранее чем через 400 лет; 3 — видовое разнообразие (число видов на площади 0,3 га) возрастает в последних травяных стадиях, далее снижается в кустарниковых стадиях (14—20 лет),

несколько увеличивается в молодом лесу (50 лет) и вновь уменьшается в климаксе (время дано в логарифмическом масштабе, что позволяет расширить ранние и сжать поздние стадии сукцессии)

Первым стадиям присуще, по определению Л. Г. Раменского, *раздельно-зарослевое* сложение, когда виды, эксплеренты по своей жизненной стратегии, образуют несомкнутые, иногда почти одновидовые заросли; здесь много видов с легко распространяющимися семенами, сорняков, вегетативно подвижных растений (с ползучими корневищами, отпрысками, плетями). Для следующих стадий характерно *смешанно-пятнистое* сложение, когда выпадают почти все малолетние и многие случайные растения, — это *простые группировки*. Далее на более поздних стадиях происходит формирование сложения, свойственного данному биоценозу, с образованием ярусной структуры, свойственных ему микроценозов и устойчивого видового состава.

УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЦЕНОЗОВ

Состав и структура биоценоза в ходе сукцессии претерпевают глубокие изменения, которые, однако, не беспредельны. Как было показано выше, и при восстановлении близкого к исходному биоценоза (вторичные сукцессии), и при освоении биотой незаселенных ранее субстратов (первичные сукцессии) на последних стадиях происходит замедление смен, биоценозы приобретают относительную устойчивость. По отношению к таким сообществам употребляется термин «*климакс*», введенный в литературу американским геоботаником и экологом Ф. Клементсом. *Климакс-сообщества* — относительно устойчивые, способные к самоподдержанию и самовосстановлению, формирующиеся на хорошо развитых почвах, характеризующиеся устойчивостью видового состава, структуры, известной амплитудой сезонной и разногодичной изменчивости. Устойчивость климаксов сочетается с локальными нарушениями (ветровалами, деятельностью землероев и т.п.), которые способствуют «обновлению» определенных структурных частей биоценоза. Так, спелые деревья легко подвергаются ветровалу, что сопровождается осветлением, нарушением почвы; в «окнах» создаются условия, благоприятные для появления всходов, а затем и нового поколения деревьев. Часто при этом наблюдается смена пород: на осветленных участках в таежных лесах могут развиваться береза, осина, сосна или рябина, под пологом которых начнется возобновление основных пород.

Имеются данные (Р. Уиттекер, 1980) по развитию сукцессии на песчаных дюнах побережья оз. Мичиган, где для достижения климаксовой стадии дубового леса потребовалась почти тысяча лет. На залежах в степной зоне для достижения этой стадии требуется порядка 100 — 300 лет. Высока вероятность возникновения в течение такого времени ураганов, пожаров и других катастрофических явлений, которые могут «вернуть» сукцессию на начальные этапы ее развития. Несомненно, в климатических условиях, близких к экстремальным, время достижения климаксовой стадии возрастает. Так, для тундры приводится время порядка 5000 лет. В течение таких больших временных отрезков происходят существенные климатические

изменения, что может замедлить или приостановить развитие климаксовой стадии. Вероятность достижения климакса во многом зависит от деятельности человека, часто прерывающего поступательный ход сукцессии.

В современной структуре живого покрова различных регионов суши практически не сохранилось сколько-нибудь обширных площадей, которые не испытали бы антропогенного воздействия той или иной степени интенсивности и повторяемости. В то же время для решения широкого круга задач, связанных с разработкой стратегии природопользования и сохранения биоразнообразия, необходимо представление о наименее нарушенных и наиболее стабильных биоценозах, свойственных тому или иному региону. В связи с этим особенно большое значение приобретают исследования в тех районах, где отсутствовали крупные нарушения и живой покров в наибольшей степени сохранил свое первоначальное состояние, которое находится в динамическом равновесии с современными природными условиями.

Так, для Средней Европы, где практически не осталось ненарушенных лесов, известное представление о структуре и составе близких к климаксу биоценозов дает один из лесных массивов в Австрии, который никогда не подвергался рубке и использовался только как охотничье угодье. Характерна смешанная структура древостоя — бук, пихта, ель, причем бук входит во второй древесный ярус. Древостой неоднороден, бук и пихта часто произрастают куртинами. Высота древостоя 35 — 40 м, отдельных, наиболее старых пихт — 50 м при диаметре ствола в один метр. Хорошо развит подрост бука и ели, подрост пихты сильно поедается копытными. В травяном покрове характерно сочетание видов, с одной стороны, присущих широколиственным лесам (ясменник душистый, зеленчук, пролесник многолетний и др.), с другой — видов, преимущественно распространенных в хвойных лесах (черника, плаун годичный, марьянник лесной). В сложении травяного покрова выражена мелкая мозаичность, чередование пятен черники, плауна, пролесника, которые весьма нестабильны во времени. Черника и плаун появляются только на прогалах, где поздно стаивает скапливающийся за зиму снег; как только «окна» закрываются вновь сомкнувшимися кронами, черника и плаун здесь исчезают, но разрастаются на вновь появившихся прогалах. Некоторые виды, хорошо реагирующие на кислые почвы, формируют относительно временные поселения на рухляке отмершей древесины. В лесу можно обнаружить участки как бы выборочной рубки. Там, где произошло выпадение из состава древостоя наиболее старых деревьев, характерен полог более молодых древесных растений. Таким образом, в структуре девственного леса, относительно близкого к климаксу в пространстве и во времени, происходит чередование древостоев и пятен травянистых растений.

Исследования на таких эталонных участках позволяют не только изучить важнейшие закономерности самоподдержания климаксовых биоценозов, но и разработать принципы так называемого естественного лесоводства, когда взамен одновозрастных чистых насаждений воссоздаются разновозрастные и смешанные. Такие насаждения, как это показано на примере Германии, более устойчивы к колебаниям природных режимов, менее повреждаются насекомыми (которые

предпочитают одну, вполне определенную породу) и грибковыми заболеваниями (Г.Вальтер, 1980).

ГЛАВА IV СТРУКТУРА ЖИВОГО ПОКРОВА СУШИ

Непрерывность биоценотического покрова — континуум. Непрерывность живого покрова, или *континуум*, — фундаментальная черта организации биосферы. Так, растительность одевает сушу в виде сплошного покрова, при этом в почве корни растущих рядом особей переплетаются, а в наземных частях листва и ветви перекрывают друг друга, создавая «непрерывную ткань взаимовлияния».

Впервые представление о непрерывности растительного покрова было сформулировано выдающимся русским ученым Л. Г. Раменским, аналогичные положения были обоснованы в США в работах Г. Глизона. Согласно этим представлениям, растительный покров — непрерывно меняющееся в пространстве сочетание популяций видов: разные виды, произрастающие совместно в различных комбинациях, образуют плавно переходящие друг в друга меняющиеся сочетания. На местности нет ясно отграниченных друг от друга фитоценозов (*топографический континуум*), как нет и четко очерченных фитоценозов в ходе развития сукцессии — переходы от одной комбинации совместно произрастающих видов к другой во времени плавны и непрерывны (*временной континуум*). В ходе сукцессии на гарях и вырубках в таежных регионах происходит смена березовых (одна из стадий сукцессии) лесов еловыми. Березняки и ельники — биоценозы, хорошо отличающиеся друг от друга видовым составом и структурой. Однако в течение длительного времени, пока ель, постепенно поселяясь и развиваясь под пологом березы, не выйдет в первый ярус и не произойдет отмирание березы, трудно отделить березняки от ельников. Также постепенно во времени происходит смена животного населения, что определяет непрерывность, плавность смены и биоценозов.

Л. Г. Раменским (1924) впервые были разработаны методы изучения непрерывного распределения растений в связи с действием отдельных или группы экологических факторов, получившие впоследствии название градиентного анализа. Используя эти методы, исследования растительности или биоценозов проводят через определенные интервалы градиента условий существования, например по комплексному градиенту абсолютной высоты при подъеме в горы через 100 м или по градиенту глубины снежного покрова. Колебания численности (обилия) организмов вдоль ряда градиентов среды описываются колоколообразными кривыми, которые

имеют тенденцию к изменению независимо друг от друга и часто широко перекрываются. Это показатель того, что популяция каждого вида предъявляет специфические требования к среде, избирательна по отношению к условиям местообитания, имеет и собственные области доминирования. Непрерывное замещение одних видов другими вдоль градиента условий среды — континуум.

Концепция континуума живого покрова базируется на двух положениях: представлении об экологической индивидуальности видов и непрерывности изменений факторов среды в пространстве и во времени. Растительный покров может быть представлен как структурный континуум, где выделяются участки, относительно однотипные по составу, структуре и иным признакам, и переходные,

смешанные по составу комбинации видов, то более, то менее широкие. Резкость, выраженность переходной полосы зависит прежде всего от различий в условиях среды; хорошо выделяются «перерывы в непрерывности», например, при смене различных по составу и структуре почвообразующих пород.

Прерывистость, резкий переход от одного однотипного участка к другому, может быть связана с существованием пороговых величин в непрерывно изменяющихся условиях среды с наличием переломных пунктов в изменении прямодействующих экологических режимов. Так, на рис. 19 представлено распределение растительности по градиенту глубины снежного покрова на Новосибирских островах. Как показала В.Д.Александрова (1969), здесь при глубине снега не более 12 см под действием прямого солнечного излучения подстилаящая поверхность нагревается выше точки таяния льда еще при отрицательной температуре воздуха, вызывая образование снежных парничков за месяц и более до того, как начнет освобождаться от снега остальная поверхность тундры. При глубине снега более 12—13 см такого эффекта уже не наблюдается — указанная мощность снегового покрова является границей смены доминирующих видов и самих фитоценозов.



Рис. 19. Пространственный континуум как следствие экологической индивидуальности видов; зависимость обилия видов в арктической тундре от глубины снежного покрова (В.Д.Александрова, 1965): 1 — *Potentilla emarginata*; 2 — *Alopecurus alpinus*; 3 — *Papaver polare*; 4 — *Draba pohle*; 5 — *Ranunculus nivalis*; 6 — *Cerastium bialynickii*; 7 — *Salix polaris*; 8 — *Deschampsia brevifolia*; 9 — *Androsace triflora*; 10 — *Juncus biglumis*; 11 — *Phippsia algida*; 12 — *Ranunculus pygmaeus*

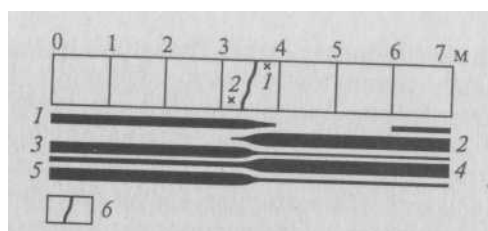


Рис. 20. Относительно резкая граница между фитоценозами соснового леса на песчаной дюне в районе Стокгольма (В.Д.Александрова, 1968): 1 — вереск (*Calluna vulgaris*); 2 — водяника (*Empetrum nigrum*); 3 — лишайница оленья (*Cladonia rangiferina*); 4 — лишайница лесная (*Cladonia sylvatica*); 5 — хи-локомиум (*Hylocomium proliferum*); 6 — граница между фитоценозами; х — последние побеги вереска и водяники; ширина черных полос отражает степень обилия видов

Как известно, экологические свойства видов в процессе эволюции формировались не в условиях индивидуального существования, а всегда в сообитании с другими видами. В результате сопряженной эволюции и

дифференциации экологических ниш выработались сравнительно устойчивые сочетания видов, что также обуславливает выделение однотипных участков.

Континуальность хорошо выражена в тех случаях, когда основу растительного покрова составляют вегетативно подвижные травянистые растения (яркий пример — луга). В лесах, при смене древесных пород-эдификаторов, как правило, возникают относительно четкие границы.

В зависимости от характера смены условий (постепенной или резкой), мощности средообразующей деятельности организмов находится ширина переходной полосы между разными биоценозами и, следовательно, сам характер границы. Границы могут быть более или менее резкими и очень плавными (рис. 20). Особенно большое влияние на характер границ между биоценозами оказывает деятельность человека: границы лес — пашня, лес — луговая поляна в лесу всегда достаточно резки. Правда, и в этом случае есть переходная полоса — опушка леса на границе с пашней или лугом.

В связи с этим возникло понятие *эктон*. Для эктона — переходного сообщества между двумя относительно четко различающимися сообществами — характерно участие видов, представителей обоих смежных биоценозов, но они также могут включать и виды, преимущественно свойственные эктонам, так называемые краевые виды. Часто эктоны характеризуются большим числом видов, чем смежные с ними. Известно, что на опушках леса растительность пышнее и богаче, здесь гнездится больше видов птиц, встречается больше видов насекомых, пауков и т.д., чем в глубине леса. Это обусловлено более сильным варьированием условий освещенности, влажности, температуры на опушке, чем под пологом сомкнутого леса. Это так называемый пограничный, или «опушечный» эффект. В настоящее время понятие *эктон* стали применять более широко, часто распространяя его на целые зоны. Так, известный немецкий ботанико-географ и эколог Г. Вальтер (1976) рассматривает как эктоны лесостепь, лесотундру. Проявление пограничного эффекта прослеживается не только при анализе контактов двух фитоценозов (биоценозов), но и при анализе контактных полос между типами растительности или формациями. Исключительное видовое богатство флоры и фауны европейской лесостепи (как контактной полосы между широколиственными лесами и степями) объясняется, в том числе и ее эктонным характером.

КЛАССИФИКАЦИИ БИОЦЕНОЗОВ

В природе существует бесконечное число биоценозов. Выявление закономерностей их географического размещения, важнейших особенностей структуры живого покрова того или иного региона требует их классификации, что необходимо и в практических целях. Классификация — это логическая операция, которая заключается в разбиении данного множества объектов на подмножества, или классы. Под классом понимается совокупность объектов, имеющих общие признаки, поэтому объекты данного класса отличаются от других объектов, которые этими признаками не обладают.

В основе любой научной классификации лежит процедура выбора важнейших признаков, свойств, которые позволяют свести бесконечное множество биоценозов к какому-то ограниченному их числу. Сложность классификации биоценозов заключается в выборе признаков; можно классифицировать по видовому составу, по доминантам, по особенностям ярусной структуры с учетом доминантов, по набору жизненных форм или форм роста. Различные свойства, признаки сообществ, которые могут быть положены в основу классификации, не изменяются параллельно друг другу. Сообщества динамичны, что тоже необходимо учитывать при классификации. Не существует одного какого-либо «правильного» подхода к классификации, известно несколько таких систем. Чаще всего при классификации биоценозов используются классификации растительности как ведущего компонента их структуры и состава.

В 1910 г. на 3-м Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе принято решение считать основной типологической единицей классификации растительности *ассоциацию*. Одно из лучших определений ассоциации принадлежит В. Н. Сукачеву (1957): *«Ассоциация (тип фитоценоза) объединяет все фитоценозы, однородно участвующие в аккумуляции и трансформации вещества и энергии на поверхности земли, или, точнее, фитогеосферы. В соответствии с этим они характеризуются в основном однородным видовым составом, однородной структурой и однородным составом факторов среды, влияющих на фитоценологический процесс»*.

Согласно одному из принятых подходов, в ассоциацию объединяются фитоценозы, сходные по видовому составу, при тождестве доминантов каждого яруса. Это определяет однородность структуры, высокое сходство экологических условий. Так, все фитоценозы, где доминантой первого яруса является ель, в кустарничковом ярусе доминирует черника, а в напочвенном покрове — зеленые мхи, объединяются в ассоциацию ельник—черничник—зеленомошник. Одинаковые доминанты и эдификаторы каждого яруса определяют экологию биоценоза, его влияние на все факторы внешней среды, с чем связано, в свою очередь, и сходство в подборе второстепенных видов.

Выделение ассоциаций по доминантам сопряжено с трудностями там, где развита полидоминантность. Так, во влажных тропических лесах, где в древесном пологе представлено много видов с примерно равным участием, доминантный подход не применим. Полидоминантность свойственна многим травяным (луговым, степным) и некоторым другим биоценозам.

Любая ассоциация характеризуется свойственной ей областью географического распространения. Это та территория, где сохраняется доминирование видов каждого яруса и, следовательно, структурные особенности биоценоза. Каждая ассоциация охватывает определенный спектр экологических условий, формирование которых связано с теми или иными почвенно-геоморфологическими условиями. Иными словами, ассоциации локализованы в ландшафтной структуре территории. Смена сообществ, относящихся к разным ассоциациям, лучше всего улавливается на экологических профилях, охватывающих разнообразие местообитаний по рельефу. В связи с тем что условия для доминирования видов определяются конкурентными взаимоотношениями,

сообщества, относящиеся к одной ассоциации, в пределах области ее распространения распределены прерывисто.

Цель классификации растительности — не только выявить таксоны одного ранга (ассоциацию), отражающие эколого-географические связи на топологическом или ландшафтном уровнях дифференциации биосферы. Таксономическая единица классификации растительности на региональном уровне — *формация*. К одной формации относятся ассоциации с одними и теми же доминантами и эдификаторами главного яруса. Таким образом, все ельники, где доминантам главного яруса является ель европейская, объединяются в формацию ели европейской. Формация ели европейской объединяет ельники-зеленомошники (черничники, кисличники и др.), ельники-долгомошники (с напочвенным покровом из мхов рода политрихум), ельники сфагновые, ельники сложные, с подлеском из лещины, липы. Область распространения (ареал формации), учитывая относительно большое разнообразие экологических условий, где возможно доминирование данного вида в главном ярусе, охватывает обширные территории и широкий диапазон почвенных и климатических условий.

Таксономическая единица самого высокого ранга — *тип растительности*. При ее выделении основное внимание обращается на принадлежность эдификаторов и доминантов к одной или сходным жизненным формам: например, хвойные леса умеренного пояса (светло- и темнохвойные); широколиственные леса с господством листопадных широколиственных пород (дуба, липы и др.); степи с господством многолетних микротермных ксерофильных травянистых растений (преимущественно дерновинных злаков). Поскольку в основу выделения типа растительности положено сходство в наборе жизненных форм, ареал типа растительности охватывает весь диапазон тех природных условий, в первую очередь климатических, в которых функциональны адаптации этой жизненной формы. Известное единство условий среды на территории распространения типа растительности проявляется в первую очередь в особенностях гидротермического режима, соотношения тепла и влаги, наличии или отсутствии перерыва в вегетации, обусловленного отрицательными температурами и/или засушливым сезоном. Ареалы типов растительности, как правило, достаточно велики, по их рубежам проводится зонально-подзональное деление растительного покрова.

Существуют системы классификации, учитывающие преимущественно видовой состав (так называемые флористические) или строящиеся на особенностях местообитания. Последние известны как фитотопологические; при этом растительность подразделяют на основе различий в местоположении. Так, распространенное деление лугов на материковые (водораздельные) и поемные — пример фитотопологического подхода. В свою очередь, материковые луга дифференцируются на суходольные (формирующиеся на местообитаниях с атмосферным увлажнением) и низинные (где в режиме влагообеспеченности существенную роль играет и почвенно-грунтовое увлажнение). Известная классификация лесов украинско-белорусского Полесья П. С. Погребняка (1968) является фитоэкологической (см. рис. 10). Строится так называемая эдафическая сетка, состоящая из двух координат: одна из них характеризует увлажнение, другая — богатство почвы. По богатству почвы выделяются четыре группы типов

местообитаний (трофотопов): боры (наиболее бедные почвы); простые субори, сложные субори, дубравы (наиболее богатые почвы). В пределах каждого трофотопа на основе растительности отграничивают шесть типов, различающихся по увлажнению (гидротопов): очень сухие, сухие, свежие, влажные, сырые, болота. Таким образом, в этой классификации, по сути дела, представлены типы местообитаний, выделенные по свойственной им растительности.

Прямые и косвенные связи животного мира суши с растениями очевидны, что легло в основу представлений о *биомах*. Американские экологи для разграничения и характеристики совокупности растительности и животного населения крупных регионов суши взяли за основу единицу растительности примерно ранга типа со связанным с ним комплексом позвоночных. Эти «растительно-животные формации» получили от Ф. Клементса и С. Шелфорда название биомов — единиц, характеризующихся жизненными формами и доминирующими видами, например биом прерий. В различных весьма удаленных друг от друга территориях могут формироваться физиономически, по набору жизненных форм сходные биомы, отличающиеся по систематическому составу входящих в них видов. Это типы биомов, например тип биомов степей и прерий, характеризующийся высоким сходством структуры и ритмики биоценозов и большими таксономическими различиями.

Многочисленные работы по установлению соответствия животного населения растительным ассоциациям, определяющимся доминирующими видами, дают противоречивые результаты. Подвижность животных, смена местообитаний в зависимости от стадий развития, по сезонам года требуют дифференцированного подхода для разных групп животных. Очень подвижные животные — млекопитающие, птицы — больше связаны с формациями, чем с ассоциациями. Многие в соответствии с их образом жизни являются членами двух или нескольких сообществ, сменяя их в течение суток: нора находится в одном сообществе, а охотничья территория — в другом. В то же время эколого-географические связи отдельных групп животных оказываются шире или уже рамок классификационных единиц растительности. В связи с этим существуют отдельные подходы к классификации животного населения.

СТРУКТУРА ЖИВОГО ПОКРОВА

Элементарной ячейкой дифференциации живого покрова суши является биогеоценоз в границах фитоценоза, который никогда не существует изолированно, а связан территориально и функционально со смежными. Результатом этого являются сочетания (комбинации) сообществ, образующие структуру живого покрова,

которую можно исследовать в разных масштабах: суши в целом, материков, крупных регионов и ландшафтов. Различия в структуре живого покрова суши обусловлены многообразием изменений в пространстве климатических, орографических, почвенно-лито-логических условий, определяющих значительное

число вариантов сочетаний разных типов сообществ друг с другом в тех или иных регионах.

Макроструктура растительного покрова суши определяется дифференциацией природной среды на планетарном уровне и находит отражение в его зональном и высотно-поясном расчленении. В основу представлений о зональной структуре живого покрова планеты легли установленные связи между растительностью крупных регионов суши и климатом. Для выявления этих связей используется разработанный немецкими экологами метод климадиаграмм, позволяющий выявлять характерные особенности того или иного климата, проводить его сравнение с климатами других географических регионов (Г. Вальтер, 1968).

При составлении климадиаграмм за основу берут чаще всего соотношение между средней месячной температурой и количеством осадков как 1: 2, иными словами, 10 °С соответствует 20 мм осадков. При таком масштабе засушливая часть года характеризуется кривой осадков, расположенной ниже температурной кривой. Температурная кривая может служить показателем годового хода испарения, она отражает расход влаги, а кривая осадков — ее приход; обе кривые дают представление о характере водного баланса данной территории (рис. 21).

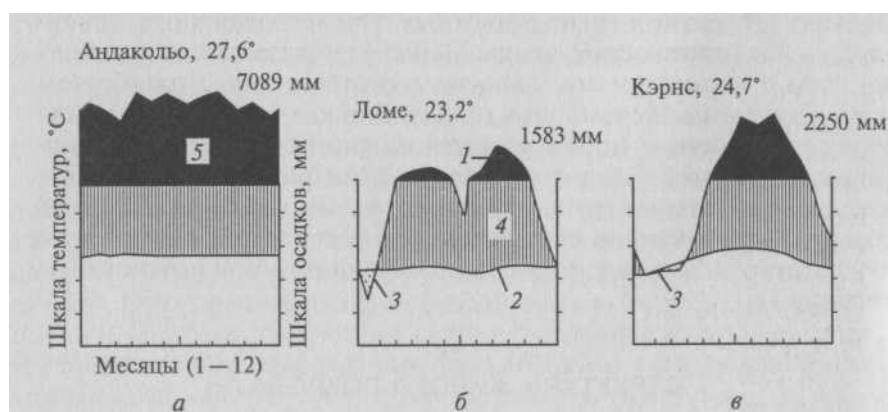


Рис. 21. Климатодиаграммы тропического влажного дождевого леса (Г. Вальтер, 1968): а — в Колумбии; б — в Камеруне; в — в Австралии; 1 — кривые средних месячных осадков; 2 — кривые средних месячных значений температуры; 3 — слабо выраженный сухой период; 4 — влажное время года; 5 — среднее месячное количество осадков, превышающее 100 мм

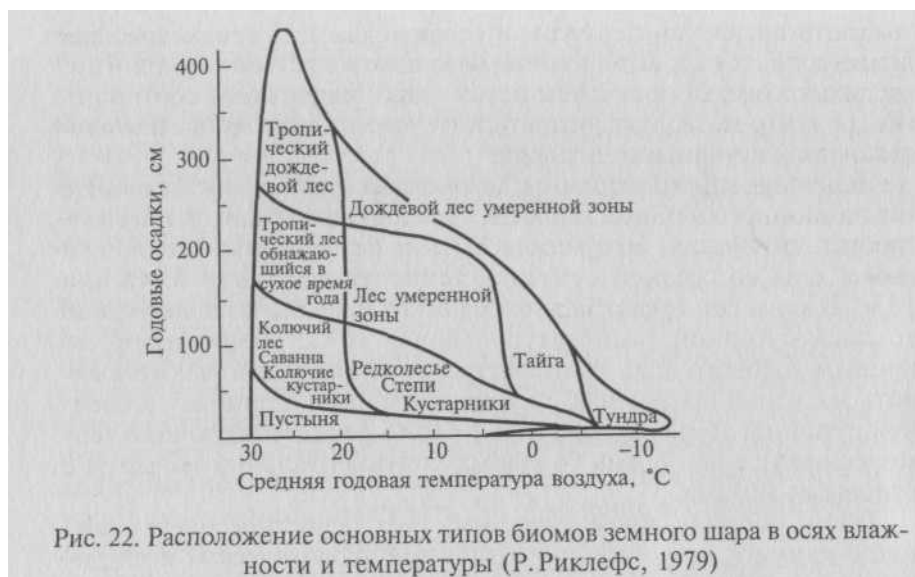
Соотношение температуры и осадков как 1:2 применимо для территорий, где достаточно отчетливо выражен сухой период. Там, где период засухи просматривается слабо, используют соотношение 1:3, что позволяет выявить интенсивность и продолжительность полусушливого периода.

Используя климадиаграммы, можно выявить продолжительность вегетационного периода. Правда, термин «*вегетационный период*» требует уточнения. Это может быть и безморозный период, и время года со средней суточной температурой более 5, 10 или 15 °С. В качестве показателя лучше всего использовать период со средней суточной температурой более 10 °С, оцениваемой по кривым годового хода температуры воздуха. Важно также выявить на климадиаграммах продолжительность периода со средней суточной температурой ниже — 10 °С, характеризующего термические условия очень холодных континентальных областей с суровыми зимами.

Таким образом, климадиаграмма дает целостное представление о климате, что особенно важно при экологических исследованиях, когда требуется оценка совокупного воздействия различных элементов климата на биоту.

Тесные связи растительности с климатом еще в начале XX в. впервые были использованы немецким биоклиматологом В. Кеппеном для классификации климатов по их отношению к растительности. Подразделяя растения на экологические группы по отношению к теплу и влаге, В. Кеппен выделял *мегатермы* (обитают при постоянно высоких температурах и влажности), *ксерофилы* (заселяют районы с сухим климатом, где хотя бы в отдельные сезоны отмечаются высокие температуры), *мезотермы* (обитатели умеренно теплых и умеренно влажных регионов с относительно теплой зимой), *микротермы* (произрастают в условиях низкой теп-лообеспеченности, обязательно с холодной зимой), *гекистотермы* (существуют в термических условиях холодных полярных стран). По климатическим показателям районов распространения этих экологических групп проведено биоклиматическое деление суши и выделены области распространения климатов мегатермических, ксерофильных, микротермических. Более дробную дифференциацию осуществляют по биоте. Так, среди мезотермических климатов выделяют климат оливки (средиземноморский, с сухим летом и влажной теплой зимой) и климат камелии (влажный субтропический с влажным летом и мягкой теплой зимой).

Закономерности размещения классификационных единиц высокого ранга — типов растительности, типов биомов — в связи с изменением соотношения тепла и влаги по градиенту от низких широт к высоким выявляются при их размещении в осях влажности и температуры (рис. 22). В пределах тропических и субтропических областей, со средней температурой от 20 до 30 °С, типы растительности изменяются от настоящего дождевого леса, где круглый год влажность высокая, до пустыни. Между этими «крайностями» располагаются влажные листопадные леса, где в сухое время года некоторые или все деревья теряют листву, а также сухие листопадные леса и/или кустарники, часто колючие.



В умеренных широтах наблюдается смена растительности, био-мов от лесов, развивающихся при достаточном увлажнении (дождевые леса умеренной зоны), к пустыням. Однако в арктических и субарктических широтах, где средняя годовая температура ниже -5°C , размещается только один тип — тундра. Различия в условиях увлажнения в арктических и субарктических областях не оказывают существенного влияния. Влажная тундра перенасыщена водой, но, поскольку на протяжении большей части года эта вода остается замерзшей, а на глубине 50 — 60 см лежит слой вечной мерзлоты, она недоступна растениям (Р.Риклефс, 1979).

На «сухом» конце градиента осадков в пределах каждой температурной зоны значительную роль в господстве тех или иных типов растительности играют пожары. В африканских саваннах и прериях на Среднем Западе США частые пожары уничтожают проростки деревьев и препятствуют возникновению лесов, условия для развития которых здесь вполне подходящие. Пожары благоприятствуют разрастанию многолетних травянистых растений, почки возобновления которых размещены ниже поверхности почвы и слабо или совсем не повреждаются огнем.

Для выявления важнейших географических закономерностей размещения основных классификационных единиц живого покрова суши в биогеографии широко используются построения так называемого идеального континента, или схемы, отражающей связь живого покрова с особенностями климата на идеально горизонтальной поверхности. Известная схема идеального континента К. Тролля (рис. 23) демонстрирует дифференциацию растительного покрова суши при отсутствии крупных горных поднятий и сохранении в принятом масштабе соотношения площади суши — океан на различных широтах. На схеме хорошо прослеживается зональность первого порядка фитосферы (согласно В. Б. Сочаве) — поясность живого покрова суши в связи с наиболее крупными различиями в биоклиматических условиях. Выделяют тропический, внетропический северного полушария и южный внетропический пояса, рассматриваются зональные типы растительности, присущие каждому поясу.

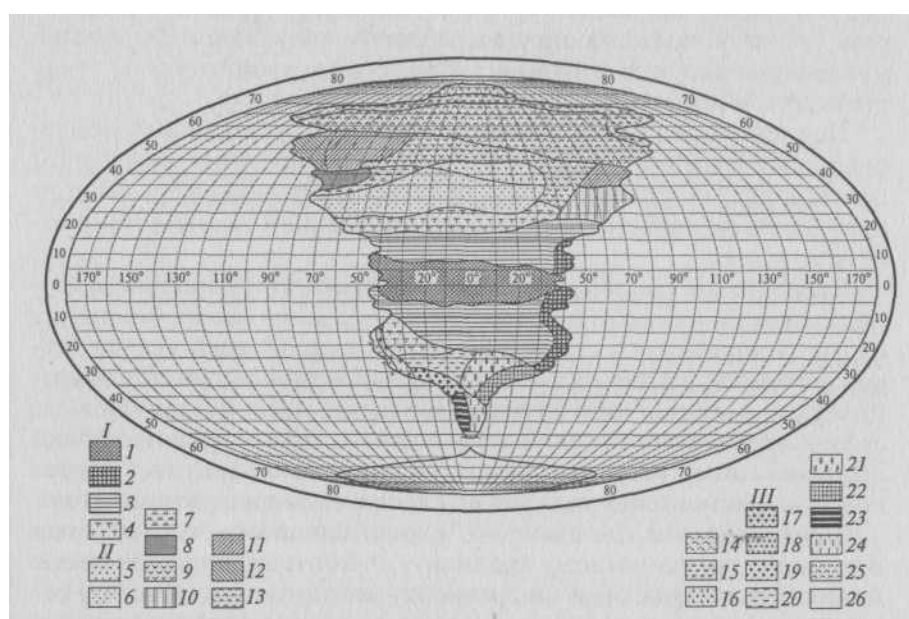


Рис. 23. Распределение растительности на «идеальном» континенте, составленное К.Троллем (Г.Вальтер, 1968): I. *Тропические зоны*: 1 — экваториальный дождевой лес; 2 —

тропические дождевые леса; 3 — тропические саванны (влажные саванны) и листопадные леса; 4 — тропические сухие саванны и колючие леса. // *Внетропические зоны северного полушария*: 5 — сухие пустыни; 6 — холодные внутриматериковые пустыни; 7 — субтропические зимнезеленые степи; 8 — жестколистные леса и кустарники; 9 — зона степей с холодной зимой; 10 — зона влажных муссонных и лавровых лесов; // — летнезеленые леса; 12 — океанические летнезеленые листопадные и лавровые леса; 13 — бореальные хвойные леса; 14 — бореальные березовые леса; 15 — субарктические тундры; 16 — высокоарктические тундры. /// *Внетропические зоны южного полушария*: 17 — прибрежные пустыни; 18 — пустыни, развитые в пределах пояса «Гаруа»; 19 — жестколистные леса и кустарники; 20 — субтропические колючие степи; 21 — субтропические злаковники; 22 — субтропические дождевые леса; 23 — умеренно холодные дождевые леса; 24 — степи Патагонии и Новой Зеландии; 25 — субантарктические туссоковые луга и болота; 26 — антарктическая область материкового льда

На схеме хорошо видны особенности макроструктуры растительного покрова, в частности приуроченность тех или иных зональных типов сообществ к определенным широтам, различие в наборе зон в восточных, западных и центральных частях континента. Обращает на себя внимание многообразие форм рисунков областей распространения зональных типов: наряду с зонами широтного простираения выделяются и зоны, вытянутые в субмеридиональном направлении, преимущественно в южном полушарии. Ряд четко выделяющихся в северном полушарии зон, протянувшихся через весь континент (бореальные хвойные леса, тундры и др.), в южном полушарии отсутствуют.

На схеме «идеального» континента К. Тролля хорошо просматривается асимметрия типов растительности в южном и северном полушариях, видно, что макроструктура растительности южного полушария не является зеркальным отражением таковой северного полушария.

Своеобразие растительного покрова южного полушария можно показать и на таком примере: южная граница распространения пальм (тропического семейства) пересекает Южный остров Новой Зеландии; лесная растительность острова носит почти субтропический характер (и это южнее 45° ю. ш.). Очень мала площадь субантарктических типов растительности, формирующихся в совершенно иных условиях и отличающихся от субарктических типов по набору жизненных форм, ритмике, составу доминантов.

Таким образом, на схеме К. Тролля хорошо прослеживаются изменения по широтному градиенту (что отражает изменения в теплообеспеченности) и по градиенту континент—океан, что отражает изменения, связанные с нарастанием континентальное климата.

В живом покрове прослеживается и еще один важнейший, высотный градиент, с которым связаны изменения температуры и осадков и соотношения этих показателей при подъеме в горы. В соответствии с обеспеченностью теплом и влагой идут изменения растительности и животного населения с высотой, определяя *высотную поясность*. Кроме того, вследствие изменения атмосферного давления и, соответственно, парциального давления кислорода и углекислого газа наблюдаются специфические адаптации горных организмов как на уровне физиологических процессов, так и приспособительных адаптации при выработке жизненных форм.

В целом для растительного покрова и животного населения в горах характерна смена поясов от подножия горных массивов до их вершины (рис. 24).



Диапазон условий, в которых формируются биоценозы в горах, огромен. На крутых склонах со скальными породами в мелких трещинах могут существовать лишь немногие виды, слабо осваиваются растительностью курумы, подвижная поверхность которых малодоступна для жизни. В то же время на относительно пологих склонах с развитыми почвами формируется сомкнутый растительный покров.

Наиболее суровы условия жизни в верхних поясах гор, особенно выше границы распространения лесной растительности. Биоценозы альпийских и субальпийских лугов, высокогорных тундр, субнивального пояса (по нижней кромке вечных снегов) характеризуются своеобразием видового состава. Здесь распространены собственно высокогорные виды, характеризующиеся специфическими адаптациями (для растений высокогорий употребляется термин «*орофиты*»). Сообщества высокогорий могут рассматриваться как островные, поскольку зачастую они удалены от сходных с ними сообществ на значительные расстояния.

В горах, расположенных в странах с влажным климатом, нередко один и тот же тип растительности характеризует склоны разных экспозиций, например пояса бука или ели в Альпах, пояс даурской лиственницы в горах Восточной Сибири. Асимметричное расположение поясов с выпадением части их на склонах определенных экспозиций характерно для гор стран с сухим или умеренно влажным климатом. Так, в альпийском поясе Заилийского Алатау имеются и альпийские луга, и сообщества арчи, и ивняки. На северном склоне хребтов Тянь-Шаня нередок еловый лес, на южном — степь на тех же высотах. На высоте 3000 — 3500 м на склонах Алайского хребта можно встретить в зависимости от экспозиции арчовники, типчаковые степи, пятна пустынной растительности. Иногда даже трудно дать поясу название по господствующему растительному сообществу.

Высотные типы сообществ, сменяющие друг друга по мере подъема (например, в Европе широколиственные листопадные, еловые и елово-пихтовые леса, пояс альпийских лугов), характеризуются значительно меньшей протяженностью по сравнению с широтными зональными типами, их ширина измеряется сотнями метров. Глобальные закономерности изменения набора поясов и положения снеговой линии в горах разных широт представлены на рис. 25.

Различия в структуре биоценотического покрова суши хорошо видны и при сравнении зональных спектров на различных материках. Сложная система широтных зон и типов поясности растительного покрова, соответствующая тому или иному материка, в значительной степени обусловлена климатом. Каждый материк отличается своей структурой зональности, что определяется конфигурацией материка, его размерами, характером расположения орографических барьеров и т.д.

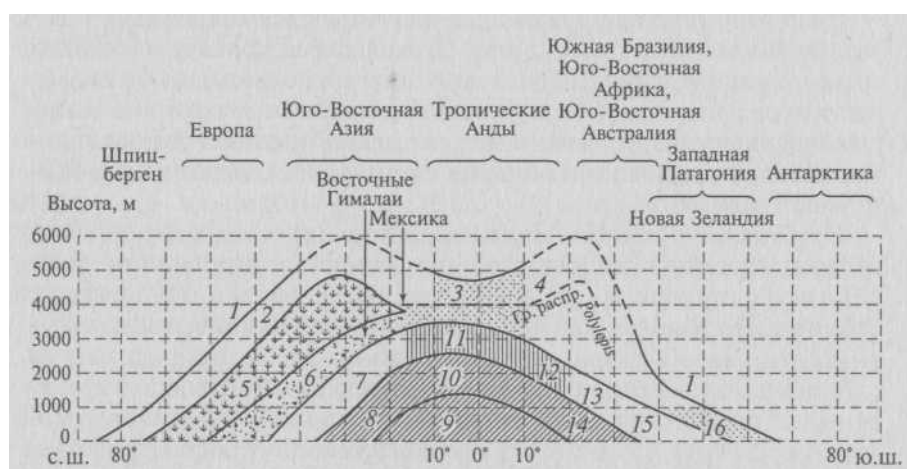


Рис. 25. Схема высотной поясности растительности земного шара от Арктики до Австралии, составленная К.Троллем (по Г.Вальтеру, 1968): 1 — снеговая линия; 2 — тундры, фьельды, альпийская растительность; 3 — парамос; 4 — пуна; 5 — бореальные хвойные леса; 6 — летнезеленые и хвойные леса; 7 — летнезеленые и лавровые леса; 8 — субтропические лавровые леса; 9 — тропические дождевые леса; 10 — тропические горные леса; 11 — леса пояса облаков; 12 — леса из подокарпусов; 13 — леса из араукарий; 14 — субтропические дождевые леса; 15 — умеренные дождевые леса; 16 — субантарктические леса; отчетливо прослеживается асимметрия высотных поясов

Существенное влияние на региональную дифференциацию растительности и животного населения оказывают присущие им особенности циркуляции атмосферы, а также многие биогеографические факторы. В силу этого для различных регионов того или иного материка выделяются свои ряды широтной зональности, и наибольшее число зон характерно для внутриконтинентальных областей. Так, для западной и восточной части Русской равнины выделяются два ряда широтной зональности (от Мурманского побережья до берегов Черного моря и от Печорского побережья до Каспия). Особый ряд широтной зональности свойствен Западно-Сибирской низменности.

Местные особенности климатов усложняют во многих регионах проявление зональной дифференциации, приводят к появлению специфических типов сообществ, замещению одних типов другими. В зоне тайги Евразии, например, с запада на восток происходит смена темнохвойных лесов (еловых, пихтовых,

кедровых) светлохвойными. Основные массивы темнохвойных лесов сосредоточены в областях умеренно холодного и достаточно влажного климата с ослабленной континентальностью, со сравнительно прохладным летом и высокой влажностью воздуха и почв в вегетационный период. В континентальных районах Южной Сибири темнохвойные леса преимущественно тяготеют к горам (Алтай, Саяны, горы Прибайкалья), где с высотой возрастает влажность воздуха и несколько умеряется континентальность (рис. 26).

Область широкого распространения в горах Восточной Сибири и Дальнего Востока своеобразной темнохвойной формации — зарослей кедрового стланика, по всей вероятности, обусловлена проникновением в эти районы на больших высотах воздуха тихоокеанского муссона, что определяет высокую влажность во время вегетационного периода и большое количество осадков зимой (рис. 27). Благодаря утепляющему воздействию снега кедровый стланик с пригнувшимися к земле ветвями благополучно перезимовывает (В.Б.Сочава, 1983).

В континентальных районах Сибири, для которых характерны сухость зимнего холодного воздуха, краткий вегетационный период, холодные почвы, часто на небольшой глубине подстилаемые вечной мерзлотой, широкое распространение получают лиственничные леса. Связь лиственничных лесов с резко континентальным климатом показана на рис. 28; видно, что большая часть лиственничных лесов Евразии располагается в области, где коэффициент континентальности превышает 10.

В связи с региональными особенностями природных условий происходит смещение границ зон и подзон. В центральной, самой континентальной части Евразии, степи проникают далеко на север, в Якутии они встречаются даже к северу от 60° с.ш. Северная граница средней тайги на Русской равнине и в Западной Сибири сравнительно хорошо совпадает с южным пределом частого вторжения на материк арктического воздуха. На Западно-Сибирской низменности, где эти вторжения летом обычны и значительны, граница северной тайги заметно смещена к югу. Северная граница южных пустынь тоже совпадает с климатическим рубежом, к югу от которого зимы более умеренные, а приходящие из Ирана циклоны активизируются при приближении арктического фронта, что бывает зимой и ранней весной. На равнинах это благоприятствует развитию эфемерово-полынных пустынь.

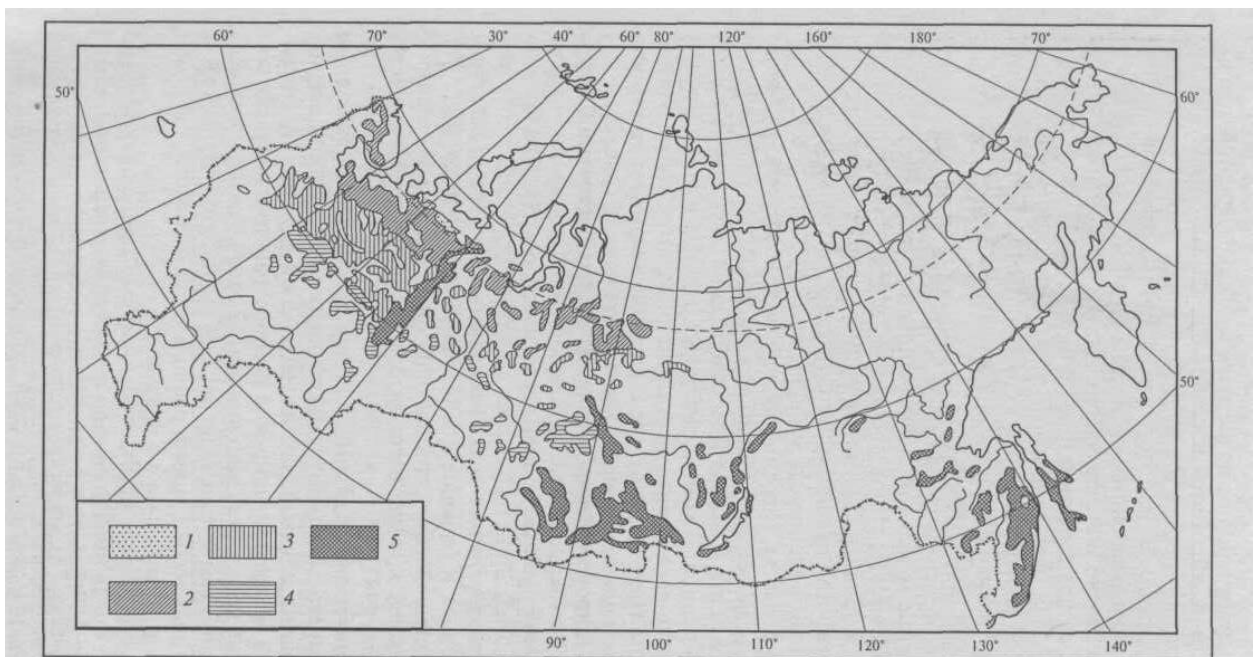


Рис. 26. Распространение темнохвойных лесов в России (В. Б. Сочава, 1956):

1 — предтундровые еловые редколесья; 2 — северотаежные еловые леса; 3 — среднетаежные еловые леса (в Сибири — еловые с участием пихты); 4 — южнетаежные еловые леса (в Сибири — елово-кедрово-пихтовые); 5 — горнотаежные кедровые, пихтовые, еловые леса (на Дальнем Востоке с участием широколиственных пород)

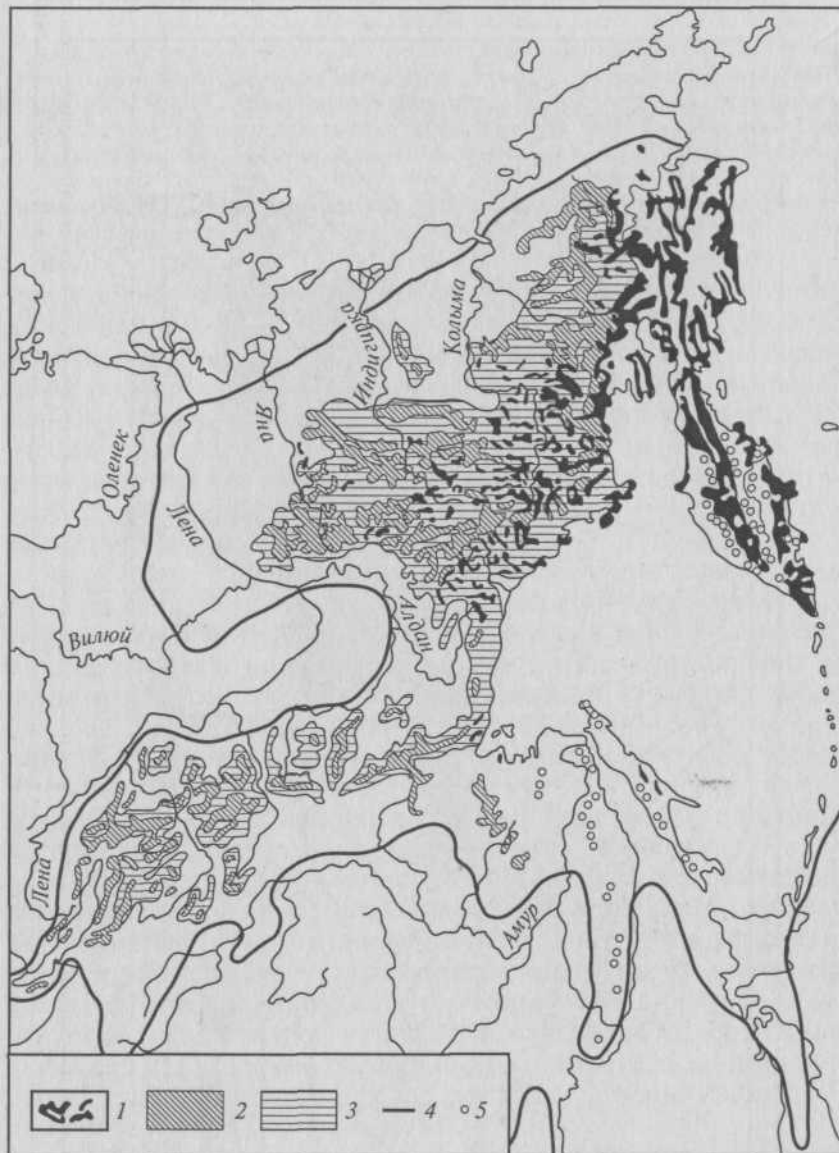


Рис. 27. Районы распространения сообществ кедрового стланика в Восточной Сибири (В. Б. Сочава, 1956):

1 — заросли кедрового стланика; 2 — горные тундры в сочетании с зарослями кедрового стланика; 3 — горные редколесья из лиственницы, местами с подлеском из кедрового стланика; 4 — граница распространения кедрового стланика; 5 — заросли кедрового стланика, встречающиеся на небольших площадях

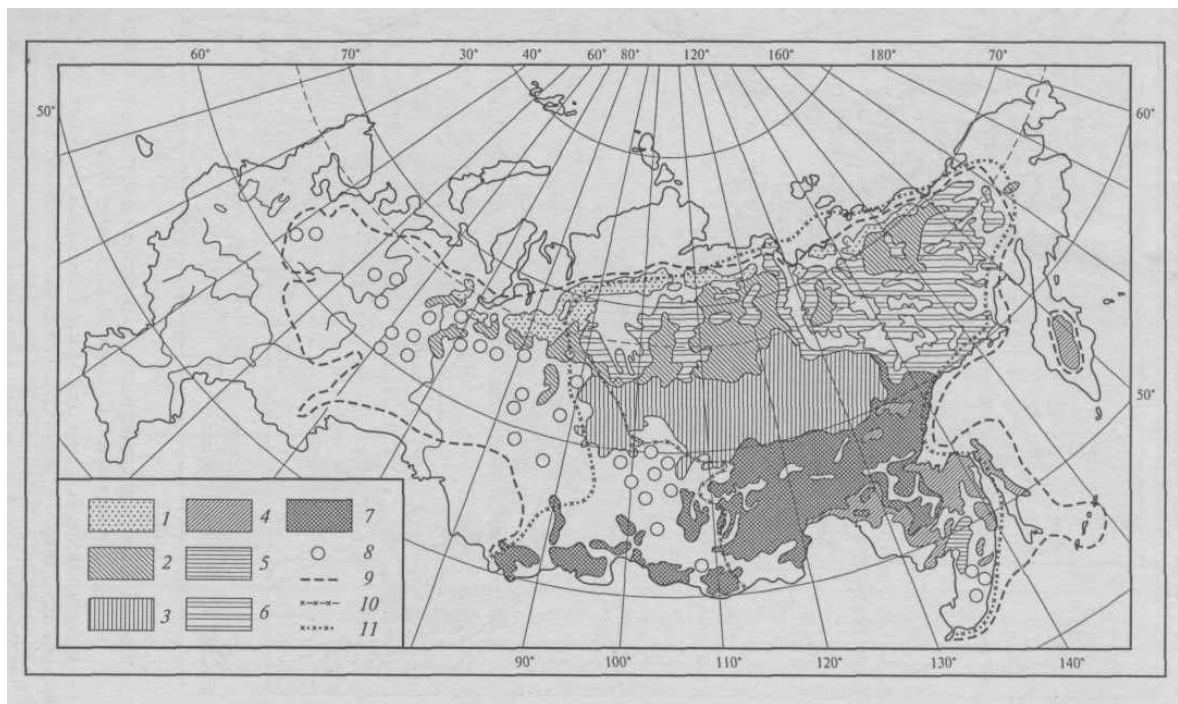


Рис. 28. Распространение лиственных лесов в Северной Евразии
(В.Б.Сочава, 1956):

I — предтундровые лиственные редколесья; 2 — северотаежные лиственные леса; 3 — среднетаежные лиственные леса; 4 — среднетаежные багульниковые и сфагновые лиственные леса (мари); 5 — южнетаежные лиственные леса; 6 — горные редкостойные лиственные леса; 7 — горные таежные лиственные леса, местами кедрово-лиственные; 8 — лиственные леса на небольших площадях; 9 — обобщенная граница распространения всех видов лиственницы; 10 — восточная граница распространения лиственницы сибирской; *II* — изолиния показателя средней континентальное™ климата (по Н. Н. Иванову)

Не меньшее влияние на особенности структуры живого покрова на региональном уровне оказывают геолого-геоморфологические условия. По отношению к климатическим условиям это связи второго порядка, но вместе с тем они крайне существенны для понимания закономерностей формирования структуры живого покрова. Зональный ряд растительности Западно-Сибирской равнины с типичными для нее водораздельными болотами, заболоченными лесами, займищами, солонцеватыми степями сформировался в условиях компенсированных поднятий и опусканий, которые происходили здесь на протяжении антропогена. На Русской равнине, где в тот же период преобладали положительные движения земной коры, на дренированных водоразделах типичны зеленомошные и мелкотравные темнохвойные леса, дубравы, луговые и разнотравно-дерновиннозлаковые степи. Экологическая среда растительного покрова, а тем самым и его структурные особенности формировались в типичных для региона геолого-геоморфологических условиях, определяющих степень дренированности, глубину залегания грунтовых вод, развитие почвенно-геохимических процессов (В.Б.Сочава, 1983).

Огромное влияние на особенности дифференциации растительного покрова оказывает гранулометрический и химический состав почвообразующих пород и почв. Как известно, с гранулометрическим составом связаны водно-физические особенности почв, влияющие и на их тепловые свойства. Поэтому так велики различия в биоценозах, развивающихся, например, на почвах тяжелого (глины,

суглинки) и легкого (пески) состава. В пределах одной и той же зоны на различных по составу почвах и почвообразующих породах в качестве доминантой и эдификаторов выступают разные виды, формирующие различные варианты зональных типов сообществ. И ельники-зеленомошники, и сосняки-зеленомошники — типичные биоценозы тайги, однако сосняки более тяготеют к легким по составу почвам, ельники — к более тяжелым.

Систематический состав биоценозов зоны включает в себя виды различного географического происхождения и распространения, в соответствии с положением зоны относительно основных центров флоро- и фауногенеза, в связи с чем в разных частях зоны формируются сходные, но не идентичные биоценозы. Так, на протяжении лесостепи Евразии с запада на восток в качестве лесообразователей выступают дуб черешчатый, в Западной Сибири — береза, а еще восточнее — лиственница. При сходстве ценотической организации биоценозов (принадлежности к одним и тем же или близким жизненным формам и контроль макроклимата) различные виды вследствие своих эколого-биологических особенностей формируют и несколько различные по структуре и динамике биоценозы.

Таким образом, структура живого покрова зоны характеризуется существенными региональными различиями, обусловленными изменением климатических и геолого-геоморфологических условий, а также особенностями формирования флор и фаун. В отечественной биогеографии существует давняя традиция при анализе структуры биоценотического покрова зон различать *зональные, экстразональные и интразональные* биоценозы. Зональные биоценозы развиваются на плакорах (термин *плакор* введен в науку известным русским лесоводом и биогеографом Г.Н.Высоцким) — хорошо дренированных водораздельных равнинах с почвами среднего механического состава — легкосуглинистыми или супесчаными. Иными словами, радиационный режим и условия увлажнения на плакорах типичны для зоны.

Экстразональные — это те биоценозы, которые в специфических условиях местообитания «выходят» за пределы своей зоны, чаще всего проникая в смежные. Так, фрагменты широколиственных лесов европейской части России в степной зоне тяготеют к склонам балок и речных долин, где условия увлажнения более благоприятны для них, чем на плакорах, и где комплекс экологических условий в известной степени воссоздает условия смежной зоны. Здесь они являются экстразональными.

К интразональным биоценозам относятся такие, которые нигде не выходят на плакоры и не образуют собственной зоны. Инт-разональные биоценозы связаны в своем распространении с местообитаниями, где условия увлажнения по тем или иным причинам существенно отличаются от таковых на плакорах. Яркий пример таких биоценозов — пойменные (периодически заливаемые) луга, растительность и животное население которых существенно отличаются от зональных. Интразональными являются и биоценозы литоралей: засоленные приморские луга в умеренных широтах, мангровые формации в тропическом поясе. Развитие интразональных биоценозов подчиняется важнейшим географическим закономерностям и, например, между пойменными лугами, расположенными в степной

и таежной зонах, существуют известные различия. Еще заметнее различия между биоценозами болот, расположенных в разных зонах.

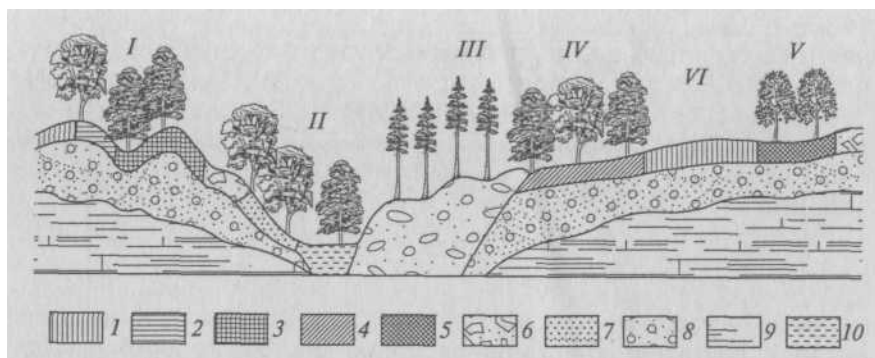


Рис. 29. Закономерности распространения растительности лесостепной зоны в связи с почвенно-геоморфологическими условиями (В.Н.Сукачев, 1975): /— комплексы дубовых лесов на хорошо дренируемых возвышенностях или склонах; // — пойменные и террасные леса с дубом и др.; III — сосновые леса на бедных песчаных почвах, со сфагновыми болотами в переувлажненных низинах; IV — сосново-дубовые леса на суглинистых почвах; V — осиновые рощи в небольших низинах (подах), места скопления талых вод (почвы в центральной части выщелоченные); VI — луговые степи. *Почвенно-геоморфологические условия*: 1 — мощные слабодренированные черноземы на плакорных пространствах; 2 — хорошо дренируемые деградированные черноземы; 3 — темно-серые лесные почвы; 4 — водопроницаемые песчано-суглинистые лесные почвы; 5 — светлосерые лесные почвы; 6 — солонцы на речных террасах; 7 — флювиогляциальные пески; 8 — моренные отложения или лёссовидные суглинки; 9 — доледниковые отложения; 10 — аллювий речных долин

Контрастность между зональными и интразональными биоценозами тем выше, чем ощутимее недостаток влаги в зональных местообитаниях. Неглубокие суффозионные западинки среди южных степей резко выделяются физиономически (яркой зеленью до середины лета, обилием цветущих видов) и по видовому составу. Как правило, в более южных подзонах степей в западинках еще встречаются виды, свойственные северным плакорным местообитаниям. Есть и целые группы видов, связанные преимущественно (или только) с интразональными местообитаниями.

На топологическом (ландшафтном) уровне выявляются сочетания сообществ, обусловленные сменой экологических условий по рельефу, возникают территориально сопряженные ряды биоценозов (рис. 29).

ГЛАВА V АРЕАЛОГИЯ

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

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

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

Картографирование ареалов. Картографирование является одним из основных методов изучения ареалов. Представление об ареале, сравнение ареалов нескольких видов становится возможным только после их картографического изображения. Одним из наиболее распространенных методов картографирования ареала является фиксация на карте всех пунктов местонахождения вида на контурной карте (рис. 30). Разными условными знаками могут быть выделены местонахождения, известные по литературным данным, материалам гербарных сборов и зоологических коллекций, по новым находкам, что позволяет судить, меняются ли площадь и форма ареала со временем. Отдельные местонахождения вида иногда могут быть настолько удалены от основной части ареала, что их присоединение к области широкого распространения (при установленном отсутствии вида в промежутке) может быть неправомерно. Такие изолированные пункты представляют собой периферические форпосты или островные местонахождения (рис. 31).

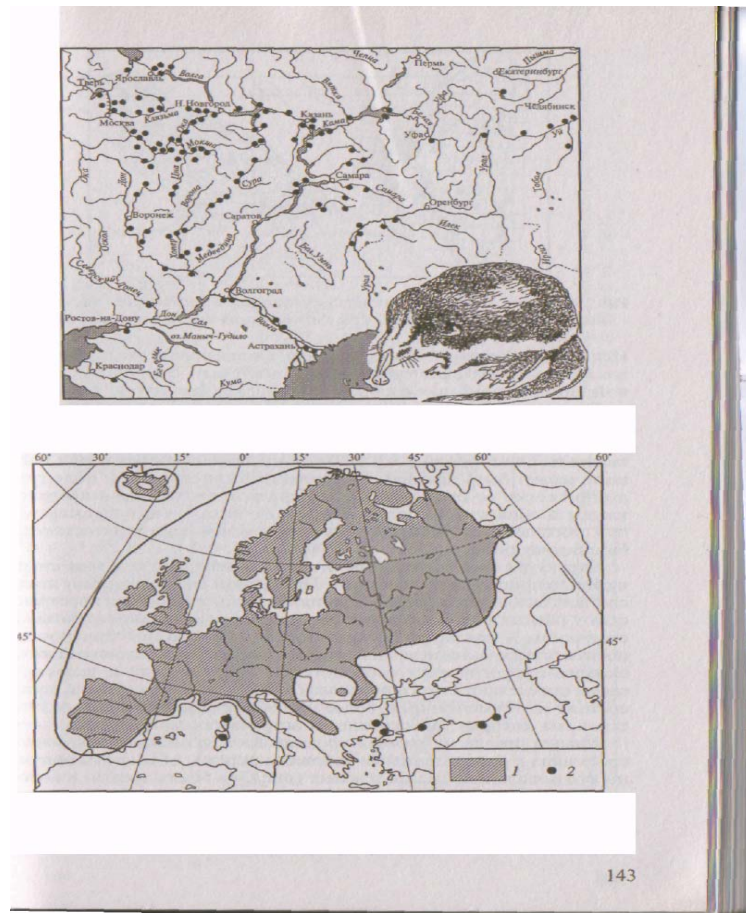


Рис. 30. Ареал русской выхухоли. Точки на карте — пункты местонахождения вида (Л.Г.Емельянова, Р.И.Назырова, 1997)

Рис. 31. Распространение вереска в Европе {Г. Вальтер, 1982):
2-основное распространение; удаленные местонахождения за пределами основного распространения

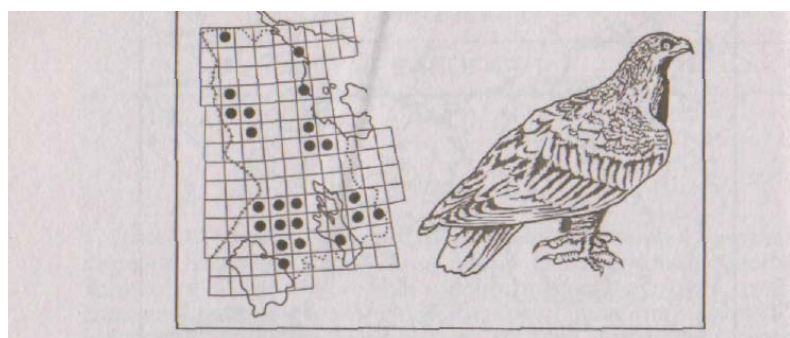


Рис. 32. Ареал беркута. Редкий гнездящийся и зимующий вид. Сетка квадратов со сторонами 50x60 км² (Красная книга Карелии, 1995)

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

В последнее время часто применяется сеточный метод, который называют еще растровым или методом формальных квадратов. При этом пользуются контурной картой, поле которой разбито на квадраты со стороной 1, 10, 100 км² (для специальных целей масштаб может быть другим). Квадратом может служить и поле градусной сетки со стороной $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{6}$ градуса и т.д. Если в пределах квадрата обнаружены особи изучаемого вида, он затушевывается или обозначается условным знаком, прочие квадраты остаются без обозначений (рис. 32).

Структура ареала. Ареалов, сплошь заселенных тем или иным видом, в природе не существует. Популяции вида осваивают лишь соответствующие им местообитания. Степень заполнения пространства у разных видов различна, но всегда выделяются «пустоты» и скопления. Характер распределения вида в ареале, его приуроченность к определенным ландшафтно-географическим условиям в силу эколого-биологических особенностей и требований к условиям среды определяют структуру ареала (рис. 33). Иными словами, ареал состоит из элементарных, более или менее многочисленных участков, на которых, собственно, и встречается данный вид.

Анализ ареала на разных уровнях дает возможность выявить связь вида с определенными условиями среды, объяснить причины его локального распределения (рис. 34). Часть ареала, в которой вид занимает широкий набор местообитаний и характеризуется массовым произрастанием (у растений) или высокой численностью (у животных), может быть выделена как *ценоареал*. Его выявление в общей области распространения представляет интерес для более глубокого понимания эколого-биологических свойств данного вида, установления территории с оптимальными для него условиями, а также очень важно в практических целях, когда вид имеет ресурсное значение.

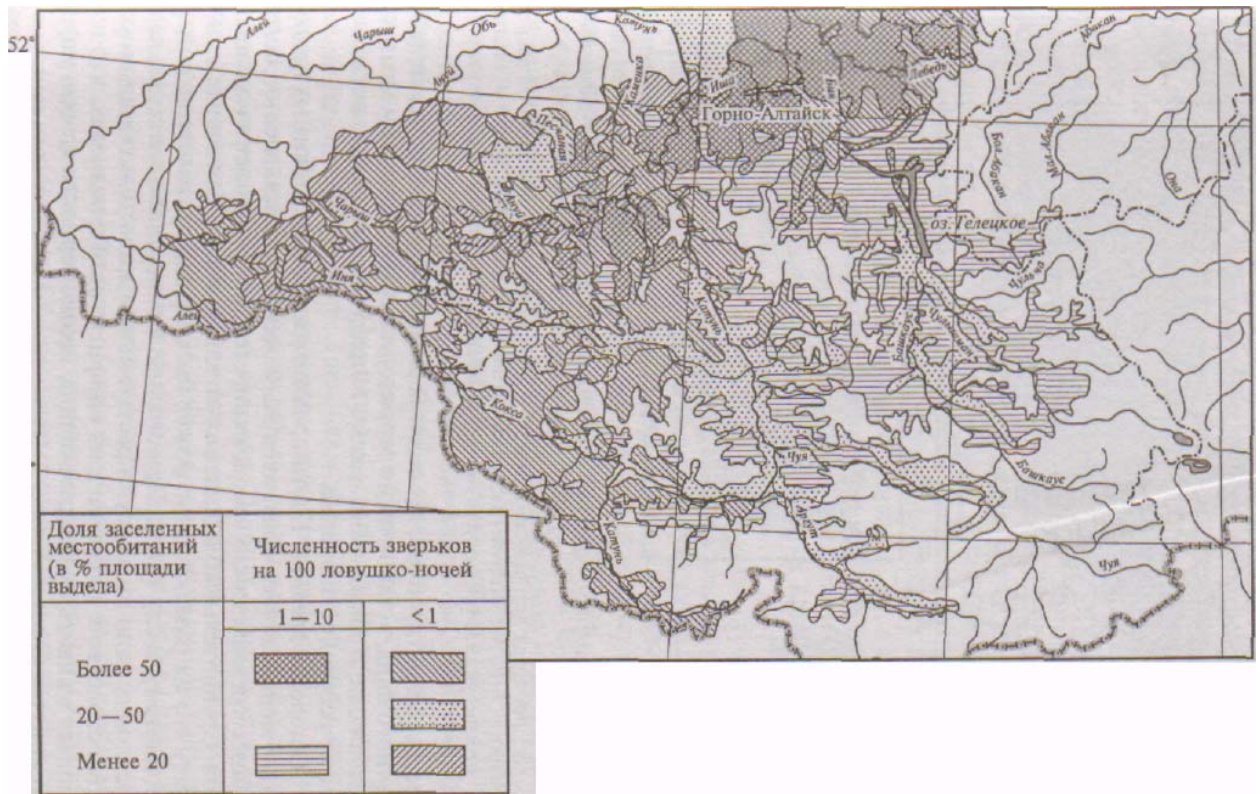


Рис. 33. Структура ареала восточно-азиатской мыши на Алтае (Н. В. Туликова, 1982)

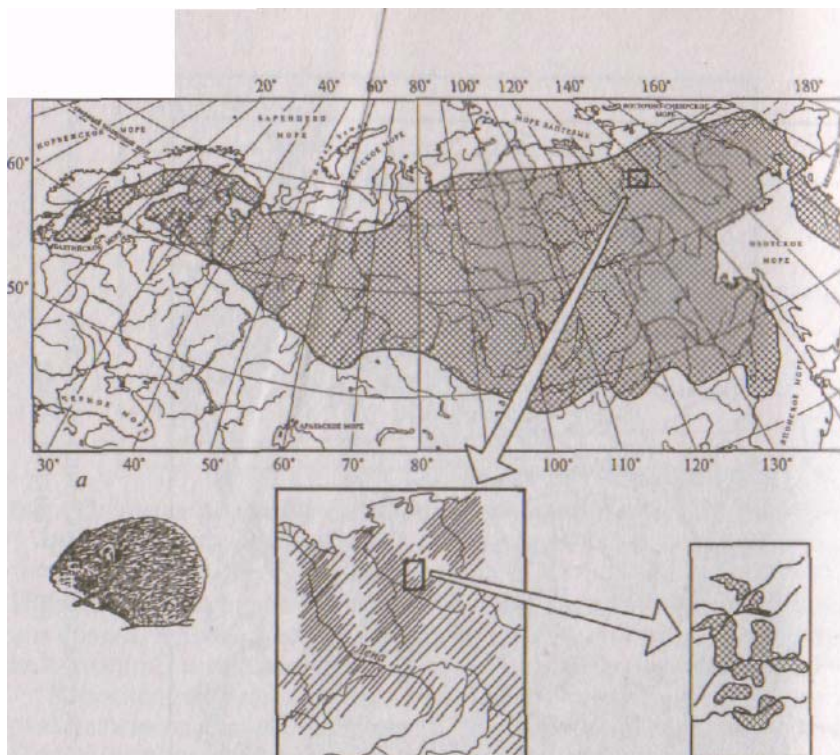


Рис. 34. Различные уровни исследования ареала лесного лемминга (Л. Г. Емельянова, 1999):

a — общий ареал лесного лемминга; *б* ~ распространение лемминга в среднем течении р. Яны (вид избегает безлесных склонов и вершин хребтов); *в* — распределение поселений лесного лемминга в зреломощных лиственныхниках

Типология **ареалов**. Карты ареалов растений и животных позволяют использовать сравнительный метод для выявления более общих географических закономерностей распространения организмов. Сравнительный анализ значительного числа ареалов показывает, что их разнообразие может быть сведено к какому-то ограниченному числу типов. При анализе и сопоставлении серии карт ареалов тех или иных групп растений или животных обнаруживаются сходство и различия в их конфигурации и размерах, что позволяет выявить некоторые общие закономерности их географического распространения.

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

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

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

В основу классификации ареалов может быть положен один из основных признаков — их размеры. Наряду с очень узкими ареалами, занимающими территории в несколько квадратных километров и меньше, встречаются широкие ареалы, которые охватывают крупные регионы, материки и даже весь земной шар. Иногда вид ограничен в своем распространении локальным районом, естественной географической (или биотической) областью. Такие виды называются *эндемичными*, или просто *эндемиками*, а их ареал — *эндемичным*. Особенно узкие ареалы типичны для островных, пещерных форм, обитателей горных долин или верхних поясов горных хребтов. Нередки весьма узкие ареалы у нелетающих видов насекомых. Например, жуки-жужелицы из рода *Carabus* обитают на Кавказе в пределах одного-двух хребтов: *C. polychrous* населяет Бзыбский хребет в Абхазии, *C. komarovi* — Сванетию, *C. cordicollis* встречаются только на Эльбрусе; еще более локальные ареалы имеют виды другого рода — *Trechus*, порою отдельные виды распространены только на склонах одной горы. Аналогичные ареалы у бескрылых жуков-листоедов рода *Oreomela* в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Все без исключения виды этого рода, а их больше 50, имеют очень узкие эндемичные ареалы. Исключительно узкие ареалы у *трогло-бионтов*, постоянно живущих в пещерах, причем это касается как наземных, так и пресноводных видов.

С эволюционной точки зрения формирование эндемичных ареалов — результат различных процессов. В связи с этим выделяют *палео-* и *неоэндемики*. Обилие эндемичных видов отражает долго-временность развития флоры и фауны в том или ином регионе, относительную стабильность природных условий на протяжении геологически длительного времени. Не менее важна географическая изоляция, т.е. обособленность той или иной территории (острова, отдельные горные вершины). Контрастность условий существования, быстрая их смена в пространстве определяют обилие эндемиков в горных регионах. На равнинах с постепенно меняющимися условиями расселение видов происходит более свободно и эндемизм развит слабее. Особенно много эндемиков на затерянных в океанах островах, длительное время изолированных: на о. Св. Елены примерно 85 % видов растений эндемичны, на Гавайских островах — почти 97 %. В то же время, например, на Британских островах, недавно отделившихся от материка, эндемичных видов практически нет. Это объясняется различием во времени, необходимым для становления и обособления в условиях изоляции новых видов. Таким образом, высокая доля эндемиков на о. Св. Елены и Гавайских островах в отличие от Британских обусловлена прогрессивным развитием таксонов в условиях длительной изоляции, закрепляющей изменения, ведущие к формированию новых таксонов. Это — *неоэндемики*, прогрессивные эндемики.

Эндемичный ареал характерен для одного из замечательных голосеменных растений гинкго двулопастного (*Ginkgo biloba*) -единственного представителя семейства гинкговых, господствовавших в позднем мезозое и палеогене в лесах северного полушария. В настоящее время ареал гинкго охватывает только очень небольшую по площади территорию в горах юго-восточного Китая. Эндемичен ареал еще одного замечательного представителя древних голосеменных растений — вельвичии удивительной (*Welwitschia mirabilis* Us), которая обитает в приморской полосе пустыни Намиб.

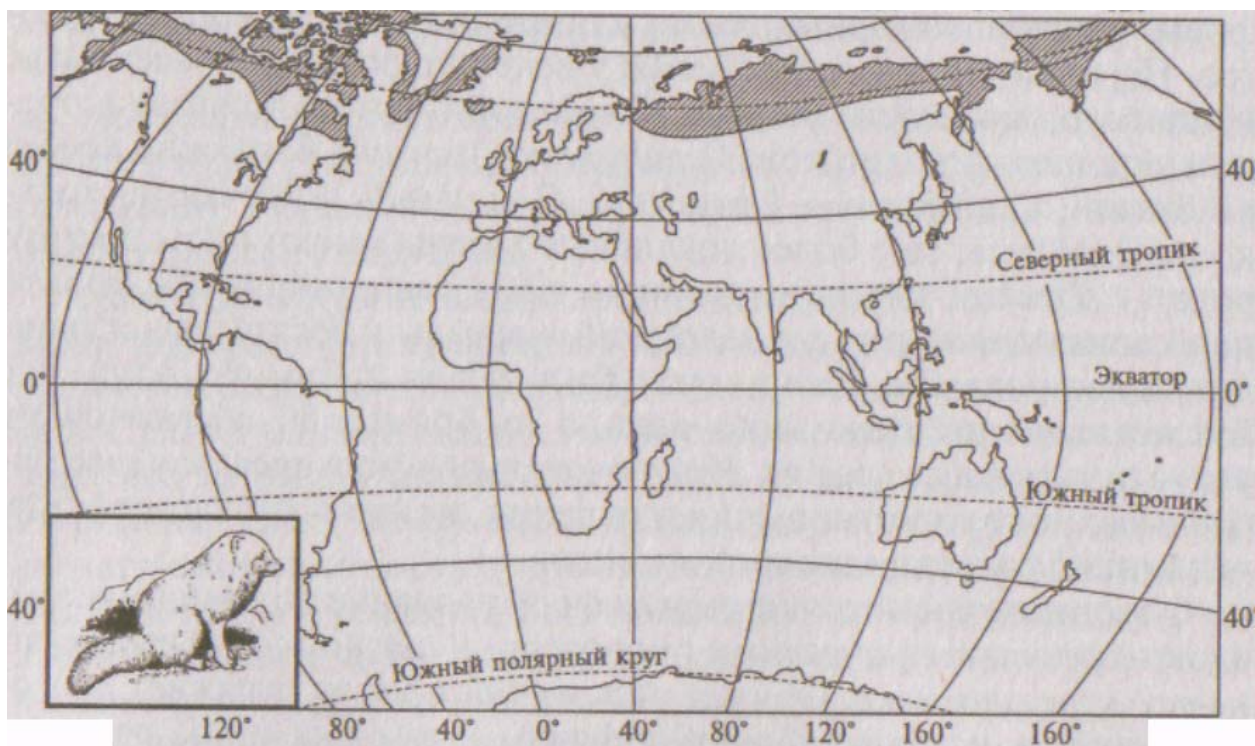


Рис. 35. Циркумполярный ареал песца (В. Г. Гептнер, 1936)

Эндемичны ареалы гаттерии, кистеперых рыб. Для таких эндемиков характерна систематическая изолированность, они не имеют в составе окружающей флоры и фауны близких сородичей. Формирование подобных ареалов — результат вымирания представителей этих родов и семейств на значительной части области их распространения в другие периоды, при иных географических и экологических условиях. Это — *палеоэндемики*, или *реликтовые эндемики*. Подавляющее число видов характеризуется в той или иной степени ограниченным распространением, однако при этом их ареалы охватывают достаточно большие территории. Различают так называемые *поли-* или *мультирегиональные ареалы*, включающие несколько регионов, часто располагающихся на разных материках (рис. 35). И наконец, существуют виды, характеризующиеся *космополитизм*, т.е. очень широким, «всесветным», типом ареала (рис. 36). Этот термин применяют по отношению к таксонам, распространение которых охватывает несколько частей света, или протягивается от умеренных до тропических широт. Космополитный ареал имеют многие виды водных растений и морских животных, обширен ареал кокосовой пальмы (*Cocosnucifera*), тростника обыкновенного (*Phragmites australis*), кашалота (*Physeter*), дельфина (*Grampus griseus*), касатки (*Orcinus orca*). Из наземных животных космополитами стали определенные насекомые — синантропы. С некоторой натяжкой к космополитам можно отнести сокола-сапсана. В строгом смысле слова к космополитным относятся ареалы таксонов более высокого ранга, чем вид. Между систематическим рангом группы и размером ареала существует корреляция: чем выше ранг группы, тем большую площадь она занимает, хотя эта закономерность не универсальна.

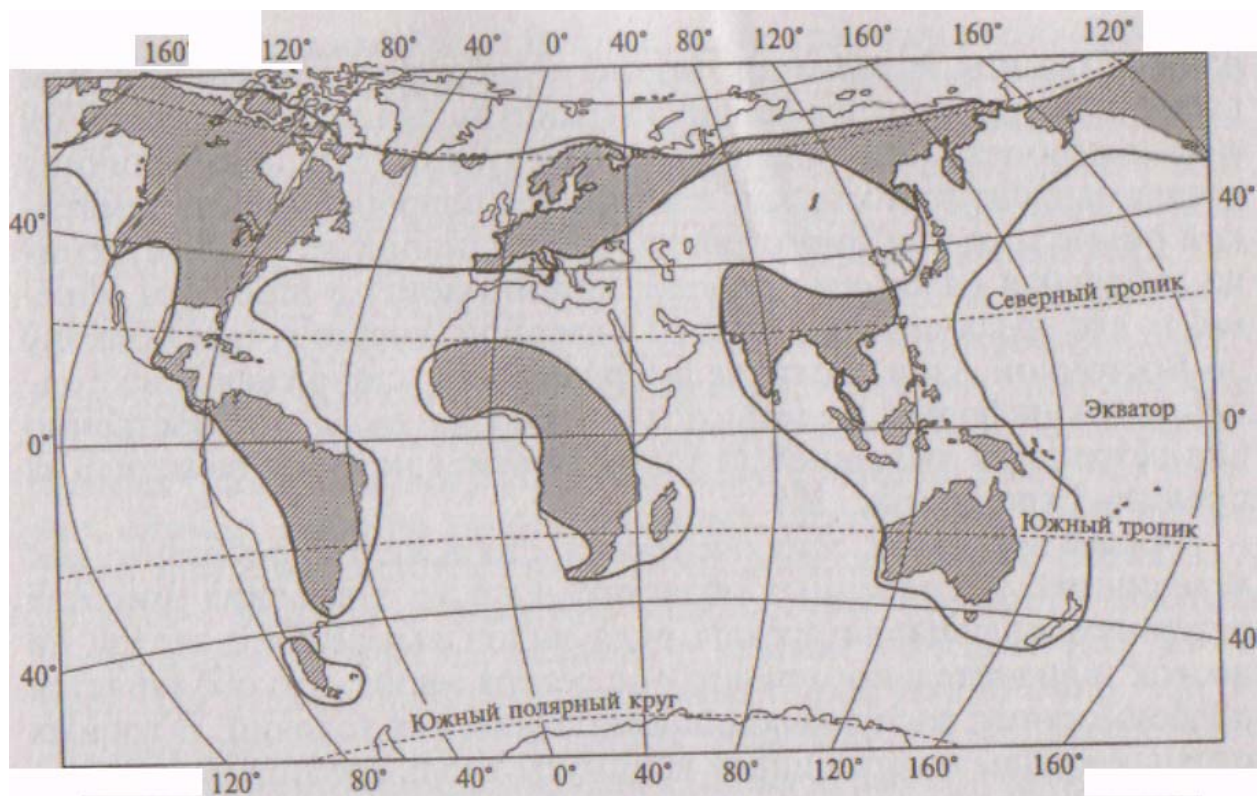


Рис. 36. Космополитный ареал рода росянка (И. Шмитхюзен, 1966)

Следует сказать, что величина ареала зависит от того, как понимается современной систематикой объем того или иного таксона. Если, например, вид ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*) принимается в широком объеме, то его ареал простирается от Северной Америки через Европу до Восточной Азии. Если же американская, сибирская и восточ-ноазиатская формы выделяются как особые виды, то собственно вид ветреницы дубравной (в узком объеме) не будет выходить за пределы Европы (рис. 37).

Формы ареалов, т. е. их очертания, столь же разнообразны, как и величина. В умеренных областях, а также в высоких широтах северного полушария ареалы ряда видов вытянуты с запада на восток и значительно меньше — с севера на юг, что объясняется особенностями распределения климатических условий. В горных странах ареалы многих видов вытянуты вдоль хребтов и часто укладываются в один из высотных поясов — лесной, субальпийский и т.д. В некоторых случаях ареалы приобретают линейную форму. Они свойственны многим околотовным или водным животным, особенно обитателям литорали. Аналогичную форму имеют ареалы пресноводных рыб. Хорошим примером такого ареала служит распространение среднеазиатских осетровых рыб из рода *Pseudo-scaphirhynchus*, обитающих в Амударье и Сырдарье.

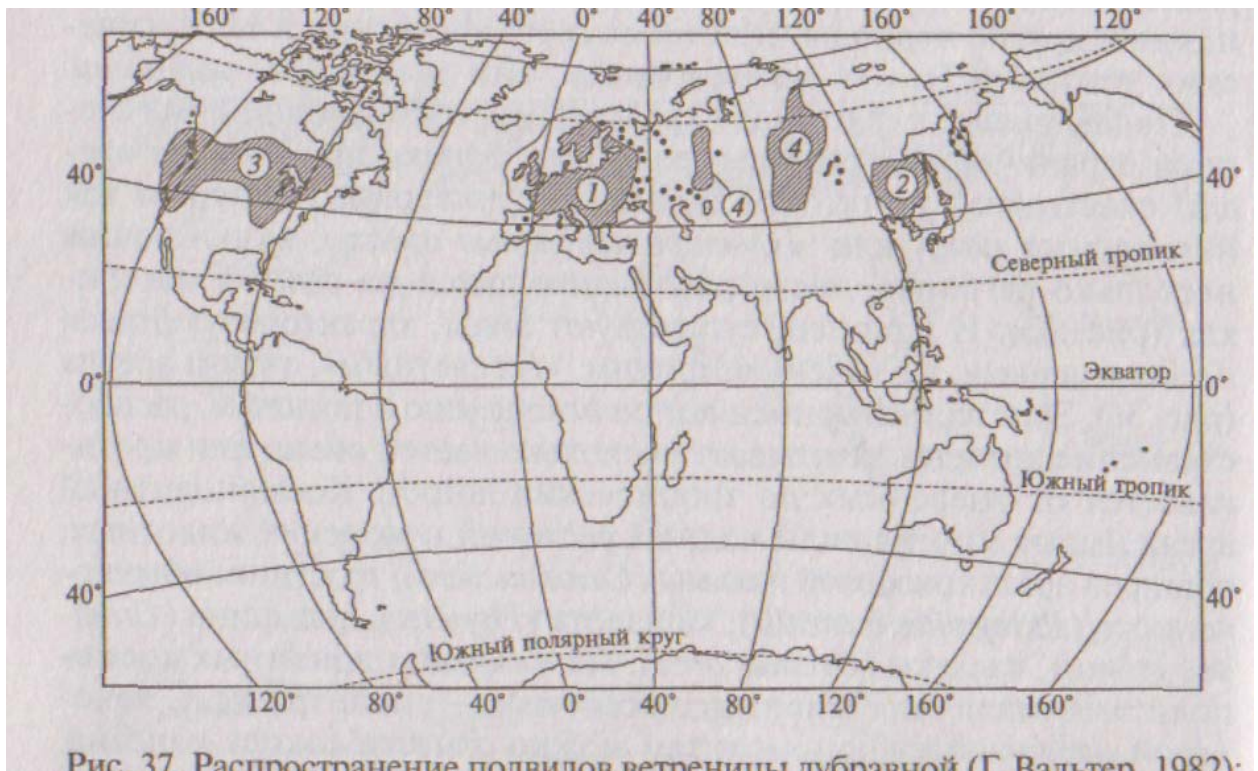


Рис. 37. Распространение подвидов ветреницы дубравной (Г. Вальтер, 1982):

- 1 — *Anemone nemorosa* subsp. *nemorosa*; 2 — *A. nemorosa* subsp. *amurensis*;
 3 — *A. nemorosa* subsp. *quinquefolia*; 4 — *A. nemorosa* subsp. *altaica*

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

Границы ареалов часто обусловлены изменением климатических условий, особенно гидротермического режима, длительности дня, мощности снегового покрова. Сущность климатически обусловленных границ весьма различна; следует иметь в виду, что в одних случаях граница расселения вида обусловлена недостатком тепла или сокращением продолжительности теплого периода, в других — решающее значение может иметь суровость зим или уменьшение количества осадков в течение определенной части года. Для ряда европейских древесных пород установлено, что их распространение на север и восток в наибольшей степени регулируется зимними температурами. Эта зависимость проявляется в очертаниях восточной и северной границы бука лесного, северной границы распространения дуба черешчатого (рис. 38). Не следует полагать, что та или иная граница обусловлена конкретными значениями данных климатических показателей.

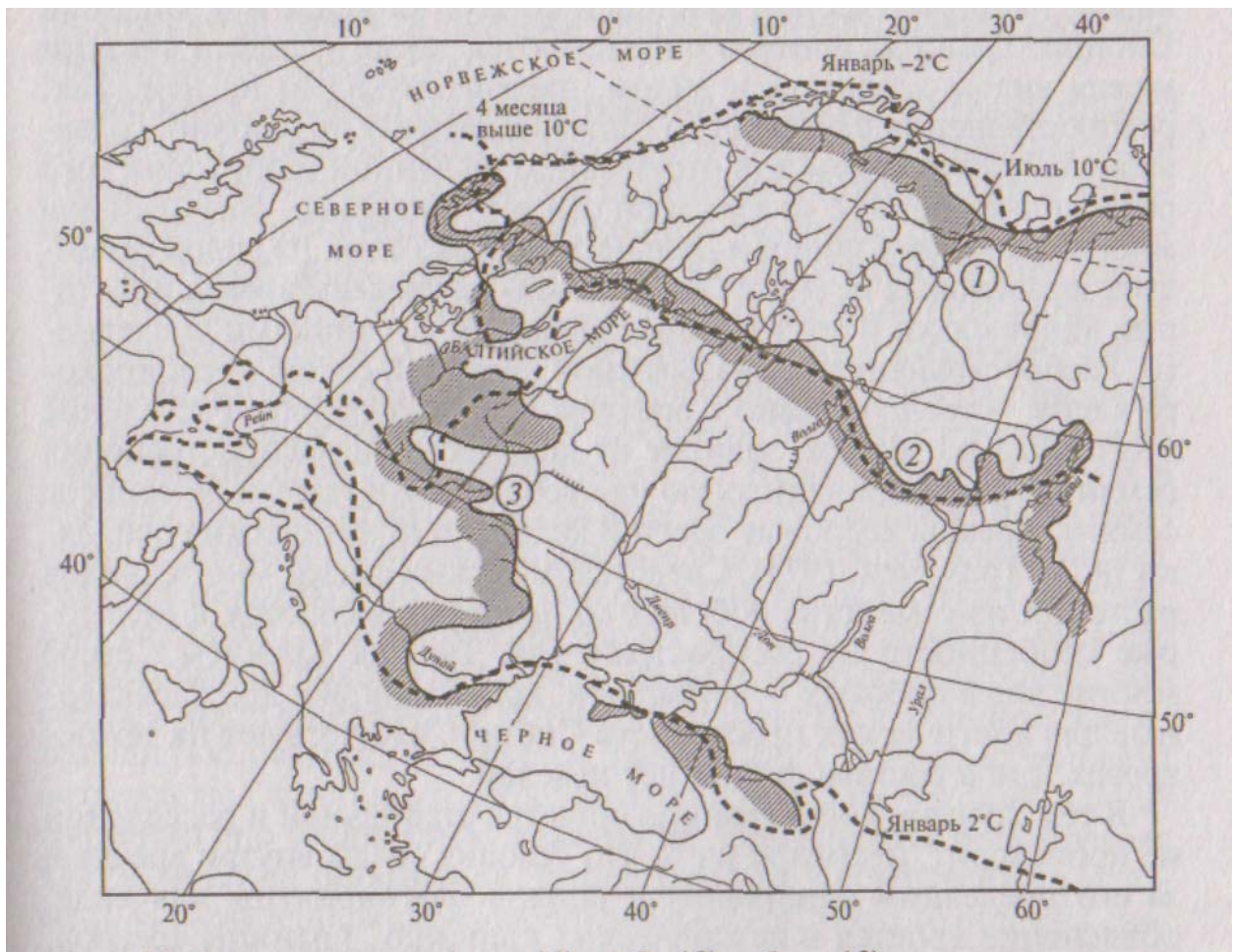


Рис. 38. Границы ареалов ели (1), дуба (2) и бука (3) в сопоставлении со среднемесячными изотермами января и июля (Г.Вальтер, 1982)

По существу, рубеж проходит там, где в изменившихся условиях среды снижается конкурентная способность вида по отношению к другим и он более не в состоянии поддерживать свое существование. Иными словами, на фоне климатических изменений снижается жизнеспособность, генеративная способность вида, уменьшается его численность, что ограничивает дальнейшее его расселение.

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

Биоценотические границы определяются взаимоотношениями разных видов в сообществе. Эти взаимоотношения носят разный характер (симбиоз, комменсализм, конкуренция и т.п.). Конкуренция — одна из причин стабильности границ ареалов двух близких видов, например лесной куницы и соболя на Урале и в Западной Сибири. Границы ареалов определяются также тесными связями между видом-хозяином и видом, паразитирующим на нем. Так, распространение паразитного растения зависит от условий, создаваемых присутствием или отсутствием на данной территории того растения-хозяина, с которым он связан. Например, обычный для

многих районов Сибири и Дальнего Востока один из видов семейства заразиховых не может «вырваться» за пределы ареала некоторых видов ольхи и его границы совпадают с границами последнего. Распространение так называемой кедровой сосны — сибирского кедра — тесно связано с ареалом птидът кедровки. Расселение этого вида во многом зависит от количества и распространения семян (за счет оброненных ею или созданных и «забытых» запасов семян). Ареалы кедровых сосен и кедровки практически совпадают (А. И. Толмачев, 1974). Следствием тесных связей многих видов растений из семейства бобовых со шмелями являются и некоторые особенности их распространения. Так, на Крайнем Севере многие виды бобовых — астрагалов, копеечников и др., характерные для арктических пространств Сибири, отсутствуют на тех островах, где в составе фауны нет шмелей.

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

Влияние человека на формирование ареалов не ограничивается заносом видов на отдаленные территории. Громадное значение имеет производимое человеком разрушение (или коренное видоизменение) первичного растительного покрова, создающее новые местообитания, доступные для заселения «пришлыми» видами. Прежде всего это пашни, служащие местами поселения основной массы сорных растений и синантропных животных, большинство которых не могли бы распространяться по территориям с ненарушенным растительным покровом. Наличие крупных массивов полей позволяет пришельцам не только внедряться, но и массово размножаться, поддерживая свое существование независимо от дальнейшего заноса семян извне или возможностей расселения животных. Большое значение как этапы на путях расселения сорняков и синантропов имеют

железнодорожные насыпи, придорожные полосы и канавы, отвалы горных выработок, мусорные места в поселках и другие, не покрытые первичной растительностью участки. Разумеется, расселение с помощью человека остается под жестким контролем климатических условий. Одновременно оно убедительно показывает, сколь велика роль преград для расселения организмов, существующих в естественных условиях. С нарушением сложившегося биоценотического покрова связан и другой аспект воздействия человека — уничтожение (прямое или косвенное) вида на какой-то части его ареала.

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

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

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

Первичный ареал вида — всегда целостный (сплошной). Для вновь возникшего вида характерно расселение, что приводит к расширению первичного ареала. Характер распространения (его скорость, постепенное или прерывистое) зависит от энергии размножения и способов расселения. Способность видов к расселению зависит от их эколого-физиологических, поведенческих популяционных и других свойств и носит название *вагильности*. Вагильность вида осуществляется в определенных условиях среды, влияющих на плодовитость, дальность разноса зачатков (икры и личинки) и на другие свойства организмов, обуславливают эту способность (А. Г. Воронов, 1974). Расселение — многофазный процесс,

предусматривающий преодоление различных преград и препятствий. Различают вагильность активную (организмы роявляются благодаря самостоятельному передвижению — полет, планание, бег), пассивную (расстояние преодолевается за счет переноса ветром, течениями, человеком и т.д.) и смешанную (сочетание активной и пассивной вагильности).

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

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

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

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

Расселение, как и всякий естественный процесс, требует для своего осуществления времени, поэтому широта распространения вида находится в известной зависимости от времени, в течение которого вид расселяется на данной территории. Иногда отмечаются случаи быстрого и успешного расселения видов, как, например, кольчатой горлицы в Европе (рис. 39).



Рис. 39. Расселение кольчатой горлицы в Европе (У.Зедлаг, 1972)

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

Рассмотрение серий карт ареалов видов и других таксономических категорий показывает, что достаточно широко распространены ареалы, разъединенные на несколько частей, часто удаленных друг от друга на тысячи километров. Такие ареалы получили название *разорванные*, или *дизъюнктивные*. О дизъюнктивных ареалах говорят в тех случаях, когда перемещение популяций вида из одной обособленной части в другую в современных природных условиях за счет естественных ныне действующих факторов невозможно. Изучение распространения растений и животных на территории Евразии дает множество примеров регрессивного развития ареалов, шедшего именно по подобному типу. Многие виды растений, существовавшие в условиях умеренного, не слишком контрастного климата, в свое время очень широко распространились во внетропических широтах

северного полушария, часть — только в Евразии, другая часть — также и в Северной Америке. В дальнейшем они испытали на значительной площади своих ареалов неблагоприятные изменения климатических условий. Изменения эти, связанные с общим охлаждением, а главное — с усилением континентальности климата (усилением суровости зим, уменьшением их снежности, а часто и уменьшением влажности вообще), были наиболее резки в глубинных частях материка Евразии, особенно в Восточной Сибири. Поэтому изреживание популяций, а затем и вымирание рассматриваемых видов происходили чаще всего сначала в Восточной Сибири, иногда распространяясь затем на всю Сибирь, и даже на Русскую равнину. Западные же окраины ареалов (у одних видов, начиная уже с Западной Сибири, у других — только в пределах Европы), равно как и восточные (Дальний Восток, Азия), вследствие меньших изменений климата оставались относительно благоприятными для тех же видов, которые и сохраняли здесь свои позиции.

В результате распространение многих видов растений, произрастающих в наших лесных зонах, стало прерывистым. Разрывы (дизъюнкции) ареалов у некоторых из них в сравнении с общими размерами ареалов невелики. В качестве примера можно привести ареал типичного лесного растения кислицы (рис. 40). У других видов разрывы настолько широки, что сохранившиеся части ареала выглядят относительно малыми осколками.

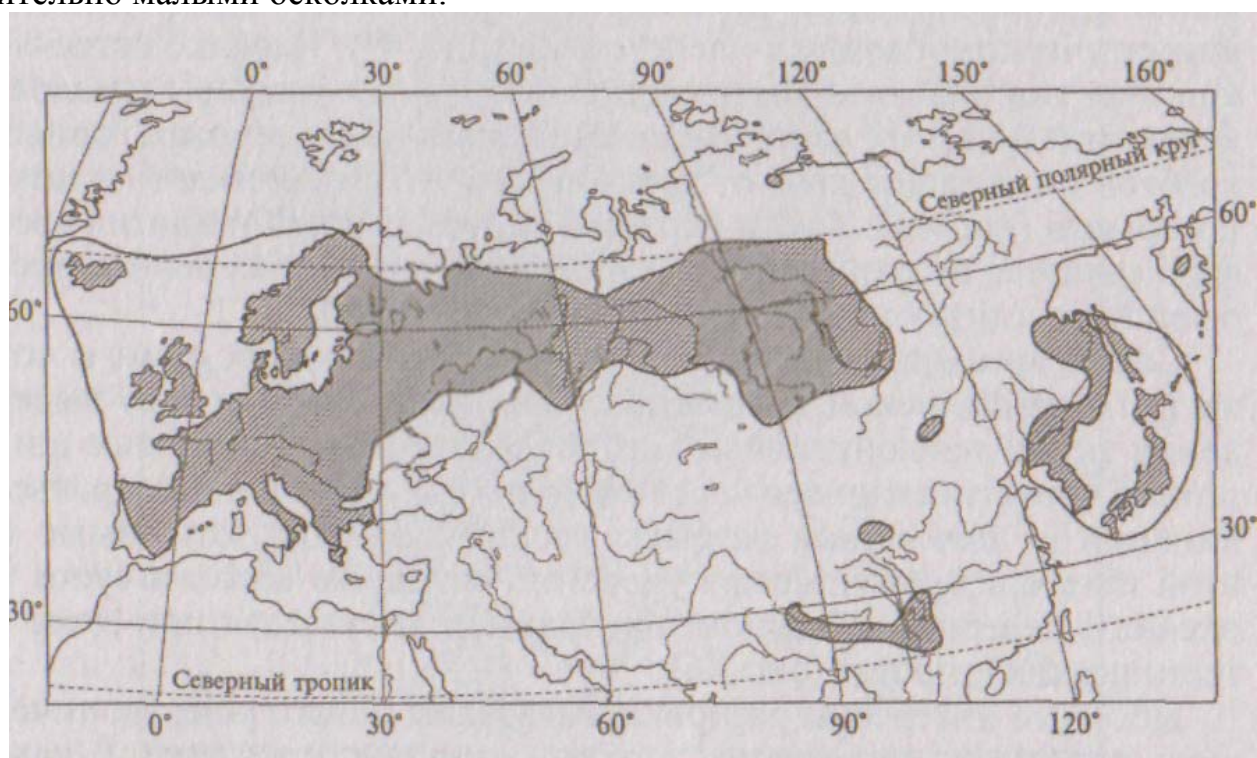


Рис. 40. Распространение кислицы в пределах Евразии (А.И.Толмачев, 1974)

Ареал ясенника душистого (рис. 41) охватывает большую часть Европы — на восток до Урала, он отмечен на более ограниченном пространстве на Дальнем Востоке и обособленно в промежуточной области — в горах Южной Сибири.

Во многих случаях, когда расчленение ареала на европейскую и дальневосточную (или европейскую, сибирскую и дальневосточную) части

произошло достаточно давно (а соответствующие виды были значительно пластичны), в настоящее время имеет место уже не дизъюнктивное распространение одного вида, а ареалы нескольких замещающих видов, близкородственных друг другу.

Интересен и европейско-восточноазиатский разрыв ареалов всех групп наземных позвоночных, за исключением рептилий, позволяющий наметить контуры раскола фаунистических комплексов Евразии с их смещением от центра континента к его западной и восточной окраинам. На основе анализа границ западных и восточных фрагментов ареала Е.Н.Матюшкиным (1976) построен гипотетический дизъюнктивный ареал, изображающий типичное положение областей разъединения (рис. 42). Наиболее типичная область разрыва локализована между Алтаем и Байкалом, а в южной части — между Эльбурсом и западной периферией Гималаев. Истоки формирования этого типа разъединения — в сложной истории развития Евразии в течение позднего кайнозоя.

Различают также арктоальпийские дизъюнкции, когда часть ареала располагается в высоких широтах Евразии, а другая его часть — в горных системах Альп, Кавказа и т.д. (рис. 43). Формирование арктоальпийской дизъюнкции связывают с изменениями климатических условий в плейстоцене (рис. 44). Нередко встречающийся тип дизъюнкции представляют горные разрывы ареалов, когда отдельные их части располагаются в высокогорьях горных хребтов и отделены друг от друга межгорными долинами и низ-когорьями (рис. 45). Таким образом, одним из путей развития ареалов является их разделение и возникновение на этой основе прерывистого (дизъюнктивного) распространения.

Серии ареалов различных таксонов, отражающих один и тот же (в географическом смысле) разрыв, положены в основу выделения типов дизъюнктивных ареалов, охватывающих разные широты и протягивающихся через континенты. Одно из таких разъединений — *биполярные* разрывы ареалов; ареалы, относимые к этой категории, охватывают умеренно холодные области суши и океана в северном и южном полушариях, отсутствуя при этом в тропических широтах (рис. 46).

Не менее интересны разорванные ареалы целого ряда тропических животных, обитающих, с одной стороны, в Африке, с другой — в Южной Азии (рис. 47). Интересны разъединения ареалов у многих растений между умеренными широтами Северной Америки (ее восточной части) и Восточной Азии, например, распространение видов рода тюльпанное дерево, видов рода тсуга (хемлок) и др.

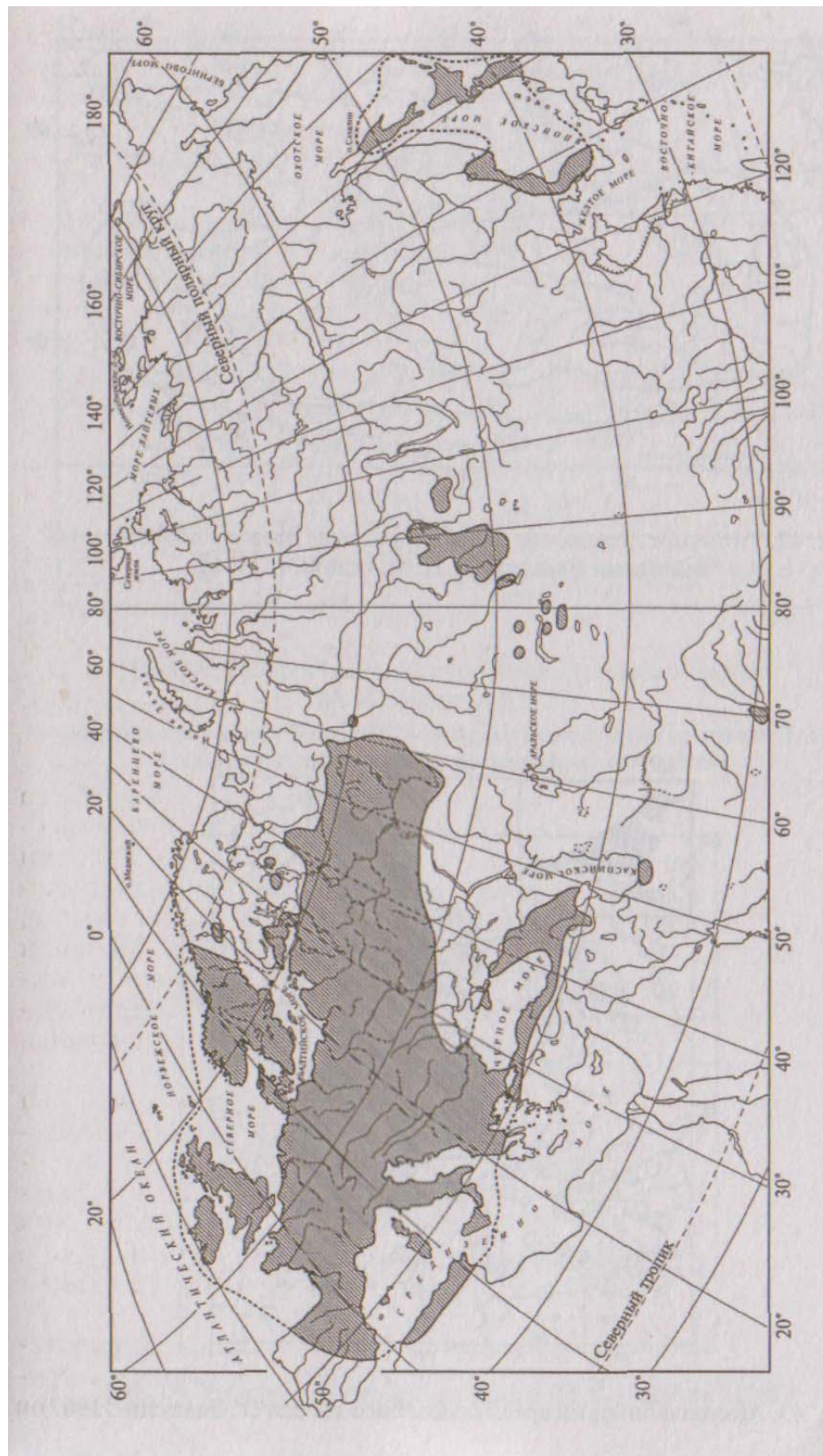


Рис.41. Ареал ясенника душистого(А.И.Толмачёв,1974)

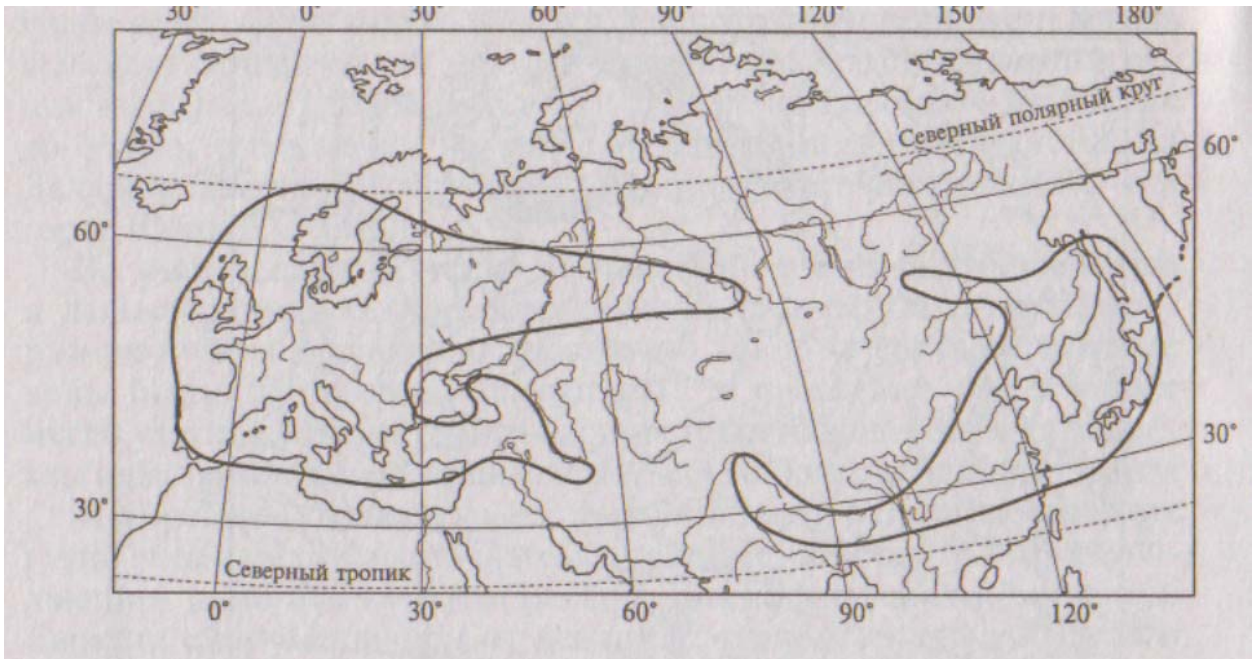


Рис. 42. Типичное положение областей разрыва ареалов позвоночных животных Евразии (Е.Н.Матюшкин, 1976)

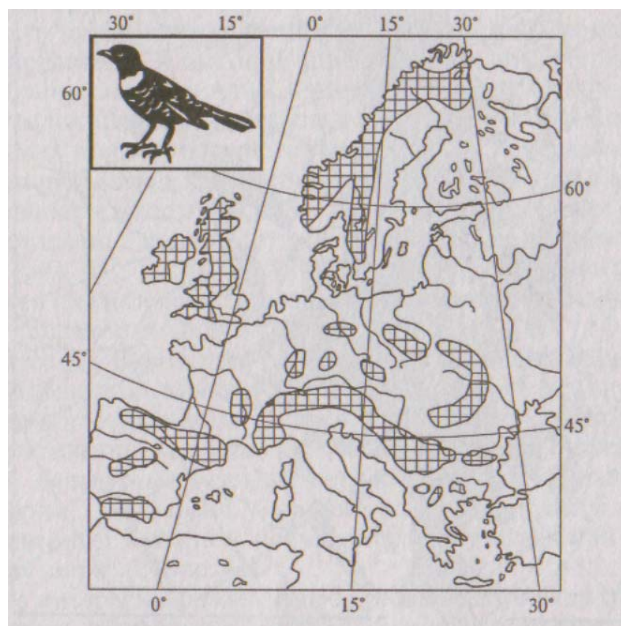


Рис. 43. Арктоальпийский ареал белозобого дрозда (Г. Делаттин, 1967)

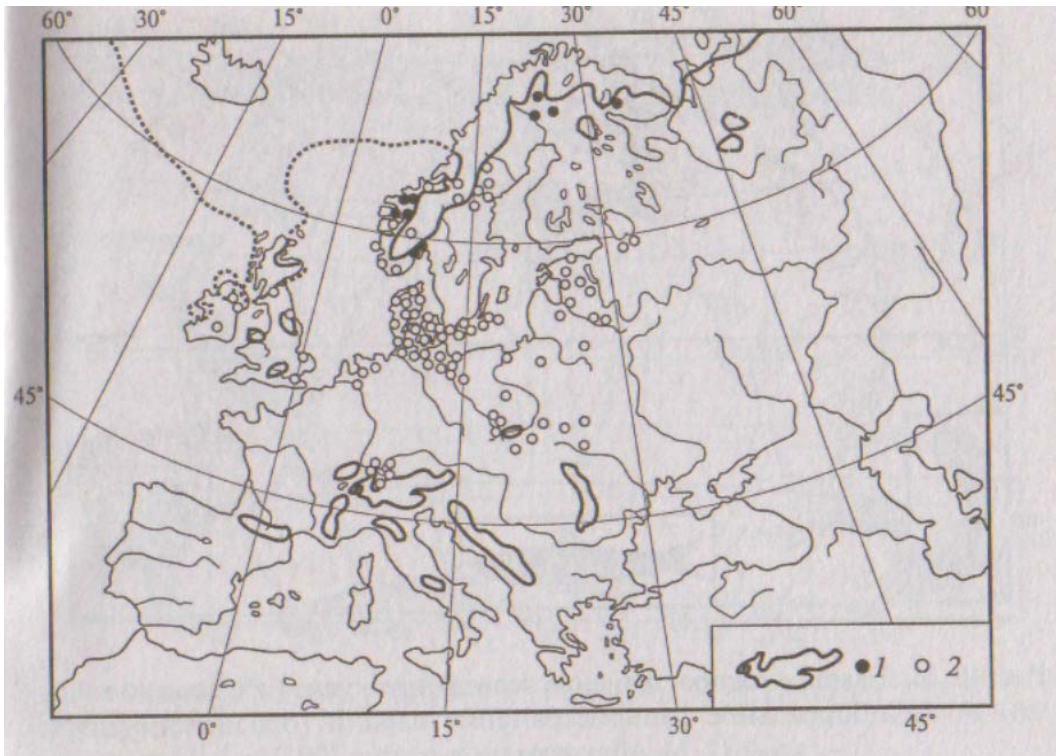


Рис. 44. Распространение курпаточьей травы в Европе (А.И.Толмачев, 1974): 1— современное распространение; 2— находки в ископаемом состоянии в поздне-ледниковых (и отчасти межледниковых) отложениях

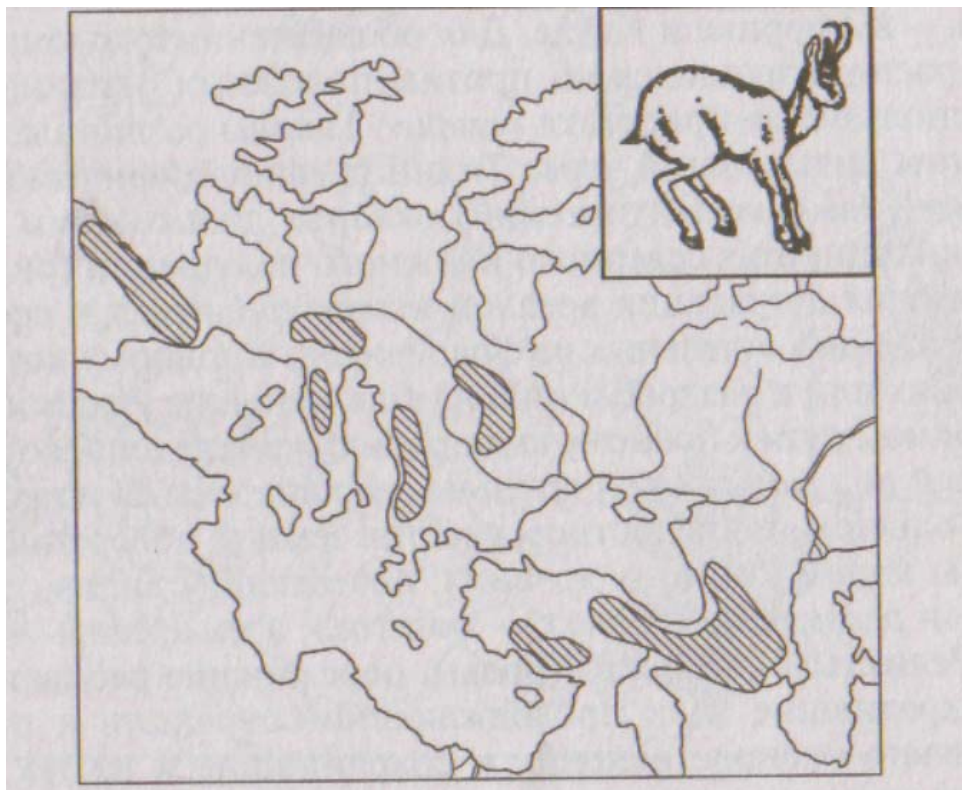


Рис. 45. Разрыв горного ареала серны (И.К.Лопатин, 1980)

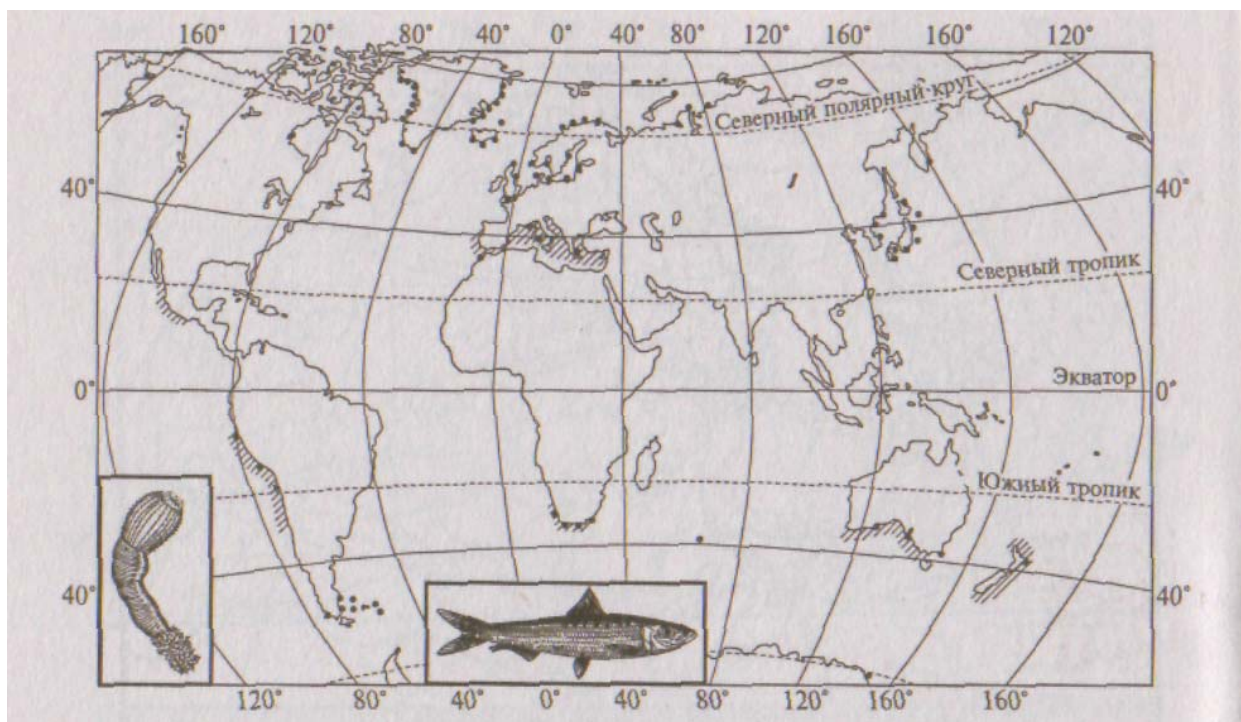


Рис. 46. Биполярное распространение червей-приапулид (обозначено точками) и амфибореальное распространение сардин (обозначено штрихом) (Г.М.Абдурахманов и др., 2001)

Аналогичные разъединения отмечены и для животных — распространение двух близких родов семейства мышонок отряда грызунов — в Америке и Китае. Для обозначения дизъюнктивных ареалов, располагающихся на противоположных окраинах материков, используется приставка «амфи». Таковы различные тропические типы дизъюнкций через Тихий (амфипацифический), Атлантический (амфиатлантический) океаны, дизъюнкции во внетропических широтах северного и южного полушарий (рис. 48).

Дальнейшая деградация ареалов может сводиться к постепенному сокращению отдельных их фрагментов, к полному исчезновению части их или к раздроблению на еще меньшие участки. Наконец, на прямом пути к полному вымиранию некогда широко распространенный вид может окончательно локализоваться на каком-то очень небольшом, но целостном участке земной поверхности. Такие ареалы видим у многих древних, исчезающих видов, которые называются *реликтами* (реликт — остаток), а их ареалы — *реликтовыми*. Реликты — это виды (роды), пережившие расцвет в прошлом, сократившие (или продолжающие сокращать и поныне) область своего распространения и сохранившиеся на тех территориях, где условия оказались в чем-то особенно благоприятны для их существования. Реликтами являются многие палеоэндемизмы; упоминавшийся ранее гинкго произрастает в Китае в полукультурном состоянии, а современный ареал вельвичии ограничен пустынными регионами вдоль побережья юго-западной Африки.

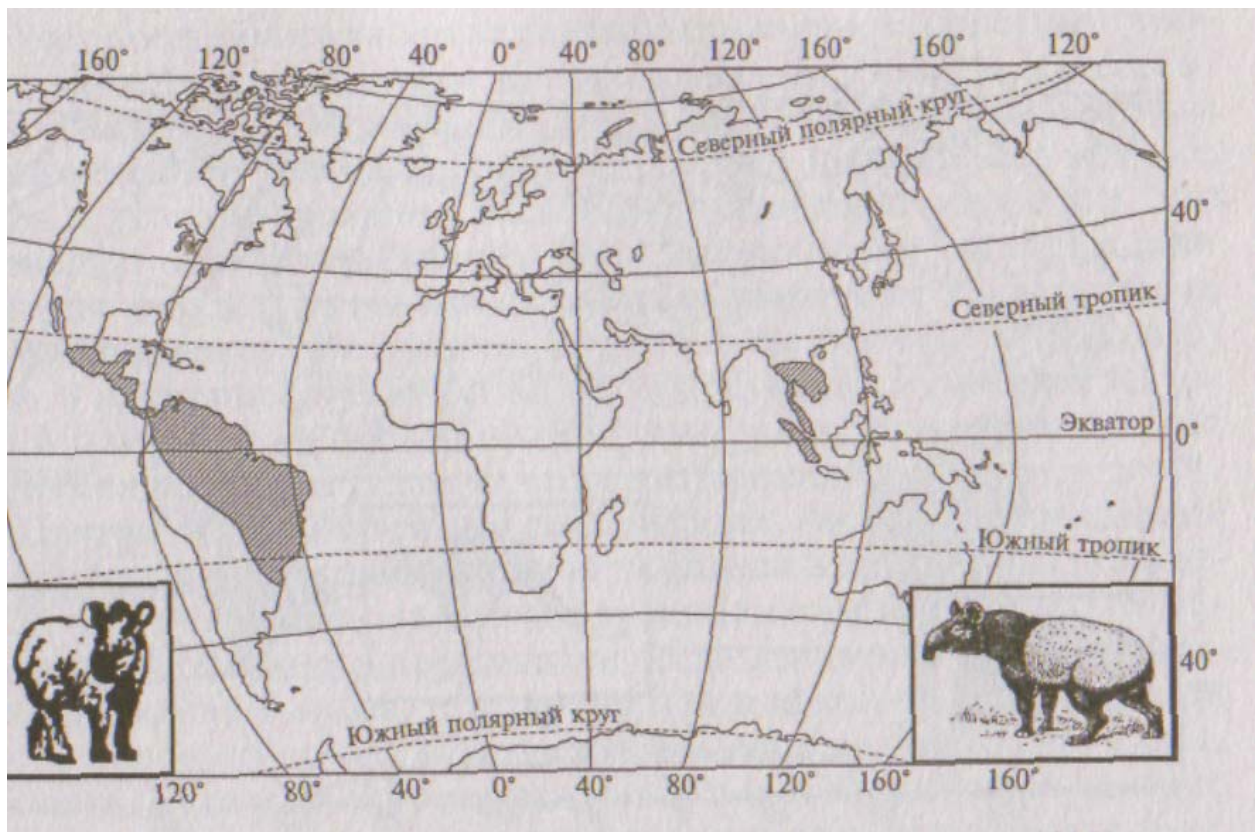


Рис. 47. Дизъюнктивный ареал тигров (И. К.Лопатин, 1980)

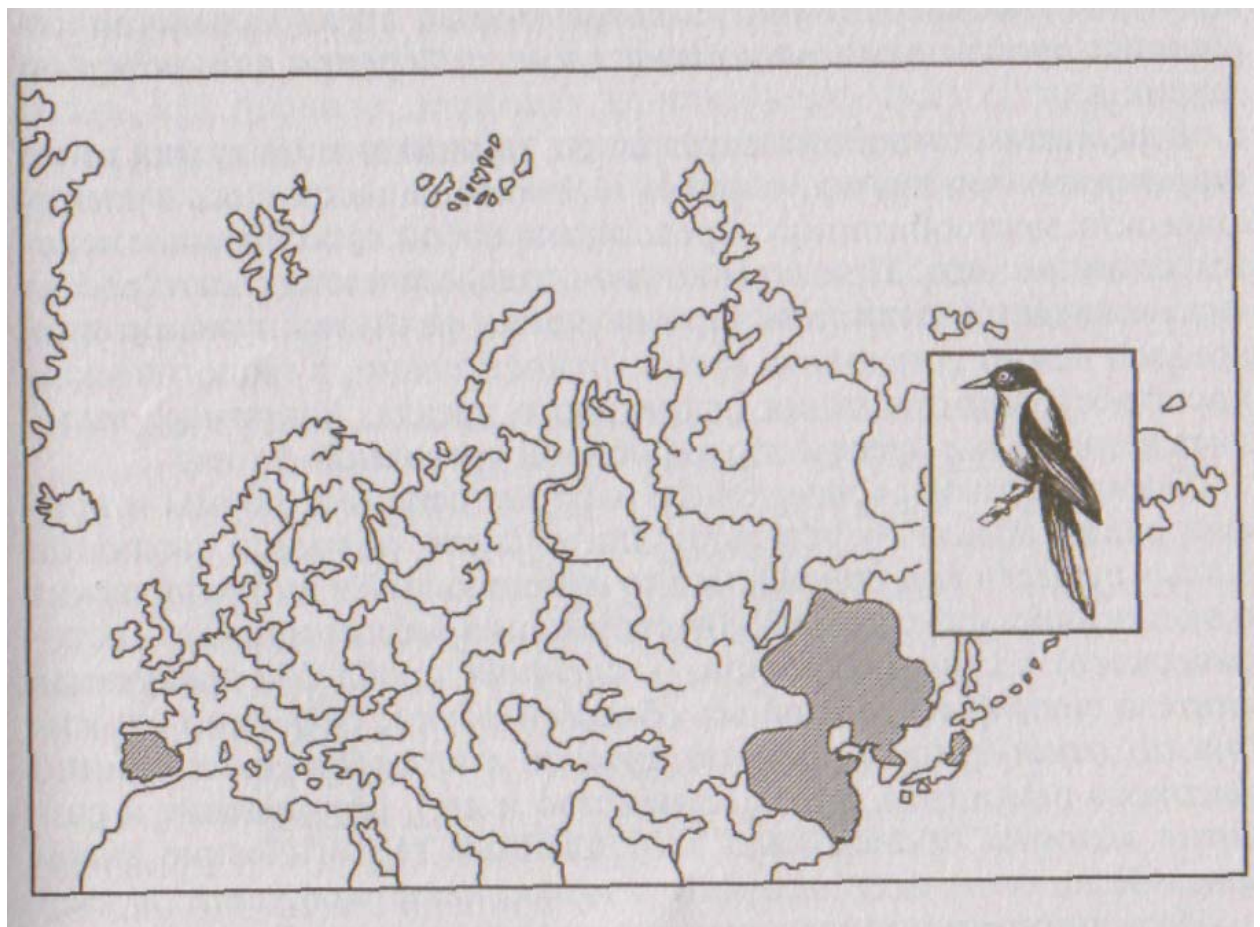


Рис. 48. Амфиевро-азиатский неморальный ареал голубой сороки (Г.М.Абдурахманов и др., 2001)

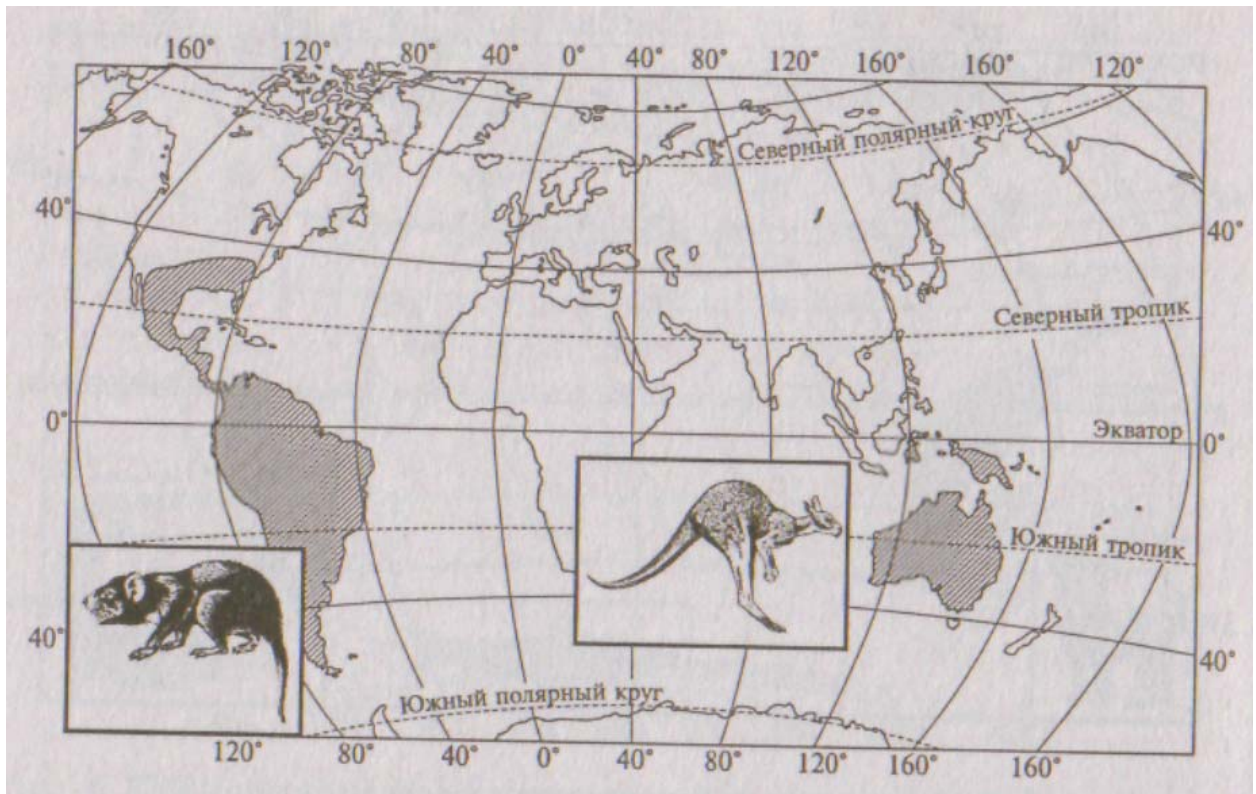


Рис. 49. Дизъюнктивный ареал сумчатых млекопитающих (Г. М. Абдурахманов и др., 2001)

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

Таким образом, современное распространение, формы и конфигурация ареала ~ результат длительного процесса эволюции живых существ при одновременно изменяющихся географических и экологических условиях. Интерпретация эволюционного (исторического) развития ареалов — сложная проблема, требующая синтеза знаний из различных областей науки. Особенно сложна она по отношению к анализу ареалов систематических единиц высокого ранга (род, отряд, семейство и др.), становление и развитие которых происходило в отдаленные геологические эпохи (рис. 49).

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

глобальной тектоники, удовлетворительно объясняющая значительную часть дизъюнкций.

Центры таксономического разнообразия. Анализ распределения видов в пределах ареала рода или подвидов в ареале вида показывает, что оно чаще всего бывает неравномерным. Нередко на обширной площади род представлен всего одним или очень ограниченным числом видов, в то время как в какой-то определенной части родового ареала отмечается большое разнообразие видов. Область, в которой встречается наибольшее число видов данного рода, — это *очаг* или *центр таксономического разнообразия* (рис. 50, 51).

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

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

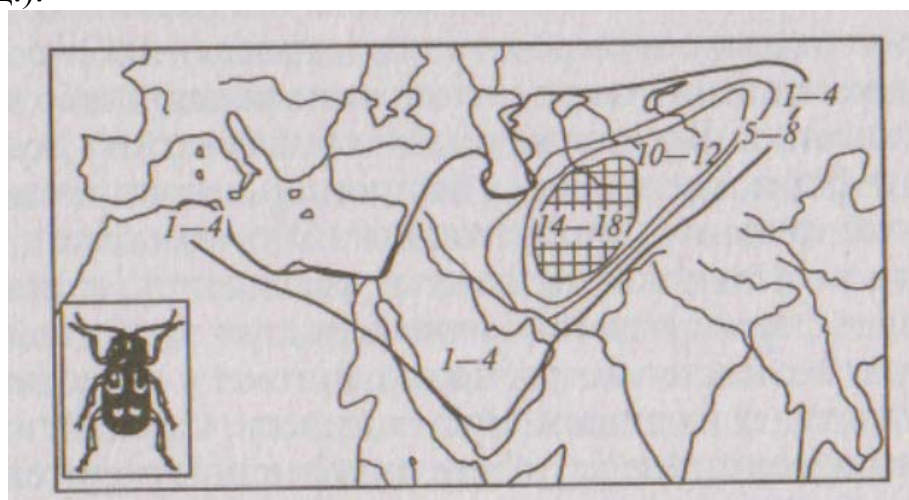


Рис. 50. Ареал рода жуки-листоеды; цифрами обозначено число видов в отдельных частях ареала; очаг видового разнообразия заштрихован (Г.М.Абдурахманов и др., 2001)

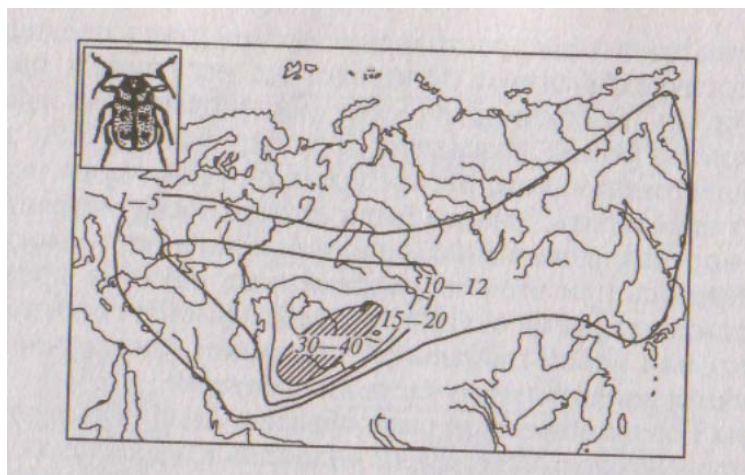


Рис. 51. Ареал подрода скрытоглавы азиатские рода жуки-листоеды; цифрами обозначено число видов в отдельных частях ареала; очаг видового разнообразия заштрихован (Г. М.Абдурахманов и др., 2001)

При этом часто возникали вторичные центры разнообразия, весьма удаленные от области происхождения. В ареале рода клен выделяются два центра таксономического разнообразия - один на востоке Северной Америки, другой — в Юго-Восточной Азии (рис. 52). Для суждения о том, какой из центров разнообразия является первичным, требуется обязательно привлечение данных о распространении таксона в геологическом прошлом.

При решении этих вопросов широко используют филогенетические методы, основанные на сравнительном изучении морфологии, кариологии и ареалов родственных форм. Особенно большое внимание уделяют хромосомной характеристике таксонов. Формы с большим числом хромосом обычно происходят от предков с низким числом хромосом (диплоидных) либо с помощью простого удвоения этого числа (автополиплоидия), либо чаще всего путем скрещивания. Во многих родах и видах можно поэтому различать серии форм, где наряду с диплоидными встречаются формы с высокой степенью полиплоидии. Это позволяет восстановить область возникновения и пути расселения данных форм. Полиплоидные формы имеют обычно большую экологическую пластичность, что позволяет им распространяться в областях, не подходящих по климату их диплоидным предкам. Случается даже, что эти формы выживают после гибели диплоидных родителей в климатически неблагоприятные периоды. Так, однолетний мятлик представлен двумя подвидами: диплоидным с числом хромосом $2n = 14$, обитающим в Средиземноморье, и тетраплоидным с числом хромосом $2n = 28$, который стал космополитным. Пырей ситниковый с прибрежных дюн представлен на Европейском побережье, от Балтики до Бискайского залива, формой с $1n = 28$ хромосомами, на Средиземноморском побережье — формой с $1n = 42$ хромосомами и на Черноморском — формой с $2n = 68$ хромосомами. Таким образом, полиплоидия в этом случае растет с запада на восток (Ж.Леме, 1973).

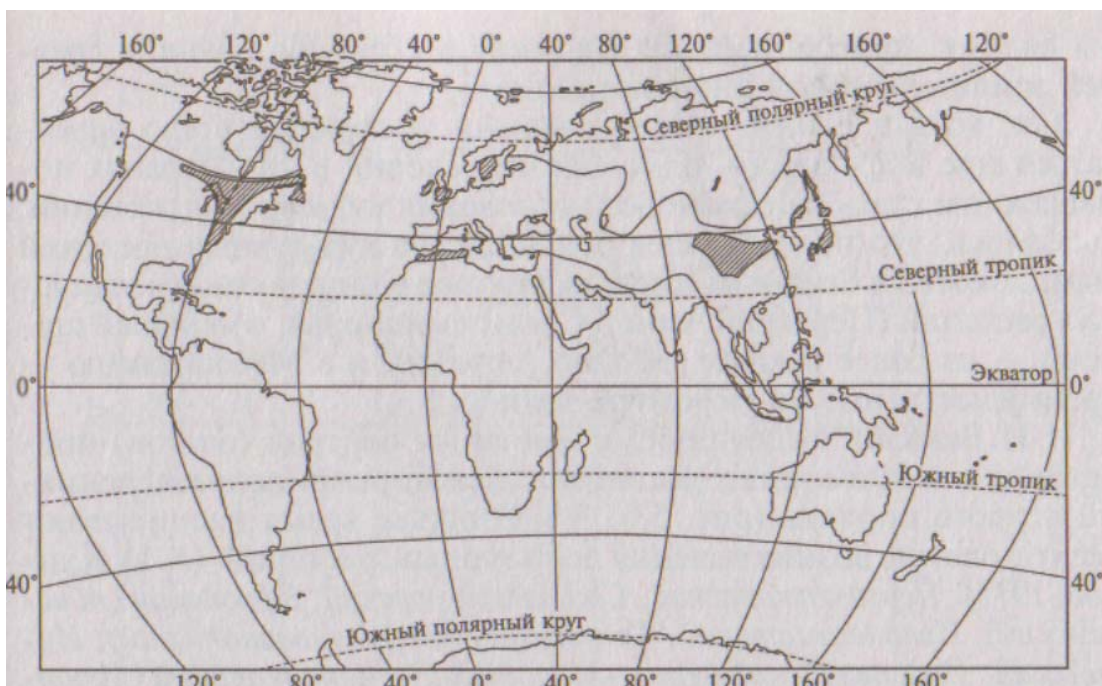


Рис. 52. Ареал рода клен с центрами таксономического разнообразия (заштрихован) (Г. Вальтер, 1982)

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

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

Н.И.Вавилов выделил семь основных центров (очагов) происхождения культурных растений с некоторыми подразделениями второго порядка (рис. 53). В

настоящее время насчитывают десять очагов возникновения культурных растений (А.И.Купцов, 1975): *Переднеазиатский*, *Средиземноморский*, *Эфиопский* (*Абиссинский*), *Среднеазиатский*, *Китайский* (*Восточноазиатский*), *Индийский*, *Индонезийский* (*Индо-Малайский*), *Мексиканский* (*Центральноамериканско-южноамериканский*), *Перуанский* (*Южноамериканский*), *Суданский*. Последний занимает западные районы Судана.

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

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

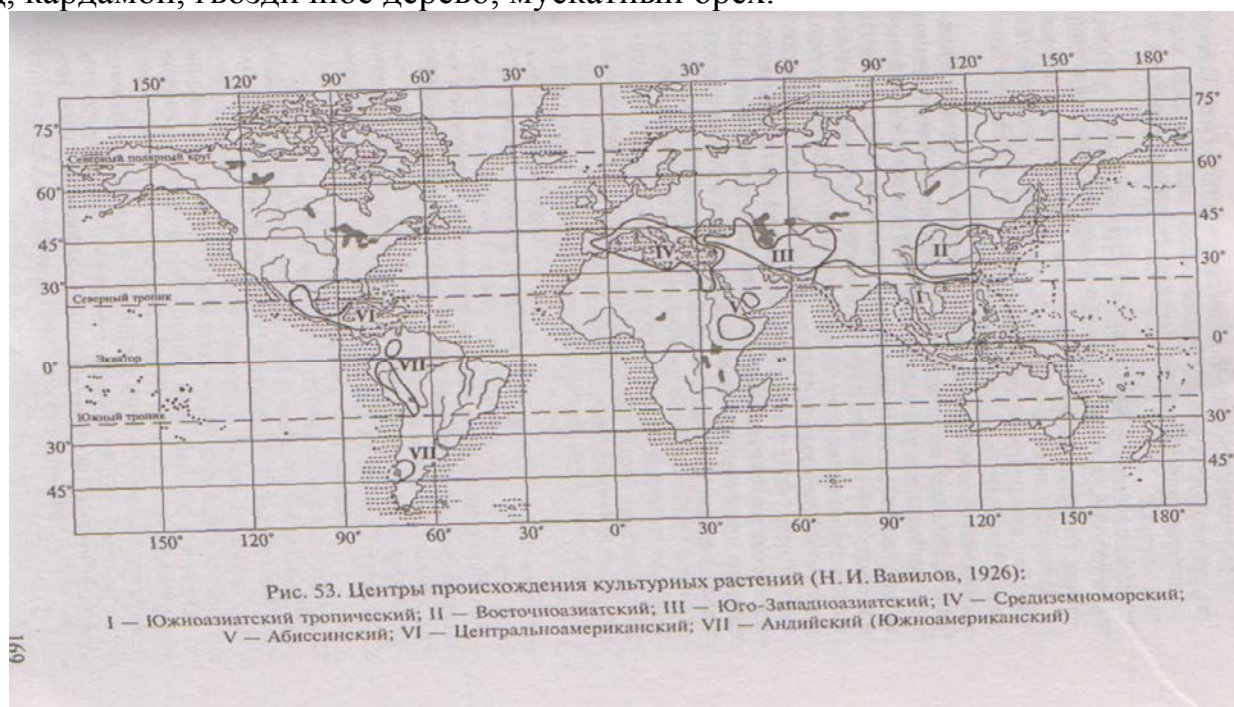
Культурами, возникшими в Эфиопском очаге, являются сорго, клещевина, кофейное дерево, твердые и английские (28-хромосомные) пшеницы.

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

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

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

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



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

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

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

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

ГЛАВА VI ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ФАУНИСТИЧЕСКИЕ РЕГИОНЫ СУШИ

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

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

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

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

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

Сложен вопрос о границах между территориями, занятыми различными флорами или фаунами. Основной метод установления границ — сопоставление многочисленных карт ареалов, что позволяет выявить более или менее ясно выраженные полосы сгущения границ таксонов разного ранга, — так называемые

синне-раты. Это рубежи, разделяющие территории, состав флоры и фауны которых обладает некой однородностью и отличается от смежных. Наиболее размыты границы между регионами на равнинах, где в связи с плавным ходом изменения природных условий постепенно происходит и смена видового состава. Несомненно, общность истории Земли наложила отпечаток на распространение представителей всех крупных таксонов. Однако способность к расселению, возраст систематических групп различны, как и степень их консерватизма, нередко препятствующая их свободным миграциям. Уже на уровне двух крупнейших групп организмов — растений и животных — в современных системах региональных делений земного шара наблюдаются существенные различия. Так, при фаунистическом делении Новую Гвинею рассматривают как подобласть Австралийской области, флористы же относят Новую Гвинею к Индо-Малезийскому подцарству Палеотропического царства.

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

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

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

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ

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

Большой вклад в развитие флористического районирования внесли А.Энглер (1924), Л.Дильс (1918), Р.Гуд (1946), А.И.Толмачев (1974) и др. В дальнейшем

изложении будем придерживаться системы районирования, разработанной А.Л.Тахтаджяном (1978) (рис. 54).

Высшая единица флористического районирования — *царство*. Ранг царства присваивается регионам, характеризующимся максимальным своеобразием флоры в целом и наличием эндемичных таксонов высокого ранга (семейств, подсемейств) в сочетании с очень высоким числом эндемиков родового и видового ранга. Всего выделяют шесть царств (табл. 3). Царства подразделяются на подцарства и области, которые характеризуются высоким родовым и видовым эндемизмом; кроме того, каждой области присущ определенный набор семейств, занимающих в ней лидирующее положение. Всего выделяют 35 областей, которые подразделяются на провинции. Низшей хорологической единицей является округ.

Далее приводится характеристика флористических царств, под-царств и наиболее значимых областей.

Голарктическое царство

Голарктическое царство — самое крупное царство, занимающее больше половины всей суши Земли. Флоры отдельных областей царства тесно связаны между собой и имеют общее происхождение, несмотря на огромную протяженность его территории и ее разъединенность. В составе голарктической флоры почти 40 эндемичных семейств, преимущественно небольших, иногда включающих один род (например, семейство шейхцериевые). Широко представлены магнолиевые, лавровые, лютиковые, буковые, березовые, ореховые, гвоздичные, маревые, гречишные, чайные, ивовые, крестоцветные, розоцветные, камнеломковые, бобовые, зонтичные, губоцветные, колокольчиковые, сложноцветные, ирисовые, осоковые, злаковые и многие другие семейства. Из хвой наиболее распространены сосновые и кипарисовые. Папоротники представлены главным образом двумя семействами: полиподиевые или многоножковые, и асплениевые папоротники. В большинстве перечисленных семейств входит немалое число эндемичных голарктических родов и множество эндемичных видов.

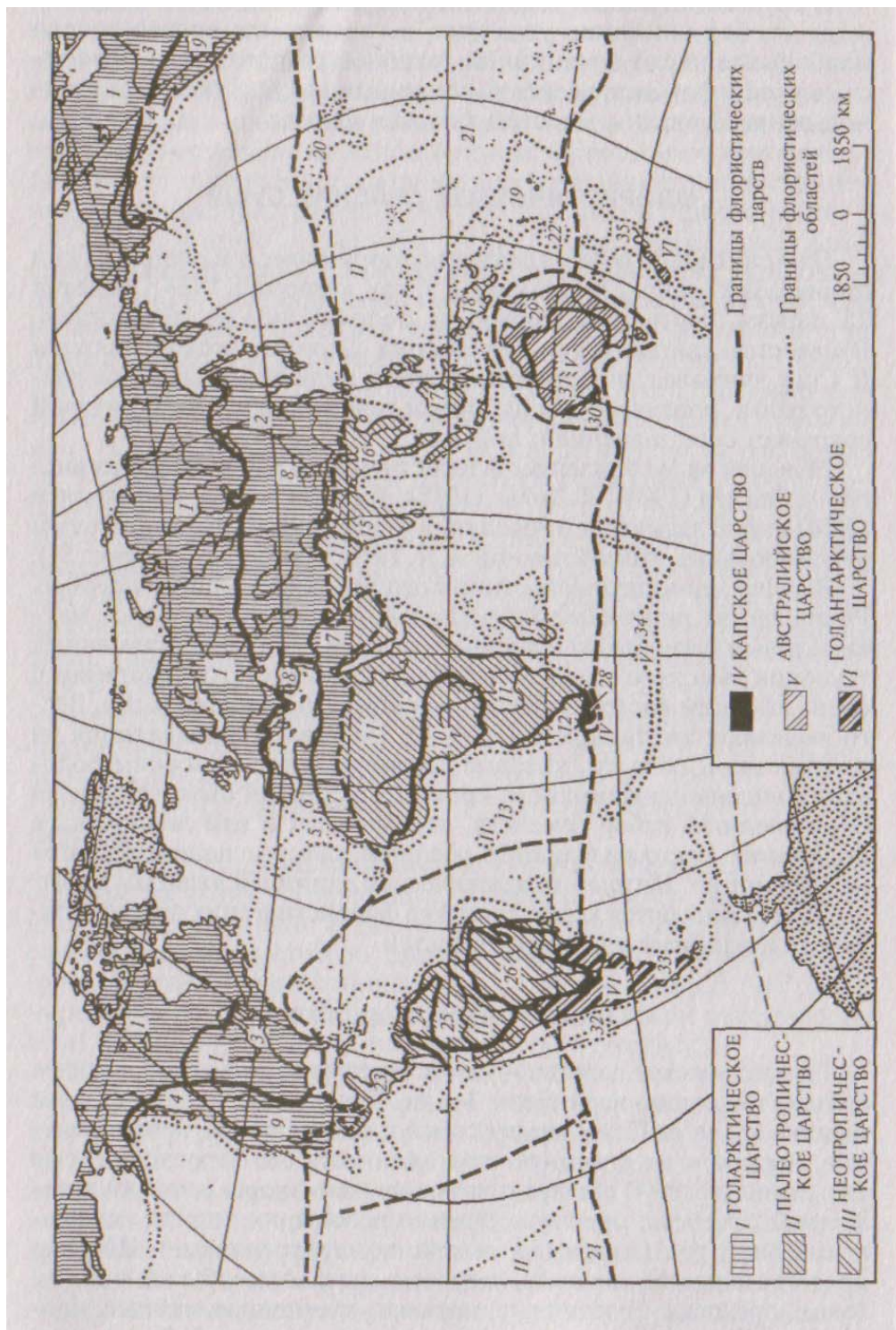


Рис 54 Флористическое деление суши земного шара (по А.Л.Тахтаджяну, 1978): I - области Голарктического царства: 1 - Циркумборсальная; 2 - Восточно-азиатская; 3- Атлантиче-Североамериканская; 4- Скалистых гор; 5 Макаронезийская; 6 - Средиземноморская; 7 - Сахаро-Аравийская; 8-Ирано-Ту-ранская; 9- Мадренская. II-области Лмеотропического царства. 10- Конгопезская- 11 - Судано-Замбезийская; 12- Карру-Намиб; 13 -острова Св. Е? ны и Вознесении; М- Мадагаскаре; 15- Индийская; 16- Индокитайская 17- Малазийская; 18- Папуасская; 19 - Фиджийская; 20- Полинезийс-• 21 - Гавайская; 22 - Новокаледонская. III - области Неотропического царства: 23 - Карибская; 24 - Гвианского нагорья; 25Амазонская, 26- Бразильская; 27 - Андийская. IV Области Капского царства: 28-Капская V- области Австралийского царства: 29 – Северо-восточноавстралийская. 30-Южно-западноавстралийская; 31- Центральноавстралийская. IVОбласти голантарктического царства: 32 - Хуан-Фернадеская; 33 - Чилийско-Пата.он-екая; 34 — субантарктических островов;

На территории Голарктики в течение сотен тысяч лет происходило развитие северной внетропической флоры, образование ЦЕНТРОВ разнообразия, сложные процессы миграции и вымирания различных таксонов. На формирование современной флоры Голарктики огромное воздействие оказало четвертичное оледенение, процессы горообразования, нарастания засушливости климату охватывавшие огромные площади в различные эпохи. При дифференциации Голарктического флористического царства используют категорию промежуточного ранга - подцарство. Выделяются три подцарства.

Бореальное подцарство — самое обширное, оно характеризуется богатой флорой, в составе которой большое количество эндемичных семейств и родов. Для некоторых областей Бореального подцарства характерно значительное число древних и примитивных семейств и родов. Выделяются четыре области.

Циркумбореальная, или Евросибирско-Канадская, область самая крупная флористическая область суши, значительная часть которой находится на территории России. Из хвойных пород наиболее распространены виды сосны (*Pinus*), ели (*Picea*), пихты (*Abies*) и лиственницы (*Larix*), а в Канаде также тсуги (*Tsuga*), псевдотсуги (*Pseudotsuga*) и туи (*Thuja*), образующие таежные и хвойно-широколиственные леса. Из многочисленных лиственных пород, свойственных широколиственным лесам области, наиболее ти-

Флористические регионы суши (по А.А.Тахтаджяну, 1978)

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

пичны виды дуба (*Quercus*), бука (*Fagus*), липы (*Tilia*), клена (*Acer*), граба (*Carpinus*), ясеня (*Fraxinus*), вяза (*Ulmus*), березы (*Betula*), ольхи (*Alnus*), тополя (*Populus*), ивы (*Salix*), груши (*Pyrus*), яблони (*Malus*), рябины (*Sorbus*), грецкого ореха (*Juglans*). Характерны также виды кустарников: кизила (*Cornus*), ежевики (*Rubus*), боярышника (*Crataegus*), спиреи (*Spiraea*), рододендрона (*Rhododendron*), жимолости (*Lonicera*), калины (*Viburnum*), бузины (*Sambucus*), кру-

Во флоре Циркумбореальной области нет эндемичных семейств, но здесь много эндемичных или почти эндемичных родов, сосредоточенных главным образом в Пиренеях, Альпах и на Кавказе. Эндемичные виды многочисленны помимо упомянутых горных массивов также в горах Сибири и Канады.

Восточноазиатская {Японо-Китайская} область. Флора этой области чрезвычайно богата и своеобразна, что подчеркивает наличие 14 эндемичных семейств и более 300 эндемичных родов. Из эндемичных следует отметить древнее семейство гинкговые (*Ginkgoaceae*) из голосеменных и ряд довольно примитивных цветковых семейств, например троходендроновые (*Trochodendraceae*). Из эндемичных родов можно назвать род бархатное дерево из семейства рутовых, несколько родов из семейства аралиевых, некоторые роды из семейства жимолостных, роды бамбуков, пальму трахикарпус и многие другие. Эндемичны многие роды хвойных, например криптомерия и метасеквойя. Развитие флоры в течение геологически длительного времени не прерывалось, с чем связано огромное разнообразие видов и значительное число реликтов разного возраста.

Современная флора Восточноазиатской области представляет огромный интерес для изучения истории развития умеренных флор северного полушария, решения многих вопросов эволюции и систематики цветковых растений. Эта область — один из главных центров развития высших растений, особенно голосеменных и цветковых, и одновременно — один из центров сохранения древних форм, гигантское убежище «живых ископаемых».

Атлантическо-Североамериканская область. Флора этой области очень богата и характеризуется довольно высоким эндемизмом. Здесь два эндемичных семейства и примерно 100 эндемичных родов из семейств маковых, розоцветных, крестоцветных и др. Видовой эндемизм очень высокий, многие из эндемичных видов, концентрирующихся преимущественно в Аппалачах, являются третичными реликтами. В этой области сосредоточена богатая лесная флора (виды магнолии, дуба, платана, многочисленные лавровые), большое разнообразие видов клена; для нее характерны белая акация (*Robinia pseudoacacia*), американский клен и др.

Давно было обращено внимание на удивительное сходство флоры Атлантического побережья Северной Америки, особенно Аппалачей, с флорой Восточной Азии. Эти связи выражаются в наличии довольно большого числа общих родов и близких, замещающих друг друга видов. Среди общих родов имеются и такие, которые представлены всего двумя видами: по одному в каждой области, например тюльпанное дерево (*Liriodendron*) из семейства магнолиевых. Это свидетельствует о существовании в прошлом связи между Азией и Северной Америкой. По современным данным, флора Восточной Азии по числу примитивных семейств и родов значительно превосходит флору Северной Америки, древнее и, вероятно, всегда была значительно богаче.

Область Скалистых гор. Эндемичные семейства цветковых растений здесь отсутствуют. Имеется несколько десятков эндемичных или почти эндемичных родов, среди которых более половины монотипных, включающих только один вид. Характерен очень высокий видовой эндемизм. В растительности области преобладают хвойные леса. Ни одна другая флористическая область земного шара не обладает столь большим разнообразием хвойных, как тихоокеанская Северная Америка. В северной части области распространены хвойные леса, состоящие из видов тсуги, туи, ели, пихты, сосен, характерны также псевдотсуга и кипарисовик.

Древнесредиземноморское подцарство охватывает огромную территорию от Макаронезии на западе через все Средиземноморье, Переднюю Азию, Среднюю Азию до Монголии на востоке. Растительный покров этой обширной территории разнообразен - от влажных вечнозеленых лесов из лавровых в Макаронезии до пустынных формаций Центральной Азии, однако история развития флоры этого региона характеризуется некоторыми общими чертами. Флора формировалась по побережьям Тетиса — древнего Средиземного моря, подавляющее большинство древнесредиземно-морских растений имеют восточноазиатское происхождение. Видоизмененные выходцы из тропической флоры также играют в ее составе заметную роль, особенно в Макаронезийской и Саха-ро-Аравийской областях (представители семейств лавровых и пальмы). Древнесредиземноморское подцарство подразделяют на четыре области.

Макаронезийская область. Эндемичных родов сравнительно мало (примерно 30), причем свыше половины их произрастают на Канарских островах, однако число эндемичных видов довольно велико (почти 650). В растительном покрове Макаронезии особенно замечательны вечнозеленые лавровые леса из Канарского лавра, которые, как показывают данные палеоботаники, наиболее близки к миоценовым и плиоценовым лесам Европы. Характерны падуб Канарский и Канарская финиковая пальма.

Средиземноморская область. Число эндемичных родов сравнительно невелико, видовой эндемизм достигает 50%. Типичные эндемичные или почти эндемичные виды, с которыми в значительной степени связан облик растительности этой области: лавр благородный, платан, маслина, жестколистные вечнозеленые виды дуба (каменный и кермесовый), ряд сосен (алеппская, приморская, итальянская пиния). Следует отметить также земляничное дерево, виды вереска, фисташки, ладанника. Характерна в западной части области приземистая бесствольная пальма (*Chamaerops humilis*), единственная пальма Европы. В горах Северной Африки и Ливана распространены ливанский и атласский виды кедра рода *Cedrus*.

По сравнению с флорой Макаронезийской области средиземноморская флора содержит меньше древних, третичных реликтов и гораздо больше молодых, прогрессивных эндемиков, возникновение которых связано с возрастающей ксерофитизацией.

Сахаро-Аравийская область. Флора Сахаро-Аравийской области не очень богата (примерно 1500 видов или немного более) и носит до некоторой степени переходный характер. Довольно много средиземноморских и ирано-туранских растений, например верблюжья колючка (*Alhagi*) и джужгун (*Calligonum*). В южной части области распространены представители суданской флоры — различные акации. Немало эндемичных родов, а видовой эндемизм, вероятно, не менее 25%. Характерны крупные суккуленты с мясистыми стеблями и листьями (виды алоэ, молочай), несколько видов злаков рода аристида, преимущественно произрастающих в песчаных пустынях, эндемичные виды рода парнолистник (*Zygophyllum*). В растительном покрове доминируют пустынные и полупустынные формации, а также редколесья.

Ирано-Туранская область. Флора характеризуется довольно высоким родовым и очень высоким видовым эндемизмом (вероятно, не менее 25 %). Характерно для области семейство маревых, представленное несколькими эндемичными родами; роды акан-толимон (*Acantholimon*) из свинчатковых и кузиния (*Cousinia*) из сложноцветных не являются строго эндемичными. Наиболее богата флора Иранского нагорья, которое рассматривается как один из основных центров формирования ирано-туранской флоры. Здесь много эндемичных видов таких родов, как джужгун, кермек (*Bimonium*), акантолимон, полынь (*Artemisia*), тюльпан, лук, ирис и многие другие. Флора Центральной Азии несколько беднее эндемичными видами.

Мадреанское (Сонорское) подцарство. Флора юго-западной части Северной Америки и Мексиканского нагорья настолько резко отличается от Бореального и Древнесредиземноморского подцарств, что вполне может рассматриваться как

самостоятельное подцарство. Развитие флоры полцарства шло независимо от флоры Древнесредиземноморского региона, но в некоторых отношениях их развитие шло конвергентно. Есть ряд общих родов, например земляничное дерево, дуб, калина, можжевельник, фисташка, платан и др.

В полцарстве лишь одна **Мадреанская область**, флора которой характеризуется рядом эндемичных семейств; длительное время она развивалась изолированно. Много эндемичных родов, среди которых одним из наиболее замечательных является карнегия (*Carnegiea*) из кактусовых. Это колоннообразные, ветвящиеся от середины стебля кактусы, достигающие высоты 10—12 м, распространенные в пустыне Сонора, которую часто называют кактусовой. Видовой эндемизм составляет, вероятно, почти 40 %. Не менее знаменитыми эндемиками являются произрастающие вдоль побережья Калифорнии секвойя вечнозеленая и в горах Сьерра-Невада секвойдендрон гигантский, иначе ~ Мамонтово дерево. Растительный покров области характеризуется большим разнообразием, это и пустынные формации, и жестколистные кустарниковые (с участием дубов), и хвойные горные леса.

Палеотропическое царство охватывает тропики Старого Света, за исключением Австралии. Царство включает все тропические острова Тихого океана, кроме расположенных вдоль побережья Южной Америки. Богатейшая флора этого царства насчитывает почти 40 эндемичных семейств, среди которых упомянем следующие: непентесовые (*Nepenthaceae*), включая насекомоядные растения рода непентес, панданусовые (*Pandanaceae*), диптерокарповые, или двукрылоплодниковые (*Diplerocarpaceae*) и др. Ареал семейства непентесовых доходит до Мадагаскара, а наибольшее их разнообразие отмечено в Малайзии, это главным образом травянистые растения. Диптерокарповые — большей частью мощные деревья тропических лесов, получившие название за два крылообразных выроста чашечки, окружающих плод — орех. На Малайском архипелаге сосредоточено 17 родов этого семейства.

Представители семейства панданусовых произрастают по побережьям, устьям рек, в сырых тропических лесах. Наиболее известны виды рода панданус (*Pandanus*), среди них так называемая винтовая пальма с острозубчатými листьями, спирально расположенными на вершине тонких стволов.

Раскинувшееся на огромных пространствах от Африки до Полинезии Палеотропическое царство очень дифференцировано, и в его пределах можно выделить пять полцарств.

Африканское подцарство включает большую часть континента, тропические пустыни Аравийского полуострова, тропические пустыни Ирана, Пакистана и северо-запада Индии. В растительном покрове представлены влажные и ксерофильные типы тропических лесов, тропические редколесья и кустарники, различные формации саванн, пустынные формации. Выделяют четыре области: Гвинео-Конголезская, Судано-Замбезийская, Карру-Намиб и островов Св. Елены и Вознесения.

Богата и своеобразна флора лесов **Гвинео-Конголезской области**, где насчитывается более 13 тыс. видов преимущественно древесных растений из тутовых, бобовых, пальмовых, анноновых, панданусовых и других семейств. Здесь

несколько эндемичных семейств, много эндемичных родов и особенно эндемичных видов. Множество эндемиков встречается среди бамбуков. Отметим эпифиты, например роголистный папоротник и кактус рипсалис.

Своеобразна флора засушливых регионов **Судана-Замбезийской области**. Наиболее характерны виды акаций, с листопадными тропическими лесами связаны виды родов терминация, комбретум, изоберлиния, с саваннами — разнообразие злаков (многочисленны виды бородача, слоновой травы, африканское просо и многие другие), а также толстоствольный баобаб, многочисленные сук-кулентные молочаи, пальма дум.

Область Карру-Намиб очень богата эндемиками, особенно видовыми. В северной части пустыни Намиб и в юго-западной части Анголы есть одно монотипное эндемичное семейство вельви-чиевых (вельвичия удивительная), относящееся к голосеменным растениям, изолированное в систематическом отношении, являющееся реликтом мезозойского возраста.

Индо-Малезийское подцарство. Несмотря на раздробленность обширной территории полцарства, для его флоры характерно много общих элементов различного таксономического ранга. Этой территории свойствен очень высокий эндемизм; флора подцарства включает 11 эндемичных семейств и огромное число эндемичных родов и видов. Согласно современным данным, здесь сосредоточена наиболее древняя на Земле флора цветковых растений. Выделяют пять областей: Индийскую, Индокитайскую, Малезийскую, Папуасскую и Фиджийскую.

Флора **Малезийской области** относится к наиболее богатым (свыше 25000 видов), в ее составе очень много древних примитивных форм цветковых растений. Типичны разнообразные двукрыло-плодниковые, виды рода тик (род *Tectona*) из семейства вербеновые, гигантские фикусы (особенно известен *Ficus elastica* — каучуконосное растение). В растительном покрове господствуют влажные типы тропических лесов. Характерно огромное разнообразие пальм, среди которых нужно отметить пальму тени (*Corypha umbraculifera*), цветущую раз в жизни и погибающую после цветения, саговую пальму и др. Эндемичен род раффлезия (*Rafflesia*), объединяющий 12 видов паразитических растений, питающихся корневыми соками некоторых лиан из семейства виноградных. Самая известная раффлезия гигантская имеет мясистый цветок, расположенный на поверхности подстилки, который достигает в поперечнике 1 м, а его масса - 10 кг. Особенно богата флора Больших Зондских островов. Только на Калимантане отмечено более 11 тыс., а на Яве — более 6 тыс. видов высших растений.

Мадагаскарское подцарство занимает о. Мадагаскар и тяготеющие к нему группы островов: Маскаренских, Сейшельских, Амирантских, Коморских и др. Флора Мадагаскара формировалась в условиях давней географической изоляции, что определяет ее своеобразие и исключительно высокий эндемизм на уровне семейств, родов и видов. Здесь насчитывается девять эндемичных семейств, не менее 450 эндемичных родов, видовой эндемизм цветковых растений достигает 89 %.

О достаточно тесной связи флоры Мадагаскара с Африкой свидетельствует значительное число общих родов (пальма рафия, баобаб) и примерно 170 общих видов. В восточной части Мадагаскара, где развиты влажные типы тропических

лесов, обнаруживается значительное число растений, общих с Индостаном и Малайзией (саговники, непентес и др.).

На Сейшельских островах произрастает эндемичная сейшельская пальма — вид, не менее известный, чем ливанский кедр или секвойя из Калифорнии — медленно растущее дерево, крупный плод массой 13—18 кг созревает в течение 7—10 лет, масса некоторых плодов составляет более 45 кг. Места произрастания сейшельской пальмы на склонах холмов и в долинах рек на двух древних гранитных островах Праслен и Курьез объявлены заповедниками.

Полинезийское подцарство. В это подцарство входят две *области* — *Полинезийская* и *Гавайская* — с чисто островными флорами, лишенными эндемичных семейств, но характеризующимися нередко высоким родовым и видовым эндемизмом. Исторически полинезийская флора является производной от Индо-Малазийской. Она развивалась в условиях географической изоляции на океанических островах и архипелагах за счет миграции растений из разных частей света. Так, в составе флоры Гавайской области преобладают растения индо-малазийского происхождения, определенную роль играют выходцы из австралийской флоры. Здесь отсутствуют многие широко распространенные роды и семейства (все хвойные, магнолиевые, лавровые), удивительно бедно представлены орхидные. Это яркий пример «дисгармоничной» островной флоры. Характерны деревья из рода метросидерос, алевритовые деревья (гавайские тунги), дающие жирное техническое масло, древовидные папоротники, поражают воображение древовидные колокольчиковые.

Новокаледонское подцарство отличается большим своеобразием флоры. Включает одну *Новокаледонскую область*, куда входят острова Новая Каледония, Пен (Куние) и Луайото, для которых характерны несколько эндемичных семейств и почти 110 эндемичных родов. Видовой эндемизм достигает 85 %. Нет на Земле другой территории такого же размера, которая могла бы сравниться с Новой Каледонией по числу эндемичных семейств и родов. Это свидетельствует о том, что здесь длительное время шли интенсивные процессы видообразования. В то же время во флоре Новой Каледонии имеется значительное число древних и примитивных родов и встречаются шесть из 11 — 12 известных наиболее древних родов цветковых растений, причем три из них эндемичны. Из произрастающих в этой области 2700 видов более 90 % (2500) эндемичны.

Неотропическое царство

Неотропическое царство полностью располагается в Новом Свете, его флора имеет общее происхождение с палеотропической флорой, насчитывается много общих семейств и даже родов. Таковы семейства анноновых, лавровых, страстоцветных, ризофоровых, миртовых, орхидных, пальм и многих других. Довольно много также общих родов (вероятно, не менее 450). Все это говорит о том, что в течение значительного времени между тропиками Старого и Нового Света существовала тесная миграционная связь. Одним из наиболее значительных примеров такой связи флоры тропической Западной Африки с флорой тропической Южной Америки является распространение семейства бромелиевых. Почти все виды этого семейства произрастают в тропиках Южной Америки, за исключением только одного вида, эндемичного для Гвинеи.

Неотропическая флора в течение длительного времени развивалась самостоятельно, о чем свидетельствуют примерно тридцать эндемичных семейств и множество эндемичных родов и видов. Среди эндемичных семейств отметим канновые с одним родом канна. Это высокие, иногда гигантские травы с великолепными красными и оранжевыми цветками, опыляемыми птицами колибри. Многие из видов канн декоративны и введены в культуру. Также эндемичны семейства настурциевые, циклоцветные и маркгравиевые. Последние представлены деревьями и эпифитами, их цветки с прицветниками в виде ярко окрашенных кувшинчиков также опыляются колибри.

Исключительно велико родовое разнообразие пальм, среди которых отметим маврикиеву пальму, характерную для льяносов бассейна р. Ориноко, коперниковую, произрастающую в засушливых районах Бразильского нагорья. Чрезвычайно богато представлены орхидные. К американским орхидеям относится ваниль, ценное пищевое растение, длинные и тонкие плоды которой известны замечательным запахом.

Неотропическое царство подразделяется на пять областей: Карибскую, Гвианского нагорья, Амазонскую, Бразильскую и Андийскую.

Наиболее древняя и оригинальная флора сосредоточена в **области Гвианского нагорья**. Здесь насчитывается почти 100 эндемичных родов, процент эндемичных видов достигает 70, а в высокогорьях — даже 95 %.

Амазонская область. Богатейшая флора бассейна Амазонки содержит лишь одно эндемичное семейство, но не менее 500 эндемичных родов и не менее 3000 эндемичных видов. Наиболее характерной чертой растительности области является роскошный дождевой тропический лес, именно этим лесам А.Гумбольдт дал название гилей. Нигде в мире эти леса не занимают столь большой площади и не отличаются таким богатством растительных форм, как в бассейне Амазонки. Здесь сосредоточено более 60 видов эндемичных пальм, из деревьев упомянем бертолецию (крупное дерево свыше 45 м), дынное дерево (папайя), сейбу, или шерстяное дерево. Среди деревьев первой величины много представителей бобовых, лавровых. Разнообразны бамбуки, мимозовые. С приречными озерами в долине р. Амазонки связано распространение эндемичных водных растений, среди которых наиболее известна королевская виктория (*Victoria regia*) с гигантскими (диаметром до 1,5 м) листьями и великолепными цветами. Из наиболее известных полезных растений этой области, широко культивируемых в тропических странах, упомянем каучуконосное дерево гевею и дерево какао.

Бразильская область. Своеобразна флора Бразильского плоскогорья. Хотя здесь и отсутствуют эндемичные семейства, но имеется примерно 400 эндемичных родов. В растительности представлены сухие тропические леса, редколесья, кустарники и саванны. В тропических редколесьях своеобразны деревья из рода ваточник (*Cavanillesia*) с вздутыми редькообразными стволами диаметром до нескольких метров, рыхлая ткань стволов которых содержит много влаги, необходимой в засушливых условиях. Замечательным эндемиком является один из видов араукарии (*Araucaria angustifolia*), образующий светлые хвойные леса.

Флора **Андийской области** содержит одно эндемичное семейство и несколько сот эндемичных родов. По числу таксонов флора относительно небогата, в ее

составе сочетаются таксоны неотропического происхождения, а также мигранты с севера (голарктические) и юга (голантарктические пришельцы). Из эндемиков отметим хинное дерево (*Cinchona*), произрастающее на высотах 1500 — 3000 м, в коре которого содержится хинин. Не менее известно дерево кока (*Erythroxylon coca*), листья которого богаты кокаином. Анды — родина многих культурных растений: картофеля, томатов, фасоли.

Австралийское царство

Флора Австралии самобытна и отличается высоким эндемизмом. Здесь имеется ряд эндемичных семейств и почти 570 эндемичных родов. Высокий эндемизм поддерживается давней географической изоляцией, островным положением отдаленного от других континента. Яркая особенность флоры — обилие полиморфных, богатых видами родов. Только род эвкалипт из семейства миртовых насчитывает более 525 видов. Среди эвкалиптов есть виды, относящиеся к самым высоким растениям среди цветковых, — эвкалипт царственный, эвкалипт гигантский, произрастающие во влажных южных регионах Австралии. Описаны экземпляры высотой до 135 м. В засушливых областях Австралии произрастают более низкорослые виды, а в пустынных регионах — кустарниковые эвкалипты (более 130 видов), достигающие всего 2 — 3 м высоты. Виды эвкалипта характеризуются очень быстрым ростом, к концу первого года жизни высота семянцев превышает 2,5 м. Эвкалипты в настоящее время широко распространены в тропических и субтропических регионах мира.

Выделяется род акация, насчитывающий здесь почти 500 видов. У большинства австралийских акаций в отличие от африканских нет колючек и для многих из них характерны филлодии — разросшиеся листовые черешки, заменяющие в сухой период мезоморфные листовые пластинки. Широко распространены протейные, из которых отметим представленный большим числом видов род банксия (*Banksia*) с характерными розовыми цилиндрическими соцветиями. Как и значительная часть видов эвкалиптов, виды рода банксия относятся к орнитофильным (опыляемым птицами) растениям. Опылителями являются попугаи лори. В цветках орнитофильных растений продуцируется много нектара, у некоторых видов банксии его так много, что аборигены-австралийцы используют его в пищу. Велико разнообразие рода росянка, один из видов которого — насекомоядное растение росянка круглолистная — известен нам как обитатель сфагновых болот. В Австралии род представлен 36 видами, среди которых и мелкие, и крупные стелющиеся растения длиной до 1,5 м. Интересно присутствие видов рода южный бук.

Наибольшую роль со флоре Австралии играют злаки, бобовые (более тысячи видов), сложноцветные, орхидные, миртовые (более тысячи видов, сюда же относится эвкалипт) и протейные. В то же время отсутствуют хвощи, одно из подсемейств семейства розоцветных, бамбуки, семейство чайные и др.

Как предполагают ученые, движение Австралии на север началось в середине мелового периода; Австралия по мере движения к северу постепенно вошла в зону более теплого климата. Миграционные связи между Австралией и Антарктикой, а через Антарктику и с южными областями Южной Америки продолжались до миоцена, чем и объясняется наличие многих общих таксонов из семейств

араукариевых, подокарповых, протейных, рестионовых и других, типичных для южного полушария, а также и многих родов, например рода южный бук. Эти общие таксоны — реликты древней голантарктической флоры. Выделяют три области: Северо-восточноавстралийскую, Юго-западноавстралийскую, Центральноавстралийскую, или Эремейскую.

Капское царство — это самое маленькое по площади царство благодаря исключительному своеобразию флоры резко отличается от основной части Африки. На небольшой территории сосредоточено почти 7000 видов, несколько эндемичных семейств. Для 280 родов Капское царство — центр разнообразия, и более 210 из них эндемичны. Видовой эндемизм достигает 90 %. Царство представлено одной *Капской областью*.

Очень характерны многочисленные виды вереска (*Erica*), разнообразные представители семейства протейных, среди которых отметим эндемичный род леукадендрон, насчитывающий примерно 80 видов. Один из видов этого рода — серебряное дерево со сверкающими, блестящими, серебристыми листьями — является одним из наиболее характерных растений капской флоры. Второй центр разнообразия протейных — Австралийское царство. Яркой особенностью капской флоры является обилие листовых и стеблевых суккулентов, среди которых отметим род солнечник, он же «оконная трава» (*Mesembryanthemum*). Несколько сот видов этого рода, от очень маленьких до размеров кустарников, распространены в Карру, многие из них очень эффектно во время цветения. Разнообразны виды родов крестовник и бессмертник из сложноцветных, интересен капский паслен (*Solanum sodomeum*) с желтыми смертельно ядовитыми плодами. Характерно огромное число геофитов (луковичные, клубненосные растения) из амариллисовых, лилейных и других, ярко цветущих в зимние месяцы.

В прошлом капская флора занимала в Африке гораздо большую территорию. В связи с возрастающей сухостью климата площадь ее продолжает сокращаться. Капская флора не дала человечеству ни одного важного в сельскохозяйственном отношении культурного растения, но это неисчерпаемый источник красивых садовых и комнатных растений: амариллис, декоративная спаржа, фрезия, гербера, виды гладиолуса, плюмбаго, пеларгонии, декоративные ирисы и многие другие.

Голантарктическое царство

Голантарктическое царство содержит одиннадцать небольших моно- или олиготипных эндемичных семейств и значительное число эндемичных родов, из которых многие характеризуются разорванным ареалом. Несмотря на то что территории, входящие в состав Голантарктического царства, значительно удалены друг от друга (например, о-ва Хуан-Фернандес и Огненная Земля отделены от Новой Зеландии колоссальными морскими пространствами), в составе их флоры имеется немало общих родов, а также близких и даже идентичных видов. Наличие многих общих таксонов между островами Хуан-Фернандес и умеренной частью Южной Америки, антарктическими островами и Новой Зеландией с прилегающими островами, а также Тасманией и горами юго-восточной Австралии и отчасти юга Африки уже давно привело биогеографов к выводу о существовании в прошлом древнего центра умеренной флоры в южном полушарии. В настоящее время

существование древней умеренной голантарктической флоры, некогда единой, но впоследствии разорванной, не вызывает сомнений.

Расцвет голантарктической флоры восходит к тем временам, когда ныне разорванные части, объединенные в царство, были соединены в единую сушу, составлявшую часть южного материка Гондваны. Еще в начале мелового периода существовал южный континент Гондвана, в южной умеренной и субтропической зонах которого формировалась голантарктическая флора, развиваясь параллельно с голарктической.

Как геологические, так и биогеографические данные указывают на то, что от Гондваны очень давно начала отделяться Африка, поэтому голантарктический элемент представлен на юге Африки слабее, чем в других умеренных и субтропических странах южного полушария. В эоцене (45 — 50 млн лет назад) стала отходить в северном направлении Австралия, и тем самым прервалась ее связь с Южной Америкой через Антарктику. В то время как Австралия передвинулась на север на 15° от Индийско-Антарктического поднятия, Антарктика передвинулась на 15° к югу. Последующее развитие флоры Австралии пошло самостоятельным путем, и голантарктический элемент сохранился главным образом в горах юго-востока Австралии и Тасмании, в то время как в Новой Зеландии и на окружающих ее островах он продолжал преобладать. Антарктика приняла положение, близкое к современному, и ее растительный мир очень сильно обеднел. Современная флора царства характеризуется значительным эндемизмом (до 75 % видов).

В Голантарктическое царство входят четыре области: Хуан-Фер-нандесская, Чилийско-Патагонская, Новозеландская и Субантарктических островов.

Флористически довольно богата *Чилийско-Патагонская область*, для которой характерны некоторые эндемичные хвойные: астроцедрус, виды подокарпуса, фицройя. Громадные, высотой до 40 — 55 м деревья фицройи участвуют в первом ярусе постоянно влажных вечнозеленых лесов по склонам Анд. Эндемичен один из видов араукарии (*Araucaria araucarid*), крупное долгоживущее двудомное дерево. Велико разнообразие видов рода южный бук (*Nothofagus*). Это крупные деревья, в благоприятных гидротермических условиях достигающие высоты 40 — 50 м при диаметре стволов 1,5 — 2,0 м. Береговые цепи и склоны Анд покрыты лесами из южного бука или при его значительном участии. Характерны преимущественно вечнозеленые виды, однако встречаются и листопадные. Всего насчитывается примерно 40 видов южного бука, почти половина из которых произрастает в Новой Гвинее и Новой Каледонии, а остальные — в Австралийском и Антарктическом царствах. Интересен эндемичный монотипный род принт-лея — кергеленская капуста из семейства крестоцветных, ареал которой охватывает субантарктические океанические острова. Это один из примитивных родов семейства. Свое название кергеленская капуста получила потому, что мореплаватели-китобои широко использовали это растение как средство от цинги.

Своеобразна флора *Новозеландской области*. Эндемичные семейства отсутствуют, но имеется 50 эндемичных родов, очень высок видовой эндемизм, который во флоре хвойных Новой Зеландии достигает 100%. Отметим из них эндемичный вид араукарии (*Araucaria heterophylla*), а также агатис (дерево каури). Агатисы (из семейства араукариевых) — очень крупные мощные деревья, основные

лссообразователи низменных лесов на Северном острове. Флора цветковых растений Новой Зеландии также характеризуется высоким видовым эндемизмом (не менее 80%). По географическим связям виды новозеландской флоры очень разнородны. Наиболее типичными элементами являются голантарктический, палеотропический, австралийский.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ

Районирование суши имеет долгую историю. В 1858 г. П.Склэ-тер предложил шесть фаунистических областей: Палеарктическую, Эфиопскую, Индийскую, Австралийскую, Неарктическую и Неотропическую. В 1876 г. А.Уоллес, приняв фаунистическое районирование П.Склэтера, стал называть Индийскую область Восточной. Эта классификация областей многими признается и сейчас, однако она неоднократно подвергалась корректировке.

Были попытки создать единицы более высокого ранга, отражающие исторические связи фаун. Так, в 1890 г. А. Бленфорд объединил области в три группы: Арктогейскую (с областями Эфиопской, Восточной, Палеарктической и Неарктической), Южно-Американскую и Австралийскую. Этим группам Р. Лидеккер присвоил ранг царств. Два последних царства были впоследствии названы соответственно Неогейским и Нотогейским. Арктогея в 1957 г. переименована Ф.Дарлингтоном в Магагею. Такой классификацией зоогеографических областей пользуются чаще всего.

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

Таблица 4

Фаунистические регионы суши

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

Азиатская	
Неарктическое подцарство	
Области: Канадская Сонорская	

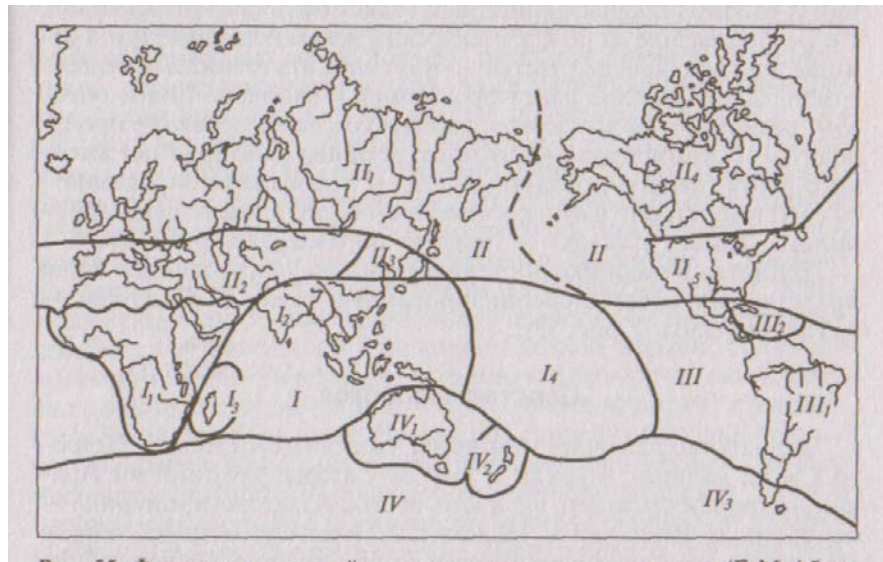


Рис. 55. Фаунистическое районирование суши земного шара (Г. М.Абдурахманов и др., 2001):

I — области царства Палеогей: *I*, — Эфиопская, *I*₂— Индо-Малайская, *I*_Т— Мадагаскарекая, *I*₄— Полинезийская. *II* — области царства Арктогея: *II*, — Европско-Сибирская, *II*₂— Древнего Средизмья, *II*₃ — Восточно-Азиатская, *II*₄ — Канадская, *II*₅ — Сонорская. *III* — области царства Неогей: *III*, — Неотропическая, *III*₂ — Карибская. *IV* — области царства Нотогея: *IV*, — Австралийская, *IV*₂ — Новозеландская, *IV*₃ — Патагонская

При зоогеографическом районировании стоит задача отразить сходство и различия сравниваемых фаун, оценить их в количественных показателях и определить, где проходят границы между территориями, занятыми различными фаунами.

Определенному центру эволюции фауны соответствует зоо-географическая область и тем более царство. И. И. Пузанов (1949) считал, что и при установлении подобластей решающим критерием должен быть не тип современного распределения биоценозов, который зависит от современных климатических особенностей, а история фауны, ее принадлежность к тому или иному центру эволюции. Подобласти как центры эволюции фаун более низкого порядка могут включать в себя несколько экологических зон с характерными для них биотопами. При выделении же провинций и районов главным критерием может быть статистика видов, т.е. распределение их по климатическим зонам и ландшафтам. Границы этих

зон большей частью и будут служить границами зоогео-графических выделов ранга провинций и районов. Таким образом, разномасштабное зоогеографическое районирование производится на компромиссной основе: регионы (зоохорионы) высокого ранга (царство, область, иногда и подобласть) определяются с учетом истории фауны, а категории более низкого ранга (провинция, район, участок) — главным образом экологически.

Принятая в учебнике система фаунистических регионов суши представляет собой модернизированную схему П.Склэтера — А.Уоллеса (табл. 4, рис. 55).

Царство Палеогей

Это царство включает тропики и частично субтропики Старого Света: материк Африки к югу от Сахары, крайний юг Аравии, остров Мадагаскар, юг и юго-восток Азиатского материка — полуострова Индостан и Индокитай, Зондские острова, остров Новая Гвинея и архипелаги Полинезии. Северо-западная граница его проходит по югу Сахары, юго-восточная — через архипелаги тропической зоны Тихого океана. Эти границы представляют собой переходные территории и отличаются смешанной фауной.

Эфиопская область охватывает материк Африки к югу от пустыни Сахара, южную (гористую) часть Аравийского полуострова и остров Сокотру в Индийском океане. Фауна Эфиопской области очень богата и разнообразна (рис. 56). Это прежде всего касается тропических районов, особенно лесных.

Из млекопитающих здесь обитают эндемичные отряды даманов и трубкозубов с единственным видом — африканским трубкозубом (*Orycteropus afer*), питающимся термитами и муравьями. Даманы включают как лесных, так и горных животных размером с зайца. Это растительноядные звери с оригинальными присосками на подошвах, позволяющими им карабкаться по стволам деревьев и отвесным скалам. Встречаются также эндемичные семейства выдровых землероек, златокротов, бегемотов, жирафов, иг-лохвостых белок, долгоногов и некоторые другие.

Для области характерно обилие копытных. Жвачные включают примерно 40 родов антилоп — от мелких дукеров (голубой дукер высотой 30 см) до крупных: канн, куду и гну размером с лошадь. Большинство из них насчитывает много видов. Быки представлены кафрским буйволом, распространенным по всему матерiku, за исключением пустынь севера. Оленьки и жирафы — еще два типичных семейства африканских жвачных. Оленьки — самые мелкие из копытных (размером с зайца). Самцы у них не имеют рогов, но зато обладают развитыми верхними клыками. Обитают оленьки в дождевых лесах. Жирафы являются эндемичным семейством, насчитывающим всего два вида, относящихся к двум родам: окапи (высотой до 2 м, живет в густых лесах Конго) и жираф (до 6 м в высоту, обитает в саваннах и редколесьях). Из нежвачных в Африке обитают бегемоты (гиппопотамы) и свиньи. Бегемоты представлены двумя видами: обыкновенным бегемотом (*Hippopotamus amphibius*), самцы которого достигают массы 3 т при длине тела 400 — 420 см, и карликовым бегемотом (*Choeropsis liberiensis*) длиной всего около 150 см и массой 250 — 260 кг. Близкие к бегемотам свиньи в Эфиопской области обычны. Это бородавочники (*Phacochoerus*) с большой плоской мордой, покрытой выростами в виде бородавок, и громадными изогнутыми клыками, а также кистеухие свиньи —

ярко-рыжие животные с кисточками белых волос на ушах. Настоящих свиней (род *Sus*) в Африке нет. Из непарнокопытных в Эфиопской области обитают два вида носорогов, которые отличаются отсутствием передних зубов и наличием двух рогов, а также зебры, многочисленные стада которых еще и сегодня бродят в саванне. Всего в Африке три вида зебр. Из отряда хоботных встречается только африканский слон (в от-

личие от индийского бивни у него имеют и самец и самка). Сломы живут в саванне и лесах, нередко поднимаются в горы. Хищники Эфиопской области не менее разнообразны. Характерны виверровые, насчитывающие около десяти родов. Гиены (три вида) распространены всюду и выполняют санитарную роль, поедая трупы. Кроме гиен здесь обитает их родственник гривистый волк (*Proteles cristatus*). Волков в Африке нет. Их заменяют стаи эндемичных для области гиеновых собак. Лисицы встречаются повсеместно, кошачьих мало, и они в своем распространении, как правило, выходят за пределы Африки. Это лев, живущий в саванне или даже в полупустыне (во многих районах уже истреблен), леопард, гепард, сервал и мелкие виды кошек. Африканская дикая кошка была одним из прародителей домашних пород. Среди грызунов в этой области выделяются дикобразы (распространены в Азии) и представители следующих эндемичных семейств: шипохвостыс белки, долгоноги, тростниковые крысы, горные мыши, гребнепалые крысы и пескорои, последние ведут подземный образ жизни.

Отряд насекомоядных состоит из трех эндемичных семейств. Особого внимания заслуживает семейство златокротов, получивших свое название за металлический отлив меха. В семействе около 30 видов. Оно распространено главным образом в Южной Африке вплоть до Уганды. Сходство златокротов с настоящими кротами чисто конвергентное. Живут златокроты в песчаных местах, где роют поверхностные ходы. Эндемичны также выдровые землеройки, обитающие в Западной Африке у воды. Они хорошо плавают и ныряют в поисках рыбы и ракообразных. Последние из эндемичных семейств — слоновые землеройки, или хоботные прыгунчики, насчитывающие до 40 видов, похожих на тушканчиков, но отличающихся вытянутой в хоботок мордочкой, питаются насекомыми.



Эфиопской области (Г. М. Абдурахманов и др., 2001):

Б — от птиц до насекомых: 1 — двупалый страус; 2 — птица-секретарь; 3 — турако; 4 — нектарница; 5 — рогатый ворон; 6 — китоглав; 7 — яичная змея; 8 — зеленая мамба; 9 — красноклювый ткачик; 10 — поясная ящерица; 11 — многопер; 12 — веслоногая лягушка; 13 — жук-голиаф; 14 — сколопендра

Полуобезьяны Эфиопской области относятся к семейству лори. Встречаются они и в Индо-Малайской области. Замечательно, что **африканские** полуобезьяны весьма далеки от мадагаскарских лемуруров и близки к индийским. Всего здесь два эндемичных рода - потто и галаго, включающих незначительное количество видов. Обезьяны в этой области многочисленны и разнообразны. Они относятся к семейству обезьян Старого Света (Cercopithecidae) и семейству человекообразных обезьян (Pongidae). Последние представлены родами горилла и шимпанзе, в каждом из них по одному виду с подвидами. Гориллы и шимпанзе — лесные обезьяны, причем первые ведут семейный, а вторые — стадный образ жизни. Из обезьян Старого Света в Африке обитают мартышки (около 100 видов), павианы, мандрилы и колобусы. Образ жизни у них весьма различный. Мартышки живут в лесах большими стаями и чрезвычайно подвижны. Павианы обитают в горных лесах. Они также ведут стадный образ жизни, в стаде обычно существует строгая иерархия, и возглавляет его сильный старый самец.

В целом фауна млекопитающих Эфиопской области представляет собой смесь эндемичных семейств, семейств, общих с Индо-Малайской областью, и более или менее широко распространенных семейств. Однако следует отметить, что здесь нет семейств настоящих кротов, медведей, енотов, бобров, оленей и верблюдов. Одногорбый верблюд — домашнее животное в Северной Африке. В диком состоянии он, возможно, встречался в доисторические времена.

В отличие от млекопитающих птицы Эфиопской области хотя и чрезвычайно разнообразны и многочисленны, но относятся в основном к широко распространенным семействам. Эндемичных родов и видов много, но ареалы их ограничены, и для характеристики области в целом они малопригодны. К чисто африканским нужно отнести страусов, представленных одним видом — двупалым страусом; птиц-секретарей (тоже один вид); турако, близких к кукушкам; птиц-мышей, оригинальных китоглазов, молото-глазов. Более широко распространены цесарки (свыше 20 видов), ткачики, нектарницы, медоуказчики, крупные птицы-носороги. Чаше всего ареал этих групп включает Африку и Индию. Немало здесь и тропических птиц — попугаев, трогонов, бородач, питт, а также космополитных — кукушек, дятлов, сизоворонок, зимородков и др. В зимнее время орнитофауна Африки обогащается за счет многочисленных зимующих птиц, прилетающих из Европы, например аистов, журавлей, ласточек.

Рептилии Эфиопской области весьма многочисленны, но эндемиков высокого ранга мало. Из отряда чешуйчатых чрезвычайно характерны хамелеоны. Однако они встречаются также на Мадагаскаре (здесь обитает самый крупный вид), на юге Испании, в Аравии, Индии, на Цейлоне (Шри-Ланка). Много в этой области ящериц, гекконов, эндемичных поясных (Cordylidae) и безногих червеобразных, агам и громадных варанов (нильский достигает двухметровой длины), а также змей. В Эфиопской области обитает крупный вид тропического семейства — слепозмейки (длина до 80 см) и ряд более мелких видов. Питоны, живущие в тропиках Старого Света и Австралии, представлены несколькими видами рода *Python*, начиная с мелких (длина 1,0—1,5 м) королевского и карликового питонов и кончая крупным иероглифовым питоном, достигающим 7—9 м. В лесах Западной Африки живет род

калаба-рия, единственный вид которого — *Calabaria renhardti* приспособлен к роющему образу жизни.

Своеобразны змеи-яйцееды (*Dasypeltinae*) — два рода их встречаются в Африке, один — в Индии. Эти змеи питаются птичьими яйцами, причем скорлупу они раздавливают так называемой яичной пилой — отростками передних позвонков, выступающих в просвет пищевода. В Африке многочисленны и ядовитые аспидовые змеи (более 20 видов из 10 родов). К ним относятся настоящие кобры (черношейная и ошейниковая — так называемые плюющие кобры), водяные крабы, мамбы и пестрые аспиды. Настоящие гадюки, обитающие только в Старом Свете, имеют в Эфиопской области центр распространения, но отсутствуют на Мадагаскаре. Для Африки характерны виды родов жабы гадюки, земляные гадюки, африканские гадюки, среди которых ярко окрашенная га-бонская гадюка достигает двух метров. Типичны здесь и эфы, а также рогатые древесные гадюки, обитающие на деревьях.

В Африке живут черепахи сухопутные (четыре рода) и мягко-кожистые (два эндемичных рода), пеломедузы. Последние распространены в Африке, на Мадагаскаре и в Южной Америке. Все еще многочисленны в этой области и крокодилы. Африканские крокодилы относятся к двум родам и ведут преимущественно водный образ жизни, изредка заходя и в соленые воды. Из амфибий, обитающих в Эфиопской области, следует назвать эндемичный род шпорцевых лягушек, своеобразных жаб (например, лазающая ночная жаба с липкими дисками на пальцах и живородящая жаба, многочисленных настоящих лягушек, ракофорид, или веслоногих, встречающихся также в Азии, узкоротов и крайне необычных волосатых лягушек (у самцов в брачный период по бокам и на бедрах появляются длинные волосовидные выросты кожи). Хвостатых амфибий здесь нет, их заменяют червяги, характерные для тропиков всего мира, кроме Австралии.

Удивительны пресноводные рыбы Эфиопской области. Это представители древних групп — кистеперые, эндемичное семейство с родами многопер и каламоихт. Своеобразие этих рыб так велико, что специалисты относят их к особому отряду или даже к подклассу. Живут в водоемах Африки и двоякодышащие рыбы (*Protopterus*). В засушливый период, когда вода во временных водоемах пересыхает, протоптеры, зарываясь в ил, впадают в спячку, которая продолжается 6 — 9 месяцев. Протоптеры относятся к семейству чешуйчатниковых. Немало в Эфиопской области и эндемичных семейств рыб, принадлежащих к примитивному подотряду *Isospondyli*. Из костноязычных рыб в Африке живут рыбы-бабочки, узкокрылые, гимнарховые. Гимнархи могут испускать электрические импульсы. Такой же способностью обладают электрические сомы, единственный представитель которых живет в Ниле и в водоемах Конго. Сомы вообще чрезвычайно обильно представлены в Африке, их не менее шести семейств и около 250 видов. Многочисленные семейства пресноводных рыб Эфиопской области указывают на фаунистические связи ее с Южной Америкой (*Characidae*, *Cichlidae*) или с Индо-Малайской областью (*Anabantidae* — лабиринтовые). Как и везде в тропиках, в области нет лососевых и шуковых.

Беспозвоночные Эфиопской области настолько разнообразны, что охарактеризовать их можно только в общих чертах. Много здесь скорпионов преимущественно африканского семейства (*Scorpio-nidae*). Один из скорпионов пандинус-император достигает 16 см. По всей Африке распространены сольпуги. Разнообразны пауки: крупные ядовитые птицееды, различные кругопряды, плетущие огромные тенета в лесах, и пр. Встречаются и громадные многоножки — кивсяки, употребляемые местным населением в пищу. Большой численности достигают ядовитые сколопендры. Иногда они весьма ярко окрашены, некоторые имеют измененные в виде пластинок задние конечности — своеобразный звуковой орган.

Из насекомых обращают на себя внимание термиты. В дождевых лесах Африки их не менее 500 видов. Гнезда их напоминают большой гриб. Термиты — главные разрушители растительных остатков. В саваннах термиты не менее многочисленны, но их гнезда сделаны из глины в виде высоких конусов (выше 2 м). С этими гнездами связана жизнь целого ряда животных, использующих термитники как убежища или поедающих их хозяев (трубкозуб). Исключительным богатством отличается фауна саранчовых. Среди них есть стадные виды (шистоцерка, расселяющаяся на тысячи километров и съедающая на своем пути всю растительность). Из жуков в аридных районах Африки преобладают разнообразные чернотелки, в лесах — громадные бронзовки (голиафы — длиной 10—11 см), жуки-олени, усачи и др. Распространена здесь и широко известная муха це-це — переносчик возбудителя сонной болезни. Дневных бабочек в области сравнительно немного, и им не свойственна роскошная окраска, как это наблюдается у бабочек в тропиках Азии или Южной Америки.

Среди наземных моллюсков выделяются величиной с крупное яблоко растительноядные виды рода ахатина.

Эфиопская область по характеру ландшафтов, растительного покрова и, конечно, дифференциации фауны может быть разделена на три подобласти: *Восточно-Африканскую, Западно-Африканскую и Южно-Африканскую, или Капскую.*

Мадагаскарская область. К данной области относятся остров Мадагаскар, а также ряд архипелагов и отдельных островов Индийского океана: Коморские, Сейшельские, Маскаренские и другие более мелкие острова. Фауна Мадагаскара типично островная со значительным количеством эндемиков и наряду с этим с большими дефектами в составе, что весьма заметно при сравнении ее с эфиопской материковой фауной. Специфика мадагаскарской фауны четко выявляется при обзоре аборигенных нелетающих зверей. Они представлены только четырьмя отрядами, причем все виды эндемичны.

Насекомоядные включают одно семейство щетинистых ежей, или тенреков, состоящее из 13 родов с 30 видами. Экологически тенреки вследствие их адаптивной радиации весьма разнообразны. Есть тенреки типа ежей, кротов, землероек, встречаются даже плавающие тенреки — аналоги выдр. Отряд приматов на Мадагаскаре состоит из трех семейств — настоящие лемуры, индри и ай-ай. Настоящих лемуров 15 видов из шести родов, среди них следует отметить крупных вари и катта. Семейство индри включает четыре вида, а ай-ай — всего один вид:

руконожку — крошечную полуобезьянку с пышным хвостом. Лемуры и индри известны на Мадагаскаре и в ископаемом состоянии по крайней мере с плейстоцена. Типично эндемичное подсемейство хомяков — мадагас-карские хомяки.

Все хищники области из семейства виверр (семь эндемичных родов). Самым интересным из них, безусловно, является фосса (*Cryptoprocta ferox*) — зверь настолько загадочный, что некоторые специалисты относят его к кошкам — крайне примитивным животным, напоминающим нижнетретичных ископаемых хищников, предков виверр и кошек. Что касается других млекопитающих, то они представляют собой переселенцев из Африки (результат, вероятно, завоза или случайного заноса). Это мыши, крысы и один вид кистеухой свиньи. Впрочем, последняя уже стала самостоятельным видом. Летучих мышей в Мадагаскарской области много, но они не оригинальны. В прошлом жил и бегемот. Останки его найдены в плейстоценовых отложениях. Следует сказать, что здесь совершенно отсутствуют слоны, носороги, обезьяны, кошки, собаки, гиены, трубкозубы, антилопы.

Птицы Мадагаскара на 50 % состоят из эндемичных видов, остальные — в основном те же, что и в Эфиопской области (моло-тоглавы, рябки, ткачики, нектарницы и др.) или в Индо-Малайской (белоглазки, стрижи-саланганы и др.). Однако в орнитофауне Мадагаскара отсутствуют страусы, птицы-секретари, турако, птицы-носороги, бородатки, медоуказчики и многие другие. Типичными же обитателями являются три эндемичных семейства: мадагаскарские питты, пастушковые куропатки и ванги. Как и везде, здесь распространены виды космополитных семейств: поганок, бакланов, ястребиных (но орлов нет), цапель, аистов, кукушек, голубей, сов, зимородков и ласточек.

Фауна рептилий довольно богата. Много хамелеонов, гекконов, черепах (сухопутных и бокошейных). Крокодилы, так же как и в Африке, представлены нильским крокодилом, причем он встречается и на Сейшельских и Коморских островах, что не удивительно, поскольку крокодилы отлично плавают и не избегают соленой воды. Настоящие ящерицы, как и ядовитые змеи, в области отсутствуют. Нет на Мадагаскаре и настоящих удавов, а также питонов. Из удавовых обитают только мадагаскарские удавы — эндемичная группа, включающая четыре рода, два из которых живут на самом Мадагаскаре, остальные — на Реюньоне и острове Раунд близ Маврикия. Земноводных мало, и все они относятся к лягушкам (около 150 видов, большинство эндемики). Это веслоногие лягушки, или ракофориды, а также узкоротые. Последние более разнообразны. Настоящих пресноводных рыб на Мадагаскаре нет, но встречаются несколько видов хромисов и карпозубых, а также различные солевыносливые формы.

Беспозвоночные животные Мадагаскара в большинстве своем явно эфиопского происхождения, в том числе и скорпионы, отдельные роды которых (*Crosphus*, *Heteroscorpis*) эндемичны. В энтомофауне Мадагаскара нередки и индо-малайские фаунистические связи. Многие представители имеют причудливую форму или великолепную окраску. Богомол (*Brancsikia seroplana*) отличается необычайным листовидным расширением переднеспинки и напоминает фантастический летательный аппарат. Крупнейшая из всех павлиноглазок мира — ярко-желтая *Argema mittrei* (длина бабочки около 26 см) — весьма типичная здесь. Большинство же бабочек относится к семействам и родам, распространенным на

материке. *Индо-Малайская область* включает тропическую и субтропическую части Азии, а также ряд архипелагов и островов Индийского и Тихого океанов. На ее западной границе, в пустыне Тар, индийская фауна смешивается с переднеазиатской. Северная граница четкая лишь на западе, где она идет по гребню Гималаев. На востоке же выраженность ее теряется, на территории Китая граница проходит между бассейнами рек Хуанхэ и Янцзы, совпадая северной границей субтропических лесов. Особенно спорна юго-восточная граница области. Со времен Уоллеса ее проводили по проливу, разделяющему острова Бали и Ломбок, Калимантан и Сулавеси. Позднее Гексли назвал эту границу «линией Уоллеса», утверждая, что она должна разделять Филиппины, оставляя многие острова архипелага Австралийской области. По мнению других, границу следует проводить значительно восточнее, включая в Индо-Малайскую область как Сулавеси, так и Малые Зондские и Молуккские острова. Это так называемая «линия Вебера». Она определена статистически и делит территорию на части с примерно равным соотношением азиатских и австралийских элементов фауны.

Фауна Новой Гвинеи, Молуккских и других островов (до Фиджи на востоке) носит переходный характер. Но характер распространения сравнительно большого количества групп животных, в числе рептилий и насекомых, дает основания для включения этого района в состав Индо-Малайской, а не Австралийской области. Убедительные доказательства тому приводят В. Ф. Бельшев (1961) и О. Л. Крыжановский (1976). Многочисленные эндемики папуасской подобласти по происхождению, по родственным связям являются палеотропическими, а не австралийскими. С нашей точки зрения, Индо-Малайской области принадлежат Филиппины, Зондские острова и Новая Гвинея. В таком виде граница совпадает с линией, отделяющей Индо-Малайское флористическое подцарство от Австралии.

Млекопитающие Индо-Малайской области включают 46 семейств, пять из них – сумчатые и однопроходные — встречаются только в Папуасской подобласти, представляя здесь австралийский элемент. Эндемичных же семейств всего четыре. Остальные общие для Эфиопской области, Голарктики и даже Неотропического царства. Из отряда однопроходных, или яйцекладущих, на юго-востоке области встречаются новогвинейские проехидны и ехидны, из сумчатых — семейства сумчатые мыши, бандикуты, фалангисты и кенгуру, причем часть родов последнего семейства более характерна для Новой Гвинеи, чем для Австралии. Из насекомоядных в области водятся ежи (подсемейство щетинистых ежей — *Echinosoricidae* – эндемично), кроты, шерстокрылы (эндемичны), плодоядные летучие мыши и некоторые другие. Из отряда приматов особенно интересно эндемичное семейство тупайи — мелкие, похожие на белку животные, близкие к лемурам. Полуобезьяны родственны африканским, а не мадагаскарским и включают роды тонкий (*Loris*) и толстый лори (*Nycticebus*). Представители семейства долгопятов водятся только на Малайском архипелаге и Филиппинах. Настоящих обезьян очень много. Это макаки, тонкотелые обезьяны и, наконец, человекообразные – гиббоны и орангутаны. Следует отметить, что ни один род обезьян тропической Азии не встречается в Африке, и наоборот.

Панголины подчеркивают афроазиатские фаунистические связи. Грызунов много, особенно белок, но большинство родов в Азии и Африке разные.

Распространены также дикобразы, песчанки, летяги, многочисленные мыши и крысы, встречающиеся даже на мелких островах.

Хищные представлены богато. Среди них выделяются волки и прежде всего эндемичный род красный волк, куньи, виверровые (к ним относится и индийская мангуста — истребитель змей), кошки, из которых наиболее известен тигр, нередок леопард, гепард, а также более мелкие виды. На западе области еще сохранился лев.

Слоны представлены индийским видом, тапиры — одним видом, обитающим на Суматре и полуострове Малакка (три вида живут в Южной Америке), носороги — тремя видами (все они с резцами в отличие от африканских сородичей). Свиньи встречаются везде, но на юго-восточные острова, видимо, завезены человеком. Из быков характерны буйвол, бантенг, гайял и мелкие островные виды. Антилоп, в противоположность Африке, мало. Настоящие козлы и бараны — голарктические вселенцы с севера.

Фауна птиц богата и сложна по составу. Эндемизм в ней проявляется умеренно. Из «бескилевых» на юго-востоке области встречается несколько видов казуаров, которые вместе с сорными курами, или мегаподами, возможно, являются выходцами из Австралийской области. Фазаны, павлины и настоящие куры достигают в Индо-Малайской области подлинного разнообразия и богатства. Авдотки и рябки — обитатели открытых пространств, попугаи водятся в лесах. Последних, впрочем, немного. Заслуживают упоминания рыбные совы с неоперенными пальцами, питающиеся рыбой. Нередки в области птицы-носороги, достигающие крупных размеров: длина индийского калао, например, 120 см, а размах крыльев больше метра. Многочисленны и разнообразны здесь бородачки и дятлы. К эндемичному семейству относятся синие птицы (Irenidae), близкие к бюльбюлям. Они живут в лесах. Большинство из них хорошие певцы. Очень много ярких полностью или почти тропических птиц (трогоны, нектарницы, зимородки, цветососы, ткачики и др.). На северо-востоке четко выявляются фаунистические связи области с Голарктикой.

Богатая фауна рептилий Индо-Малайской области представлена черепахами, ящерицами, змеями и крокодилами. Черепахи включают два эндемичных семейства: большеголовых черепах с несоразмерной огромной невтяжной головой и двукоготных. Остальные распространены значительно шире. Водные и сухопутные черепахи насчитывают массу видов. Изобилие здесь и ящериц, но эндемичных семейств только два. Это оригинальные червеобразные, роющиеся в земле, Dibamiidae и распространенные лишь на Калимантане Lanthanotidae — безухие вараны. Особенно обильны в области агамы, гекконы, сцинки. Среди агамовых ящериц выделяются своеобразные летучие драконы, широкие кожистые складки на боках тела позволяют им планировать при прыжках с деревьев на расстояние до 25 — 30 м. Обращают на себя внимание вараны (комодский достигает длины 3 м), ведущие наземный, древесный и полуводный образ жизни. Из змей многочисленны слепозмейки, роющие вальковатые змеи (один род их — коралловая сверташка — населяет Южную Америку, а два других — цилиндрическая змея и аммохилус — живут в Индо-Малайской области), близкие к ним щитохвостые змеи. Из всех змей 45 видов эндемичны для области. Разнообразны здесь и питоны. Крупный сетчатый питон (до 10 м) — одна из двух гигантских змей мира — великолепно плавает и

лазает по деревьям. Немало и ядовитых змей из семейства ужовых, аспидовых (к ним относятся королевская и настоящая кобра, а также ужасные крайты), гадюковых и ямкоголовых. Крокодилы, встречающиеся в области, относятся к настоящим крокодилам, узкорылым рыбающим гавиалам и аллигаторам, один вид которых живет в низовьях Янцзы в Китае.

Из амфибий в области обитают все три отряда: безногие, хвостатые и бесхвостые. Эндемичных семейств среди них нет. Червяги представлены рыбозмеями. Живут они в земле по берегам рек, а отнюдь не в воде. Хвостатые амфибии имеют интересные фаунистические связи: семейство скрытожаберников распространено в Восточном Китае и в Северной Америке, а саламандры – в Европе, Азии, на севере Африки и в Северной Америке. Бесхвостые амфибии очень разнообразны и многочисленны. Это настоящие и веслоногие лягушки, представленные 150 видами, замещающими квакш по образу жизни, а также узкоротые лягушки и чесночницы.

Пресноводные рыбы в Индо-Малайской области в общих чертах близки к эфиопским, но архаические группы здесь отсутствуют. Три семейства эндемичны. Главная черта ихтиофауны необычное развитие карповых и отсутствие лососевых.

Индо-Малайская область имеет красочную и пышную фауну насекомых. Среди огромного количества бабочек особенно красиво семейство кавалеров. К ним в первую очередь относятся громадные птицекрылы, живущие на Зондских островах и Новой Гвинее. Окраска крыльев у самцов поразительна: бархатисто-черная с изумрудно-зеленым и золотисто-желтым, красно-черная и т.д. В Индии обитает знаменитая бабочка-каллима, или так называемый сухой лист. В Индии и Индокитае живут гигантские павлиноглазки атласы с прозрачными «окошками» на крыльях. Среди жуков типичны ярко окрашенные листоеды, златки, усачи, снабженные «рогами» олени, жуки-носороги. У многих насекомых тело сверху сплющено в виде сухого или зеленого листа. Такая покровительственная форма и окраска наблюдается у палочников, богомолы и даже у жуков. Жужелицы эндемичного рода *Mormofusa* совершенно плоские и, несмотря на крупные размеры, прекрасно имитируют сухой лист, лежащий на земле. Так же как и в Африке, в этой области обитает масса термитов и муравьев. Среди последних немало видов, вступающих в симбиотические отношения с растениями. Муравьи-портные славятся способностью «сшивать» из листьев большие гнезда. Из других членистоногих заслуживают упоминания первичнотрахеальные, распространенные в южном полушарии, скорпионы эндемичных семейств Charilinidae и др. Своеобразны телифоны, сольпуги и громадные пауки-птицееды (яванский мохнатый птицеед достигает 9 см).

Очень интересно присутствие в Индии и Шри-Ланке гигантских дождевых червей, встречающихся, подобно первичнотрахеальным, на южных материках.

Индо-Малайская область по составу фауны подразделяется на *Индийскую, Малайскую, Индокитайскую и Папуасскую подобласти*. Типичные черты фауны этой области ярче всего выражены в Малайской подобласти, Индийская сравнительно обеднена, а две последние представляют собой переходные зоны со смешанной фауной, но с явным преобладанием индо-малайских элементов. **Полинезийская область.** К Полинезийской области относят громадное количество

островов Тихого океана, исключая Новую Зеландию и острова Кармадек. В западном направлении область простирается до островов Палау, архипелага Бисмарка и Соломоновых островов, в восточном – до островов Пасхи и Сала-и-Гомес, в северном – до Гавайских островов, а в южном – до островов Норфолк и Лорд-Хау. Географически острова Океании делят на три большие группы: Меланезию на западе, Полинезию на востоке и Микронезию на севере.

Фауна островов Океании имеет ярко выраженный миграционный характер и крайне дисгармонична. Фауна млекопитающих в Полинезийской области, если не принимать во внимание мышей и крыс, связанных с человеком, ограничивается плодоядными рукокрылыми (летучие мыши), доходящими до Самоа. Это представители индийских родов *Pteropus* и *Emballonura*, палеарктического *Myotis*, а также длиннокрыла *Miniopterus*. Встречаются и немногочисленные, большей частью мелкие грызуны. Нет здесь крокодилов и сухопутных черепах. Змеи представлены очень немногими группами (на Фиджи обитает эндемичный аспид, а на Тонга и Самоа – небольшой удав рода *Candoia*), да и те к востоку от Соломоновых островов становятся все более редкими. Квакши и лягушки достигают архипелага Бисмарка, а два вида эндемичных лягушек есть на Фиджи. Жабы обитают только на Гавайских островах. Местные эндемичные ящерицы нередки на Новой Каледонии, Фиджи, Тонга и др. Большинство из них относится к гекконам и сцинкам. Лишь на Фиджи и Тонга встречается реликтовый эндемичный род игуан.

В направлении от Новой Гвинеи на восток четко прослеживается тенденция обеднения фауны. Это одно из доказательств расселения животных с Азиатского материка через водные преграды. Ширина преград и различные способности к их преодолению -основные условия успешного расселения.

Основное ядро фауны позвоночных составляют птицы. Около 100 родов птиц Полинезийской области подразделяются на несколько групп. Не менее 35 из них эндемичны, 40 родов общи с малайскими, остальные близки или тождественны папуасским. Доминируют различные плодоядные голуби. На острове Самоа живет *Didunculus* — единственный в подсемействе монотипичный род. Кроме этого, есть стрижи-саланганы, белоглазки, зимородки. Присутствуют и представители очень широко распространенных родов — ласточек, сов, кукушек и др. На Новой Каледонии обитает кагу (*Rhinochetes jubatus*), относящийся к эндемичному отряду *Rhinocheti*, близкому к южноамериканским солнечным цаплям. Численность этой лесной птицы неуклонно уменьшается в связи с вырубкой лесов и неумеренной охотой. Совершенно своеобразны птицы Гавайских островов. Это прежде всего эндемичное семейство гавайских цветочниц. Считается, что все 22 вида его являются потомками американских пищух — медососов. Находясь в условиях изоляции, семейство образовало несколько экологических типов. Гавайские цветочницы — ярко окрашенные птички с разнообразными клювами. У одних он короткий и толстый, у других — длинный изогнутый, у третьих — надклювье вдвое длиннее подклювья и т.д. Некоторые виды из-за красоты оперения сильно истреблены человеком.

Для беспозвоночных островов Океании характерна та же тенденция: они богато представлены в западной части, но к востоку разнообразие их убывает. На Фиджи и Новой Каледонии (до 80 % беспозвоночных Новой Каледонии —

эндемики) есть бабочки кавалеры, они доходят и до островов Самоа. Жуки на U_3 — $3/4$ эндемичны, и среди них много нелетающих форм. Моллюски Гавайских островов чаще всего принадлежат к эндемичному семейству Achatinellidae с огромным количеством видов и еще большим — географических рас, строго локализованных по отдельным горным хребтам и долинам.

Царство Арктогея

Арктогейское, или Голарктическое царство, – огромная территория, охватывающая всю северную внетропическую часть земного шара, т.е. Европу, Северную Африку, большую часть Азии и Северную Америку. Сюда же относятся все острова полярного бассейна, Азорские, Мадейра, Зеленого Мыса, а также Японские, кроме самого южного из них. Фауна Арктогеи исторически молода и сравнительно бедна.

Млекопитающих насчитывается семь эндемичных семейств. Это выхухоли, бобры, тушканчики, селевинии, пищухи, или сеноставки, аплодонтовые, вилороги. Есть здесь и субэндемичные семейства - кроты, гоферовые и мешотчатопрыгуновые, выходящие в пределы Индо-Малайской и Неотропической областей.

Эндемичных семейств птиц еще меньше. К ним относятся тете-ревидные, гагары и чистиковые. Эндемичных же родов немало (сорока, турухтан, подорожник, пуночка и др.).

Рептилии крайне малочисленны на севере, но к югу их количество и разнообразие возрастают. Есть среди них и одно эндемичное семейство ядозубов, число же эндемичных родов довольно велико. Амфибии представлены эндемичными семействами угло-зубов, скрытожаберных гигантских саламандр, амбистом, саламандр, амфиум, протеев и сирен. Все они относятся к хвостатым, среди бесхвостых эндемиков высокого ранга нет.

Пресноводные рыбы, хотя и уступают по разнообразию тропическим, включают эндемичные семейства осетровых, веслоносов, панцирных щук, ильных рыб, лососевых, сиговых, хариусов, чуку-чановых, умбровых, дальий, щук, пещерных рыб, перкопсид, ушастых окуней, окуневых, байкальских голомянок и широколобок.

Беспозвоночные Арктогеи далеко не так разнообразны и красочны, как в тропиках. Мало тут и эндемиков высокого ранга. Из насекомых обитают отряд гриллоблатид, реликтовая группа из Северной Америки, Японии и российского Приморья, ряд семейств насекомых, известных лишь энтомологам, пауков и др. Из эндемичных или почти эндемичных следует назвать виды бабочек аполлонов, жуужелиц-брызгунов.

В целом для фауны Арктогеи характерно отсутствие тропических групп, а если они и представлены, то лишь единичными видами широко распространенных родов. Царство Арктогея состоит из *Палеарктического* и *Неарктического подцарств*, расположенных соответственно в восточном и западном полушариях.

Палеарктическое подцарство охватывает умеренные и холодные части Евразии и на севере Африки, лежащие к северу от Палеогейского царства, а также ряд архипелагов и островов (острова Зеленого Мыса, Канарские, Азорские, Исландию — в Атлантике, Командорские, Курильские и Японские – в Тихом океане).

Фауна Палеарктического подцарства претерпела сильные изменения в результате аридизации конца третичного периода и особенно четвертичных оледенений. Поэтому она, во-первых, сильно обеднена, во-вторых, ей свойственно множество филогенетических молодых групп, обладающих сухо- и холодоустойчивостью. Наличие сравнительно небольшого количества реликтов указывает на бывшие фаунистические связи этого подцарства с районами Палеоген.

Среди млекопитающих Палеарктики есть два эндемичных семейства – выхухоли и селевинии. Эндемичных родов много. Из копытных это серна, косуля, верблюд, хомяк и др. Насекомоядные кроме названных выхухолей включают кротов, ежей и землероек. Среди последних самыми обычными являются бурозубки. Летучих мышей немного, и основная их масса сосредоточена на юге и юго-западе. Из грызунов наиболее типичны беличьи (белки, суслики, сурки, бурундуки), сони, мыши, слепыши и тушканчики. Из зайцеобразных распространены зайцы и пищухи. Из непарнокопытных в Палеарктике встречаются только виды семейства лошадей – лошадь Пржевальского и кулан, который в числе нескольких подвидов населяет пространство от Ирана до Монголии и Тибета. Парнокопытных здесь тоже сравнительно немного. Это дикий кабан, верблюды, овцы и козы, зубр и разнообразные олени. Хищные не очень характерны для данного подцарства. Гиены и виверры заходят лишь в южные его районы. Наиболее характерны собаки, кошки, куницы и медведи.

Фауна птиц значительно уступает орнитофауне тропических стран. Тем не менее отдельные группы их эволюционировали в последние геологические эпохи именно здесь и достигали расцвета. Таковы, например, воробьиные — семейства славковых (свыше 300 видов их населяет древесные и кустарниковые насаждения), овсянковые, вьюрковые. Часто встречаются здесь и вороновые. Среди них есть эндемичные роды – сорока и др. Обычны также тетеревиные и куриные, к примеру фазаны. Кукушки, дятлы, голуби, сизоворонки распространены значительно меньше, чем в тропиках.

Фауна рептилий и амфибий в Палеарктике несравненно беднее, чем в тропических районах Африки или Азии, но в южных частях подцарства достаточно разнообразна и самобытна. Из чешуйчатых характерны ящерицы – настоящие Lacertidae и агамы Agamidae. На крайнем юге встречаются отдельные виды хамелеонов. Ядовитые змеи относятся главным образом к гадюжковым. К ним присоединяются единичные виды ямкоголовых (щитомордники) и аспидовых (кобры). Удавы, столь широко распространенные в тропиках, в Палеарктике представлены лишь мелкими удавчиками *Eguch*. Крокодилы, слепозмейки и кожистые черепахи встречаются на юге и то единично. Амфибии в Палеарктике сравнительно оригинальны. Это выражается в наличии эндемичного семейства углозубов Nupobiidae. Но отряд хвостатых населяет всю Арктогею. Лягушки и жабы здесь обычны, а из квакш есть только два вида.

Пресноводные рыбы в большинстве состоят из видов семейств карповых и лососевых, причем первые преобладают на юге, а вторые – на севере. Два эндемичных семейства – голомянковых и широколобок населяют озеро Байкал. Из эндемичных родов заслуживают упоминания караси, горчаки, ерши. Их в Палеарктике немало.

Беспозвоночные включают массу эндемичных родов и видов, но они не столь разнообразны и красочны, как в тропиках. Термиты и палочники встречаются на юге и являются тропическим элементом фауны, равно как и скорпионы.

Огромная территория Палеарктики подразделяется на три области: Европейско-Сибирскую, Древнесредиземноморскую, Восточно-Азиатскую.

Европейско-Сибирская область включает весь север Евразийского материка – от Британских островов и Западной Европы до Чукотки и Камчатки. Данная область больше, чем любая другая часть северного полушария, испытала влияние четвертичных оледенений. Это привело к обеднению и видоизменению древней третичной фауны Евразии. Южная граница области проходит по северу Пиренейского полуострова, вдоль Альп и Балкан, через горы Крыма и Главный Кавказский хребет и далее идет по степям и пустыням Поволжья и Северного Казахстана, по горам Южной Сибири, через Северную Монголию до северо-западных хребтов Большого Хингана и долины Амура.

Фауна области крайне бедна на севере и значительно обогащается к югу, прослеживается дифференциация по широте (зональная) и несколько слабее по долготе. В Субарктике ареалы животных нередко носят циркумполярный характер, в зоне тайги это проявляется реже, а еще южнее практически отсутствуют. Выделяют две подобласти: *Европейско-Обскую подобласть* до Енисея и *Ангарскую подобласть*, охватывающую Восточную Сибирь. Отличия животного мира Восточной Сибири отмечались еще во времена А.Ф.Миддендорфа (1869). Очень четко показал разницу в составе орнитофауны таежной Восточной и Западной Сибири П.П.Сушкин (1925). Выделение самостоятельной подобласти и уточнение ее границ принадлежит И.И.Пузанову (1949).

Фауна тундр области содержит большое количество циркумполярных элементов – видов, распространение которых охватывает безлесные районы Крайнего Севера материков Евразии и Северной Америки.

Млекопитающие тундры немногочисленны. Из копытных здесь распространен северный олень. Среди хищников в первую очередь следует отметить песца (*Alopex lagopus*) – единственного представителя собачьих, которому свойствен сезонный диморфизм окраски. Летом он грязно-бурый, а зимой снежно-белый, причем у так называемых голубых песцов зимний наряд может быть темно-серым с голубым отливом или коричневым с серебром. Во время зимних перекочевок песцы доходят до островов Северного Ледовитого океана. В тундре можно встретить ведущего полуводный образ жизни белого медведя, где он охотится на леммингов, добывает яйца птиц и птенцов, поедает растительные корма. И все же белый медведь – житель дрейфующих льдов. Только беременные самки долгое время придерживаются безлюдных островов, рождая там в середине зимы медвежат, а в апреле пускаются в странствие по льдам. Еще несколько видов хищников живет в тундре. Это горностай, ласка, россомаха.

Из грызунов в тундре наиболее типичны лемминги: норвежский (*Lemmus lemmus*) и обский (*L. obensis*) – в западной части и желтобрюхий (*L. chrysogaster*) – в восточной. Эти зверьки известны тем, что через определенные промежутки времени размножаются в огромном количестве и сразу же предпринимают далекие миграции, переплывая при этом реки и даже узкие морские проливы. Встречаются в

подобласти и несколько видов полевок, например красная (*Clethrionomys rutilus*) и красно-серая (*C. rufocanus*). Для гольцов восточносибирских хребтов характерны северная пищуха (*Ochotona alpina*), черношапочный сурок и суслик длиннохвостый.

Большинство птиц посещают тундру только в теплое время года для гнездования и вывода птенцов. Особенно это касается птиц, связанных с водоемами. Летом в тундре обычны казарки – крас-нозобая и белощекая, гусь гуменник, малый лебедь, различные ржанки – тулеса, галстучники и прежде всего хрустан, плавунчики и др. Из птиц, не связанных с водоемами, в тундре обитают куропатки (белая и тундряная), белая, или полярная, сова, кречет, некоторые овсянковые (подорожник лапландский, пуночка), а также трясогузковые, особенно краснозобый конек. Среди водоплавающих птиц Восточной Сибири следует отметить типичных представителей: гусь-белошей, белый гусь, черная казарка, сохранившаяся в немногочисленных районах тундры, кулик-дутьш и др. На арктических побережьях в массе на гнездовьях встречаются кайры, чайки-моевки, тупики, чистики, поморники, образующие птичьи базары.

Пресноводные рыбы представлены лососевыми. Из них типичны семга, гольцы – арктический и другие, несколько видов сигов и хариусы. Нередки также щука, окунь, карась.

Фауна беспозвоночных тундры бедна. По биомассе первое место занимает дождевой червь, эйзения норденшельда. Особи этого широко распространенного вида известны не только в тундре, но и в тайге. Лучше других представлены в тундре членистоногие — мелкие панцирные клещи, первичнобескрылые насекомые, комары кровососы, мухи и шмели, опыляющие цветки. Тундряные шмели отличаются густым опушением. Дневные бабочки немногочисленны. Чаше встречаются перламутровки, сатиры и желтушки. Следует отметить, что для ряда бабочек тундры характерно арктоальпийское распространение.

Животный мир тайги несравненно богаче, чем в тундре, и не только за счет улучшения климатических условий, но и благодаря обилию кормов, а также многоярусное™ сообществ. Тайга Евро-пейско-Обской подобласти характеризуется наличием нескольких видов зверей, не распространяющихся на восток, в заенисейскую часть. Это лесная куница, норка и черный хорек. Очень характерны также соболь, белка-летяга, лесной лемминг - потребитель мхов и лишайников, что очень редко встречается среди зверей, бурундук, запасующий на зиму семена хвойных. Остальные звери менее типичны, поскольку встречаются и в широколиственных лесах (бурый медведь, косуля, бобр, белка обыкновенная), либо заходят в тундру (заяц-беляк, россомаха, полевки).

Для заенисейской тайги характерны особые формы копытных - олень-марал, близкий к канадскому оленю, восточносибирские подвиды лося и северного оленя. Самым характерным видом из копытных этой зоны следует считать кабаргу – безрогого оленя с саблеобразно выступающими верхними клыками. Кабарга населяет горную тайгу и питается хвоей пихты, сосны и кедра, а также травянистыми растениями и лишайниками. Кабарга – промысловый зверь; его добывают ради мяса, шкуры и главным образом ради мускусной железы, секрет которой применяется в парфюмерии. Хищники представлены несколькими местными подвидами соболя. Особенно ценится баргузинский соболь. Колонок и

солон-гой широко распространены, но обычно не встречаются совместно. Рысь отличается крупными размерами и выделяется в особый байкальский подвид. Лесной куницы, норки и черного хоря в восточной Сибири нет. Из грызунов здесь обитают бурундук (очень [ногочисленный в тайге Ангарской подобласти]), лемминги, белки и летяги. Насекомоядные отличаются большим своеобразием: водится особый вид крота и дуарский еж, несколько эндемичных видов землероек-бурозубок.

Орнитофауна тайги связана с лесными и болотными формациями, где птицы находят кров и пищу. К таковым относятся прежде всего глухарь, самый крупный представитель куриных (размером с индюка), отличается резким половым диморфизмом: самец темный, издали кажется черным, брюхо и хвост с белыми пятнами, самка желтовато-рыжая с белым брюхом. Живет глухарь в крупных массивах старых лесов, гнездится на земле, токует, как известно, на одних и тех же местах из года в год. Нередок здесь и) рябчик. В отличие от глухаря он хорошо летает, лавируя между стволами и ветками деревьев. Гнездо, как и глухаря, вьет на земле, самцы рябчиков токуют и дерутся из-за самок в марте — апреле, типично таежными птицами являются клесты. В европейской тайге их два вида — еловик и сосновик. Клесты интересны тем, что время их гнездования может приходиться и на зиму, если достаточно пищи. Вместе с клестами в тайге гнездится шур. Не менее эпичный обитатель тайги — кедровка. Однако она, как и близкая к ней ронжа, или кукушка, может питаться ягодами, насекомыми и даже амфибиями. Обычна в тайге свиристель. Распространены также белобровый дрозд, юрок, синицы и хищники — беркуты, мохноногий сыч, длиннохвостая неясыть. Часто встречаются трехпалые дятлы, не имеющие первого пальца на ногах.

Специфична орнитофауна заенсейской тайги: здесь встречается каменный глухарь, рябчик-дикуша. Воробьиные включают как широко распространенные таежные виды, так и характерные только для нее: дрозды сибирский (*Turdus sibiricus*) и темный (*T. obscurus*), серый снегирь, розовая чечевица, сибирская мухоловка, толстоклювая пеночка, синий соловей, овсянка-дубровник. С многочисленными водоемами таежной зоны связаны чирок-свистун, большой крохаль и чернозобая гагара.

Рептилий и амфибий в тайге мало. Из них следует назвать живородящую ящерицу, остромордую лягушку и реже встречающегося тритона. В тайге Восточной Сибири встречаются крайне редко сибирский углозуб, или четырехпалый тритон, — единственный в Палеарктике представитель этого восточноазиатского рода. Обыкновенная жаба представлена местным подвидом *Bufo bufo asiaticus*. Из змей есть гадюка и щитомордник, а из ящериц — только живородящая.

Ихтиофауна тайги богаче за счет многочисленных сигов. Для Восточной Сибири свойственно наличие эндемичных байкальских семейств голомянок (два вида, из них большая голомянка дает ценный жир) и широколобок, или байкальских бычков (в водах Байкала 24 вида из восьми родов). Интересно также присутствие чукучанов из американского семейства чукучановых рыб. В реках Восточной Сибири из этого семейства встречается всего один вид, а в Северной Америке оно представлено 18 родами и 84 видами. Тихоокеанские лососи — кета, горбуша,

чавыча, красная кижуч и семга – проходные рыбы, нерестящиеся в реках Восточной Сибири, относятся к ценным промысловым рыбам.

Большинство растительноядных насекомых тайги приурочены к хвойным породам и в период массового размножения наносят им большой ущерб. Таковы шелкопряд-монашенка, сосновый шелкопряд, еловая огневка (ее гусеницы поедают семена ели), пилильщики и рогохвосты. Большое количество в тайге жуков-короедов. Очень характерен для европейской тайги жук-восковик, родственник бронзовок. Есть типичные «указатели тайги», т. е, встречающиеся только в таежных условиях. К их числу относятся жужелицы; усач, клопы, живущие под корой хвойных; или хермесы, вызывающие образование на деревьях специфических галлов, и др. В тайге немало и кровососущих – комаров, мошек, мокрецов. Беспозвоночные тайги Ангарской подобласти включают массу эндемичных видов. Среди насекомых можно отметить сибирского апол-лона, желтушку, кедрового шелкопряда • - серьезного вредителя хвойных пород, несколько своеобразных жужелиц-брызгунов, усачей, рогохвостов и многих других, не известных широко. Большое количество видов не идет на восток дальше долины Енисея, например бабочка черный аполлон (*Parnassius mnemosyne*).

Фауна широколиственных лесов очень богата. Из млекопитающих характерны благородный олень, косуля, дикий кабан, в историческое время обитал зубр, а еще раньше тур. Небольшая популяция зубра обосновалась сегодня в заповедниках России и Польши.

Типичным хищником зоны до недавнего времени являлся дикий лесной кот, которого сегодня становится все меньше, в ряде районов его совсем не стало. Обычны волк, лиса и барсук, а из куньих – черный хорек и европейская норка, придерживающаяся берегов рек и других водоемов.

Огромное количество в данной зоне грузынов. Заяц-русак в настоящее время расселяется через зону широколиственного леса на север, вытесняя беляка, что связано с вырубкой лесов. Самыми характерными жителями лиственного леса следует считать сонь -садовую, лесную и полчка. Все они ведут ночной образ жизни, питаются орехами, желудями и плодами, а зимой впадают в спячку. В этой же зоне находится основная часть ареала бобра, связанного с водой и питающегося побегами и корой лиственных пород. Из мышевидных грызунов наиболее обычна рыжая полевка, лесная и желтогорлая мыши.

Из насекомоядных самым многочисленным видом становится обыкновенный еж. Он широко распространен также в лесостепи и даже в степи. Сохранившаяся популяция русской выхухоли обитает главным образом в этой же зоне.

Можно перечислить и типичных для широколиственных лесов сугубо лесных птиц. Это несколько видов дятлов, самым характерным из которых является зеленый дятел. Из голубей вяхирь, клинтух и обыкновенная горлица. Последняя нередко встречается на полях, где собирает опавшие при уборке зерна. Совы представлены неясытью, сплюшкой и сипухой. Из хищников следует назвать осоеда, орла-карлика, змеяда и мелкого сокола-пустельгу – очень полезную птицу, основным кормом которой являются насекомые и грызуны. Воробьиные настолько многочисленны, что можно отметить лишь наиболее привязанных к широколиственным лесам. Это лесной жаворонок, или юла, красноголовый

сорокопут, певчий (*Turdus philomelos*) и черный (*T. merula*) дрозды. Последний охотно селится в парках и даже на улицах, что обычно для Западной Европы. Соловей (*Luscinia luscinia*) - лучший певец среди европейских птиц – также весьма обычен на опушках леса или в парках. К ним присоединяются зарянка, пеночка-трещотка, синица-лазоревка. Из вьюрковых с широколиственными лесами связаны дубонос, зеленушка и прекрасная иволга – украшение европейской орнитофауны. Иволги приносят огромную пользу, истребляя вредителей леса – волосатых гусениц. Преимущественно к зоне лиственных лесов приурочены и вороновые грач, серая и черная вороны, галка. Эти птицы давно уже стали спутниками человека, и их чаще можно увидеть в городах и селах, чем в лесу.

Разнообразие и численность рептилий и амфибий в зоне постоянно растут. Болотная черепаха распространена всюду, хотя в густонаселенных областях Западной Европы она становится все более редкой. Из ящериц на западе зоны встречается зеленая. Прыткая же ящерица доминирует всюду. Из безногих ящериц обычна веретеница, которую благодаря змеевидным движениям нередко принимают за змею. Змеи представлены обыкновенной гадюкой, ужом и медянкой. Медянку часто несправедливо считают ядовитой и уничтожают. Среди амфибий очень распространены квакша – единственный европейский вид этого семейства, краснобрюхая жерлянка, жаба-повитуха (самцы ее носят выметанную самками икру на своих бедрах до вылупления головастиков), прудовая и озерная лягушки. Последняя поедает главным образом насекомых, но иногда нападает и на мелких птиц.

Пресноводные рыбы представлены осетровыми (немецкий осетр, белуга, стерлядь и др.) и карповыми (густера, плотва, лещ, голавль, европейский горчак и др.).

Беспозвоночные, особенно насекомые, достигают небольшого разнообразия. Перечислим только самых типичных. Из бабочек это переливницы, левана, известная своим сезонным диморфизмом, перламутровки, сатиры, голубянка-коридон и масса других. Из жуков характерны хищные красотелы, охотящиеся на гусениц бабочек, жужелицы рода *Carabus*, особенно луговая и жужелица-прокруст, рогач – украшение европейских дубрав, красивый усач (*Rosalia alpina*), многочисленные листоеды, долгоносики и др.

Степная фауна характеризуется прежде всего отсутствием настоящих лесных видов. Из западной части области из млекопитающих копытные в наше время совершенно вытеснены из степей человеком, но ранее здесь были большие стада диких лошадей (тарпанов), сайгаков и диких быков, или туров. Из хищников в степях существуют только эвритопные волк и лиса, а также специфические для этой зоны степной хорек, истребляющий сусликов, и перевязка (*Vormelaperegrina*).

Наиболее же характерными для степи зверьками должны считаться грызуны и прежде всего суслики – малый, крапчатый и на крайнем западе зоны серый. Кое-где сохранился и самый крупный грызун европейских степей байбак, или степной сурок. Ночной образ жизни ведут тушканчики – прыгающие зверьки с мощными задними ногами и длинным хвостом с кисточкой на конце. В степной зоне их несколько видов: земляной заяц, малый тушканчик, емуранчик. Очень характерны ведущие подземный образ жизни слепыш обыкновенный, любитель разнотравных

целинных степей, и слепушонка. Из мышевидных грызунов обычны полевки. Заяц-русак представлен несколькими подвидами. Из насекомоядных повсюду встречается обыкновенный еж, и лишь на востоке подобласти появляется ушастый еж (*Erinaceus auritus*), широко распространенный на равнинах Средней Азии.

В Восточной Сибири млекопитающие представлены антилопой дзереном, многочисленными сурками тарбаганами, даурской пищухой и даурским сусликом, нередок заяц-толай, распространенный также в пустынях Средней Азии и даже Аравии и Северо-Восточной Африки. Цокор сменяет слепыша и также ведет подземный образ жизни, питаясь сочными клубнями и корешками растений. Другие виды расселены значительно шире, и степи Ангарской подобласти – только часть их ареала (волк, лисица, корсак, ушастый еж, джунгурский хомячок и др.).

Орнитофауна степей содержит кроме широко распространенных эвритопных видов или же спутников человека многие типичные именно для этой зоны виды. Из куриных в степи встречаются серая куропатка и перепел, который активно расселяется и в другие зоны. Крупная дрофа в прошлом была здесь одной из очень многочисленных птиц, табуны ее насчитывали до 200 — 300 особей; с распашкой целинных степей и интенсивной охотой, в том числе и браконьерской, от бывшего обилия ничего не оставалось, и дрофа теперь стала очень редкой. Та же судьба постигла и стрепета. Журавль-красавка — житель степного юга. Когда-то он был широко распространен от низовьев Дуная до Казахстана и Юго-Восточной Сибири. Сейчас это крайне редкая степная птица. Хищные птицы представлены степным орлом (гнездится на земле, питается грызунами), степным лунем (также гнездится на земле) и степной пустельгой (истребляет в большом количестве насекомых, особенно саранчовых). Из птиц других семейств заслуживают упоминания золотистая щурка, селящаяся колониями в глинистых обрывах, удод и, безусловно, жаворонки: полевой, хохлатый, малый, а на востоке – черный. Песня жаворонка знакома всем, кто бывал в степи. Богата и фауна водоплавающих птиц, населяющих водоемы степной зоны. На побережье Черного моря встречаются своеобразные утки – пеганка и огарь.

Из рептилий распространены крупные полозы, особенно желтобрюх, достигающий 2-метровой длины, степная гадюка, ящурка разноцветная, которая, как правило, приурочена к пескам. Из амфибий в степи чаще всего встречаются озерная лягушка и зеленая жаба, отличающаяся большой эвритопностью. Оба вида истребляют много вредных насекомых и личинок. На востоке среди степных видов есть монгольско-сибирские типа монгольской ящурки.

В высоких горах юга Сибири из копытных обитает баран аргали, а в восточной ее части – снежный баран, или чубук, точнее азиатские его подвиды, так как ареал вида охватывает не только северо-восток Азии, но и северо-запад Америки. Сибирский козорог, или горный козел, живет не только в указанных районах подобласти, но и в горах Средней Азии, Афганистана и на северо-западе Китая.

Весьма обычны и многочисленны в горах грызуны. Это камчатский сурок, пищуха и даже суслики, заходящие из степей. Только для альпийской зоны характерны каменные полевки (род *Alticola*) – представители самых высокогорных млекопитающих. Один из видов их — лемминговидная полевка (*A. macrotis*

lemminus) -интересен тем, что на зиму белеет. Питаются полевки травами и лишайниками.

Среди птиц высокогорий распространены бекас-отшельник, или горный дупель, алтайский улар, белая и тундряная куропатка и другие птицы. Многие насекомые имеют типичные арктоальпийские ареалы (бабочки рода *Egebia*). В ряде случаев арктоальпийские виды на юге Ангариды выступают в качестве ледниковых реликтов.

Пресноводные рыбы бассейна Черного и Каспийского морей практически те же, что и в водоемах зоны широколиственных лесов. Особенно характерны осетровые, а среди них – стерлядь. Беспозвоночные степной зоны включают виды средиземноморского и среднеазиатского распространения. Таковы паукообразные – сольпуга, крупные пауки тарантулы, роющие вертикальные норки в земле, ядовитые каракурты. Из насекомых в степях обычны и многочисленны саранчовые. Ряд их видов серьезно вредит сельскохозяйственным растениям. Это итальянский прус, мароккская, а также перелетная саранча. Однако чаще встречаются одиночные саранчовые, или кобылки, коньки и травянки. Появляются и богомолы. Тараканы также имеют своего представителя — степного таракана – единственного степняка в этой мезофильной и лесной группе. Типично степные виды жуков есть среди чернотелок, златок, листоедов, усачей, жужелиц и других семейств. Многие из них являются индикаторными видами. Таковы крупные жужелицы из рода *Carabus*, усачи рода *Dorcadion*, листоеды и др. Из бабочек отметим лугового мотылька – известного вредителя, степную зорьку, сатира-бризеиду, совок (яровая, стеблевая и др.). Среди мух значительное место в степной фауне занимают хищные ктыри, особенно выделяется гигантский ктырь – самая крупная муха в нашей фауне. В степной зоне много муравьев из родов *Camponotus*, *Proformica*, *Cataglyphis* (бегунки) и *Polyergus* (амазонки).

Наземные моллюски придерживаются в основном интразональных биотопов, но около 15 видов (из 71) можно отнести к типичным обитателям степей европейской части подобласти: виды рода *Helicella* (ксерофилы по природе), несколько видов рода *Helix* (к ним относится и виноградная улитка) и др. Степные моллюски являются промежуточными хозяевами паразита скота – ланце-видной двуустки.

Большинство дождевых червей степной зоны относится к широко распространенным видам, иногда с вссветным распространением. Но два вида — *Eisenia gordejefi* и *Dendrobaena intermedius* — характерны только для зоны степей. Полезная роль дождевых червей в почвообразовательном процессе общеизвестна. Но они могут приносить определенный вред, поскольку являются носителями и передатчиками паразитарных заболеваний домашних животных (свиней, птиц).

Область Древнего Средиземья охватывает аридные и субаридные территории, окружающие Средиземное море и входящие в состав Средней и Центральной Азии. Природные условия ее при всем разнообразии характеризуются прежде всего аридностью климата. Осадки выпадают главным образом в холодное время года, лето сухое, что обусловило развитие пустынь, протянувшихся широкой полосой от Северной Африки до Центральной Азии.

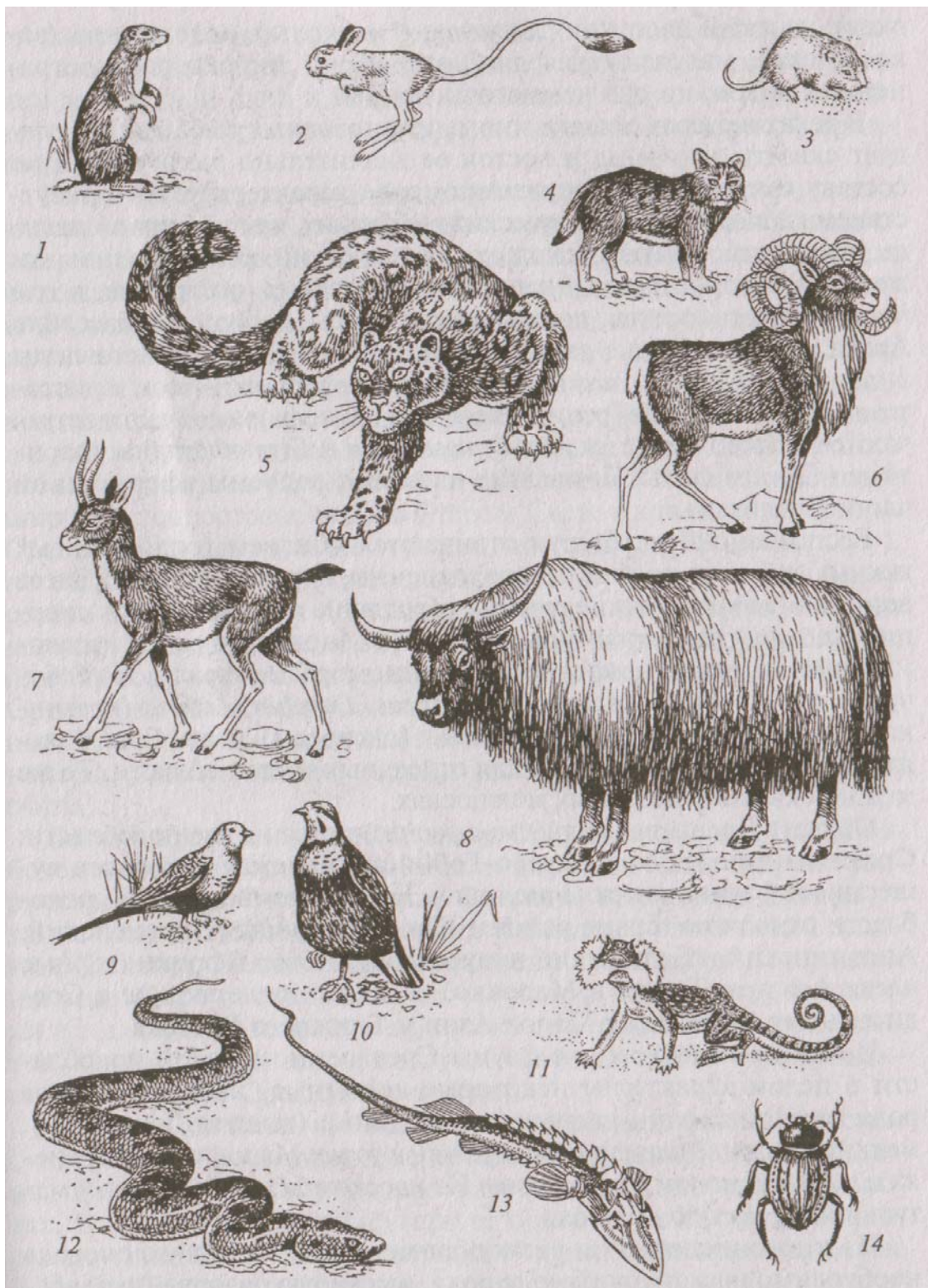
Из млекопитающих распространены семейства селевиниевых, тушканчиковых, многие песчанки, из грызунов – слепыши, обитают также виверровые, гиеновые, кошки (степная, барханная, манул, каракал), из копытных характерны ослы, горные бараны (муфлоны), антилопы, лань, из населяющих Палеарктику родов немало и эндемиков (рис. 57). Благодаря обилию пещер в горах многочисленны летучие мыши, в том числе подковоносы и длиннокрылы.

Орнитофауну составляют рябки, дрофы, жаворонки, пустынные сойки, из воробьиных – вьюрок канареечный (родоначальник комнатной канарейки), испанский воробей, сорокопуты, славки, каменки. В условиях горного рельефа живут грифы, горные куропатки, или кеклики. Обитатели водоемов имеют явно тропический или субтропический облик, как, например, фламинго и пеликаны.

Рептилий здесь значительно больше, чем в других областях Палеарктического подцарства. В основном это семейства гекконов (роды сцинковых гекконов и геккончиков, эндемичных для области), агамовых (среди них роды змеящериц и круглоголовок распространены только в пределах области) и настоящих ящериц. Последние особенно разнообразны, а род *Lacerta* богат видами именно в Средиземноморье, что дает основание считать этот район местом происхождения представителей рода. Много в области также ящурок. Среди змей довольно разнообразны ужи и полозы. Заслуживает упоминания эскулапов полоз, изображение которого (чаша с обвившейся вокруг змеей) служит эмблемой медицины. Из удавчиков, распространенных в Африке и Азии, встречаются степной, восточный песчаный. Настоящие ужи представлены как широко распространенными, так и присущими только области родами: медянок, литоринхов, ринокаламусов, эйренисов. Лишь обыкновенная медянка выходит в Европе за пределы области на север. Среди ядовитых змей на первом месте стоят гадюковые и именно род *Vipera* (гадюка, носорог, гюрза, кавказская, курносая и др.), насчитывающий здесь не менее десяти видов. Из других гадюковых следует назвать виды рода эфы. Есть и кобры – очковая (некоторые подвиды не имеют очкового рисунка) и египетская, или гая. В области Древнего Средиземья встречается единственный палеарктический вид семейства слепозмеек. В отличие от рептилий состав амфибий беден. Из отряда хвостатых семейства протеев в пещерных водоемах Югославии обитает европейский протей *Proteus anguinus*. Этот вид живет в полной темноте (глаза скрыты под кожей). У ближайшего его родственника -американского протeya (правда, из другого рода) глаза развиты и хорошо заметны. В области Древнего Средиземья распространено и несколько родов настоящих саламандр. Безлегочные саламандры, подавляющее большинство которых обитает в Северной Америке, представлены только одним родом, живущим в Южной Европе. Есть в области также эндемичные роды тритонов. Из бесхвостых амфибий встречаются чесночницы (сирийская и испалинская), из жаб и настоящих лягушек — несколько эндемичных (закавказская, малоазиатская лягушки) и ряд широко распространенных видов, но они немногочисленны.



Рис. 57. Характерные представители фауны области
 А – Средиземноморская подобласть: 1 – муфлон; 2 – генетта; 3 – лань; 4 – белоголовый сип; 5 – жемчужная ящерица; 6 – греческая черепаха; 7 – голубая сорока; 8 – протей; 9 – пещерная саламандра; 10 – бабочка архон; 11 – шелкопряд изабелла; 12 – фенек;



Древнего Средиземья (Г. М.Абдурахманов и др., 2001):

Б – Сахаро-Гобийская подобласть: 1 — тонкопалый суслик; 2 — большой тушканчик; 3 — большая песчанка; 4 — хаус; 5 — снежный барс; 6 — архар; 7 — джейран; 8 — як; 9 — саджа; 10 — улар; 11 — круглоголовка; 12 — гюрза; 13 — лопатонос; 14 — чернотелка стернодес

В реках и озерах области много пресноводных рыб. Однако следует сказать, что запад и восток ее значительно различаются по составу ихтиофауны. Средиземноморье характеризуется присутствием карпозубых – тропических рыб, таких, как афании и цихлиды, что придает фауне несколько экзотический облик. В основном же здесь распространены карповые, лососевые, осетровые, в том числе севрюга, осетры, ложные лопатоносы, живущие в бассейне Арала. Обыкновенные сомы, кроме европейского, представлены эндемичным родом *Parasilurus*, один вид которого – сом Аристотеля – живет в реках Греции. В составе ихтиофауны области встречаются также горные (роды *Glyptosternum* и *Glyptothorax*) и клари-евые (*Clarias*) сомы. Последние населяют водоемы африканской части Средиземья.

Беспозвоночные области отличаются обилием теплолюбивых южных групп и вообще многочисленны и разнообразны. Здесь встречаются тропические группы, заходящие в область с юга: скорпионы, солытуги, пауки-тарантулы и др. Множество родов насекомых имеют типичные древнесредиземноморские ареалы. Из бабочек – это *Zerynthia*, из жуков – *Broscus*, *Duvalius*, *Lethrus* (кравчи-ки), *Dorcadion* (усачики), *Stylosomus* (листоеды) и др. Еще большее число родов эндемичны для отдельных частей области. То же можно сказать о наземных моллюсках.

Область Древнего Средиземья расчленяется на две подобласти: Средиземноморскую и Сахаро-Гобийскую, между которыми существуют фаунистические различия. К Средиземноморской подобласти относятся горные районы Южной Европы (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова), север Африки (горные части Алжира, Туниса и Марокко), а также прилегающие к Средиземному морю части Малой Азии и Ближнего Востока.

Из млекопитающих для фауны Средиземноморской подобласти в целом характерны некоторые копытные, например, виды рода муфлоны, лань, виверровые хищники (генетта, ихневмон), мелкие кошки. Медведи сохранились в горах Марокко, в Пиренеях и на Балканском полуострове. Из насекомоядных следует отметить пиренейскую выхухоль.

Из многочисленных и разнообразных птиц в первую очередь необходимо назвать голубую сороку, имеющую разорванный ареал, западная часть которого охватывает Пиренейский полуостров, а восточная – Дальний Восток. Обычны воробьи рода *Petronia*, канареечные вьюрки, славки, пересмешники, каменки, тугайные соловьи, средиземноморская славка-портной. Из водоплавающих птиц типичен мраморный чирок. Неотъемлемым элементом средиземноморского горного ландшафта являются грифы и стервятники. Черный гриф и белоголовый сип наиболее свойственны этой подобласти, а обыкновенный стервятник распространен до Средней Азии и Индии. Фламинго, пеликаны и змеешейки составляют экзотический элемент средиземноморской орнитофауны.

Рептилии представлены большим количеством специфических видов, многочисленны черепахи — водяные, болотная и наземные, наиболее известна греческая черепаха. Хамелеоны являются выходцами из Эфиопской области. Встречаются они только в Южном Средиземноморье. Гекконы же гораздо многочисленнее и нередко поселяются даже в домах. Есть также агамы, но только на южном и восточном побережье Средиземного моря. Группа сцинков представлена на островах Средиземного моря красивой золотистой мабуей, а также

веретенообразными *Chalcides* и длинноногими сцинками *Eumeces*. Многочисленны в Средиземноморье широко распространенные в Старом Свете настоящие ящерицы. Среди них эндемична жемчужная ящерица (до 75 см в длину), населяющая Пиренейский полуостров, юг Франции, Италию и северо-запад Африки. Особенно много так называемых степных ящериц, живущих на скалах и в населенных пунктах. Желтопузик, или блавор, как его называют на Адриатике, не менее обычен. Среди змей масса ужей и полозов. К последним относится эскула-пова змея, а также красивый леопардовый полоз, из ядовитых — виперы, или настоящие гадюки (аспидовая, курносая, носатая, гюрза).

Богат и красочен мир насекомых Средиземноморья. Среди бабочек много эндемиков как локальных, так и более широко распространенных. Это кавалеры, белянки, нимфалида, сатиры, а также замечательный коконопряд Изабеллы – локальный эндемик Испании. Немало эндемиков среди жуков: крупные жужелицы рода *Carabus*, светлянки, своеобразные чернотелки, навозники и т.д. Следует назвать и эфиопских по происхождению термитов, а также скорпионов, которых особенно много на африканском побережье Средиземного моря.

Сахаро-Гобийская подобласть своеобразна в фаунистическом отношении. Млекопитающие представлены прежде всего копытными и грызунами, играющими важную роль в местных биоценозах. В фауне Сахары присутствует оригинальный род африканских сусликобелок *Xerus*, живущих в норах, но похожих на белок. В Ирано-Туранских пустынях распространен родственный сусли-кобелкам *Spermophilopsis leptodactylus* — обитатель песчаных пустынь. Очень типичны для подобласти тушканчики, хорошо приспособленные к специфическим условиям пустынь. Это ночные животные, выходящие из нор с наступлением темноты. Зимой тушканчики проводят в спячке. Роль их в пустынных биоценозах велика. В Сахаре обитают представители только одного рода *Jaculus* (песчаные тушканчики), в Средней Азии и Иране к ним добавляются гребнепалые, толстохвостые и мохноногие тушканчики, а также земляные зайцы. В Центральной Азии преобладают трехпалые карликовые тушканчики, длинноухий и карликовый пятипалый тушканчики и весьма распространенный тушканчик-прыгун, заходящий в горы до высоты 2000 м. Не менее часто встречается подсемейство хомяковых – песчанки. Они напоминают крыс, но имеют опушенный хвост. Представители рода карликовых песчанок живут в пустынях Северной Африки, Аравии и Передней Азии. В Сахаре это самые массовые млекопитающие. В тех же местах обитают и гатэры, или голоподошвенные песчанки, - основной в Африке природный резервуар чумы. Только в пустынях Центральной Азии живут малые песчанки рода ***Brachiones***. В Передней, Средней и Центральной Азии встречаются виды мохноногих хомячков и средних хомячков. Представитель последнего – сирийский, или золотистый хомячок, – разводится в лабораториях и в домашних условиях.

Немало в подобласти хищных зверей. В густых зарослях камыша кое-где сохранился тигр (в Средней Азии он исчез в 40-е годы); в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая изредка попадает снежный барс, или ирбис; леопард распространен в Африке и южной половине Азии, иногда встречается в Средней Азии. Мелкие кошки характерны для всей подобласти, особенно степная; барханный кот и каракал не заходят в центральноазиатскую часть, а хаус — в сахарскую. Резко отличается от

кошек гепард, встречающийся иногда во всех пустынях подобласти. Виверровые, столь типичные для Палеотропического царства, на западе Сахаро-Гобийской подобласти представлены генеттой. Чрезвычайно интересен медоед. Это сравнительно крупное животное с черным брюшком и седой спиной питается рептилиями, песчанками, насекомыми. Ареал его – Южная и Центральная Африка, Передняя и Средняя Азия до Индостана включительно. Своеобразно распространение лисиц и их родственников фенеков. Миниатюрная лисичка *F. zerda* (1,5 кг) живет в пустынях Северной Африки, Синайского и Аравийского полуостровов, ведет ночной образ жизни, способна зарываться в песок, имеет очень длинные уши (более 15 см при общей высоте животного 30 см). В Иране, Афганистане и на северо-западе Индостана живет небольшая афганская лисица. Лисица корсак обитает в полупустынях и сухих степях от Ирана до Монголии. Выходцем из Эфиопской области следует считать полосатую гиену, которая отсутствует только в центральноазиатской части подобласти.

Группа копытных довольно многочисленна. Антилопы, по меньшей мере шесть родов, представлены в Сахаро-Синдской части белым ориксом, саблерогой антилопой, аддаксом и тремя видами газелей. В Ирано-Туранской части живет джейран, а в Центральной Азии, кроме него, монгольский (*Procapra gutturosa*) и тибетский (*P. picticaudata*) дзерены, оронго, такин и сайгак. Горные козлы и бараны по горным системам от Северной Африки и Аравии до Тибета: на западе – нубийский козел, в Ирано-Туранских горах – безоаровый, винторогий и сибирский козел, или козерог (последний заходит в центральноазиатскую часть). Гривистый баран живет в Северной Африке, различные подвиды горного барана – так называемые муфлоны, архары и аргали – в Передней, Средней и Центральной Азии. Из быков встречается лишь тибетский як.

Орнитофауну равнин и гор Сахаро-Гобийской подобласти лучше охарактеризовать отдельно. Типичными для пустынь птицами считаются саксаульные сойки, два вида которых населяют пустыни Средней Азии и Монголии. Будучи близкими родичами лесной птицы кедровки, саксаульные сойки приобрели ряд адаптации, позволивших им освоить новую экологическую нишу. К жизни в пустынях хорошо приспособлены также многие рябки, но особенно саджи, или копытки. Второе название «копытка» птица получила благодаря сращению оперенных пальцев ног, в результате чего образовалось подобие заячьей лапы. Толстые кожистые подошвы предохраняют ноги от ожогов при бегании по раскаленной почве в пустыне. В пустынях Средней и Центральной Азии живет обыкновенная саджа. В Тибете и на Восточном Памире водится горная саджа. Встречаются в пустынях и дрофы, особенно джек (ареал его охватывает все равнинные части подобласти), а также куропатки, из которых пустынная обитает в Передней и на юге Средней Азии. Много на равнинах и жаворонков (малый, хохлатый и др.). Из других воробьиных «пустынниками» являются пустынный сорокопуд, славка-скотоцерка, саксаульный воробей, пустынная каменка.

Особую группу биотопов на равнинах Сахаро-Гобийской подобласти представляют оазисы, тугаи и орошаемые участки. Наличие здесь древесно-кустарниковых насаждений и лучшие микроклиматические условия привлекают самых различных животных, и птицы среди них играют далеко не последнюю роль.

Тут встречаются фазаны, испанский воробей, тонкоклювая камышовка, большая бухарская синица, зимородок, изредка орел-змееяд. Большая часть птиц, населяющих тугай, относится к широко распространенным. По ленточным лесам – своеобразным «экологическим желобам» – происходит расселение птиц с юга на север. Это касается великолепной райской мухоловки, синего дрозда, или синей птицы *Myophonus coeruleus*, из Индии, розового скворца. Многие из тугайных птиц переселяются в оазисы и становятся спутниками человека. Белый аист и египетская горлица, например, обитают только в населенных пунктах африканской и среднеазиатской пустынь.

Очень большим своеобразием отличается горная орнитофауна Сахаро-Гобийской подобласти, особенно ее альпийские районы, лучше выраженные на востоке.

Характерными высокогорными птицами из отряда куриных являются улары. В Передней Азии, в горах Малого Кавказа и Копетдага – каспийский улар. В горах Средней и Центральной Азии живут еще два вида – гималайский и тибетский улары. Улары - крупные птицы, легко и ловко бегающие по крутым склонам. В полете они громко свистят. Улары не пьют воду, а ограничиваются влагой растений. На Памире оба вида уларов живут на высоте свыше 4000 м. В многоснежные зимы улары пасутся вместе со стадами козорогов и архаров, собирая семена на раскопанных ими участках. Птенцы уларов легко приручаются. Обильны также клушицы, населяющие альпийскую зону, а также альпийские галки, которые отсутствуют только в Северной Африке. Хищные птицы представлены черным грифом, типичным для высокогорий, белоголовым сипом, не заходящим в Центральную Азию, снежным грифом, или кумаем, кое-где к нему присоединяется бородач, или ягнятник, единственный гриф с оперенной головой и шеей. Среди воробьиных выделяются вьюрки – альпийский и горные, характерные для Средней и Центральной Азии. Водоемы альпийской зоны привлекают на период гнездования оригинального индийского гуся, ареал которого охватывает Среднюю и Центральную Азию, где высоко в горах гнездится также кулик-серпоклюв - единственный представитель особого подсемейства куликов, который хорошо плавает. Из-за хорошей способности птиц к расселению местный эндемизм их выражен гораздо слабее, чем в фауне зверей.

Рептилии в Сахаро-Гобийской подобласти представлены более богато, чем в других палеарктических подобластях. Главным образом здесь распространены ящерицы и змеи. Семейство гекконов, распространенное на всех материках, представлено здесь большим количеством видов из разных родов. Из примитивного подсемейства зублефаров в Передней Азии обитает иранский зублефар. Сцинковые гекконы живут в песчаных пустынях Средней и Центральной Азии. Для среднеазиатских пустынь типичен гребнепалый геккон. В пустынях Сахары распространены тонкопалые гекконы, а виды геккончиков и голопалых гекконов встречаются по всей подобласти. Широко распространены круглоголовки и агамы. Настоящих агам больше всего в Африке, викарирующие виды сменяют друг друга на всем протяжении подобласти. Круглоголовки, отличающиеся оригинальной способностью закручивать колечком кончик хвоста, встречаются от Восточного Закавказья до Северо-Западного Китая. В песчаных пустынях Средней Азии обитает

крупная ушастая круглоголовка. Пожалуй, наиболее интересны из агамовых так называемые шипохвосты, населяющие сухие пустынные и скалистые местности на севере Африки, в Юго-Западной и Центральной Азии. В Сахаре они обитают на окраинах оазисов и среди холмов на границе с песчаной пустыней. Хвост у этих ящериц короткий, плоский и покрыт сверху большими колючими чешуями. Крупные виды достигают 75 см в длину. Есть в подобласти и представители семейства сцинков. Это мабуи (золотистая мабуя распространена в Аравии, Передней и Малой Азии, а также на юге Средней Азии), гологлазы со сросшимися, как у змей, веками в виде прозрачного окошка, змеоящерицы с редуцированными конечностями, настоящие сцинки и др. Из настоящих ящериц в подобласти широко распространены ящурки, хотя есть и другие роды (змееголовки, гребнепалые ящерицы). Ящерицы, живущие в песках, имеют своеобразные приспособления для передвижения по рыхлому субстрату или же закапывания в песок – пальцы у них снабжены роговыми чешуйками и выростами, увеличивающими площадь. В Передней и Средней Азии по речным долинам и в предгорьях живет крупная безногая ящерица желтопузик. Один род семейства варанов представлен крупным серым вараном. Ареал его охватывает всю подобласть, за исключением Центральной Азии.

Змеи подобласти не менее разнообразны. Это семейства слепунов, узкоротых змей, удавчиков, ужеобразных, аспидовых, га-дюковых и ямкоголовых. Среди ужеобразных выделяется род полозов. Одни виды его широко распространены (разноцветный и пятнистый), другие имеют малые ареалы, приуроченные в основном к Сахаро-Синдским или к Ирано-Туранским пустыням. В Северной Африке и Передней Азии встречаются остромордые ужи, ведущие полуроящий образ жизни. Из них венценосный лито-ринх живет только в Сахаре и Ливийской пустыне, а афганский - в Передней Азии. Из других ужеобразных отметим знаменитую стрелу-змею – жителя песчаных пустынь Средней и Центральной Азии. Это стремительно передвигающееся животное питается только ящерицами, а молодые особи — насекомыми. Аспидовые представлены кобрами – индийской (среднеазиатский подвид без очкового рисунка) и египетской, а гадюковые рядом видов, среди которых наиболее известны степная гадюка, гюрза, рогатые гадюки и эфы. Рогатые гадюки и эфы передвигаются «боковым ходом»: задняя половина туловища забрасывается вперед и вбок, а затем к ней подтягивается передняя. При этом змея опирается только на концы туловища и на песке остается след в виде косых полосок. Гадюки и эфы способны зарываться в песок и издавать «шипение» трением боковых чешуек тела. Рогатые гадюки живут в Сахаре и на Аравийском полуострове, эфы – на севере Африки, в Передней Азии, Индии. Ямкоголовые змеи представлены щитомордником обыкновенным. Ареал его захватывает также часть Средней и Центральной Азии.

Черепаш в подобласти мало. Из водяных черепах каспийская обитает от северо-запада Африки до Туркмении, болотные – на северо-западе Африки, в Европе, Турции, на севере Ирана, на Кавказе и на западе Туркмении. Встречаются и сухопутные черепахи. В пустынях Северной Африки живут два вида – египетская и средиземноморская. Последняя распространена до Ирана и Азербайджана. В Туранских пустынях обычна степная черепаха. Сухопутные черепахи

растительноядны. Весной они ведут активный образ жизни, а затем впадают в спячку. Состав амфибий довольно беден. Из хвостатых в Центрально-Азиатских пустынях живут только углозубы – сибирский и семиреченский. Саламандра заходит лишь на запад Малой Азии. Там же попадает и малоазиатский тритон. Бесхвостые представлены лягушками и жабами, из которых наиболее обычна серая жаба. На северо-востоке Африки живет нильская лягушка, ведущая водный образ жизни.

Среди пресноводных рыб выделяются своеобразные осетровые – аральские лопатоносы, эндемики Амударьи и Сырдарьи. Из лососей есть аральский лосось, нерестящийся в Амударье, ручьевая форель (в верхнем течении Амударьи), хариусы (в Монголии). В нижнем течении Нила обитает единственный представитель особого семейства – гимнарх, способный испускать электрические импульсы. Это явный экзот в палеарктической фауне рыб. Для рек и озер подобласти типичны карповые рыбы – плотва, кутум, ельцы (промысловое значение имеют чебаки), алтайские османы (в Центральной Азии), пескари, усачи и храмули, и азиатские маринки и османы. В Центральной Азии, реже в других районах, многочисленны голецы. Некоторые из них живут только в высокогорных водоемах (например, тибетский голец). Нередки в подобласти и сомы, тибетский сомик встречается в водоемах Средней и Центральной Азии. Только там встречаются представители тропического семейства цихлид.

Многочисленны и разнообразны насекомые. Для пустынь типично обилие жуков-чернотелок. В пустынях Турана большинство чернотелок составляют эндемичные виды. В Центральной Азии есть свои эндемики, в основном обитатели пустынных плоскогорий. Подобная картина распространения свойственна большинству хрущей, листоедов, жужелиц и других семейств жуков. Укажем их наиболее характерных представителей. В песчаных пустынях живут жуки-хрущи – все с глубоко зашедшими морфологическими адаптациями к среде. Пустынные предгорья и низкогорья населены многочисленными жуками-красавчиками, из которых только в Средней Азии насчитывается 60 эндемичных видов. Характерны также представители древнесредиземноморского рода листоедов. В горах Сахаро-Гобийской подобласти развит очень богатый и высокоэндемичный мир насекомых. Это бабочки аполлоны, сатиры, саранчовые и кузнечики, листоеды. Субтропический характер биоценозов подобласти подчеркивается наличием термитов, палочников, скорпионов, сольпуг.

Восточно-Азиатская, или Гималайско-Китайская, область

включает юго-восток внетропической части азиатского материка: Приморье, Северный и Средний Китай, Корею, Японию (кроме северного острова Хоккайдо), Восточный Тибет и восточную часть южного склона Гималаев. Область граничит с тропиками Юго-Восточной Азии.

Животный мир области очень разнообразен. Примесь индо-ма-лайских форм местами значительна. Кроме того, здесь можно встретить и американские группы, расселившиеся в период материкового соединения на севере. Известную «экзотичность» придают фауне мартышкообразные обезьяны – макаки и тонкотелы. Первые представлены в горах Юго-Восточного Китая медвежьим ма-каком, а в Японии — японским. Медвежий макак населяет не только равнинные леса, но и горные районы с суровыми зимами, где ему приходится в поисках пищи

раскапывать снег. В хвойных и бамбуковых лесах Западного Китая на высоте до 3000 м можно встретить гималайских тонкотелов. Только после установления в горах снежного покрова обезьяны спускаются в долины и кормятся в садах и на огородах. Восточноазиатская область нередко рассматривается как возможный центр происхождения оленей. Действительно, в ней есть разные их группы – от мелких с торчащими клыками и водяных оленей эндемичного в Китае рода *Huopotes* до крупных пятнистых и беломордого оленя, открытого Пржевальским в Тибете. Крупный олень Давида, или Милу, сохранился в настоящее время только в неволе, хотя в исторические времена был очень многочислен в Северо-Восточном Китае. В горах Западного Китая обитают оригинальные копытные из подсемейства козлов. Внешне они напоминают мускусного быка или некоторых антилоп. Речь идет о горалах, серау и такинах. Обычна в области также косуля. Насекомоядные включают большое число эндемиков. Это своеобразные виды семейства гимнуровых – китайский гимнур, живущий в горах Сычуани, кротовые из рода мопера – большая и малая, распространенные в Китае, Японии и в Приморье, а также оригинальный землеройкот из Сычуани. Из грызунов распространены несколько видов пищух, эндемичные южноазиатские полевки и крысовидные хомячки. Индо-ма-лайский элемент в фауне представляют белки рода *Dremomus*. Обитает в Японии и крайне примитивный древесный заяц *Pentolagus furnessi*.

Хищников в области много, и среди них, кроме широко распространенных волков и лисиц, немало оригинальных форм. В первую очередь это енотовидная собака, обитающая в лесах Юго-Восточной Азии. Она несколько напоминает американского енота-полоскуна (с «маской» на морде). Этот практически всеядный зверь неоднократно акклиматизировался в Европе, в том числе и в европейской части России. В горах живет красный волк *Canis alpinus* из восточноазиатского рода. Медведи имеют несколько представителей. Из них наиболее типичен гималайский, или черный, медведь. Оригинальны восточноазиатские панды, близкие к енотам, распространенным в Америке. Ареал малой панды выходит за пределы области на юге, но родина этого горного вида – Юго-Западный Китай. Панда активна ночью, а днем спит на деревьях, кормится побегами бамбука, травой, фруктами, иногда поедает яйца и птенцов. Большая панда *Ailuropoda melanoleuca* похожа на медвежонка, имеет массивное тело с короткими широкими ногами. Подушечки на пальцах и голая подошва помогают ей удерживаться на гладких стеблях бамбука. От медведей панду отличает довольно длинный хвост. Окраска большой панды белая с черными пятнами (вокруг глаз так называемые очки). Панда – скрытное животное, изучена слабо. Таким образом, в фауне млекопитающих Восточно-Азиатской области есть эндемик высокого ранга. Из других хищников назовем тигра, дымчатого леопарда, снежного барса, крупную куницу харзу. Индо-ма-лайский элемент представляет здесь трехполосная циветта из виверровых.

В богатую орнитофауну Восточно-Азиатской области входят разнообразные фазаны (золотой и алмазный, королевский, рогатые фазаны и моналы). Фазаны в основном принадлежат китайской горной фауне. Своеобразны журавли, считающиеся в ряде районов священными птицами. Японский журавль еще держится в Приморье и Приханкайской низменности, но в самой Японии он крайне редок. На грани исчезновения находится и красноногий ибис. Аисты представлены

эндемичным, а утки – очень красивой мандаринкой. Много в области выходцев из соседней Индо-Ма-лайской области. Это многочисленные зимородки и стрижи (иглохвосты), широкогороты из сизоворонковых, белоглазки и даже птицы бюльбюли и рыбный филин. Типично палеарктические птицы включают самостоятельные виды. Перечислить их из-за большого разнообразия невозможно. Отметим только, что уже упоминавшаяся при описании фауны Средиземноморья голубая сорока после громадного перерыва снова появляется в Приморье, Китае и Японии.

Среди рептилий обращают на себя внимание трехкоготные черепахи (съедобный китайский трионикс). Из змей обычны и разнообразны полозы рода амурский, краснопинный, тонкохвостый, японский и др. Гадюковые представлены крайне примитивной бирманской гадюкой с короткими ядовитыми зубами и красивой, но смертельно ядовитой цепочной гадюкой, заходящей из Индии и Южного Китая. Из ямкоголовых змей обычен щитомордник восточный. Среди ящериц замечательны лесные долгохвостки, отличающиеся чрезвычайно длинным хвостом, которым они могут цепляться за ветки деревьев и в таком состоянии проводить целые ночи. Из гекконов и сцинков здесь встречаются несколько видов. Среди амфибий наибольший интерес представляют хвостатые. Когтистые тритоны, распространенные в Китае, Корее, Японии, снабжены роговыми когтями, что не свойственно амфибиям. Исполинская саламандра, живущая в горных реках Японии и Восточного Китая, считается самым крупным современным земноводным (достигает 160 см). Мясо ее съедобно и употребляется в пищу, поэтому саламандр всюду преследуют. Вид стал очень редким. Среди лягушек и жаб есть эндемичные виды.

Пресноводные рыбы на севере области представлены викарными видами палеарктических родов (горчак, калуга, китайский сом и др.), но уже в Китае ихтиофауна приобретает своеобразные черты. Касатковые сомы, опасные из-за выделяемой ими ядовитой слизи и острых колючек, обитают и в бассейне Амура. Из карповых, достигающих в Юго-Восточной Азии особого разнообразия, в первую очередь следует упомянуть серебряного карася. Эта обычная в Китае рыба послужила материалом для селекции декоративных так называемых золотых рыбок (вуалехвостов, телескопов, комет и др.). Промысловое значение имеют черный и белый амур, близкие к усачам, субэндемичные кони, желтоперы, белые и черные лещи, хищные желтощеки и др. Среди мелких рыб многие обладают красивой расцветкой и интересным поведением, за что их охотно держат в аквариумах. Таковы лабиринтовые и некоторые карпозубые.

Насекомые Восточно-Азиатской области интересны не только из-за эндемизма многих из них, но и главным образом благодаря их фаунистическим связям. Здешняя фауна насекомых включает много третичных реликтов. Только здесь встречается род *Cupes* из семейства жуков, представители которого живут и в тропиках, и в Северной Америке. Представителей палеотропических или индомалайских семейств немало. Эндемичны для подобласти крупные и очень красивые металлически окрашенные жуки-брызгуны. Самым интересным жуком считается громадный реликтовый усач *Callipogon relictus*, относящийся к роду, распространенному в Центральной и Южной Америке. Из бабочек отметим кавалеров-хво-стонощев явно тропического облика. Для многих шмелей

характерны ареалы, уходящие в южные районы Восточной Азии. Хотя энтомофауна Китая, Японии и Приморья изучена далеко не полностью, можно полагать, что не менее половины ее видов эндемичны.

Неарктическое подцарство. К нему относится та часть Северной Америки, которая лежит севернее тропика, островов Алеутские и Ванкувер (в Тихом океане), Ньюфаундленд, Гренландия и Бермудские (в Атлантике). Наиболее разнообразная фауна, в частности позвоночных, сосредоточена в южных районах, где самые благоприятные условия обитания. К северу это разнообразие постепенно, хотя и неравномерно, уменьшается до тех пор, пока не ограничится очень обедненной северной фауной, сходной с таковой в северной Палеарктике. На юге фауна Неарктики образует сложный переход к неотропической фауне. Млекопитающие Северной Америки представлены тремя эндемичными и большим количеством широко распространенных семейств. Из сумчатых присутствует американский опоссум, распространенный от Южной Канады до севера Южной Америки. Насекомоядные очень своеобразны. Это многочисленные кротовые из родов, не встречающихся в Старом Свете: причудливый звездонос имеет на рыльце 22 мягких мясистых подвижных голых луча. Среди грызунов выделяются эндемичные семейства гоферовых и аштодонтовых. Много зайцев, в том числе обычный беляк, несколько видов диких кроликов, среди которых водяной и болотный хорошо плавают и даже ныряют. Один вид пищух населяет северо-запад страны. Мешотчатопрыгуновые содержат ряд эндемичных родов из юго-западных штатов США. Это семейство распространено до северных частей Южной Америки. Беличьи представлены сурками, эндемичными луговыми собачками, сусликами и эндемичными родами антилоповых сусликов и бурундуковых белок. Настоящих белок также много, а летяги представлены эндемичным родом *Glaucomas*. Немало эндемиков и среди мышовок, хомяковых, полевковых. Выделяется ряд белоногих хомячков, или оленьих мышей, как их называют американцы.

Хищники, кроме волка и лисицы, имеют своих представителей из семейства собачьих. Это эндемичный рыжий волк, американские карликовые лисицы и эндемичный род серых лисиц, ведущих полудревесный образ жизни. Медведи представлены крупным бурым медведем (гризли) и барибалом, близким к гималайскому. Из енотов типичен полоскун, акклиматизированный в Старом Свете. Многочисленны куньи. Среди них выделяются голаркты - ласка, горноста́й, росомаха, эндемичный американский барсук и оригинальные скусны, или вонючки. Из кошек можно назвать пуму (хищник панамериканского распространения), заходящую из Южной Америки ягуарунди, и голарктическую рысь. Копытные представлены эндемичным семейством вилорогов, населяющим прерии запада Северной Америки. Из оленей распространены уже известные нам северный олень, или карибу, благородный олень и ряд видов американских оленей *Odocoileus*. Лось представлен очень крупным подвидом, а быки – бизоном. Палеарктических свиней заменяют пекари. Ежи, крысы, настоящие мыши отсутствуют. Непарнокопытных тоже нет, хотя первые этапы эволюции лошадей протекали в Новом Свете.

Среди водоплавающих и околоводных птиц Неарктики процент голарктов особенно велик. Таковы гагары и поганки, утки (в том числе крякva, широконоска, шилохвость и др.), гаги. Среди гусей встречаются эндемики: американский лебедь,

канадская казарка, очень красивая Каролинская утка, заменяющая здесь мандаринку. Среди дневных хищников, с одной стороны, встречаются роды и виды, общие и для Палеарктики (беркут, ястреб-перепелятник, кречет), а с другой – эндемичные: белоголовый орлан, коршун-слизнеед. Вместо стервятников в Северной Америке распространены грифы-индейки, а на юго-западе даже калифорнийский кондор. Из тетеревиных здесь обитает обыкновенная индейка, родоначальник домашних индеек. Живут и американские кукушки. Они интересны тем, что сами насиживают яйца, а не паразитируют, как европейская кукушка. Дятлы представлены яркими и красивыми видами (золотой, медный). Воробьиные крайне разнообразны и красочны; обильны южно-американские семейства. Это тирановые, котинги, пересмешники, древесницы, тру-пиалы. На севере подцарства много палеарктических видов: свиристели, крапивники, королики, пищухи, чечетки и др. Домового воробья завезли сюда из Европы. Обращает на себя внимание отсутствие скворцов. На крайнем юге к неарктической орнитофауне присоединяются экзотические колибри и попугаи.

Фауна рептилий отличается полным отсутствием настоящих ящериц и гадюковых змей. Место агам занимают игуановые — анолисы *Anolis* и фринозомы *Phrynosoma*. Амфисбены, которых много в Южной Америке, в Северной Америке также имеют своего представителя – пятнистую двуходку, обитающую в гнездах муравьев и термитов. Эндемичное семейство ядозубов объединяет всего два вида североамериканских ядовитых ящериц, единственных ящериц в мире, обладающих настоящими ядовитыми железами. Укус ядозуба опасен и для человека. Обитающие здесь безногие ящерицы также эндемичны. Среди змей подавляющее большинство относится к американским семействам и родам. Наиболее характерны ямкоголовые – щитомордники и гремучие змеи (последние отличаются наличием «трещотки» на конце хвоста). Все они очень ядовиты и опасны для домашних животных и человека. Аспидовых мало, причем кобры вообще отсутствуют. Удавы (калифорнийский, резиновая змея), обитающие в этом подцарстве, небольших размеров. Несколько неожиданным кажется разнообразие черепах. Встречаются представители семейств каймановых, пресноводных, сухопутных и трехкоготных черепах. Из сухопутных наибольшее значение имеют так называемые гоферовые черепахи, живущие на юге США. Черепаха-гофер, населяющая сухие песчаные местности, роет длинные (до 12м) норы. В этих норах селятся также лягушки, змеи, кролики, опоссумы и даже еноты. Мясо гофера съедобно и вкусно. В бассейне Миссисипи живет аллигатор – близкий родственник китайского аллигатора. Амфибии замечательны большим, чем в других частях северного полушария, обилием хвостатых. Это скрытожаберники, амбистомы, сиреневые, настоящие и безлегочные саламандры и, наконец, эндемичное семейство лягушек, относящееся к гладко-ногим или лиопельмидам. Кроме того, есть представители чесночниц, жаб, квакш и настоящих лягушек, среди которых лягушка-бык достигает больших размеров (до 20 см в длину).

Пресноводные рыбы Неарктики включают эндемичный род амиеобразных рыб с одним видом *Amia salva*. Это одно их самых примитивных семейств среди ганоидных рыб. Осетровые, населяющие воды северного полушария, представлены осетрами (атлантическими, тупорылыми, озерными, белыми) и американскими

лопатоносами – близкими родичами аральских лопатоносов Палеарктики. Семейство веслоносов имеет одного представителя в бассейне Миссисипи (веслонос *Polyodori*), а другого в Китае (*Psephurus*). Разрывы ареалов подобного типа характерны и для других животных. Неарктике свойственны рыбы монотипичного субэндемичного отряда панцирничкообразных с одним семейством каймановых рыб, или панцирников, известных с мелового периода. Наиболее обычна панцирная щука. Лососи и сиги распространены в основном на севере, как и в Палеарктике. Из настоящих костистых рыб отряда карпообразных чукучаны они и на северо-востоке Сибири, в Китае (по одному роду). На крайнем севере Неарктики живет далья, которую можно встретить и на северо-востоке Азии. В бассейнах Великих озер и Миссисипи обитает еще один замечательный эндемик – афредодер. Наконец, совершенно необычно выглядят слепоглазковые эндемичное семейство. Живут они в подземных водах карстовых пещер средней части Северной Америки и лишены зрения.

Некоторые беспозвоночные Неарктики указывают на родство ее фауны с палеарктической, другие же весьма своеобразны или связаны с фауной Неотропики. Для пресноводных моллюсков характерно семейство Unionidae с несколькими сотнями видов. Два десятка из них обитают в водах Палеарктики.

Оригинальная фауна насекомых проявляется главным образом среди жуков, в то время как бабочки, особенно дневные, маловыразительны. Есть в Северной Америке представители таких тропических групп, как термиты и привиденьевые.

Фаунистическое деление Неарктики впервые было произведено А. Уоллесом, вычленившим в ней четыре области (или подобласти, если принимать Неарктику за область). Мы же выделяем только **Канадскую и Сопорскую области**.

Царство Неогей

К царству Неогей относится Центральная и Южная Америка, за исключением ее крайнего юга (Патагонии, Огненной Земли и Фолклендских-Мальвинских островов). Северная граница проходит по южному краю Мексиканского плоскогорья. К Неогее также относятся острова: Большие Антильские, Багамские, Малые Антильские, Галапагос, Хуан-Фернандес и ряд мелких островков.

Фауна Южной Америки долгое время развивалась в изоляции от других фаунистических центров. Это и обусловило фаунистическое своеобразие Неогей. В данном регионе распространены примитивные группы млекопитающих, в том числе сумчатые, эндемичные отряды и семейства птиц, рептилий, амфибий, пресноводных рыб, насекомых и других беспозвоночных. В пределах царства выделяются две фаунистические.

Неотропическая область. Северная граница области совпадает с границей всего царства. Южная проходит по умеренным широтам юга материка, оставляя за пределами области юг Чили и Аргентины, а также острова Карибского моря, образующие самостоятельную область.

Фауна Неотропической области отличается высоким уровнем эндемизма, большой оригинальностью и наряду с этим дефектностью. Среди млекопитающих обращает на себя внимание эндемичный отряд неполнозубых, включающий семейства муравьедов, броненосцев и ленивцев (рис. 58). Приматы все без исключения относятся к надсемейству широконосы обезьян, эндемичному для

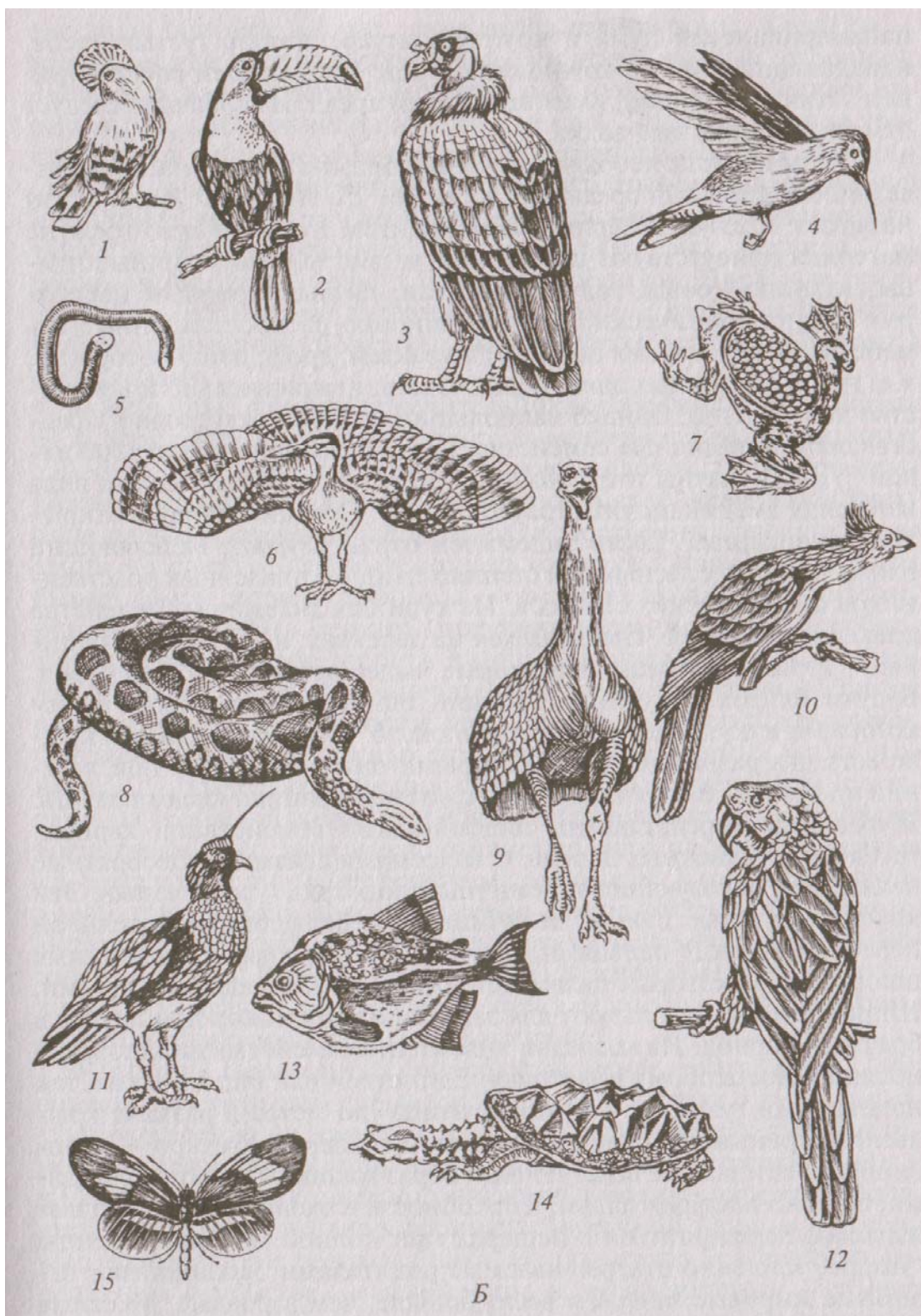
Неогеи. Оно состоит из двух семейств — игрунковых и цебид. Почти все их представители имеют цепкий хвост, типичный для лесных зверей области. Грызуны разнообразны, причем ядро их фауны составляет десять эндемичных семейств подотряда дикобразных, не считая более широко распространенных беличьих и хомяков. Это оригинальные древесные дикобразы, сцинковые, к которым относится известная «морская свинка», водосвинковые (*Hydrochoeridae*) с самым крупным в мире грызуном капибарой, агутиевые, шиншилловые, восьмизубые и др. Рукокрылые представлены девятью семействами; из них зайцеротые, дискокрылые, листоносые, дымчатые летучие мыши и кровососы вампиры эндемичны.

Прочие отряды и семейства млекопитающих являются относительно молодыми вселенцами и включают небольшое количество родов, где немало эндемичных видов. Из непарнокопытных в Неотропической области встречаются только тапиры. Парнокопытные включают следующие семейства: пекари, обитающие и в Северной Америке, верблюдовые, куда входят своеобразные ламы, и олени, относящиеся к подсемейству американских оленей. Некоторые из оленей (пуду и мазама) живут в лесах и на высокогорьях. Отряд хищных представлен несколькими семействами, среди которых наиболее многочисленны енотовые — носуха, кинкажу и др. Из кошек обычны оцелот, мелкая онцилла, ягуарунди, панамериканская пума и крупный ягуар, житель густых лесов, нападающий даже на крупных тапиров. Из медведей распространен *Tremarctos ornatus*, имеющий узкий ареал. Из собачьих следует отметить гривистого волка.



Рис. 58. Характерные представители фауны

A — млекопитающие: 1 — муравьед тамандуа; 2 — броненосец; 3 — ленивец; 4 — цепкохвостая обезьяна; 5 — обезьяна игрунка; 6 — древесный дикобраз; 7 — вампир; 8 — капибара; 9 — дикая морская свинка; 10 — ягуар; 11 — соленодон; 12 — лама;



Неотропической области (Г.М.Абдурахманов и др., 2001):

Б – от птиц до насекомых: 1 – каменный петушок; 2 – тукан; 3 – королевский гриф; 4– колибри; 5— червяга; 6— солнечная цапля; 7— пипа; 8— анаконда; 9-нанду; 10 – гоацин; 11 – паламедея; 12 — попугай ара; 13 – пиранья; 14 -черепаха матамата; 15 — бабочка гелеконица

Птицы области необычайно разнообразны и оригинальны. Эндемичных семейств среди них не менее 25. Не зря Ф.Дарлингтон называет Южную Америку «континентом птиц». В орнитофауне материка присутствуют цапли, ибисы, аисты,

утки, хищные птицы, кукушки, совы, голуби, попугаи, дятлы, стрижи и некоторые другие тропические и более широко распространенные семейства. В то же время здесь нет журавлей, дроф, птиц-носорогов, т.е. групп, типичных для Старого Света, незначительно и количество певчих птиц. Однако наибольший интерес, безусловно, представляют эндемичные семейства, насчитывающие около 1500 видов ОД всей фауны птиц области). К их числу относятся два вида из отряда американских страусов нанду. Обитают нанду в открытых ландшафтах. Также эндемичен отряд *Crypturt*, включающий плохо летающих лесных или степных птиц – отдаленных родственников американских страусов. Из куриных эндемичны семейства краксов, или гокко, гнездящихся на деревьях, и гоацинов. Гоацины – странные птицы. Некоторые выделяют их в особый отряд. Будучи близок к куриным, гоацин одновременно сходен с некоторыми кукушками. Летает он плохо. У птенцов на каждом крыле есть два развитых когтя, которыми они пользуются при лазании по веткам. В отличие от других птенцы гоацина умеют плавать. Журавлиные представлены эндемичными семействами карпам, трубачей и солнечных цапель. С водоемами связаны своеобразные паламедеи, образующие эндемичный подотряд гусеобразных. Эти крупные грузные птицы, величиной с лебедя, без плавательной перепонки между пальцами, имеют на сгибе крыла две мощные шпоры, из-за которых паламедеи называют шпорцевыми гусями. Шпоры птицы используют для защиты от хищников при драках в брачный период. Из козоедов эндемично семейство жиряков, относящихся к особому подотряду. Единственный вид жиряков, так называемый гуахаро, – крупная птица (до метра в размахе крыльев), устраивающая гнезда в глубоких пещерах. Гуахаро – колониальная птица. Она ведет ночной образ жизни и питается фруктами, обычно плодами пальм. Способность к эхолокации позволяет жирякам передвигаться в пещерах при полной темноте. Птенцы гуахаро, усиленно откармливаемые родителями, накапливают огромные жировые запасы и весят больше, чем взрослые. Местные жители используют жир гуахаро. Наиболее известными птицами Южной Америки являются колибри. В этом семействе, насчитывающем массу родов и видов, собраны чрезвычайно ярко окрашенные мелкие и мельчайшие птички Нового Света, причем подавляющее большинство их живет в Неотропической области. Многие виды обитают в горах, даже выше лесной зоны. Колибри – великолепные летуны, способные, подобно ночным бабочкам, «зависать» над цветками. Питаются они нектаром и мелкими насекомыми, добывая их из глубины цветка. Попугаи, будучи тропическими птицами, достигают в Неотропике особого разнообразия. Только здесь встречаются короткохвостые амазона (*Amazona*) и крупные яркие ара (*Ardea*) с длинными хвостами. Эндемичны также момоты (*Momotidae*) из отряда ракшевых, роющие, подобно зимородкам, норы в береговых обрывах. Дятловые представлены настоящими дятлами и туканами, которые отличаются непропорционально большим клювом яркой окраски. Питаются они плодами.

Воробьиные птицы исключительно своеобразны. Они относятся к подотряду кричащих *Tyranni* и включают ряд эндемичных семейств: топоколо, гусеницеядов, муравьеловок, печников, древолазов, манакинов, котинг, траворезов и др. У древолазов передние пальцы сращены у основания, а заостренный хвост при лазании по стволам деревьев создает хорошую опору. Клюв у них бывает самой

различной формы – от короткого прямого до длинного серповидного. Печники получили название из-за способности отдельных видов строить из глины громадные гнезда, похожие на печи. Манакины замечательны своим токованием, иногда коллективным, при котором они кричат и щелкают крыльями. Среди котинговых — лесных птиц, иногда называемых также звонарями, – выделяются формы с необычайным оперением (с хохлами на голове, перьевыми гребнями, кисточками и т.п.). Другие котинговые, как, например, скалистые, или каменные, петушки, привлекают внимание брачным поведением. У них бывает групповой ток, и тогда ярко-оранжевые самцы распускают хохолок, вытягивают крылья и хвосты и проделывают своеобразные движения – «танцы». В целом орнитофауна Южной Америки резко отличается от фаун Старого Света, хотя в ее составе есть и представители широко распространенных групп.

Рептилии Неотропической области менее оригинальны, что объясняется большой древностью класса и в связи с этим давностью расселения на земном шаре. Из черепах распространены семейства каймановых, или мускусных, черепах, встречающиеся и в Северной Америке; немногочисленные водные черепахи, большинство которых живет в тропиках Восточной Азии, и сухопутные, включающие всего два вида. Из подотряда бокошейных черепах два семейства — пеломедузы и змеиношейные — имеют представителей в Неотропике. Напомним, что другие виды семейств живут в Африке и на Мадагаскаре (пеломедузы) или же в Австралийской области (змеиношейные черепахи). Из ящериц необыкновенного разнообразия достигают игуаны. Их здесь сотни видов, большинство характерны для тропиков. Среди американских игуан встречаются крупные древесные формы, мелкие горные, скальные, степные, полуводные и др. У рода василисков самцы имеют на голове и спине кожистые выросты в виде гребней, что придает им фантастический вид. Морские игуаны живут только на Галапагосских островах и питаются водорослями. Есть в Южной Америке также сцинки и гекконы, но их меньше, чем в Старом Свете. Настоящих ящериц и варанов нет. Из змей заслуживают упоминания вальковатые с рудиментами задних ног. Они встречаются в бассейне Амазонки, а также в Индо-Малайской области. Южноамериканский род *Anilis* (сверташки) представлен очень красивым видом – коралловой сверташкой. В окраске ее чередуются ярко-красные и черные цвета в виде колец. Удавовые относятся к подсемейству *Boinae*, характерному только для Нового Света. Из них отметим настоящего удава, анаконду (крупнейший удав земного шара, связанный с водоемами бассейна Амазонки и Ориноко и нападающий на проходящих на водопой животных) и узкобрюхих удавов. Семейство аспидовых, распространенное в тропиках и субтропиках земного шара, представлено в Неотропике немногими видами – стройным и коралловым аспидами. Своей яркой окраской они очень похожи на сверташек. Настоящих гадюк в Новом Свете нет, но их с успехом замещают ямкоголовые гадюки, включая гремучих змей. Последние являются строго американскими формами. У всех ямкоголовых имеется термолокаторный орган в виде двух ямок между ноздрями и глазами. Тепловая (инфракрасная) радиация действует на термолокатор и позволяет охотящейся ночью змее точно определять местоположение своей жертвы. В Центральной и Южной Америке насчитывается около 40 видов ямкоголовых, среди которых жарарака, бушмейстер и

каскавела крайне ядовиты. Крокодилы и кайманы весьма многочисленны в реках Неотропической области.

Из земноводных в Центральной и Южной Америке распространены отряды безногих, бесхвостых и хвостатых, причем последние представлены исключительно бедно. Безногие из семейства червяг – тропические животные. В Южной Америке их 16 видов из трех эндемичных родов. Живут червяги в почве, нередко в муравейниках и термитниках, иногда в воде; кормятся червями и насекомыми. Из хвостатых и в Северной и в Южной Америке обитают безлегочные саламандры *Plethodontidae*. Очень многочисленны и разнообразны лягушки и жабы. В Неотропической области встречаются знаменитые пипы *Pipa*, откладывающие яйца в ячейки на спине и вынашивающие их до выхода молодых животных, свистуны, настоящие жабы, выделения кожных желез которых ядовиты. Среди последних выделяется громадная ага, не избегающая и солоноватых вод. Древесные лягушки, или квакши, разнообразны и красивы. Среди них следует отметить квакшу-кузнеца, отгораживающую глиняными валиками специальные участки в водоемах для икрометания; бразильскую квакшу, смазывающую дупла на деревьях особой смолой для их водонепроницаемости (дождевая вода попадает в дупло, и в нее самка откладывает яйца); квакш-филломедуз, поселяющихся в кронах высоких деревьев, где они склеивают листья в виде сумки и откладывают в нее яйца. Развившиеся из них головастики падают в воду, и там метаморфоз завершается. Наконец, сумчатые квакши имеют на спине особую выводковую сумку, в которой вынашивают яйца. Настоящие же лягушки отсутствуют в южной половине материка, а в северную проникли сравнительно недавно.

Пресноводные рыбы Неотропической области достигают огромного богатства при полном, однако, отсутствии карповых, столь характерных для тропиков Азии. Среди южноамериканских рыб выделяются двоякодышащие из семейства *Lepidosirenidae*. Близкие родственники их живут в Африке. Из тропических костноязычных встречаются представители родов аравана и арапаима с большим ячеистым плавательным пузырем, стенки которого пронизаны густой сетью капилляров. Такой пузырь может действовать как легкое, усваивая кислород. Арапаима – самая крупная из пресноводных рыб (длина до 3 м, масса до 180 кг). Эндемичное семейство электрических угрей содержит единственный вид, населяющий небольшие реки северо-востока Южной Америки и притоков Амазонки. Громадные электрические органы этой крупной рыбы служат для защиты и нападения — они способны давать разряд 350 — 500 В при силе тока всего 0,50—0,75 А. Питается электрический угорь рыбой. Из карпообразных (не карповых) многочисленны харациновидные (около 800 видов). Среди них широкую известность получила пиранья – представитель семейства пираниевых. Острые зубы и сильные челюсти позволяют им выхватывать куски мяса из тела животных любой величины. Пираньи мгновенно собираются в стаи и нападают на плывущих через реку животных, а запах крови чрезвычайно их возбуждает. Мелкие харациновые – красивые рыбки, которых охотно держат в аквариумах. Это так называемые тетры, неоны и пр. Представители харациновых живут в водоемах Африки. Необыкновенно разнообразны сомовые (всего 12 семейств). Они эндемичны. Сомиков каллихтов нередко держат в аквариумах. Из колючеперых для области

типичны семейства нандовых и хромисов, обитающих также в тропической Африке. К последним относится замечательная скалярия, которую часто разводят в аквариумах.

Наземные беспозвоночные, особенно насекомые, представлены необычайно богато. Здесь обитают роскошно окрашенные бабочки – кавалеры и морфо; знаменитые своей мимикрией гели-кониды; огромные бражники и урании. Еще А.Уоллес писал, что в окрестностях города Пара можно собрать не менее 700 видов дневных бабочек, тогда как во всей Европе их не более 70. Среди жуков встречаются настоящие гиганты рогачи, дровосеки-титаны, многие златки. Щелкуны рода *Pyrophoris* способны излучать яркий свет – это самые знаменитые «светляки» в мире. Перечислить все группы насекомых Южной Америки здесь невозможно, для этого потребовалось бы издание отдельного тома. Отметим лишь немногих. Нежалящие пчелы – мелипоны устраивают гнезда открыто на ветках деревьев. Очень велико разнообразие муравьев, их тут больше, чем в тропиках других частей земного шара. Наиболее известны бродячие эцитоны – пугало сельвы. О них Г. Бэйтс (1859), живший в Бразилии долгое время, сказал: «В долине Амазонки господствует не человек, а муравей». Действительно, колонны этих хищников отпугивают все живое. Муравьи сауба, относящиеся к листорезам, вырезают на листьях низкорослых деревьев круглые кусочки и затем переносят их в подземные гнезда. На пережеванной массе листьев сауба «разводят» грибы, которыми и питаются. При основании новой колонии молодая самка вылетает из гнезда с кусочком грибницы в челюстях, чтобы на новом месте «заложить плантацию грибов» для будущего муравейника. Местные сколопендры выделяются гигантскими размерами (до 25 см длиной). В Южной Америке многочисленны крупные пауки-птицееды. Их жертвами оказываются не только насекомые, но и ящерицы, лягушки и даже птенцы. В лесах масса наземных пиявок.

В целом необходимо сказать, что современная фауна Неотропической области, точнее, ее позвоночные животные результат смешения древней эндемичной фауны третичного времени и новой фауны, проникшей из Азии через Северную Америку. Исходя из особенностей фауны области можно выделить три подобласти: *Гвиано-Бразильскую, Центрально-Американскую и Чилийскую, или подобласть пампасов.*

Карибская, или Антильская, область. К данной области относятся Большие Антильские (Куба, Ямайка, Гаити и Пуэрто-Рико), Багамские, Малые Антильские острова, Тринидад. Это настоящая островная область, поскольку фауна обладает типичными для острова чертами.

Наземных млекопитающих в области очень мало. Насекомоядные представлены удивительными щелезубами, живущими на Кубе и Гаити: два вида их – кубинский и гаитянский – образуют эндемичное семейство *Solenodontidae*, близкое к землеройкам. Из грызунов есть нутриевые – хутии, а также загути. Островной опоссум и один вид енота (на Багамских островах) дополняют короткий список наземных млекопитающих. Зато рукокрылых очень много: это плодоядные листоносые, вампиры, зайцегубые, рыбадные, листо-бородые. Названные семейства нередки в Карибской области.

Орнитофауна области интересна благодаря присутствию на Больших Антильских островах эндемичного семейства тоди из отряда ракш. Клюв у тоди приплюснутый сверху вниз, за что их еще называют плоскоклювами. Яркоокрашенные птички живут большей частью в лесах, питаются насекомыми, схватывая их на лету. На каждом из островов имеется по эндемичному виду, на Гаити их два. Много эндемиков среди колибри, трогонов, кукушек, тиранов и других семейств. Всего зарегистрировано около 140 видов, из которых четверть – эндемики. Больше всего эндемиков на Ямайке.

Рептилии представлены несколькими видами черепах, двумя видами крокодилов (один из них эндемик Кубы), многочисленными ящерицами (в том числе роющими амфисбенами) и немногими змеями. Ядовитая копьеголовая змея *Bothrops atrox* встречается только на Малых Антильских островах. Из амфибий нет ни безногих, ни хвостатых. Здесь обитает лишь пять родов лягушек, среди которых – квакши, южноамериканские свистуны и короткоголовые лягушки (только на Кубе).

Пресноводные рыбы представлены североамериканской панцирной щукой (на Кубе), хромисами, а также живородящими и яйцеродящими карпозубыми (на Кубе и Гаити). Здесь обычна и знаменитая рыбка гамбузия, истребляющая личинок малярийных комаров.

Царство Нотогея

Царство Нотогея включает крайний юг материка Южной Америки (Патагонию и Огненную Землю), Австралию, Тасманию, Новую Зеландию и субантарктические острова Мирового океана. Таким образом, Нотогея – настоящее островное царство, для которого невозможно дать единую фаунистическую характеристику. Единственное, что объединяет входящие в Нотогею земли (кроме сходства, обусловленного древностью их происхождения), – это чисто негативный признак: бедность и одностороннее развитие животного мира (рис. 59). В царстве Нотогея выделяют три области: Австралийскую, Новозеландскую и Патагонскую.

Австралийская область. Сюда относятся Австралия, крупный остров Тасмания и ряд мелких островов (Кенгуру, Кинг, Флиндерс и др.).

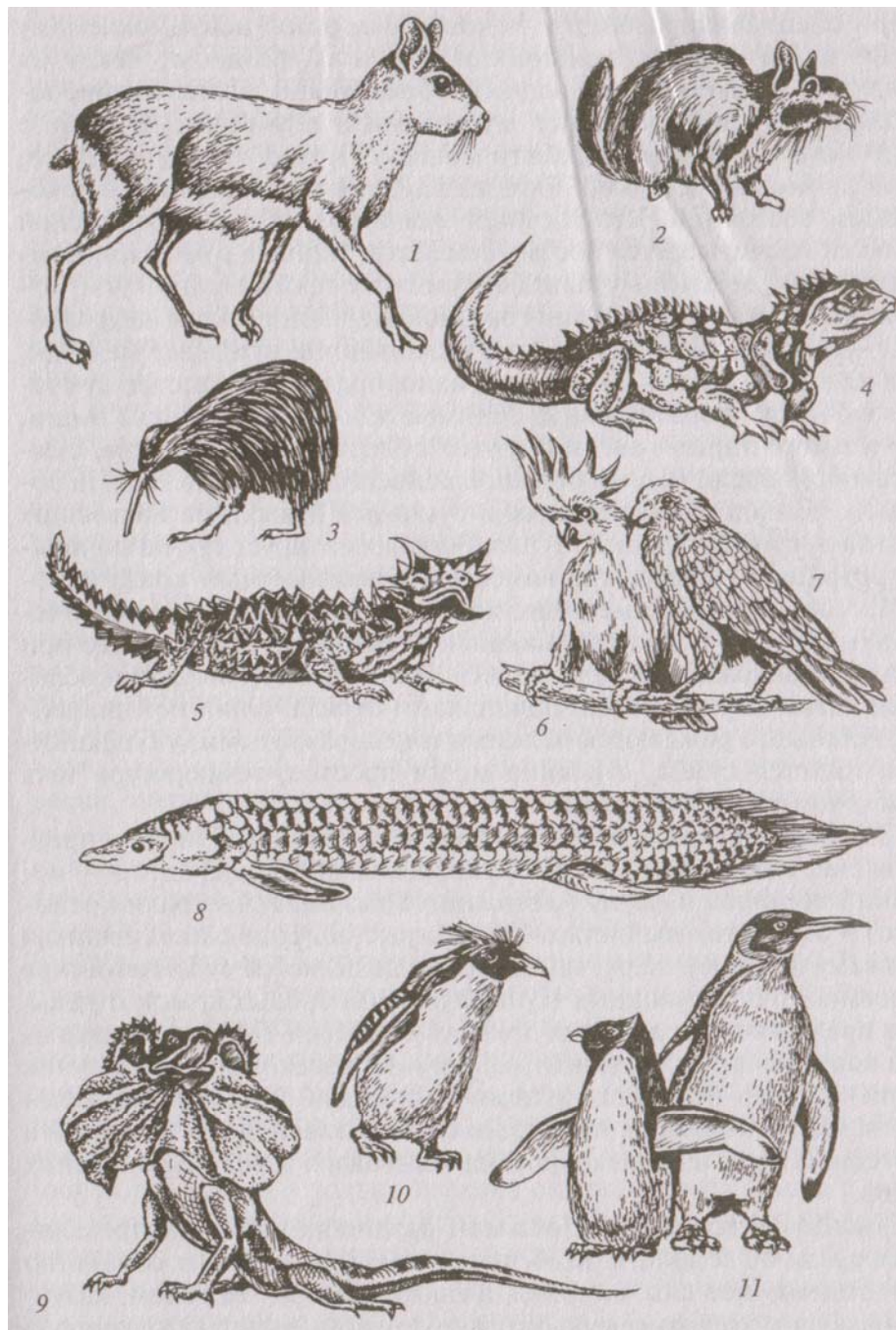
Характерной особенностью австралийской фауны является присутствие однопроходных и сумчатых млекопитающих. Однопроходные, или первозвери, представляют собой эндемичный подкласс с крайне примитивными признаками: у них имеется клоака, отсутствуют соски, размножение осуществляется путем откладки яиц. В этом подклассе и единственном отряде *Monotremata* всего два семейства: утконосы и ехидны, причем к последнему относится и новогвинейский род проехидна. Однопроходные звери специализированные. Утконос благодаря непромокаемому меху, плавательным перепонкам на ногах, роговому чехлу на челюстях («клюв») ведет водный образ жизни. Ехидны приспособлены к рытью, питаются муравьями и термитами. В связи с этим ноги у них крепкие, когти мощные, морда вытянута в клюв, язык длинный и клейкий. Ехидны найдены в Австралии и в ископаемом состоянии. Что касается сумчатых, их в Австралийской области насчитывается восемь семейств: хищные сумчатые; нам-баты, или сумчатые муравьеды, сумчатые кроты; бандикуты, относящиеся к подотряду многорезцовых; из подотряда двурезцовых – семейства поссумов, или фалангистов; сумчатые

медведи, или коала; вомбатов и кенгуру. Разнообразие и богатство сумчатых в области поразительны. Занимая те же экологические ниши, что и плацентарные звери в других областях земного шара, сумчатые приобрели с ними большое конвергентное сходство. На собачьих похожи сумчатый волк и сумчатый дьявол, на настоящих кротов – сумчатые кроты, тушканчиков имитирует сумчатый прыгун, сурков - неуклюжие вомбаты, общеизвестный коала напоминает игрушечного медведя, хотя и занимает ту же экологическую нишу, что и южноамериканский ленивец. Тем не менее при всем разнообразии представителей отдельных семейств они обладают четко выраженными признаками отряда: у них нет плаценты, детеныши рождаются мелкими и недоразвитыми, у большинства имеется сумка, строение мозга простое, температура тела ниже, чем у плацентарных.



Рис. 59. Характерные представители фауны

А – Австралийская область: 7 – ехидна; 2 – утконос; 3 – гигантский кенгуру; 4 – сумчатый дьявол; 5 – вомбат; 6 – коала; 7' – сумчатый волк; 8 – кус-кус; 9 – сумчатый крот; 10 – черный лебедь; 77 – лирохвост; 72 – эму;



Нотогеи (Г.М.Абдурахманов и др., 2001):

75 — Австралийская, Новозеландская и Патагонская области: 7 — мара; 2 — вискача; 3 — киви; 4 — гаттерия; 5 — молох; 6 — какаду; 1 — кеа; 8 — рогозуб; 9 — плащеносная ящерица; 10 — скалистый пингвин; 77 — королевский пингвин

В Австралийской области обитают и высшие звери, но они представлены только грызунами и рукокрылыми. Собака динго — недавний вселенец в фауну Австралии. Грызуны в Австралии относятся к семейству мышиных. Кроме крыс, широко расселившихся по всему земному шару, на материке выделяется субэндемичное подсемейство полуводных *Hydromyinae* (бобровых крыс), отдельные представители которых доходят до Новой Гвинеи. Рукокрылые состоят как из плодоядных, так и из насекомоядных летучих мышей. Среди них много эндемичных

видов. В настоящее время фауна млекопитающих Австралии сильно изменена человеком и в известной мере «европеизирована» благодаря завозу европейских видов.

Птицы Австралийской области разнообразны и распределяются среди 50 семейств. К «бескилевым» принадлежит семейство эму, эндемичное для материка, а также казуары. Впрочем, казуары населяют только северо-восточную часть Австралии, занятую тропическими дождевыми лесами. Основная же масса их видов живет на Новой Гвинее, т.е. за пределами Нотогеи. Из гусеобразных в Австралии водится красивый черный лебедь, которого разводят в декоративных целях в парках Европы. Из видов семейств, родина которых лежит за пределами Австралии, следует назвать белого ястреба, скопу, аистов и др. Семейство сорных кур представлено в Австралии многими видами, населяющими и засушливые местности центра материка, и леса его северо-восточной части. Как известно, сорные куры зарывают свои яйца в песок, почву, вулканический пепел или в кучи гниющего растительного мусора, и инкубация их происходит за счет тепла, поступающего извне. У австралийской сорной индейки и глазчатой курицы самцы создают из листьев с прослойками песка сложные «инкубаторы» и в зависимости от температуры, которую проверяют клювом, по мере надобности снимают или добавляют слои, ворошат листья. Самка же только приходит время от времени откладывать яйца.

Очень своеобразны австралийские попугаи. Среди них выделяются какаду, некоторые лори (например, щеткоязычный горный попугай), плоскохвостые, к которым относится ночной попугай, строящий настоящее гнездо, что для попугаев не характерно. На юге Австралии живет элегантный попугайчик из рода *Neophema*, обитающего исключительно в Австралии и Новой Зеландии. Широко известен попугай розелла, ставший спутником человека. Местами он наносит ущерб урожаю пшеницы, клевера, а также фруктов. Но наиболее известен из плоскохвостых все-таки волнистый попугайчик, которого часто содержат в клетках как комнатную птицу. Среди многочисленных зимородков выделяется громадный смеющийся зимородок, буровато-серой окраски, питающийся змеями и ящерицами. Эндемичны для Австралии семейства лирохвостов и кустарниковых птиц *Atrichor-nithidae*. Виды лирохвостов получили название из-за того, что крайняя пара рулевых перьев у них лентообразная, изогнутая, длиной до 60 см, средняя – длинная, узкая, напоминает струны. Благодаря этому хвост похож на старинный музыкальный инструмент – лиру. Населяют лирохвосты леса и кустарниковые заросли юго-востока материка. Медососовые – также весьма характерное семейство птиц, распространенное в Австралии и Полинезии. Виды его отличаются большим разнообразием, напоминающим адаптивную радиацию сумчатых. Медососы – потребители нектара, пыльцы и насекомых. Чаще всего они ведут древесный образ жизни и только изредка опускаются на землю в поисках корма. Многие из них играют важную роль в опылении эвкалиптов. Преимущественно в Австралии живут виды семейств сорочьи жаворонки, лесные ласточки и австралийские сороки. В общем островные черты проявляются и на материке, что выражается в известной дефектности фауны при высоком уровне эндемизма.

Своеобразные черты присущи и фауне рептилий. На австралийском материке обитают змеиношейные черепахи, распространенные также в Южной Америке и на Новой Гвинее. Представители этого семейства не втягивают шею, а закладывают ее сбоку под панцирь. Питаются они пресноводной рыбой и беспозвоночными, активно преследуя их в реках и озерах. Разнообразны гекконы и зачастую внешне причудливы из-за расплющенного или сильно утолщенного хвоста. У австралийского голопалого геккона в хвосте откладывается запас жира. Почти эндемично семейство чешуеногов, обладающих змееобразно вытянутым туловищем. Передние ноги у них отсутствуют, а задние часто редуцированы. В семействе 13 видов, 12 из них найдено в Австралии, один на Новой Гвинее. Из широко распространенного семейства агам несколько представителей имеют крайне своеобразный вид. На севере и северо-западе Австралии живет плащеносная ящерица, имеющая вокруг шеи кожную перепонку («воротник»), который ящерица поднимает и опускает с помощью особого мускула. У самцов развернутый воротник представляет собой круг диаметром до 15 см, а его яркая расцветка отпугивает врага или соперника. Замечательна способность ящерицы бегать на задних ногах, держа туловище почти вертикально над землей. В Австралии водится еще один интересный вид ящериц - молох – единственный вид рода. Живет он в песчаных пустынях, питается муравьями. Все тело этой небольшой (около 20 см) ящерицы покрыто многочисленными шипами и колючками. Кожа очень гигроскопична и впитывает воду, как фильтровальная бумага. При этом масса ящерицы возрастает почти на 30 %. Благодаря такому приспособлению молох запасает влагу редко выпадающих дождей и выживает в крайне засушливых условиях. Сцинки представлены в Австралии эндемичными родами (колючие сцинки, или егернии, и др.). Короткохвостый сцинк – животное живородящее: развивающиеся в яйцеводах самки эмбрионы не покрыты яйцевыми оболочками и получают питание из крови матери через зачаточную плаценту. Настоящих ящериц в области нет, зато много варанов, и среди них самый мелкий в семействе короткохвостый варан не превышает 20 см в длину. Среди австралийских змей часть относится к широко распространенным группам, часть - к эндемикам. Это тропические слепуны, питоны (например, ромбический питон, аметистовый и др.), ужеобразные и главным образом ас-пидовые змеи. Причем по численности ядовитые формы явно преобладают над неядовитыми. В Австралии аспидовые змеи (других ядовитых змей здесь нет) представлены наиболее древними и примитивными видами, и следует отметить, что эволюция их привела к возникновению форм, конвергентно сходных с гадюками и ямкоголовыми. Из 22 родов аспидовых, характерных для области, отметим денисоний, ехидн, страшных тайпанов (длина до 3,5 м) и тигровых змей, похожих на гадюк акантофисов и др. Считается, что у тигровой змеи наиболее сильный яд среди всех наземных змей.

Крокодилы встречаются только в северной части Австралии. Из амфибий распространены лишь бесхвостые – жабы, свистуны и квакши. Среди свистунов выделяется эндемичное подсемейство *Criinidae*, включающее 56 видов. Квакши, обычно живущие в лесах, имеют в Австралии и пустынных представителей, пользующихся временными водоемами (красная квакша). Австралийская жаба *Chiroleptes platycephalus* обитает в пустынях центральной части материка и

отличается своей способностью запасать воду в полости тела и в подкожных полостях. Местные жители используют ее как источник питьевой воды. Единственный вид рода австралийских жаб – *Myobatrachus* – живет в термитниках.

Среди пресноводных рыб Австралии особенно замечательны двоякодышащие и костноязычные, или аравановые. Среди первых известен рогозуб – представитель эндемичного семейства. Эта крупная рыба (до 175 см и свыше 10 кг) населяет медленно текущие реки северо-востока. В засушливые сезоны, когда реки пересыхают, рогозуб поселяется в углублениях дна, где сосредоточивается перегретая гниющая вода, и переходит там к дыханию атмосферным воздухом единственным легким. К семейству костноязычных относится склеропагес. Он также способен дышать атмосферным воздухом, но уже с помощью плавательного пузыря, стенки которого пронизаны кровеносными сосудами. Исключительно интересны рыбы семейства галаксиевых. Они распространены только в южном полушарии: 24 вида в Австралии и на Тасмании, 20 – в Новой Зеландии, семь на юге Южной Америки, два вида в Южной Африке, три рода эндемичны для области. Причины такого распространения до сих пор не установлены. Некоторые считают это свидетельством прежнего соединения материков, другие результатом расселения через соленые воды, поскольку многие галаксиевые солевыносливы и могут жить в устьях рек, впадающих в море. Карповых рыб в Нотогее нет.

Беспозвоночные Австралийской области менее роскошны, чем в Юго-Восточной Азии. Великолепные дневные бабочки-кавалеры и другие встречаются лишь на северо-востоке материка. В ряде районов их полностью затмевают разнообразнейшие моли, которых здесь больше, чем всех европейских бабочек, вместе взятых. Среди насекомых можно отметить и многочисленных муравьев из примитивного подсемейства понерин, обитающих и в Африке, но здесь они представлены наиболее древними видами. К ним относятся муравьи-бульдоги с громадными челюстями и жалом. Знамениты медовые муравьи, у которых рабочие особи с непомерно раздутыми от сладкой жидкости телами висят на потолке камеры муравейника, сохраняя для остальных запасы сиропа. Термиты сравнительно немногочисленны в данной области. Они делают главным образом подземные жилища. Среди фитофагов обильны прямокрылые, особенно саранчовые. Вообще энтомофауне Австралийской области присущи наиболее примитивные виды из семейств, которые широко распространены по земному шару. Таковы, например, австралийские жуки-листоеды, жужелицы и др.

Среди дождевых червей особенно интересно семейство мегас-колецид. Это настоящие гиганты (до 2,5 м), характеризующиеся чаще всего антибореальным распространением.

Новозеландская область. Эта островная область включает острова Новой Зеландии (Северный и Южный), а также ряд мелких островков – Окленд, Кермадек, Чатем и др.

Фауна области крайне дефектна, что выражается прежде всего в отсутствии наземных млекопитающих (о завезенных видах речь будет идти ниже). Единственный грызун – маорийская крыса – очевидно, был завезен мореплавателями маорийцами еще до появления здесь европейцев. Млекопитающие представлены двумя видами летучих мышей: один – из древнего эндемичного семейства

футлярокрылов, другой из австралийского рода, недавно вселившийся в местную фауну. Новозеландский футлярокрыл единственный представитель семейства, ведущий и наземный образ жизни. Питается он насекомыми, а также падалью.

Для Новой Зеландии характерна неповторимая группировка нелетающих птиц. Еще в историческое время здесь жили представители двух вымерших ныне семейств гигантских моа, достигавших 3 — 5 м высоты. Многочисленные полуископаемые остатки позволили реконструировать внешний облик этих птиц. Оказалось, что они близки к казуарам. Из существующих в настоящее время бескрылых птиц назовем киви представителей эндемичного отряда *Apterygiformes*. В отряде *Apterygidae* один род с тремя видами. Киви – птица размером с курицу, у нее зачаточные крылья, крошечные глаза и длинный клюв, на конце которого помещаются ноздри (единственный случай в классе птиц). Эти лесные птицы ведут ночной образ жизни, добывая пищу (червей, насекомых) в сырой почве, для чего у них хорошо развито обоняние. Кроме киви из нелетающих птиц в области живут пастушки рода *Ocydromus*. Они также ведут ночной образ жизни, но питаются плодами. Не летает и знаменитый пастушок такахе – одна из самых редких птиц Новой Зеландии. Она долгое время считалась вымершей, но заново была «открыта» в 1948 г. Небольшая популяция ее (200 — 300 экз.) живет сейчас в резервате. Такахе занесена в Международную красную книгу. Есть в местной фауне два нелетающих вида попугаев (так называемые совиные попугаи, или какапо), отличающиеся мягкими перьями. Эти представители эндемичного подсемейства, питающиеся ягодами, пока еще сохранились в густых буковых горных лесах, но уже стоят на грани исчезновения. Из нелетающих птиц Новой Зеландии отметим эндемичные семейства новозеландских крапивников *Xenicidae* и гуий *Callaeidae*, причем первые – плохие летуны. Кроме того, есть эндемичные роды и виды из хищных и сов, кукушек, голубей, зимородков и различных воробьиных.

В фауне рептилий присутствует гаттерия, или туатара, – единственный на земном шаре представитель отряда клювоголовых семейства клинозубых. Гаттерия – древнейшее из современных пресмыкающихся животное, древний реликт Новой Зеландии. У нее есть настоящий теменной глаз, сошниковые зубы, остатки хорды. Живет гаттерия в норах на морском побережье и питается червями и насекомыми. Вид этот строго охраняется и тоже занесен в Международную красную книгу. Из других рептилий отметим гекконов (два эндемичных рода, оба яйцеживородящие) и сцинков. Змей и черепах в Новой Зеландии нет. Амфибии представлены двумя-тремя видами лягушек из рода *Leiopelma* семейства гладконогих. Лиопельмы реликтовые древние животные, эндемики Новой Зеландии. Они отличаются тем, что у них нет перепонки между пальцами, позвонки амфицельные, а ребра сохраняются в течение всей жизни.

Пресноводные рыбы немногочисленны – один вид угря, несколько видов семейств, близких к лососям, но встречающихся только в южном полушарии, и уже известные нам галаксииды.

Фауна беспозвоночных довольно бедна. Дождевые черви (настоящие и гигантские) имеют родственников в Австралии и на Мадагаскаре. Скорпионов нет. Насекомых масса, но они маловыразительны. Среди бабочек отсутствуют кавалеры и белянки, но молеобразных много. Жуки представлены главным образом

жужелицами и долгоносиками. Термитов всего 3 — 4 вида. Эндемизм в фауне насекомых развит весьма значительно.

Патагонская (или Голантарктическая) область. Эта область охватывает территории юга Южной Америки с умеренным климатом (включая Огненную Землю), архипелаг Хуан-Фернандес, Фолклендские (Мальвинские) острова и ряд мелких островных групп, а также отдельные острова, разбросанные в южной части Мирового океана: Кергелен, Крозе, Южная Георгия, Тристан-да-Кунья, остров Амстердам и др. Исследования последнего времени вскрыли глубокое своеобразие фауны данного региона, что объясняется его геологической историей.

В фауне Патагонской области встречаются виды, свойственные Неотропикам (колибри, броненосцы), но число их невелико. Типичными для области следует считать ценолестовых сумчатых млекопитающих. Эта группа млекопитающих объединяет в себе признаки хищных и растительноядных сумчатых и выделяется в особый подотряд *Coenolestoidea*, эндемичный для данной области. Ценолесты найдены в ископаемом состоянии на территории Патагонии в слоях раннетретичного времени. На крайней южной оконечности материка в настоящее время сумчатых, по-видимому, нет. Из отряда грызунов в Патагонской области есть не менее своеобразные виды кавий (свинковых), например мара, достигающая 1 м длины, вискачи и лагидиум из шиншилловых, а также туко-туко из семейства гребнемышинных. Последний населяет территорию от 15° ю. ш. до Огненной Земли. Родина нутрии также находится здесь.

Из птиц следует отметить нанду Дарвина, черношейного лебедя, утку эндемичного рода *Merganetta*, которая близка к новозеландским уткам, ржанку эндемичного рода *Chubbia*, зобатых бегунков.

Рептилии немногочисленны. Это некоторые игуаны, тейи, примитивные ужеобразные змеи. Из амфибий в Чили обитает ринодерма, а из рыб — галаксииды.

Гораздо богаче в области представлены беспозвоночные. Они включают большое количество своеобразных эндемиков, нередко высокого ранга. О.Л.Крыжановский (1977) приводит характерные примеры относительно распространения ряда жужелиц. Чрезвычайно своеобразно распространение отдельных эндемичных родов: красивые крупные *Ceroglossus* имеют ближайших родственников среди галарктических красотел, жужелицы трибы *Migadopini* обитают в Патагонии, Новой Зеландии и Австралии, жуки-рогачи из подсемейства *Chiasognathinae* населяют леса Чили, Австралии и юга Африки.

Острова Тристан-да-Кунья вулканического происхождения. Единственными наземными позвоночными здесь являются птицы: два эндемичных рода нелетающих пастушков, один эндемичный род дрозда, два эндемичных рода вьюрков. По мнению специалистов, все эти птицы связаны родством с южноамериканскими (патагонскими) группами. Фолклендские острова отличаются умереннохолодным климатом и полным отсутствием древесной растительности. Фауна позвоночных здесь очень бедная, амфибий и рептилий вообще нет. Единственный эндемик — громадная лисица — родственна южноамериканским видам рода *Dusicyon*. Несомненно, эти острова были некогда частью Патагонии. Впрочем, Дарлингтон высказал предположение, что предки фолклендской лисицы достигли архипелага на дрейфующих льдах.

Несмотря на то что острова Субантарктики расположены в приполярной зоне, климат здесь океанический, прохладный и сырой, близкий к климату высокогорий тропической зоны. В фауне преобладают морские звери и птицы – королевский и золотоволосый пингвин, буревестники и эндемичное семейство белых ржанок, морские слоны – крупные тюлени. Стада последних на Кергелене и Южной Георгии насчитывают до 250 тыс. голов. Сходство растительного и животного мира субантарктических островов достаточно велико для объединения их в одну область.

ГЛАВА VII ЗОНАЛЬНЫЕ БИОМЫ

В качестве биогеографической единицы подразделения живого покрова суши на глобальном уровне выделяются типы биомов, в известной степени близкие к зональным типам растительности и животного населения. Формирующиеся в различных гидротермических условиях типы биомов различаются по спектру жизненных форм и важнейшим особенностям структуры входящих в них сообществ. В каждом из типов биомов существуют свои, свойственные только данному типу, варианты структуры сообществ, формируются территориально и динамически сопряженные ряды биогеоценозов. Основные типы биомов суши представлены на рис. 60.

ТРОПИЧЕСКИЕ ВЛАЖНЫЕ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫЕ ЛЕСА

Эти леса распространены во влажных областях с годовой суммой осадков от 1500 до 12000 мм и выше и относительно равномерным их распределением в течение года. Характерен ровный годовой ход температуры воздуха: средние месячные показатели колеблются в пределах 1 — 2 °С. Суточная температурная амплитуда значительно больше и может достигать 9 °С. Под пологом леса, особенно на поверхности почвы, суточные амплитуды резко уменьшаются. Таким образом, гидротермический режим областей распространения влажных вечнозеленых тропических лесов в течение года является оптимальным для развития живых организмов.

Влажные вечнозеленые тропические или вечнозеленые дождевые леса сконцентрированы в трех обширных регионах мира: в северной части Южной Америки (включая обширный массив в бассейне Амазонки) и прилегающей к ней части Центральной Америки, в Западной экваториальной Африке и Индо-Малайском регионе.

Растительность. Леса этого типа относятся к самым сложным растительным формациям на Земле. Одна из ярких особенностей — их поразительное богатство видами, огромное таксономическое разнообразие. В среднем насчитывается от 40 до 170 видов деревьев на гектар; трав значительно меньше (10— 15 видов). Учи тывая разнообразие лиан и эпифитов, число видов на относительно однородном участке леса может составлять 200 — 300 и более. Преобладающей группой жизненных форм являются фанеро-фиты, представленные вечнозелеными гигроморфными и мегатермными кронообразующими деревьями со стройными и прямыми гладкими стволами светло-зеленого или белого цвета, не защищенными корой, ветвящимися только в самой верхней части. Для многих характерна поверхностная корневая система, при падении стволов принимающая вертикальное положение. Свыше 70 % видов тропического дождевого леса относится к фанерофитам.

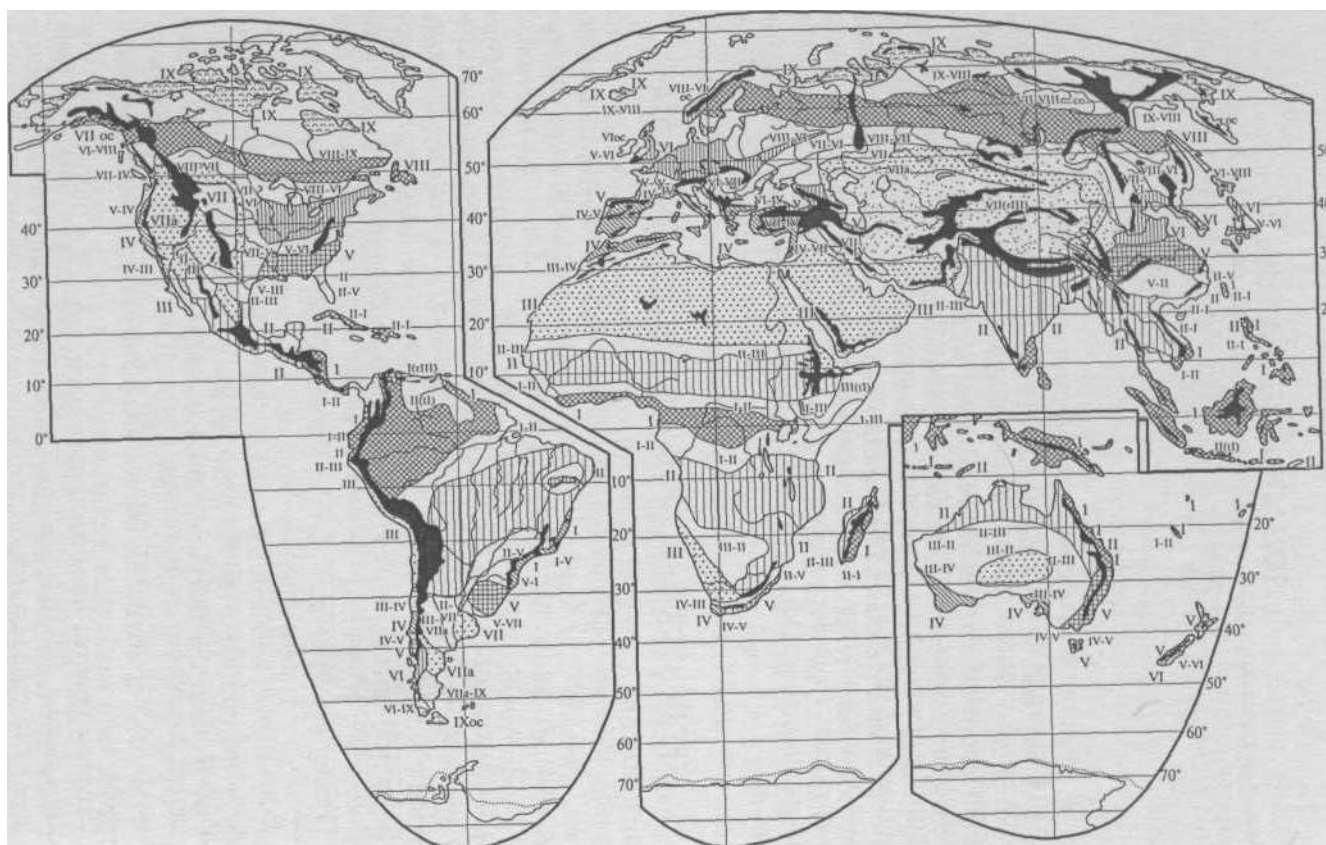


Рис. 60. Зональные типы биомов суши (Г. Вальтер, 1985): I — вечнозеленые тропические дождевые леса, почти без сезонных аспектов; II — тропические листопадные леса или саванны; III — субтропическая пустынная растительность; IV — субтропические склерофильные леса и кустарники, чувствительные к морозам; V — умеренные вечнозеленые леса, чувствительные к морозам; VI — широколиственные листопадные леса, устойчивые к морозам; VII — степи и пустыни областей с холодной зимой, устойчивые к морозам; VIII — бореальные хвойные леса (тайга); IX — тундры, обычно на многолетне-мерзлых почвах; заштрихованные контуры — высокогорная растительность

Смена листьев у деревьев происходит по-разному: одни растения сбрасывают их постепенно в течение года, для других характерна смена периодов листообразования и покоя. Весьма примечательна и одновременная смена листьев на различных побегах одного и того же дерева. Листья часто лишены почечных чешуи, иногда бывают защищены прижатыми основаниями черешков или прилистниками.

Тропические деревья могут цвести и плодоносить непрерывно в течение года или периодически, несколько раз в году, многие виды ежегодно. Среди важных эколого-морфологических особенностей следует отметить явление *каулифлории* — развитие цветков и соцветий на стволах и крупных ветвях деревьев, особенно расположенных в нижних ярусах леса.

Представлены также многолетние травы и группы растений, нередко называемые внеярусными или межъярусными: лианы, эпифиты, полуэпифиты. Каждая из этих групп жизненных форм отличается своеобразными экологическими адаптациями.

Среди лиан, лазающих растений, развиты преимущественно деревянистые, но встречаются и травянистые формы. Многие из них обладают довольно толстыми

стволами (до 20 см в диаметре), которые, поднимаясь по стволам деревьев-опор, обвивают их как канатами. Как правило, листья у лиан развиты на уровне крон деревьев. Лианы многообразны по способу подъема на деревья-опоры. Они могут карабкаться на них, цепляясь усиками, обвиваться вокруг опоры, опираться на ствол укороченными веточками. Среди крупных лиан имеются виды, соизмеримые по высоте с

самыми высокими деревьями. Они иногда растут столь быстро и развивают такую массу ветвей и листьев в верхней части стволов, что губят поддерживающие их деревья. Зачастую лианы настолько сплетаются с ветвями крон нескольких деревьев, что отмершее дерево не падает, длительное время поддерживаемое лианами. Густые кроны лиан резко уменьшают количество света, проникающего под полог леса. Лианы в изобилии разрастаются по опушкам, вдоль берегов рек, по осветленным участкам.

Столь же многообразны и эпифиты, использующие в качестве субстрата для поселения стволы, ветви и даже листья деревьев, но не поглощающие воду и элементы минерального питания из живых организмов. Все они сапрофиты, получают элементы питания из мертвого органического вещества, иногда с помощью микоризы.

По формам роста различают эпифиты с цистернами, гнездовые и эпифиты-бра.

Эпифиты с цистернами накапливают воду в розетках листьев и используют ее с помощью проникающих в них придаточных корней. В розетках возникают своеобразные микроценозы второго порядка, с водорослями и многочисленными водными беспозвоночными животными. В эту группу эпифитов входят представители семейства бромелиевых, обитающие в лесах Центральной и Южной Америки.

Для гнездовых эпифитов и эпифитов-бра характерна способность накапливать почву, богатую питательными веществами, между корнями, образующими «гнездо», как, например, у папоротника «птичье гнездо».

Полуэпифиты произошли от лиан, лазающих с помощью корней, путем постепенной утери связи с почвой как необходимого условия существования. Полуэпифиты остаются живыми, если все корни, связывающие их с почвой, перерезаны.

Эпифиты играют большую роль в жизни влажного тропического леса: они накапливают до 130 кг/га гумуса и перехватывают до 6000 л/га дождевой воды, больше, чем абсорбируют листья деревьев.

Число семейств (как и видов) травянистых растений значительно меньше, чем древесных. Среди них хорошо представлены мареновые, постоянно присутствует незначительное число злаков, обычны селлагинеллы и папоротники. Лишь на прогалинах среди леса травяной покров приобретает сомкнутый характер, обычно же он изрежен.

Огромное разнообразие деревьев и межъярусных растений определяет сложную структуру леса. Высота древесного полога колеблется в разных типах леса от 30 до 50 м, над общим пологом возвышаются кроны отдельных деревьев,

достигающих высоты более 60 м, это так называемые эмердженты. Деревьев же, образу-

ющих основной полог от его верхних до нижних границ, много, и поэтому ярусы в вертикальной структуре выражены слабо.

Кустарниковый ярус практически отсутствует. На соответствующей ему высоте представлены деревянистые растения с главным стволом, так называемые карликовые деревья, и высокие травы. Среди последних — виды травянистых фанерофитов, т.е. трав с многолетними стеблями.

Травяной покров влажного тропического леса состоит из представителей двух групп: тенелюбивых, обитающих при значительной степени затененности, и теневыносливых, нормально развивающихся на участках с изреженным древостоем и угнетенных под сомкнутым пологом леса.

Еще более усложняют структуру леса многочисленные лианы и эпифиты, вегетативные органы которых размещаются на разной высоте.

Животное население. Фауна влажных тропических лесов отличается таким же богатством и разнообразием, как и флора. Здесь формируются сложные по территориальной и трофической структуре, насыщенные полидоминантные сообщества животных. Как и у растений, среди животных на всех «этажах» влажного тропического леса трудно выделить доминирующие виды или группы. Во все сезоны года условия среды позволяют животным размножаться, и хотя размножение отдельных видов может быть связано с каким-либо периодом года, в целом этот процесс происходит в сообществе постоянно. Полидоминантная структура сообществ и круглогодичное размножение соответствуют плавной динамике численности животных, без резких пиков и спадов.

В структуре сообщества животных можно четко выделить почвенный, подстилочный и наземный ярусы; выше располагается серия переходящих друг в друга древесных ярусов.

Обилие животных древесных ярусов обеспечивается массой зеленых кормов, наличием «висячего» яруса почвы под эпифитами и множеством «надземных водоемов» в их розетках, пазухах листьев, дуплах и всевозможных углублениях на стволах деревьев. Поэтому в древесные ярусы широко проникают разнообразные околоводные и почвенные животные: ракообразные, многоножки, нематоды, пиявки, земноводные. По функциональной роли в биоценозах тропического леса можно выделить ряд ведущих трофических групп, некоторые из них заметно преобладают в том или ином ярусе леса. Так, при общем обилии и разнообразии сапрофагов — потребителей отмершей растительной массы — доминирование этих животных сильно выражено в почвенно-подстилочном ярусе, где обилие лиственной, веточной и стволочной опад, поступающий из всех вышерасположенных ярусов. Различные группы фитофагов — потребителей живой растительной массы — распределены главным образом в средних и верхних «этажах» леса.

Более равномерно по сравнению с фитофагами и сапрофагами распределяются по ярусам тропического леса зоофаги — разнообразные хищники в широком понимании этого слова, т.е. любые организмы, использующие в пищу животных. Это и виды, обычно называемые хищниками, и насекомоядные птицы, и хищные беспозвоночные (например, жужелицы и сколопендры), а также

всевозможные экто- и эндопаразиты: клещи, пиявки, кровососущие насекомые, плоские и круглые паразитические черви.

Ведущей группой сапрофагов в тропическом лесу являются термиты. Эти общественные насекомые строят гнезда как на почве, так и на ветвях деревьев. Размеры наземных гнезд термитов в лесу гораздо менее внушительны, чем хорошо известные постройки термитов в саваннах. Нередко наземные термитники имеют грибовидную форму — своеобразную крышу, защищающую насекомых от ежедневных тропических ливней. Гнезда термитов, расположенные на деревьях, находятся в основании толстой ветви у ствола. Такое высокое размещение гнезд у термитов является защитой от переувлажнения. Однако при любом размещении гнезд основной кормовой ярус термитов — почва и подстилка. Эти слои буквально пронизаны их кормовыми ходами. Поедают они растительный опад, валежник, экскременты животных и древесину растущих деревьев. Переваривание клетчатки в кишечном тракте осуществляется с помощью одноклеточных жгутиковых, разлагающих ее на более простые углеводы — сахара, которые и усваиваются термитами. Сами жгутиковые, масса тела которых составляет до трети массы тела хозяина, могут существовать только в кишечнике термита. Термиты, лишенные жгутиковых, не могут справиться с перевариванием пищи и погибают. Таким образом, между термитами и жгутиковыми складываются отношения облигатного (обязательного) симбиоза. Во влажном тропическом лесу число термитников на 1 га может достигать 800—1000, а самих термитов насчитывается от 500 до 10 тыс. особей на 1 м².

Переработкой растительного опада заняты также разнообразные личинки насекомых (двукрылых, жуков, тлей), взрослые формы (имаго) различных мелких жуков, сеноедов и тлей, личинки растительоядных многоножек-кивсяков и сами кивсяки. Обильны в подстилке и дождевые черви. В тропических лесах Южной Африки и в Австралии обитают гигантские почвенные дождевые черви, достигающие нескольких метров длины, которые всюду редки и включены в Международную красную книгу охраняемых животных.

В древесном ярусе разнообразны фитофаги: жуки, гусеницы бабочек, палочники, грызущие ткани листьев, а также цикады,

сосущие соки из листьев, муравьи-листорезы. Особенностью тропического леса являются муравейники, построенные из листьев деревьев, причем не только в естественном лесу, но и на плантациях цитрусовых, гевеи, кофе.

Пыльцой и нектаром цветков наряду с листьями питаются взрослые формы жуков: хрущей, долгоносиков, усачей. Многие из них одновременно выступают в роли опылителей растений, что особенно важно в условиях сомкнутого полога леса, где опыление ветром практически исключается.

Большую группу потребителей зеленой растительной массы, а также цветков и плодов деревьев образуют живущие на деревьях обезьяны. В африканском дождевом лесу это ярко окрашенные колобусы, или гверецы, различные мартышки. В южноамериканской гилее растительные корма потребляют крупные обезьяны-ревуны, в Южной Азии — лангуры, гиббоны и орангутаны.

В лесах Новой Гвинеи и Австралии, где нет обезьян, их место занимают древесные сумчатые — кускусы и древесные кенгуру, а на Мадагаскаре — различные лемуры.

Другие представители группы древесных фитофагов — двупалые и трехпалые ленивцы, населяющие леса Южной Америки, плодоядные крыланы, широко распространенные в тропиках восточного полушария.

Во влажных тропических лесах Южной Америки в наземном ярусе самый крупный растительноядный зверь — равнинный тапир, масса которого достигает 250 кг. Здесь можно встретить внешне похожих на кабанов пекари, а также несколько видов мелких примитивных спицерогих оленей-мазам. В наземном ярусе южноамериканской гилей обычны крупные грызуны, экологически заменяющие здесь копытных животных. Наибольших размеров достигает капибара (длина до 1,5 м, а масса до 60 кг). Эти длинноногие грызуны держатся большими стадами, прекрасно плавают и часто пасутся на приречных заболоченных лугах.

В наземном ярусе африканского дождевого леса обитают человекообразные обезьяны гориллы. Их пища — в основном проростки бамбука, побеги различных травянистых растений, реже — плоды деревьев. Копытные в африканском тропическом лесу немногочисленны. Среди них выделяются размерами кистеухая свинья, большая лесная свинья, антилопа бонго и карликовый бегемот.

Птицы дождевого тропического леса, потребляющие растительные корма, населяют все ярусы леса. Характерные потребители плодов в африканской гилее — турако, или бананоеды, из отряда кукушкообразных.

Крупные, с громадным толстым клювом, часто снабженным выростом сверху, птицы-носороги водятся в тропических лесах восточного полушария. Они, как и бананоеды, плохие летуны и собирают плоды с концевых веточек, используя длинный, мощный, но внутри полый клюв.

В амазонской гилее сходную экологическую нишу занимают туканы из отряда дятлообразных. Эти птицы также имеют длинный и толстый клюв, но без выростов на надклювье. Их основная пища — плоды деревьев, но при случае они поедают и мелких животных. Гнездятся туканы в дуплах, брошенных дятлами, либо в естественных дуплах, но сами их не долбят.

Большеногие, или сорные, куры населяют тропические леса Северной Австралии, Новой Гвинеи и островов Малайского архипелага. Эти птицы почти не летают, держатся под пологом леса, собирая семена, плоды и мелких беспозвоночных.

В тропиках Старого Света обычны мелкие яркие птицы, питающиеся нектаром цветов, — нектарницы из отряда воробьиных. В амазонском дождевом лесу обитают внешне похожие на них колибри из отряда длиннокрылых, дальние родичи стрижей.

Плодами и семенами деревьев питаются разнообразные голуби, имеющие обычно зеленую окраску под цвет листвы. Много в тропических лесах красочных попугаев.

Доминирующей группой хищников влажного тропического леса являются муравьи, большинство которых в основном или исключительно питаются всевозможными животными кормами. Ярво выраженные хищные муравьи относятся

к подсемейству муравьев-бульдогов. Основу их питания составляют термиты. Живут муравьи-бульдоги в наземных гнездах и активно защищают их от любого врага. Постоянно кочуют, уничтожая все живое на своем пути, бродячие муравьи — дорилины. Днем они путешествуют, а на ночь сцепляются в большой шар, внутри которого помещаются личинки, куколки и прародительница семьи — самка-царица. В Африке и Южной Азии обычны муравьи-портные. Они сооружают гнезда в кроне деревьев из нескольких зеленых листьев, склеенных по краям тонкой липкой нитью. Эту нить муравьи получают от своих личинок.

Земноводные во влажных тропических лесах заселяют не только наземный, но и древесные ярусы, уходят далеко от водоемов благодаря высокой влажности воздуха. Даже размножение у них проходит иногда вдали от воды. Наиболее характерные обитатели древесного яруса — ярко-зеленые, ярко-красные или голубые квакши, распространенные в Амазонии и в тропических лесах Южной Азии.

В Южной Америке обитают сумчатые квакши, самки которых вынашивают яйца в особой выводковой сумке на спине. В Африке, где квакши отсутствуют, а также в Юго-Восточной Азии широко распространены веслоногие лягушки. Некоторые виды сто-собны совершать планирующие прыжки до 12 м длиной благодаря широко растопыренным перепонкам между пальцами ног. Во всех крупных регионах тропических лесов обитают безногие земноводные — червяги, медленно роющиеся в подстилке и почве в поисках корма. В Южной Америке и Африке встречаются своеобразные рептилии — безногие и почти слепые амфисбены, или двугодки. Некоторые из них (например, южноамериканская ибижара) поселяются в термитниках или муравейниках и собирают постоянную «дань» с их населения, причем особые выделения амфисбен надежно защищают их от укусов муравьев. Наиболее характерны для древесного полога тропического леса ящерицы семейства гекконовых. Пальцы гекконов снабжены расширенными дисками с множеством микроскопических крючков, которыми эти ящерицы легко цепляются за поверхность стволов и даже гладких листьев.

Своеобразные приспособления к жизни в древесном пологе леса выработались у хамелеонов. Особенно много этих удивительных животных в Африке и на Мадагаскаре. Размеры хамелеонов — от нескольких сантиметров до полуметра. Соответственно размерам изменяется и рацион хамелеонов: от муравьев, термитов, мелких мух и бабочек до ящериц, крупных тараканов и даже птиц.

В наземном ярусе влажного тропического леса обитают крупные змеи, охотящиеся на грызунов, рептилий, амфибий, мелких копытных. В водоемах Амазонки живет самая крупная в мире змея — анаконда, достигающая длины 5 — 6 м. Особенно разнообразны змеи древесных ярусов, окрашенные обычно в разные оттенки зеленого цвета и совершенно незаметные среди листвы. У древесных змей тонкое плетевидное тело, они искусно маскируются, замирая среди ветвей, становясь похожими на лианы или тонкие ветви.

Птицы, потребляющие животные корма, в дождевом лесу занимают все его этажи, особенно много их в верхних, разреженных ярусах. Насекомоядные птицы относятся к различным семействам: мухоловки, дронговые и личинкоеды в тропиках Старого Света, трогоны, обитающие на всех материках, тиранновые и

лесные певуны Южной Америки. Разнообразны во всех регионах раکشобразные — зимородки, щурки. Некоторые зимородки связаны с водоемами и охотятся за рыбой и другими водными обитателями, но многие живут вдали от воды и питаются ящерицами, насекомыми, мелкими грызунами.

Немало в тропических лесах и настоящих хищных птиц, охотящихся на крупных грызунов, змей, обезьян. В лесах Амазонии живет гарпия-обезьяноед, название которой свидетельствует о ее пищевой специализации. Однако помимо обезьян этот крупный, длиной до 1 м, хищник ловит ленивцев, агути, опоссумов, а иногда и птиц.

Среди млекопитающих тропического леса многие виды потребляют муравьев и термитов. В африканской гилее и Юго-

Восточной Азии ими питается панголин, покрытый вместо шерсти крупными роговыми чешуями. В лесах Амазонии обитает древесный муравьед. У этих животных мощные передние лапы с крепкими когтями, которыми они разрушают стенки термитников.

Крупные хищники представлены кошачьими: в Амазонии это ягуар и оцелот, в Африке и Южной Азии — леопард. В тропиках Старого Света многочисленны представители семейства виверровых — генетты, мангусты, циветты. Все они в той или иной мере ведут древесный образ жизни.

Таким образом, животное население влажных вечнозеленых тропических лесов исключительно разнообразно, здесь представители разных таксономических групп в каждом из трех вышеуказанных крупных регионов конвергентно адаптируются к аналогичным экологическим условиям, образуя сложную систему территориальных и трофических связей.

Экосистемы влажных тропических лесов в разных регионах, несмотря на резкие различия во флористическом и фаунистическом составе, весьма сходны по структуре и представляют собой самые богатые и насыщенные сообщества в пределах биосферы Земли. При значительном разнообразии сообществ тропического леса его биомасса представлена величинами одного порядка. Она составляет обычно в первичных лесах 350 — 700 т/га (горные влажные тропические леса Бразилии), во вторичных — 140 — 300 т/га. Из этой биомассы, наиболее значительной по сравнению с биомассой всех сообществ суши, преобладающая часть приходится на надземные органы растений, преимущественно деревьев, наименьшая — на корневые системы. Основная часть корневых систем деревьев располагается в почве на глубине 10 — 30, редко свыше 50 см. Площадь листьев колеблется от 7 до 12 га на каждый гектар поверхности почвы. Величины ежегодной продукции сильно колеблются в разных типах леса. Чистая продукция может составлять 6 — 50 т/га, или 1 — 10 % биомассы.

Несмотря на кажущееся обилие животных организмов, последние составляют ничтожную часть общей биомассы, примерно 1000 кг/га, или 0,1 % ее запасов, причем, как и в лесах умеренного климата, примерно половину зоомассы составляют дождевые черви.

Влажные тропические леса, хотя и обладают мощной и равновесной структурой, легко подвергаются разрушению под антропогенным воздействием. На месте вырубленного тропического леса возникают вторичные лесные сообщества,

значительно отличающиеся от коренных видовым составом и уступающие им по биомассе, продуктивности и сложности структуры. На восстановление первичного леса в благоприятных условиях требуется несколько столетий.

ТРОПИЧЕСКИЕ ЛИСТОПАДНЫЕ ЛЕСА, РЕДКОЛЕСЬЯ И КУСТАРНИКИ

С разнообразием тропических типов климата, свойственных различным регионам, связана и смена основных типов биомов. Степень выраженности и продолжительность сухого периода, уменьшение суммы осадков, снижение влажности воздуха определяют изменение характера растительности и животного населения (рис. 61).

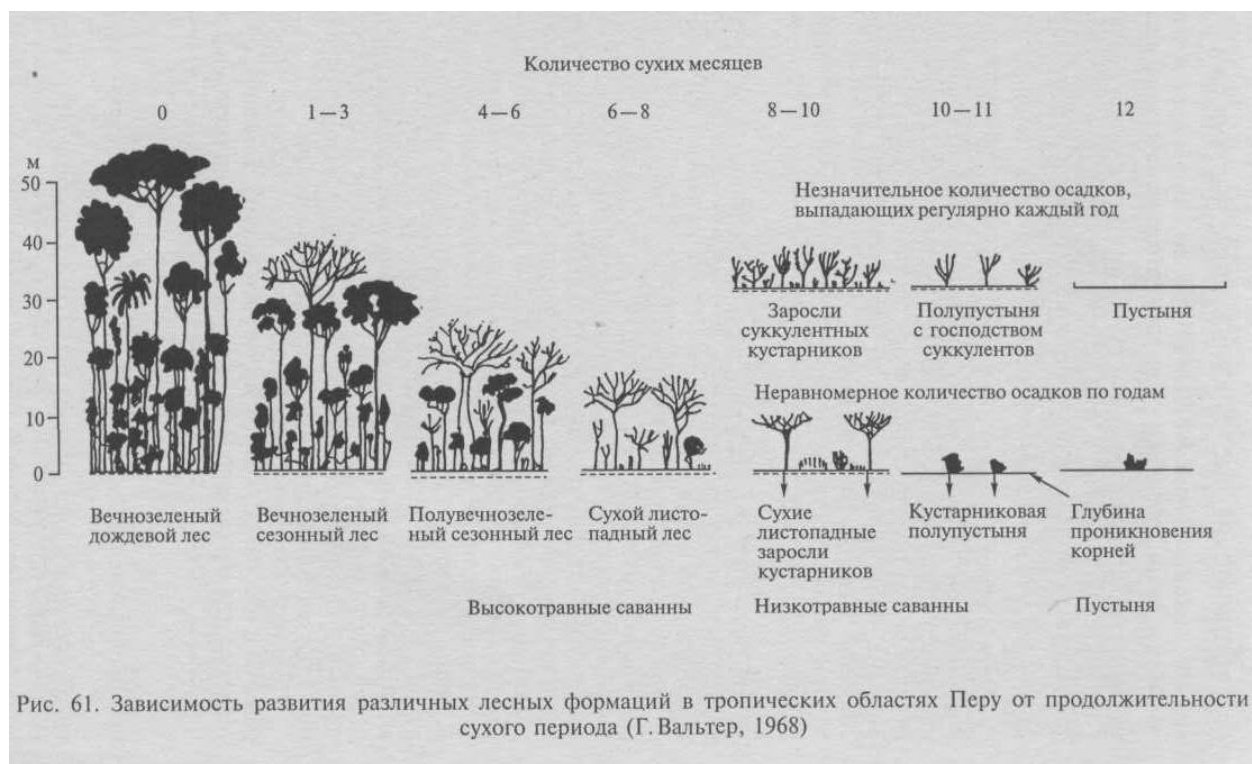
Растительность. В связи с уменьшением суммы осадков и возрастанием контрастности между влажным и сухим сезонами прослеживается ряд тропических лесных и кустарниковых сообществ, отличающихся по структуре, набору жизненных форм, сезонной ритмике, продуктивности. В этом ряду происходит постепенное снижение видового разнообразия.

При выраженности засушливого периода, продолжающегося от одного до двух с половиной месяцев, вечнозеленый тропический лес может существовать лишь при сумме годовых осадков не менее 2500 — 3000 мм. Однако и здесь наиболее высокие деревья сбрасывают листья одновременно, а эпифиты прекращают жизнедеятельность на сухое время.

При возрастании продолжительности засушливого периода или сокращении годовой суммы осадков меняется структура леса, наиболее высокорослыми оказываются листопадные породы, а под их пологом сохраняются вечнозеленые деревья. Такие леса называются *полувечнозелеными*. При дальнейшем ухудшении условий увлажнения они сменяются листопадными тропическими лесами. Среди последних различают *тропические влажные листопадные леса* (влажные муссонные леса) и *тропические сухие листопадные леса*. К сухим листопадным лесам, к которым нередко относят и колючие, при дальнейшем возрастании сухости климата примыкают *редколесья* и *сообщества колючих кустарников*. Уменьшение годовой суммы осадков в сочетании с нарастанием продолжительности и степени выраженности сухого периода находит отражение в постепенном снижении видового разнообразия.

Тропические полувечнозеленые дождевые леса особенно хорошо развиты в муссонной области Индостана, Бирмы, Таиланда, п-ова Малакка, где непосредственно контактируют с дождевыми тропическими лесами, к которым они близки по структуре, отличаясь в то же время меньшим числом видов. В целом сохраняется тот же набор жизненных форм, разнообразие лиан и эпифитов. Различия проявляются именно в сезонной ритмике, в первую очередь на уровне верхнего яруса древостоя (до 30 % деревьев верхнего яруса относятся к листопадным видам). В то же время нижние ярусы включают большое число вечнозеленых видов. Травяной покров представлен главным образом папоротниками и двудольными. В конце сухого периода многие деревья и лианы цветут, в то время как под ногами шуршат и пылят сухие листья, которые очень

быстро разлагаются. В целом это переходные типы сообществ, местами в значительной степени сведенные человеком и замененные саваннами или плантациями.



Тропические влажные листопадные леса развиваются в таких гидротермических условиях, когда продолжительный сухой период (3 — 5 мес) сменяется очень влажным дождливым. Видовое разнообразие снижено, древостой верхнего яруса часто образован одним или двумя-тремя видами. Так, в Юго-Восточной Азии характерны леса с доминированием видов из родов диптерокарпус, садовое дерево, тик. В сезон дождей леса имеют вполне гигрофитный облик, лианы и эпифиты еще довольно многочисленны, однако видовой состав последних беден. Одна из важных структурных особенностей этих лесов — сомкнутый травяной покров из двудольных, папоротников с примесью геофитов (амариллисовые), а иногда и злаков. Цветение большинства видов сдвинуто на сухой период (рис. 62).

Если в самом общем виде смена от вечнозеленых тропических лесов к полулистопадным и влажным листопадным носит постепенный характер, то *сухие листопадные леса*, развивающиеся при годовой сумме осадков 800—1000 мм, имеют ярко выраженный ксероморфный облик. Они хорошо различаются по упрощенной структуре, изменению набора жизненных форм и видового состава. Как правило, деревья невысоки (10—12 м или в некоторых типах леса 20 — 22 м). Характерны пирамидальные или уплощенные кроны, корявые, извилистые стволы; ветвление начинается невысоко над землей. Почвы древесных пород защищены от засухи, стволы часто покрыты толстой коркой. Эпифиты почти отсутствуют, лиан мало. Так, в восточной части тропической Африки развит тип леса «миомбо», образованный видами из семейства бобовых. В вертикальной структуре выделяется кустарниковый ярус, часто обильны всходы и подрост деревянистых видов,

травянистых растений немного. Однако при осветлении в связи с антропогенным воздействием сомкнутость травяного покрова возрастает и в нем увеличивается доля злаков (рис. 63).

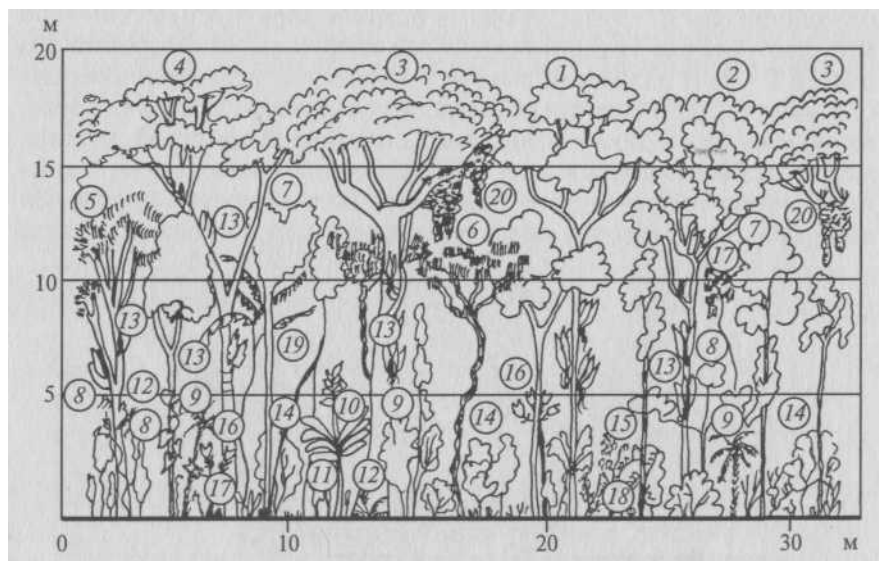


Рис. 62. Профильная диаграмма тропического сезонно-влажного леса (G.Walter, S.-W.Breckle, 1985): 1—10, 12, 13, 15—деревья; 11— подрост; 14— кустарники; 16, 19— пальмы; 17 — мхи и другие эпифиты; 18 — травы, преимущественно представители семейства мареновых; 20 — кроновые эпифиты

Эти леса в течение многих тысячелетий подвергаются пожарам. Один из результатов их воздействия — формирование сложных сочетаний сухих лесов с облесенными саваннами и зарослями колючих кустарников.

Разнообразны *тропические редколесья*, часто сочетающиеся с сообществами колючих кустарников (рис. 64). Они встречаются в тех областях тропиков, где продолжительность засушливого периода составляет 8 — 9 мес, а сумма осадков варьирует от 350 — 800 мм. Это светлые труднопроходимые леса с высотой древесного полога 5 — 12 м и сравнительно небольшим числом видов. Господствуют преимущественно колючие деревья, часто жестколистные, вечнозеленые, а также с листвой, опадающей на сухой период. Деревья обычно коренастые, с неправильным ветвлением, с кривыми ветвями; значительно реже встречаются деревья с прямыми стволами. Характерны деревья с суккулентными стволами, иногда покрытыми толстой коркой, иногда гладкими, бутылкообразными или бочковидными. Сомкнутость крон очень небольшая. Здесь же растут и безлистные стеблевые суккуленты, канделябровидные и колоннообразные. Иногда именно стеблевые суккуленты определяют общий облик редколесий (рис. 65). Хорошо развит кустарниковый ярус, часто из колючих или безлистных прутьевидных растений. Много вьющихся растений (деревянистых или травянистых). Травяной ярус, как правило, выражен слабо.

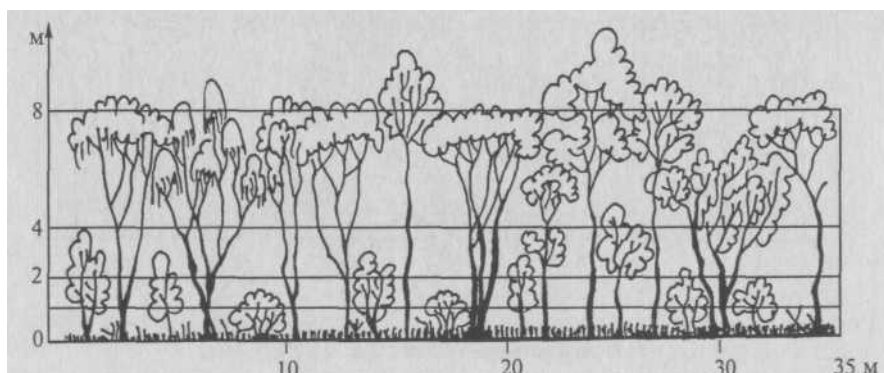


Рис. 63. Профильная диаграмма сухих листопадных (саванновых) лесов, льяносы Венесуэлы (G.Walter, S.-W.Breckle, 1985)

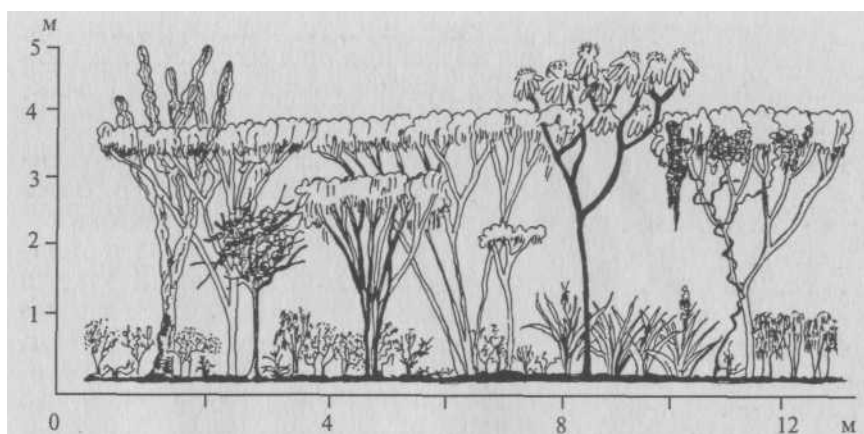


Рис. 64. Профильная диаграмма формаций колючих кустарников с преобладанием видов акаций, мимозы и других представителей семейства мимозовых в Венесуэле (G.Walter, S.-W.Breckle, 1985)

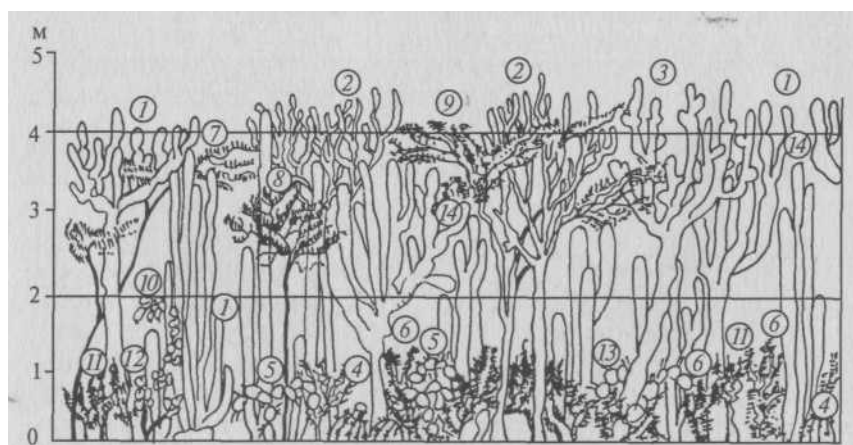


Рис. 65. Профильная диаграмма суккулентных формаций Венесуэлы (G.Walter, S.-W.Breckle, 1985): 1—6— стеблевые суккуленты; 7—11 — кустарники; 12 — многолетние травы; 13, 14 — эпифиты

Животное население. Практически у всех видов животных наблюдается сезонная ритмика жизненных процессов. Это выражается в приуроченности периода размножения в основном к влажному сезону, в полном или частичном прекращении активности на время засухи у многих наземных и почвенных беспозвоночных, амфибий, в миграционных перемещениях на время неблагоприятного сухого сезона

у некоторых насекомых, например саранчовых, птиц, рукокрылых и крупных копытных.

Общие запасы биомассы в различных вариантах листопадных лесов и редколесий существенно различаются. В лесах общая биомасса (сухая масса) составляет 200 — 250 т/га, а в редколесьях — не более 150 т/га. Еще меньше она для колючих кустарников — менее 100 т/га. Соответственно и годовая первичная продукция в этом ряду сообществ колеблется от 30 до 10 т/га в год. Запасы зоомассы составляют примерно 0,01 % общего объема биомассы.

САВАННЫ

Саванны — это травяные сообщества тропического пояса, характеризующиеся наличием сомкнутого злакового покрова различной высоты с варьирующейся долей участия кустарников и деревьев. Сезонная ритмика этих сообществ связана с периодичностью выпадения осадков.

Саванны существуют в различных климатических условиях, они характерны для регионов с продолжительным сухим сезоном (суданские саванны в Африке и серрадос в центральных областях Бразилии) и для регионов с достаточно влажным тропическим климатом (саванны Гвинеи). Огромные площади они занимают в Африке — классической стране саванн, распространены в Южной Америке, Азии и Австралии.

Растительность. Для злаков саванн характерны более или менее выраженный ксероморфизм, плотное укоренение, обилие семян. Высота травостоя в зависимости от увлажнения и почвенных условий варьируется весьма существенно. Особенно большой высоты достигают генеративные побеги злаков. Доминирует ограниченное число видов, относящихся к нескольким родам, широко представленным в тропиках. Помимо злаков в травостое саванн участвуют некоторые осоковые, различные виды двудольных (многолетних и однолетних). Деревьям и кустарникам саванн свойственна мощная корневая система, проникающая на значительную глубину даже при относительно небольших размерах надземной части. Деревья часто низкорослые, с извилистыми или изогнутыми стволами, с раскидистыми кронами. Характерна зонтиковидная форма кроны, например у многих акаций в саваннах Африки. На стволах часто развита толстая корка. Среди деревьев и кустарников преобладают листопадные формы, но встречаются и вечнозеленые с жесткими склерофильными листьями, например эвкалипты в саваннах Австралии.

В связи с различиями в высоте и сомкнутости травостоя, зависящими от количества осадков и продолжительности сухого периода, различают ряд основных формаций саванн.

Влажные саванны развиваются при продолжительности сухого периода 3 — 5 мес и 800 — 2000 мм осадков в год. Это высокотравные (от 1,5 до 3 м и более) сообщества, зеленеющие во влажный период и высыхающие в сухой, иногда без примеси древесных видов, иногда с участием одиночных деревьев или их небольших спорадически рассеянных групп. Они располагаются на выровненных

или всхолмленных пространствах междуречий; по речным долинам протягиваются галерейные леса с преобладанием вечнозеленых влаголюбивых видов. Как правило, выделяются два яруса травостоя; в сомкнутом верхнем ярусе, образованном крупными злаками с длинными и широкими листьями, число видов невелико, но они составляют основную долю фитомассы саванн. В нижнем, достаточно разреженном ярусе, развиты некоторые многолетние травянистые двудольные. Вегетация растений определяется влажностью, причем начало их развития приходится на период перед наступлением дождей.

Сухие саванны представлены сообществами, сформированными жестколистными и узколистными злаками высотой 1,5 — 2 м, растущими разреженно и не образующими сомкнутую дернину. В областях их развития сухой период длится 5 — 7 мес, атмосферных осадков — от 500 до 1200 мм в год. Довольно обычно участие деревьев в составе этих саванн, хотя они могут иногда и отсутствовать. Они низкорослые (5—10 м), стволы с толстой коркой и твердой древесиной. Характерны как листопадные, так и вечнозеленые виды деревьев и деревья с суккулентными стволами. Сухие саванны очень бедны по видовому составу (рис. 66).

Колючие саванны значительно более ксероморфны, чем вышеописанные. Они развиваются при значительной продолжительности сухого периода (8— 10 мес) и варьирующемся количестве годовых осадков (250—750 мм). Высота травостоя чаще всего 30 — 50 см и крайне редко достигает одного метра. Господствуют засухоустойчивые жестколистными и узколистными злаки. Травяной покров разрежен. Обычно характерна примесь кустарников, но встречаются и отдельно растущие низкорослые деревья высотой 3 — 8 м, часто колючие или с суккулентными стволами, иногда безлистные стеблевые суккуленты. Велико разнообразие кустарников, преимущественно колючих, листопадных и вечнозеленых, представлены и безлистные прутьевидные формы.

Значительная часть сообществ влажных и отчасти сухих саванн в их современном распространении возникла на месте тропических лесов в результате вырубок, раскорчевки и расчистки под пашни, пожаров, сознательно используемых в целях огневой чистки облесенных участков, а также для выжигания сухой травы.

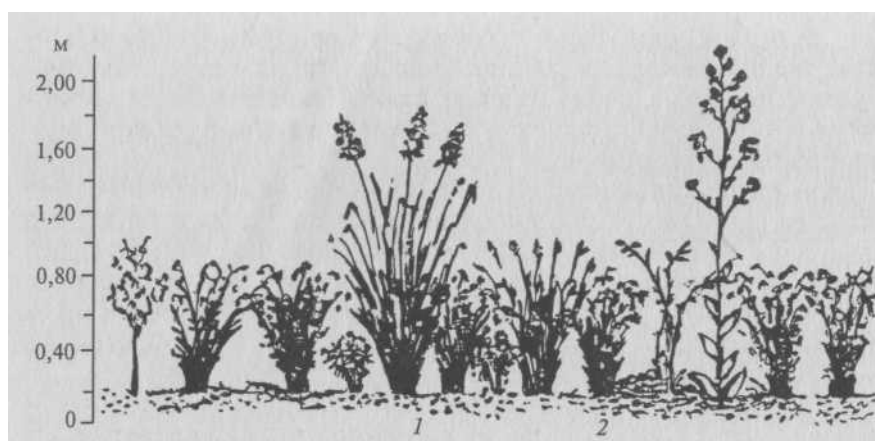


Рис. 66. Вертикальная проекция травяного покрова в саванне Национального парка Альберт: доминируют *Thremeda triandra* (1) и *Heteropogon contortus* (2) (J.Lebrun, 1977)

Толстокорые древесные породы переносят пожары без ущерба. На многолетние злаки саванн, имеющие большое число почек возобновления в основании стеблей и подземной части корневищ, палы оказывают даже благоприятное влияние, способствуя разрастанию дерновин растений.

Животное население. У животных четко выражены приспособления к перенесению неблагоприятного периода засухи (или двух ее периодов). Длительность анабиоза у многих насекомых, амфибий и некоторых рептилий в этих регионах заметно продолжительнее, чем в сезонно-влажных сообществах. Миграции птиц и кочевки крупных травоядных животных приобретают особый размах.

Структура животного населения значительно упрощена, фрагментарность древесного яруса не позволяет обитать в саваннах узкоспециализированным древесным видам. В то же время обилие травяных кормов обеспечивает процветание исключительно богатому и разнообразному комплексу крупных травоядных животных, в первую очередь — копытным.

В саваннах, как и в других тропических типах биомов, ведущую роль в утилизации отмершей растительной массы играют термиты. Именно здесь плотность их населения, количество и размеры надземных сооружений достигают максимальных величин. Термитники занимают до 30 % поверхности почвы, общая масса надземных сооружений термитов составляет 2400 т/га, а количество термитников на этой площади в некоторых районах может достигать двух тысяч.

Среди птиц-фитофагов преобладают зерноядные виды семейства ткачиковых, превосходящего другие группы птиц и по численности, и по видовому разнообразию. Некоторые виды, например красноклювая квелия и общественный ткач, образуют крупные гнездовые колонии.

Крупные нелетающие — страусы — обычные представители злаковых саванн. Потребляя в основном растительную пищу, они разнообразят ее насекомыми и мелкими позвоночными. В африканских саваннах обитает африканский страус — самая крупная из современных птиц (высота до 2,7 м, масса до 90 кг). В саваннах Австралии живет страус эму ростом до 1,7 м, а в аналогичных местообитаниях Южной Америки — нанду, ростом до 1,5 м.

Среди млекопитающих саванн наиболее массовая группа — крупные фитофаги из отрядов парнокопытных, непарнокопытных, хоботных. Общее число видов копытных в саваннах Африки превышает 70 и большую их часть составляют антилопы. Самые характерные группировки копытных в саванне — большие стада антилоп гну, совершающие ежегодные миграции на десятки и сотни километров в соответствии со сменами периодов вегетации травяной растительности. Вместе с гну мигрируют и зебры. По тем же маршрутам, но в стороне от стад зебр и гну кочуют мелкие антилопы — газель Томсона, или томми, и похожая на нее, но несколько более крупная, газель Гранта. Антилопы гну и томми — самые массовые виды копытных в саваннах Восточной Африки. Древесно-кустарниковая растительность, как и травяная, четко распределена между животными саванны. Каждый вид использует определенный ярус растительности или даже отдельные фрагменты данного яруса, что и позволяет сосуществовать на одной площади исключительно разнообразию крупных животных. Обитающая в зарослях кустарников мелкая антилопа дик-дик обкусывает нижние веточки; на высоте

примерно одного метра объедают кусты черный носорог и антилопа импала; на высоте двух метров — антилопа геренук, или жирафовая газель. На высоте 2—4 м обламывает и обдирает ветки акаций африканский слон, который, однако, может также пастись и на злаковых пространствах, захватывая хоботом и выдирая с корнем пучки трав. На большей высоте находит себе корм жираф почти пятиметрового роста. В австралийских саваннах функцию копытных выполняют крупные кенгуру.

Хищные животные саванн также очень разнообразны. Крупные четвероногие хищники саванн кочуют за стадами антилоп, совершая вместе с ними сезонные миграции. Львы охотятся на крупных антилоп и зебр, гепарды — на мелких антилоп.

В южноазиатских саваннах помимо азиатского льва, ныне почти истребленного, распространены шакалы и полосатые гиены. В Южной Америке обитают гривистый волк и саванновая лисица.

Австралийские саванны в историческое время (с появлением человека на этом материке) были заселены собакой динго.

Общие запасы сухой биомассы в различных вариантах саванн составляют от 50 до 150 т/га. Продуктивность этих сообществ довольно высокая — от 5 до 15 т/га в год, т.е. примерно 10 % общих запасов биомассы. Зоомасса обычно составляет 100—130 кг/га, из которой половина приходится на дождевых червей и четверть — на термитов.

МАНГРЫ

Особое место в структуре живого покрова различных материков занимают интразональные биомы литоралей, формирующиеся в приливно-отливной полосе. Особенно своеобразны сообщества мангров, окаймляющие морские побережья в тропических и экваториальных широтах везде, где выражена приливно-отливная полоса. Это древесные формации из вечнозеленых лиственных деревьев, адаптированных к весьма специфическим условиям.

Экологические условия определяются подвижностью субстрата, его насыщенностью соленой морской водой, регулярным поверхностным затоплением во время прилива. Если рассматривать местоположение мангровых лесов по отношению к уровню моря, то они занимают строго ограниченную зону между самым низким уровнем воды в период отлива и самым высоким приливом. Мангровые леса причисляют к верхней части приливно-отливной зоны, той области, которая на побережьях, например Северного моря, занята солеросом и солончаковыми лугами.

Все деревья мангров относятся к галофитам и обладают адаптациями, позволяющими существовать на субстратах, содержащих большое количество токсичных для растений солей. Для них характерны кожистые, жесткие, часто суккулентные листья, у некоторых видов на листьях имеются солевывделяющие железки, позволяющие растению избавляться от избытка солей.

Необходимость удерживаться в жидком иле обусловила развитие ходульных корней, выполняющих опорные функции. В иле уже вблизи поверхности отсутствует кислород и скапливается ядовитый сероводород, в связи с этим для снабжения корней атмосферным воздухом многие деревья развивают дыхательные корни, имеющие отрицательный геотропизм и поднимающиеся из грунта вверх. Тонкие корневые волоски мангровых деревьев могут воспринимать питательные вещества только из верхнего слоя ила, содержащего кислород. Но так как мангровые леса встречаются и в тех местах, где постоянно оседает новый ил, рост корней вверх должен идти параллельно с накоплением ила. Дыхательные корни разных типов — приспособление как раз к таким условиям.

Для многих видов в этих условиях характерна *vivipария* — семена прорастают непосредственно на материнском растении (длина проростков 0,5— 1,0 м) и только затем отделяются и, падая вниз, либо втыкаются в ил тяжелым заостренным нижним концом, либо подхваченные водой переносятся на другие участки побережий, где и укореняются.

Формации мангров флористически бедны, образующие их деревья относятся к нескольким родам, среди которых наибольшую роль играют виды родов ризофора, авиценция, бругиера и сонне-рация, всего около 30 видов. Мангры восточного полушария отличаются большим флористическим разнообразием по сравнению с западным.

Мангры избегают берегов, открытых океанским волнам, и приурочены к бухтам, лагунам, приустьевым участкам тропических рек, размещены там, где путь мощным волнам преграждают коралловые рифы и песчаные отмели. От моря в глубь суши в полосе, занятой манграми, происходит изменение частоты и глубины затопления приливом, уменьшается подвижность ила, его насыщенность водой и солями. Во внешней зоне ил мангров еще топкий и пройти по нему нелегко. Во внутренних частях мангровых лесов в результате смешивания морского ила с остатками листьев, ветвей и стволов образуется гумус и формируются плодородные почвы.

Обычно можно наблюдать последовательную смену различных видов мангровых деревьев от внешней к океану зоны мангров к суше.

В манграх пересекаются дороги наземных и морских обитателей. По кронам деревьев лесные жители проникают к морю; по илистым отмелям в сторону суши продвигаются, насколько позволяет соленость воды, морские животные.

В кронах деревьев южноамериканских мангров обитают игуаны. На Калимантане живут носатые обезьяны, питающиеся листьями. Цветки многих мангровых деревьев опыляют пчелы. Муравьи «сшивают» из листьев мангровых деревьев гнезда и питаются тлями-щитовками, сосущими соки из листьев. Все это представители сообщества тропического дождевого леса, проникшие в мангры. Сухопутные и морские животные поселяются также в стволах мангровых деревьев и под корой.

Крабы семейства Grapsidae, родичи которых населяют скалистые морские побережья, карабкаются по ходульным корням мангровых деревьев, не спускаясь обычно ни в воды прилива, ни на обнажающийся при отливе илистый грунт. Непосредственно над илистым грунтом, который регулярно заливается во время

прилива, на стволах, опорных и воздушных корнях прикрепляются устрицы и асцидии. Они добывают пропитание только из планктона, т. е. лишь при высокой воде. Мелкие беспозвоночные, такие, как нематоды, веслоногие рачки и личинки комаров, держатся среди нитей водорослей, находя здесь защиту от высыхания.

В то время как на илистых берегах Северного и Балтийского морей в отлив литораль кажется безжизненной и лишь следы и дырочки в иле свидетельствуют о скрытой жизни, в манграх при низкой воде на поверхности ила кишат крабы и рыбешки. В манграх побережий Тихого и Индийского океанов богатую пищей илистую поверхность обследуют морские бычки и крабы-привидения, но прежде всего в глаза бросается множество крабов. Личинки всех мангровых крабов развиваются преимущественно в свободной морской воде.

И среди мангровых рыб есть формы, сравнительно независимые от воды. Например, илистые прыгуны (род *Periophthalmus*), много видов которых населяют все тропические побережья Старого Света, предпочитая илистые наносы мангровых лесов. Они почти всегда держатся вне воды. Когда мангры затопляет вода, некоторые виды илистых прыгунов выбираются на стволы или опорные корни мангровых деревьев. Когда вода сходит, они охотятся на иле за комарами и крабами. В период размножения эти рыбы строят в иле воронкообразные гнезда, ведущие к грунтовой воде, где и подрастает молодь, пока она не станет приспособленной к жизни на суше. Во время отлива илистые почвы мангровых лесов — прекрасные места кормежки для цапель и других околоводных птиц.

Мангровые заросли представляют интерес прежде всего как биоценозы, где объединяются обитатели твердого и мягкого грунтов морских побережий, стволов и крон деревьев дождевого леса. Кроме того, у животных мангровых лесов, относящихся к разным эволюционным линиям, выработались многочисленные приспособления к временной или длительной жизни на суше.

Значение мангровых биомов определяется их ролью в воспроизводстве рыбных запасов: очень многие рыбы и ракообразные, имеющие большую ценность для рыболовства в примыкающих участках моря, размножаются в манграх. Мангровые деревья с давних пор высоко ценились человеком за высокое качество древесины, поэтому к настоящему времени они на значительных площадях уничтожены или от них сохранились небольшие фрагменты. В некоторых тропических странах, например во Вьетнаме — в дельте Меконга, существуют площади мангровых лесов культурного происхождения как результат лесовосстановительных работ.

ПУСТЫНИ

Важнейшей особенностью гидротермического режима областей развития пустынных биомов является резкое преобладание испарения над осадками. Дефицит влаги в сочетании с высокой испаряемостью, сухостью воздуха и интенсивной солнечной радиацией определяет главные условия обитания.

Типы биоценозов, относимые к пустынным, формируются в условиях умеренного, субтропического и тропического природных поясов, что определяет

существенные различия в их тепловом режиме. Однако облик, структура, динамика пустынных сообществ, уровень продукционных процессов контролируются в первую очередь увлажнением, количеством осадков, их распределением в течение года. Количество осадков в разных пустынных регионах и внутри них изменяется от 200 — 150 до 50 — 40 мм в год, вплоть до полного их отсутствия.

Растительность. Морфофизиологические адаптации растений к аридным условиям определяются дефицитом влаги, бедностью почв, часто сочетающейся с засолением и высокой температурой. Возможности развития растений в жестких природных условиях обеспечиваются за счет эффективного поглощения воды из почвы при повышении осмотического давления и развитии мощных поверхностных или глубоко проникающих корневых систем, вообще свойственных многим пустынным растениям. Быстрый рост в глубь почвы позволяет корням проникать в горизонты повышенной влажности, за счет чего растения могут существовать в течение довольно длительного времени. Так, семенные побеги деревьев и кустарников развивают стержневые корни, длина которых в 10 раз превышает длину надземного побега; многие злаки образуют густую корневую систему в верхних почвенных горизонтах, напоминающую войлок, а их нитевидные корни проникают в почву на метр и более. Соотношение между массой побегов и массой корней изменяется в сторону увеличения последней при возрастании засушливости.

Наиболее полно в пустынных регионах суши представлены растения, относящиеся к группе ксерофитов или гиперксерофитов. Для них характерно уменьшение площади испаряющей поверхности, которое достигается за счет редукции листьев и микрофиллии, сбрасывания ассимилирующих органов по мере нарастания сухости почвы и воздуха, замены крупных листьев первой генерации более мелкими листьями побегов последующих генераций.

В качестве особой группы выделяют суккуленты, которые «решают» проблему водного баланса путем накопления влаги в водозапасающей паренхиме листьев и стеблей. Среди них различают суккуленты стеблевые (кактусы, многие представители семейства молочайных) и листовые (например, агавы, алоэ). Весьма характерно разнообразие суккулентов и формирование своеобразных суккулентных формаций для пустынных регионов субтропического и тропического поясов с «двухтактным» режимом выпадения осадков (два коротких периода дождей), что обеспечивает накопление влаги в запасающих тканях.

Отдельную группу представляют растения с укороченным жизненным циклом, смещенным на влажные отрезки года, что позволяет им избегать засушливых и жарких периодов. Это травянистые растения-эфемеры (терофиты) и эфемероиды (геофиты). Семена эфемеров и подземные органы эфемероидов (луковицы, клубни, корневища) сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет, благодаря чему легко переживают годы, когда количество осадков бывает снижено. Цикл развития их может быть смещен на конец зимы — начало весны (как в пустынях Средней Азии), на весну и осень (в пустыне Сонора); связь с определенным сезоном может и отсутствовать, если осадки выпадают нерегулярно.

Растительным сообществам пустынь свойственны разреженное произрастание растений и невысокое проективное покрытие, что нередко сочетается со значительной сомкнутостью корневых систем в подземной части.

В формировании облика местности областей распространения пустынных экосистем огромную роль играют свойства грунтов, характер субстрата. В связи с этим обычно выделяют пустыни песчаные, глинистые, каменистые и т.д. В разных типах пустынь факторами, ограничивающими развитие растений, помимо дефицита влаги являются некоторые особенности субстратов. Так, в песчаных пустынях большую отрицательную роль играет подвижность субстрата; в каменистых и галечниковых пустынях — плотность, загипсованность почв и подстилающих пород. Этим обусловлено появление у растений своеобразных приспособлений, в зависимости от которых выделяются экологические группы растений: псаммофиты и гипсофиты.

Весьма жесткими экологическими условиями характеризуются глинистые пустыни, где влага атмосферных осадков по большей части испаряется с поверхности почвы, не успев в нее проникнуть. В связи с этим растительный покров здесь разрежен. В песчаных пустынях, отличающихся более благоприятным водным режимом, чаще всего развиваются более сомкнутые травяные или древесно-кустарниковые сообщества. С каменистыми субстратами связано распространение разреженно произрастающих древесно-кустарниковых форм, тяготеющих к трещинам и понижениям, где аккумулируется влага.

Своеобразный экологический режим создается в солончаковых пустынях, где развитие растений ограничено высокой концентрацией токсичных солей, в первую очередь натрия и хлора. Такие условия создаются при неглубоком залегании грунтовых вод, что особенно характерно для приморских равнин и крупных солончаковых депрессий. К этим специфическим условиям приспособилась ограниченная группа видов, относящаяся к га-л офитам.

В структуре растительного покрова пустынных биомов хорошо прослеживается сочетание фрагментов различных сообществ, связанных с теми или иными эдафическими условиями, — так называемая комплексность. Огромную роль играет перераспределение влаги по микрорельефу, в связи с чем, как правило, проективное покрытие растительности возрастает по руслам временных водотоков, суффозионным просадкам. Это наиболее ярко проявляется в краевых частях пустынных областей (подзона полупустынь), где закономерно сочетаются фрагменты фитоценозов степей и саванн (в наиболее увлажненных местообитаниях) с пустынными сообществами.

Животное население. Общими для растений и животных в адаптации к жизни в пустынях являются разреженность и мозаичность распределения по территории, наличие длительного периода покоя в неблагоприятные для активной жизни сезоны года: анабиоз у беспозвоночных, спячка у рептилий и грызунов. Сходные приспособления проявляются в широком освоении подземных ярусов. В отличие от растений животные ввиду своей подвижности и независимости от прямой инсоляции как источника энергии могут проводить под землей всю жизнь или отдельные ее циклы (термиты, мокрицы, личинки многих насекомых и других беспозвоночных).

Морфофизиологические адаптации животных к экономии влаги выражаются в особенностях структуры кожных покровов, окраски и др. Отдаленной аналогией с растениями-суккулентами можно считать запасание жира в некоторых органах тела

у копытных, мозолоногих и грызунов (жировые депо в хвосте у тушканчиков, песчанок, сумчатых мышей, в горбе у верблюдов). Это резерв влаги в условиях ее дефицита (путем химического разложения жировых запасов). Специфическими адаптациями животных к аридным условиям среды являются их миграции внутри пустынных регионов и за их пределы. Так, дальние кочевки совершают многие копытные и большинство видов птиц, гнездящихся в пустынях.

Для многих животных пустынь и полупустынь характерен ночной или сумеречный образ жизни, при котором активность их приходится на наиболее благоприятные для них часы суток. Многие животные, активные в дневное время, чтобы избежать прямой инсоляции и перегрева тела, перемещаются в тень кустарников. Так поступают насекомые, ящерицы, мелкие птицы. Некоторые дневные ящерицы и змеи забираются в середине дня на высокие ветви кустарников, где воздух менее нагрет, чем в приземном слое. В такие часы на ветвях саксаула или акации можно увидеть сидящими агаму, шипохвоста или стрелу-змею.

Своеобразная адаптация к дефициту влаги наблюдается у типичных пустынных птиц — рябков. Прилетая на водопой, расположенный нередко за многие километры от мест гнездования, эти птицы смачивают водой перья брюшка и переносят на них значительное количество воды к гнезду. Вода удерживается на перьях благодаря их особой структуре. Этой водой птицы смачивают кладку или поят птенцов.

Передвижение по сыпучему субстрату в песчаных пустынях также требует особых приспособлений. У псаммофильных ящериц и грызунов на пальцах имеются особые щеточки из роговых чешуек или удлинённых жестких волос. Некоторые ящерицы способны вибрирующими движениями тела за несколько секунд зарыться в песок. У ряда змей (рогатый гремучник, песчаная эфа, песчаная гадюка) выработался особый способ передвижения по сыпучему субстрату — так называемый боковой ход, при котором задняя часть тела приподнимается над поверхностью земли и переносится вбок, а за ней подтягивается передняя часть тела и голова.

Животные, обитающие в глинистых пустынях и роющие там норы, обладают крепкими лапами с острыми когтями, а некоторые грызуны — мощными острыми резцами на верхней челюсти.

В пустынях общая биомасса в среднем составляет примерно 2,5 т/га сухого органического вещества, в пустынях с экстрааридными условиями она снижается практически до нуля, а в пограничных с саваннами или полупустынных районах может достигать 10 т/га. Максимальные запасы биомассы формируются в короткие периоды вегетации после выпадения дождей. В некоторых пустынях такие условия могут наступать лишь раз в два-три года. Первичная продукция в пустынных биоценозах также невелика, но может составлять до трети суммарной биомассы (0,8— 1,0 т/га в год). При этом чем выше величина биомассы, тем меньшую долю ее составляет первичная продукция.

Наибольшими запасами биомассы характеризуются аридные редколесья Австралии (до 25 т/га), а также бело- и черносаксаульники Средней Азии (до 50 т/га). Годовая продукция этих сообществ составляет примерно 20 % запасов биомассы (соответственно 5 и 8 т/га), зоомасса — от 10 до 120 кг/га. Наиболее

бедны по запасам биомассы и по годовой продукции пустыни Намиб, Атакама, многие районы Сахары, аравийские и центральноазиатские пустыни (Такла-Макан, Гоби).

СУБТРОПИЧЕСКИЕ ЖЕСТКОЛИСТНЫЕ ЛЕСА И КУСТАРНИКИ

Важнейшее влияние на структуру и функционирование биоценозов в субтропических широтах оказывают условия увлажнения, существенные и тем более продолжительные понижения температуры — явление редкое и далеко не повсеместное. Для восточных секторов материков характерно относительно равномерное

распределение осадков в течение года и отсутствие ярко выраженного периода летней засухи, здесь развиты лавровые леса. В западных секторах материков выражен так называемый средиземноморский тип климата с зимними дождями и сухим летом, с ним связано распространение жестколистных лесов и кустарников, называемых формациями средиземноморского типа.

Растительность. Области распространения жестколистных лесов и кустарников имеются на всех континентах, но наиболее широко они представлены в Средиземноморье и Австралии.

Наиболее яркая особенность гидротермического режима заключается в несовпадении теплого и влажного периодов во времени. Зима влажная и прохладная, лето сухое и жаркое. Это благоприятствует господству вечнозеленых деревьев и кустарников, относимых к своеобразной группе склерофитов, для которых характерны наличие корки или пробки на стволах, начало ветвления на незначительной высоте, широкие кроны. Типичнейший их признак — жесткость листьев, сохраняющихся в течение нескольких лет. Часто листья опушены снизу и имеют матовый серо-зеленый цвет, нередко покрыты блестящим восковым налетом и содержат эфирные масла. Корневая система многих деревьев и кустарников глубоко расположенная. Так, корни каменного дуба проникают по трещинам в породах на глубину 10 — 20 м. Велико разнообразие кустарников, жестколистных, часто колючих.

Основной период ассимиляции падает на весну и осень, в середине лета и в наиболее холодный период зимы у растений этих областей отмечаются периоды относительного покоя. Время цветения у многих видов — весна или осень — часто распространяется и на зиму.

Леса, как правило, довольно светлые, хорошо развиты кустарниковый и травяной ярусы. В составе последнего значительное участие принимают луковичные и клубненосные растения (геофиты), время цветения которых приходится на весну и осень.

Коренными сообществами Средиземноморья были вечнозеленые жестколистные леса с доминированием видов дуба (каменный дуб, в западной части — пробковый). До настоящего времени в составе кустарниковых сообществ встречаются отдельные деревья каменного дуба, достигающие высоты 20 м.

Исчезновение лесов Средиземноморья — многовековой процесс, результат воздействия человека. Ему сопутствовали эрозия, разрушение и смыв почвенного покрова, что привело к широкому распространению бесплодных каменистых поверхностей. Там, где нет посевов или плантаций, развиты кустарниковые типы сообществ. Эти формации, известные под названием маквис, представляют первую стадию деградации лесов. В состав маквиса входят различные кустарники и некоторые деревья, устойчивые к воздействию пожаров, хорошо возобновляющиеся на вырубках.

Особенно характерны различные виды вереска (в том числе вереск древовидный), виды ладанников, земляничное дерево, в восточном Средиземноморье — дикая маслина, рожковое дерево, мирт, фисташка. Кустарники часто переплетены вьющимися растениями, нередко колючими.

Маквис также подвергается вырубкам, часто уничтожается пожарами, особенно губительными в летний период. На месте сведенного маквиса развиваются формации типа гариги — сообщества низкорослых кустарников и ксерофильных травянистых растений. В них господствует кермесовый дуб; он хорошо возобновляется после пожаров, образуя своеобразные кусты высотой до 1,5 м. Сообщества этого типа поражают обилием представителей семейства губоцветных, бобовых, розоцветных и др., выделяющих эфирные масла. На самых каменистых и скудных почвах га-рига состоит из низкорослых колючих растений.

Растительные формации, сходные по структуре, сезонной ритмике, набору жизненных форм, распространены и в других районах мира. В Северной Америке это жестколистные леса из вечнозеленых дубов и кустарниковые сообщества, физиономически сходные с маквисом. В южной полушарии жестколистные леса и кустарники распространены на всех континентах. В средней части Чили первичные жестколистные леса сохранились лишь кое-где в ущельях и по северным склонам гор.

В Африке жестколистные сообщества занимают небольшую площадь в южной и юго-западной оконечности материка. Здесь преобладают кустарниковые сообщества, физиономически и структурно сходные с маквисом. Из деревьев отметим серебряное (леу-кадендрон) из семейства протейных. Кустарники достигают высоты 1 — 4 м. Верхний ярус, как правило, образуют различные представители протейных, в нижних ярусах преобладают бобовые и многочисленные виды рода вереск.

В Австралии такие леса образованы несколькими видами эвкалипта и акаций. Древостой разреженный, сомкнутость крон редко достигает 0,5. Нижний древесный ярус образован казуариной и видами банксии из семейства протейных. Хорошо развит кустарниковый ярус из бобовых, миртовых, протейных. Своеобразны так называемые травяные деревья из семейства лилейных, относящиеся к огнестойким породам. Жестколистные кустарники Австралии, скраб, сформированы видами эвкалиптов, казуариной с прутьевидными ветвями, здесь много бобовых и миртовых.

Животное население. Жаркое сухое лето и прохладная влажная зима обуславливают одну или две депрессии активности у большинства животных. Пики

активности приходится обычно на весенний и осенний периоды, когда сочетание условий влажности и температуры оказывается наиболее благоприятным.

Сообщества субтропических лесов и кустарников граничат с тропическими сезонно-сухими лесами, саваннами и пустынями, с одной стороны, и с лесами умеренных широт — с другой, поэтому набор видов и групп животных во многом родственен фаунам прилежащих биомов. Характерно проникновение ксерофильных видов из соседних аридных областей.

По запасам биомассы различные варианты субтропических сухих лесов, редколесий и кустарников могут различаться в зависимости от условий увлажнения. Биомасса в наиболее распространенных субтропических кустарниковых сообществах (маквис Средиземноморья, чаппараль Северной Америки) составляет примерно 50 т/га, продукция — 10 т /га, что соответствует приблизительно 20 % общего запаса биомассы.

СТЕПИ И ПРЕРИИ

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

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

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

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

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

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

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

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

Не меньшую роль играет деятельность грызунов, потребляющих значительную часть травостоя и разрыхляющих почву. Устраивая глубокие норы, сурки и суслики проникают на глубину до 2—3 м; выбросы земли на поверхность образуют насыпные курганчики, часто довольно многочисленные. Возникает чередование микроповышений и микропонижений, что приводит к определенному перераспределению осадков, в связи с чем часто развивается комплексность — к разным формам микрорельефа бывают приурочены разные растительные сообщества.

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

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

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

полукустарничков, в том числе видов полыни, уменьшается число аспектов, снижаются высота травостоев и запасы биомассы.

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

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

В южном полушарии пампа, а также сухие злаковополукус-тарничковые формации Патагонии, находящиеся в ветровой тени Анд, чаще всего рассматриваются только как в известной степени подобные степям, своеобразные их аналоги. Важнейшее отличие гидротермического режима областей их развития — отсутствие выраженного периода с отрицательной температурой и снегового покрова. Это оказывает существенное воздействие на состав и структуру сообществ, особенно их ритмику. Здесь характерны круглогодичная вегетация, своеобразная кустовая форма роста злаков.

Животное население. Животные степей, прерий и пампы приспособляются к довольно жесткому гидротермическому режиму. Большинство животных вынуждены ограничивать активность глав-

ным образом весенним и в меньшей степени — осенним периодами. На время холодной зимы они впадают в анабиоз, а в период летних засух снижают активность, пребывают в состоянии так называемого полупокоя. Мелкие позвоночные животные — ящерицы, змеи, некоторые грызуны — впадают на зиму в спячку, крупные млекопитающие мигрируют в более южные районы с мягкой зимой, а большинство птиц совершают сезонные перелеты.

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

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

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

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

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

Выраженные адаптации к подземному образу жизни имеют слепыши, полностью лишенные зрения (глаза скрыты под кожей), наружных ушных раковин и хвоста, с громадными резцами, постоянно торчащими изо рта, так как губы сходятся позади зубов (как и у слепушонки). Длинные и разветвленные кормовые ходы слепышей располагаются под поверхностью почвы, а гнездовая камера расположена на глубине почти трех метров.

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

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

В североамериканских прериях копытные не столь разнообразны. Фоновым ландшафтным видом здесь был лишь бизон, многотысячные стада которого паслись в прериях вплоть до появления европейцев с огнестрельным оружием. Популяция

бизонов восстановлена, насчитывает тысячи особей и занимает нераспаханные участки прерии на северо-западных окраинах первичного ареала этого вида. Кроме бизона в прериях был обычным и поныне еще сохранился своеобразный вилорог, экологически замещающий отсутствующих в Новом Свете антилоп.

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

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

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

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

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

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

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

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

ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА УМЕРЕННОГО ПОЯСА

Широколиственные, или летнезеленые, леса в умеренных широтах северного полушария не образуют единой зоны и занимают в Европе, Азии и Северной Америке разобщенные территории с ослабленной континентальностью. Климат в ареале лесов этого типа умеренно прохладный, осадки распределены в течение года относительно равномерно, их количество колеблется в довольно широких пределах. Характерен перерыв в вегетации, обусловлен-

ный зимними холодами. В зависимости от степени континентальности климата зимы могут быть почти безморозными (в приатлантических районах Европы) или же с устойчивыми морозами при мощном снежном покрове.

Северные границы распространения широколиственных лесов определяются продолжительностью холодного периода и (или) недостатком летнего тепла. В продвижении отдельных пород к северу существенную роль, по-видимому, играют поздневесенние и раннелетние заморозки, особенно губительные для подроста. Смена широколиственных лесов хвойными происходит постепенно, выделяется полоса смешанных хвойно-широколиственных лесов. На южных границах основным лимитирующим фактором является влажность, чем определяется переход к степям.

Растительность. Верхний древесный ярус леса сомкнут, нижние древесные ярусы или очень разреженные, или отсутствуют. Многие широколиственные породы дают корневую и пневую поросль, порослевые древостой более низкорослые и сомкнутые. Различают моно-, олиго- и полидоминантные леса. Виды бука, как правило, образуют монодоминантные древостой. Кустарниковый ярус изменяется от хорошо развитого до крайне разреженного.

Лиан мало, но в некоторых регионах Восточной Азии, южной части приатлантических лесов Северной Америки они весьма обильны. Травяной покров образован многолетними видами, различными в экологическом отношении. Выделяется группа мезофильных тенелюбивых трав с длительным периодом вегетации. Характерны растения, цветущие весной, когда полог леса поступает много света, и заканчивающие свое сезонное надземное существование вскоре после распускания листьев на деревьях. Во влажном климате приморских районов в состав травяного яруса входят некоторые вечнозеленые виды, доля участия которых понижается в континентальных районах.

Широколиственные леса с давних пор подвергались выкорчевке с последующей распашкой земли, постоянной вырубке, часто сопровождавшейся направленной сменой пород. Значительные площади, занятые прежде лесами, превращены в сельскохозяйственные угодья.

Европейские широколиственные леса флористически самые бедные и относительно просты в структурном отношении. Коренных лесов практически не сохранилось. Основные лесообразователи — виды бука, дуба; роль каштана, как и граба, ясеня и липы, ограничена. В восточные, более континентальные районы и на границу со степными формациями распространяются леса из дуба черешчатого.

Специфика лесов Азии определяется в первую очередь поразительным видовым богатством деревьев — виды дуба, клёна, ильма, орех маньчжурский,

камелия японская, бархатное дерево, большое разнообразие кустарников. По сравнению с европейскими лесами в них повышена роль лиан и папоротников-эпифитов.

В Северной Америке широколиственные леса распространены только в восточной части континента. Обильны кустарники, а также лианы. Здесь характерны леса из американского бука, поразительное разнообразие видов рода клён, среди которых наиболее известен клён сахарный. Богат состав древостоя дубовых лесов, кроме видов дуба и клёна встречаются виды ореха, гикори, тюльпанное дерево.

Между лесами Восточной Азии и Северной Америки обнаруживается известное сходство, усиливающееся благодаря сохранению в них большого числа представителей древней листопадной флоры. С большим разнообразием видов деревьев связано наличие двух-трех ярусов древостоя. Доминантами древостоя являются виды дуба, клена, платана, вяза, ясеня, ореха, тюльпанное дерево и др. В наибольшей степени леса сохранились в предгорных районах юго-запада Аппалачей и в долинах рек.

В южном полушарии широколиственные летнезеленые леса распространены крайне ограниченно. В условиях очень влажного климата с ровным годовым ходом температуры преобладают вечнозеленые лиственные леса, слабо отграниченные структурно и флористически от субтропических.

Животное население. Хорошо выраженная ярусная структура широколиственных лесов, наличие сомкнутого древесного яруса высотой до 30 м над землей, обильная подстилка и мощный гумусовый горизонт обеспечивают полный спектр ярусов животного населения этого биома.

Теплое влажное лето и холодная зима со снежным покровом обуславливают четкую сезонную динамику активности животных. На зиму пойкилотермные животные впадают в состояние анабиоза. Из гомойотермных животных (птицы и млекопитающие) одни мигрируют в более теплые регионы, другие впадают в спячку или зимний сон и лишь немногие сохраняют круглогодичную активность, переходя на специфические корма (кора и ветви деревьев, насекомые, спящие под корой, и т.п.).

Деятельность по утилизации отмершей растительной массы в широколиственных лесах осуществляет обширная и разнообразная группа животных-сапрофагов, среди которых ведущую роль играют дождевые черви семейства люмбрицид. Вместе с сапрофагами почвенный ярус населяют потребители живой корневой массы растений. К ним относятся личинки насекомых, главным образом жуков: жесткие, с плотными покровами личинки жуков-щелкунов, называемые проволочниками, белые жирные личинки пластинчатоусых жуков, живущие в почве по нескольку лет до окукливания. Из них наиболее типична личинка майского жука.

В нижней и средней частях древостоя, в стволах и ветвях деревьев поселяются насекомые-ксилофаги — потребители древесины. Это личинки усачей-дровосеков, пластинчатоусых (например, крупные личинки жука-олени). Кору поедают личинки златок. В кронах лиственных пород деревьев обильны насекомые, поедающие зеленые ткани листьев. Среди них доминируют гусеницы различных бабочек:

пядениц, шелкопрядов, листоверток, личинки (ложногусеницы) пилильщиков, взрослые формы (имаго) жуков-листоедов, хрущей, в частности упомянутые уже майские жуки. Особую группу насекомых-фитофагов образуют сокососущие виды: тли, червецы, цикады, цикадки, листоблошки, клопы.

Немало фитофагов и среди позвоночных. В наземном ярусе обитают мелкие грызуны. В евразийских лесах это лесная рыжая полевка, лесная и желтогорлая мыши, в широколиственных лесах Северной Америки — внешне похожие на мышей белоногий и золотистый хомячки.

Крупные копытные участвуют в потреблении зеленой массы листвы, травы, а зимой веточных кормов и коры деревьев. В Евразии и Северной Америке широко распространен благородный олень, известный в разных частях ареала под названием марал, изюбрь, вапити (последнее относится к американскому благородному оленю). В западноевропейском секторе к оленю присоединяется лань, а в дальневосточном — пятнистый олень. В отличие от оленей кабан питается не только надземными, но и подземными частями растений (корневищами, клубнями, луковицами), которые он выкапывает, взрыхляя носом подстилку и верхний слой почвы. Там же он находит и поедает всевозможных беспозвоночных.

Хищные животные-зоофаги населяют все ярусы широколиственных лесов. В почвенно-подстилочном ярусе живут хищные многоножки — геофилы и костянки, жуки (жужелицы и стафи-лины), пауки и хищные клещи. Ведущее место среди хищных беспозвоночных занимают муравьи, сооружающие наземные гнезда, но обследующие в поисках пищи все ярусы леса. Верхнюю часть почвы осваивают различные кроты. В европейских лесах многочислен обыкновенный крот, в лесах Восточной Азии — крот могоера.

В наземном ярусе обычны амфибии и рептилии: бурые лягушки, тритоны и саламандры, особенно разнообразные в лесах Северной Америки, ящерицы и змеи.

Насекомоядные птицы собирают корм главным образом в кронах деревьев и в подстилке. В лесах Евразии обычны дрозды, мухоловки, синицы, славки и пеночки. В американских лесах дрозды и синицы также обычны, но экологическую нишу мухоловок занимают тиранны, а славок и пеночек — американские славки, или древесницы.

Хищные звери характерны как для наземного, так и для древесного ярусов. В наземном ярусе обитают хищники, широко расселяющиеся и за пределы широколиственных лесов: лисица, волк, бурый медведь (в прошлом), горностаи и ласка. На Дальнем Востоке обитают черный медведь и енотовидная собака (ныне завезенная в европейские леса), в Северной Америке — близкий к черному медведь баррибал. Древесный ярус используют рысь, дикий лесной кот, там постоянно держится лесная куница, на Дальнем Востоке — харза.

Длительное и интенсивное сельскохозяйственное освоение регионов широколиственных лесов привело к резкому обеднению их животного населения, к полному исчезновению многих видов, особенно крупных позвоночных. На пахотных землях сильно размножились зерноядные грызуны. О первичном населении животных этих сообществ можно судить по историческим данным и по остаткам природных биоценозов на территориях заповедников и в отдаленных слабо освоенных районах.

Запасы биомассы в широколиственных лесах умеренных широт очень велики (500 — 400 т/га). Продукция широколиственных лесов также высока — от 10 до 30 и даже 50 т/га в год, что объясняется благоприятными условиями вегетационного периода: обилием тепла и влаги. Мощность почвенного и подстилочного ярусов обеспечивает кормом громадное количество почвенных животных. В основном благодаря им зоомасса в этих лесах может достигать 1 т/га и даже более, что превышает запасы зоомассы большинства других биомов суши.

БОРЕАЛЬНЫЕ ХВОЙНЫЕ ЛЕСА

Бореальные хвойные леса, известные под названием тайга, протянулись непрерывной полосой через Евразию и Северную Америку и образуют единую циркумбореальную зону. Ширина пояса хвойных лесов в Евразии достигает максимума в междуречье Енисея и Лены, а в Северной Америке — на Тихоокеанском побережье.

Гидротермические условия характеризуются сравнительно коротким вегетационным периодом, холодной зимой, относительно прохладным летом при существенных региональных отличиях в тепло- и влагообеспеченности. Значительные площади хвойных лесов находятся в области распространения многолетнемерзлых пород. Это определяет специфику почвообразования и увлажнения почв. Как правило, количество осадков превышает расходы на испарение, с чем связано широкое распространение процессов заболачивания.

Растительность. Таежные леса образованы деревьями, относящимися к ограниченному числу родов, со своеобразной (игольчатой) формой хвои. Ее наличие обеспечивает полное использование периода вегетации и предохраняет деревья от высыхания зимой. С закрытыми устьицами многие хвойные деревья при прочих равных условиях транспирируют меньше, чем лиственные деревья в безлистном состоянии. Хвойные деревья хорошо переносят сильные зимние холода и способны к ассимиляции даже в очень прохладный сезон. Характерны узкие кроны, что снижает возможность их обламывания под тяжестью снега и позволяет растениям лучше использовать свет при низком стоянии солнца.

Таежные леса моно- или олигодоминантные, обычно с простой и четко выраженной ярусной структурой. Выделяются древесный, кустарниковый (степень выраженности которого зависит от типа леса), кустарничково-травяной ярусы и напочвенный моховой или лишайниковый покров. Видовой состав довольно ограничен, по числу видов преобладают травянистые растения, мхи и лишайники.

В связи с изменением теплообеспеченности по широтному градиенту тайга с севера на юг подразделяется на *северную*, *среднюю* и *южную*. С севера на юг возрастает сомкнутость крон, увеличивается полнота насаждений. Для южной тайги характерны значительное участие в травяном покрове видов, свойственных широколиственным лесам, а также местами примесь широколиственных древесных пород, в Сибири — сибирского кедра, или сосны сибирской.

Виды четырех родов хвойных — ель, пихта, сосна, лиственница — основные лесообразователи на всем протяжении тайги, представленные в Евразии и Северной

Америке разными видами. В Северной Америке, кроме того, велика роль видов тсуги и дуг-ласии (или псевдотсуги).

В зависимости от экологии лесообразователей, определяющей различия в структуре и составе сообществ, таежные леса подразделяют на темнохвойные (образованные различными видами ели, пихты, тсуги, сосны сибирской) и светлохвойные, среди которых выделяют вечнозеленые сосновые и лиственничные леса с опадающей хвоей.

Важнейшие особенности темнохвойных лесов следующие. Они довольно просты по структуре: число ярусов обычно 2 — 3. Кроме древесного могут быть развиты ярусы травяной или травяно-кустарничковый и моховой. Иногда травяной ярус отсутствует. Кустарники единичны и выраженного яруса не образуют. Затенение значительное. В связи с этим травы и кустарнички размножаются чаще вегетативным путем, чем семенным, образуя куртины, группы. Лесная подстилка разлагается медленно, и некоторые травянистые растения не образуют хлорофилла и питаются сапрофитно (подъельник, ладьян и др.). Имеются зимнезеленые растения (брусника, грушанка). Освещение, в противоположность широко-

лиственным лесам, одинаково в течение всего вегетационного периода, поэтому растений с цветением в ранневесенние месяцы практически нет. Венчики цветков растений нижнего яруса белые, бледно-розовые, бледно-голубые; именно эти цвета хорошо заметны на темно-зеленом фоне мохового покрова и в сумраке темнохвойного леса.

В нетронутом темнохвойном лесу токи воздуха слабые, ветров нет. Поэтому семена ряда растений нижнего яруса имеют ничтожную массу, что позволяет переносить их с места на место слабыми воздушными течениями. Таковы, например, грушанки (масса семени у грушанки одноцветковой составляет всего 0,000004 г) и некоторые орхидные (масса семени орхидеи гудайеры ползучей 0,000002 г). Для растений с такими семенами необходимо развитие микоризы. Гифы грибов, обильные в темнохвойных лесах, сростаются с развивающимися из таких семян зародышами и доставляют им необходимые питательные вещества, а потом, когда зародыш вырастет и окрепнет, он, в свою очередь, обеспечивает гриб продуктами фотосинтеза — углеводами. Явление микоризы очень широко развито в лесах вообще, особенно в темнохвойных лесах.

Древостой светлохвойных лесов более изрежен, что связано со светолюбием лиственниц и сосен. Здесь в напочвенном покрове приобретают значительную роль лишайники, а местами сильно развит кустарничковый ярус, образованный рододендронами, ракитником, калиной, шиповником, смородиной. В Северной Америке в этих лесах нередко наблюдается примесь белой пихты, дугласии (псевдотсуги) и ряда других пород. В Евразии тайга распространена в основном на территории России, встречаясь за ее пределами лишь в некоторых северных районах Европы.

Светлохвойные леса из лиственницы сибирской и даурской приурочены к регионам с резко континентальным климатом и замещают друг друга по мере нарастания континентальности. Облик лиственничных лесов, особенно в Сибири и на Дальнем Востоке, в значительной степени определяется пожарами, под влиянием которых в нижних ярусах получили широкое распространение багульник и

брусника. Леса из сосны обыкновенной занимают в таежной зоне большие площади, преимущественно на древних аллювиальных равнинах и песчаных террасах.

Дендрофлора североамериканской области богаче евразийской, причем основное разнообразие хвойных пород сосредоточено в притихоокеанских лесах. Леса северной и восточной части тайги Северной Америки близки к евразийским, что определяется сходством условий произрастания. Главные лесообразователи — три вида хвойных: ель белая, или канадская, ель черная, лиственница американская. Местами к ним примешиваются береза бумажная и

тополь осинообразный. В отличие от Евразии род сосна представлен большим числом видов, наиболее характерны леса из сосны Бэнкса, веймутовой сосны и др., приуроченные к сухим песчаным почвам. В южных частях таежной зоны в качестве лесообразующих пород появляются тсуга канадская и туя восточная.

Притихоокеанские (западные) леса расположены между 42 и 62° с. ш. и развиваются в чрезвычайно благоприятных климатических условиях. Высокая влажность воздуха, большое количество осадков (до 1000 мм и более), часть которых выпадает в виде снега, плавный ход температуры воздуха на протяжении всего года обеспечивают быстрый прирост темнохвойных пород, формирование сложных высокоствольных насаждений. В этих лесах велико разнообразие хвойных пород, что обусловлено историческими причинами. Роды ель и пихта представлены здесь значительным числом видов. Наряду с ними лесообразователями являются виды родов тсуги, псевдотсуги, туи, кипарисовика. На местах пожаров и вырубок на больших площадях развиваются вторичные мелколиственные леса.

Животное население. Животные тайги вынуждены либо приспособливаться к активной жизни в условиях снежной и морозной зимы, либо впадать на это время в состояние анабиоза, спячки или зимнего сна, или же откочевывать на зимний период за пределы тайги.

Снежный покров для таежных животных, активных в зимнее время, играет во многом положительную роль. Температура в снегу на несколько градусов выше наружной, так как снег задерживает излучаемое животным тепло. В толще снега мелкие животные проделывают ходы, не утруждая себя рытьем промерзшей почвы.

Вертикальная структура животного населения достаточно полная. Имеются четко выраженные почвенно-подстилочный, наземный, кустарниковый и древесный ярусы. Однако в связи с монодоминантностью древесного яруса и общей монотонностью растительного покрова разнообразие животных в каждом из ярусов невелико.

Один из важнейших кормовых ресурсов — семена хвойных пород деревьев. Ими питаются многие птицы, грызуны и даже хищные звери. Однако урожайность ели, пихты, кедровой сосны («кедра») сильно колеблется: за годом урожайным следуют обычно несколько малоурожайных или вовсе неурожайных лет. Поэтому животные, потребляющие в основном семена хвойных, в неурожайные годы совершают дальние кочевки (белка), вылеты за пределы основного ареала (кедровка, клесты), либо значительно снижают численность (лесные полевки, олени хомячки, зайцы).

Животные-сапрофаги сосредоточены преимущественно в подстилочном и в верхней части почвенного яруса. Ведущую роль среди них играют дождевые черви,

а также личинки насекомых, панцирные клещи — орибатида, первичнобескрылые насекомые — коллемболы, почвенные круглые черви — нематоды.

На лиственных породах в таежной зоне кормятся фитофаги: гусеницы различных бабочек, жуки-листоеды, похожие на гусениц личинки перепончатокрылых — пилильщики. Хвою сосны поедают личинки соснового пилильщика, гусеницы сосновой пяденицы и сосновой совки. Сибирский коконопряд питается хвоей пихты, ели, лиственницы, кедровой сосны. Периодические массовые размножения этих гусениц вызывают порой полное оголение деревьев на больших пространствах тайги.

Среди птиц-фитофагов ведущее место занимают потребители семян хвойных деревьев. Наиболее специализированы в питании клесты. Семена кедровой сосны и ели составляют основу питания характерной таежной птицы — кедровки. В урожайные годы кедровка делает много запасов: по сто и более семян сибирской кедровой сосны (кедровых орехов) она прячет в «кладовых» — дуплах деревьев, под камнями, во мху. Тетеревиные птицы летом питаются разнообразной растительной пищей: ягодами, почками, листвой, а также мелкими беспозвоночными, а зимой вынуждены ограничиваться хвоей и почками деревьев. Для таежной зоны Евразии характерны обыкновенный и каменный глухари, рябчик, а в дальневосточной тайге обитает дикуша. В таежных лесах Северной Америки обосновалась канадская дикуша.

В наземном ярусе тайги многочисленны разнообразные грызуны, питающиеся семенами растений, а также зеленью. Смешанные растительные корма потребляют лесные полевки: красная, населяющая тайгу Евразии и Северной Америки, и красно-серая, обитающая лишь в тайге Евразии. Беличьи располагаются в тайге как в древесном ярусе, так и в наземном. Преимущественно на земле проводят время сибирский бурундук, американские полосатый и малый бурундуки. Белки держатся главным образом в древесном ярусе. Тайгу Евразии населяет обыкновенная белка, в Северной Америке аналогичную экологическую нишу занимает красная белка. Основу питания беличьих составляют семена хвойных, а также ягоды, грибы, почки деревьев, изредка — насекомые. Характерное копытное животное тайги — лось, образующий различные подвиды в Евразии и Северной Америке, зимой переходит на питание корой и ветвями деревьев.

Мелкие позвоночные-зоофаги приурочены к наземному ярусу. Это бурые лягушки, сибирский тритон-углозуб, живородящая ящерица и обыкновенная гадюка. Лягушки, тритоны и ящерицы питаются мелкими беспозвоночными, а гадюки охотятся на грызунов и лягушек.

Насекомоядные птицы в тайге очень разнообразны в летний период, когда прилетают на гнездование дрозды, горихвостки, славки, камышевки, сверчки. Однако и зимой в тайге остается

группа насекомоядных птиц, способных добывать пищу из-под коры деревьев. Это прежде всего синицы, королюки, пищухи и поползни. Остаются на зиму в тайге и дятлы. Зимой они питаются стволовыми насекомыми, семенами и ягодами. Хищные птицы-миофаги таежной зоны — это в основном совы: ястребиная сова, бородатая неясыть, населяющая тайгу обоих полушарий, а также длиннохвостая

неясыть, обитающая в тайге Евразии. На тетеревиных и других птиц охотится крупный ястреб-тетеревятник, широко распространенный по всей таежной зоне.

В наземном ярусе обычны мелкие хищники из семейства куньих — ласка и горноста́й; в сибирской тайге обитают средних размеров куньи — соболь и колонок, в североамериканской тайге их заменяют илька и американская куница. Самый крупный представитель семейства куньих в тайге — похожая на небольшого медведя всеядная росомаха. Лисица, волк и бурый медведь, широко распространенные по таежным лесам Старого и Нового Света, образуют различные подвиды и формы. Крупные хищники охотятся на лосей и оленей, средние и мелкие довольствуются зайцами, мышевидными грызунами и землеройками; характерный обитатель таежной зоны — рысь питается зайцами, мышевидными грызунами, птицами, иногда нападает на молодых лосей и оленей.

Следует упомянуть многочисленных в тайге насекомых-кровососов: комаров, мошек и мокрецов. Кровью наземных позвоночных питаются также иксодовые клещи.

Общая биомасса существенно различается в разных типах леса и подзонах тайги. Больших величин она достигает в сомкнутых ельниках и пихтарниках, в богатых сообществах южной и дальневосточной тайги и составляет 350 — 400 т/га. Годичная продукция таких лесов достигает 8—10 т/га. Гораздо ниже показатели биомассы и продукции в разреженных лиственничках и несомкнутых лесных сообществах северной тайги. В этих районах биомасса колеблется от 50 до 200 т/га, а продукция таких лесов составляет 4 — 6 т/га в год.

ТУНДРЫ

В Евразии и Северной Америке, к северу от границы древесной растительности располагаются тундры, образующие единую циркумполярную зону и занимающие огромные площади в Сибири и Канаде. Сообщества тундры развиваются в условиях короткого и прохладного вегетационного периода и низкой температуры почв. Характерна высокая относительная влажность воздуха, преобладание осадков над испарением. Существенное значение для живых организмов имеют колебания температуры. Во все месяцы вегетационного периода минимальные температуры могут быть ниже нуля.

Важнейшим экологическим фактором в условиях тундры является снежный покров, защищающий зимой от низкой температуры и сильных ветров. Высота растений часто определяется мощностью снежного покрова. Повсеместное распространение вечной мерзлоты обуславливает формирование криогенных нано-, микро- и мезоформ рельефа, а также широкое распространение процессов заболачивания в термокарстовых понижениях.

Растительность. Тундровые растения — криофиты — низкорослые, приземистые, для многих кустарничков характерны стелющиеся и подушковидные формы роста. Растениям свойственна вегетативная подвижность, что приводит к образованию куртин и латок. Низкорослые тундровые растения зимой покрываются

снегом, предохраняющим их от вымерзания, а летом их надземные органы оказываются в прогретом и экологически наиболее благоприятном слое воздуха.

В тундре велико фитоценотическое значение лишайников и особенно мхов, зачастую являющихся эдификаторами сообществ. Сплошной моховой покров в условиях тундры существенно влияет на температурный режим почв и глубину сезонного протаивания и, следовательно, на условия обитания других растений. Лишайники оказывают на почвенные условия меньшее воздействие, но при их обилии число видов трав и кустарничков снижается.

Одним из основных признаков сообществ тундры является их полидоминантность. Обычно выделяют тундры лишайниковые, моховые, кустарничковые, пушицево-осоковые и др. Как правило, эти типы характеризуются содоминированием нескольких групп растений: мхов, лишайников, кустарничков, многолетних травянистых растений. Вертикальная дифференциация фитоценозов выражена слабо, часто и мхи, и кустарнички размещаются практически в одном высотном горизонте.

В горизонтальном строении фитоценозов выражена мозаичность, выделяются микроценозы, сложенные различными жизненными формами растений. Мозаичность тундровых сообществ обусловлена не только жизнедеятельностью растений, но и интенсивно протекающими криогенными процессами в почве, приводящими к горизонтальному расчленению ее поверхности. От характера форм нанорельефа зависит горизонтальное сложение сообществ тундры. Выделяют бугорковые, пятнистые, пятнисто-мелкобугорковые, кочкарные тундры и др. Во многих тундровых сообществах растительность далеко не полностью покрывает поверхность почвы.

Характерная черта растительного покрова тундры — комплексность, обусловленная разнообразием форм микро- и мезорельефа, различиями в глубине залегания многолетнемерзлых пород и мощности снежного покрова на разных формах рельефа.

Пространства тундры безлесны. Между зоной бореальных хвойных лесов и безлесной тундрой лежит переходная полоса, или зона лесотундры, в пределах которой лесные и тундровые сообщества тесно контактируют друг с другом. Природные условия тундры неблагоприятны для развития древесных пород. Короткий вегетационный период, недостаток летнего тепла, иссушающее действие ветров — причины, снижающие рост и замедляющие развитие древесных пород. Граница между лесом и тундрой находится в соответствии со степенью континентальности климата: в континентальных районах она существенно продвигается к северу и смещается к югу в областях с господством океанических воздушных масс. На распространение леса и характер границы между лесом и тундрой весьма существенное влияние оказывает деятельность человека. В результате вырубок и пожаров граница леса сдвигается к югу.

В связи с изменением условий от полярной границы леса по направлению к более высоким широтам тундры разделяют на *субарктические*, *арктические* и *высокоарктические*. Последние часто относят к полярным пустыням (В.Д.Александрова, 1977). В сообществах субарктических тундр доминируют или содоминируют различные полярные березки, ивы. Характерны моховые,

лишайниковые, кустарничковые типы сообществ. Как правило, развит покров из мезофитных зеленых мхов. Граница между субарктическими и арктическими тундрами проходит примерно по изотерме июля 6° . Близ этого рубежа меняется облик сообществ: исчезают полярные березки, увеличивается количество пятен оголенного грунта, под которым сохраняется сомкнутость корневых систем растений (рис. 67).

В арктических тундрах выделяются обычно два яруса: напочвенный (мохово-лишайниковый) и кустарничково-травяной. Основу растительного покрова составляют мхи, к которым на повышенных участках добавляются лишайники. Распространены осоки, пушицы, полярная ива. Ковер растительности арктических тундр нередко разорван пятнами оголенного грунта. Арктические тундры довольно сильно заболочены.

В полярных, или арктических, пустынях развиты группировки лишайников, в том числе накипных, листостебельных мхов, печеночников с участием арктических и арктоальпийских травянистых растений.

В южном полушарии на субантарктических островах к югу от южной границы распространения древесных пород климат океанический, с холодным летом, небольшими колебаниями температуры по месяцам, высокой влажностью при среднегодовой температуре выше 0°C . Важнейшим экологическим фактором являются ветры, достигающие ураганной силы. Здесь формируются своеобразные сообщества с преобладанием растений, относящихся к жизненной форме крупных травяных подушек, достигающих одного метра в поперечнике. Кочки образованы злаками. В состав сообществ входят папоротники, плауны, различные лишайники. Полностью отсутствуют кустарники и кустарнички, существенно снижена роль мхов.

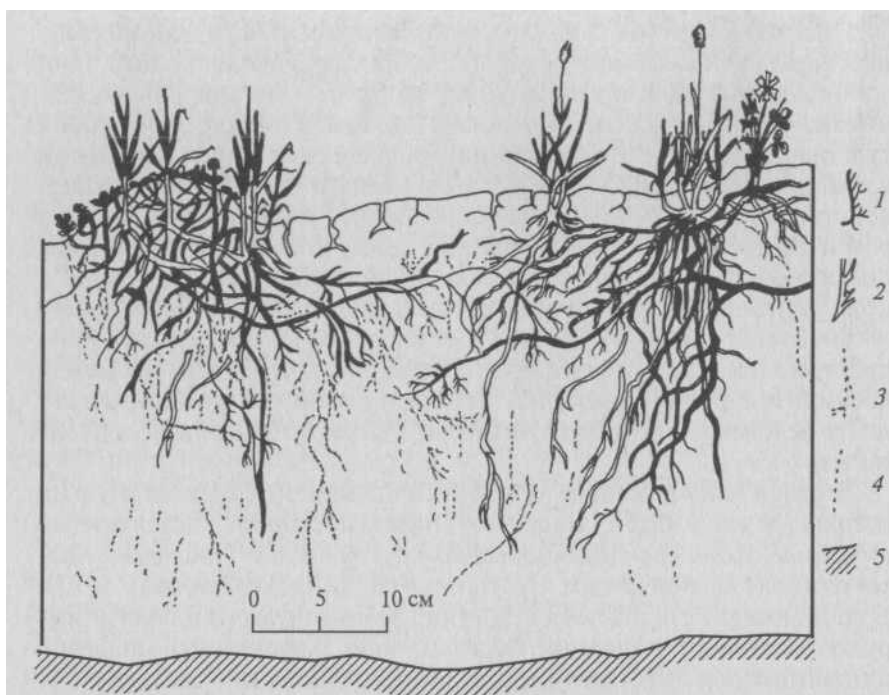


Рис. 67. Структура биоценоза арктической тундры о. Ляховского; подземные органы основных видов (В.Д.Александрова, 1966): 1 — полярной ивки; 2 — лисохвоста альпийского; 3 —

неидентифицированные корневые системы; 4 — границы участков концентрации корневых систем; 5 — граница многолетнемерзлых пород в августе

Животное население. Экологические условия обитания животных в тундрах можно с полным основанием назвать экстремальными. Длительная полярная ночь с низкой температурой воздуха, наличие подпочвенного слоя вечной мерзлоты, ограничивающего распространение живых организмов в почве на глубину всего в несколько десятков сантиметров, обуславливает бедность видового состава и сравнительную простоту структуры животного населения тундр.

подавляющее большинство животных в тундрах активны лишь в течение нескольких летних месяцев, а больше половины года находятся в состоянии анабиоза (все беспозвоночные), спячки (сурки, суслики) или покидают пределы тундры, мигрируя в более южные широты (почти все птицы, многие млекопитающие). Лишь немногие животные способны вести активную жизнь в тундре в течение круглого года: лемминги, некоторые полевки, отчасти северные олени, зайцы-беляки, песцы, белые куропатки, волки, полярные совы.

Вертикальная ярусность животного населения выражена очень слабо. Почвенный ярус оживает в летние месяцы лишь на глубину протаивания почвы, при этом почвенные животные вынуждены существовать в условиях повышенной увлажненности. Кустарниковый ярус животного населения выражен лишь в южных, кустарниковых тундрах.

Жизнь животных в тундрах сосредоточена в основном в почвенно-подстилочном и наземном ярусах, ограничена во времени тремя-четырьмя летними месяцами. Численность тундровых животных подвержена значительным колебаниям по годам в связи с многолетними циклами погодных условий и, следовательно, изменениями запасов растительных и животных кормов.

В почвенно-подстилочном ярусе среди сапрофагов преобладают по численности очень мелкие круглые черви — нематоды, микроартроподы — коллемболы, клещи — гамазиды и орибатиды, мелкие черви — энхитреиды, обычны также дождевые черви и личинки комаров-типулид. По биомассе на первом месте оказываются дождевые черви, представленные почти исключительно одним крупным видом — эйзией Норденшельда длиной до 30 см.

Зеленую растительную массу в течение круглого года потребляют мелкие грызуны — лемминги и полевки. В западном секторе Евразии обитают норвежский лемминг и своеобразный копытный лемминг, у которого к зиме когти третьего и четвертого пальцев разрастаются в мощные вильчатые «копытца». Ими копытный лемминг легко прокапывает зимние подснежные и подстилочные ходы. Зимой лемминги питаются листьями, побегами и корой различных кустарников (полярной ивы, карликовой березки), а летом разнообразят свой рацион ягодами, грибами, лишайниками. За лето они успевают принести два-три, а иногда и четыре помета по пять-шесть детенышей в каждом.

В горных каменистых тундрах на северо-востоке Евразии и северо-западе Северной Америки (Берингия) встречаются также зимоспящие грызуны семейства беличьих — суслики и сурки. Длиннохвостый суслик распространен по обеим сторонам Берингова пролива. Систематически сходны два вида сурков —

камчатский и американский седой. Суслики и сурки питаются в основном травянистыми растениями, а также семенами, корневищами и в небольшой степени — различными беспозвоночными. Эти зверьки роют норы, глубина которых бывает ограничена залеганием скального грунта или вечной мерзлоты. На зиму они впадают в спячку.

В тундре Евразии и Северной Америки широко распространен северный олень, именуемый в Америке карибу. Северные олени летом питаются разнообразными травянистыми растениями, побегами кустарников, нередко поедают грибы, ягоды, иногда схватывают замешкавшегося лемминга или пожирают птичью кладку. Зимой эти копытные питаются в основном кустистыми лишайниками, называемыми ягелем, или «оленьим мхом». Зимнее время северные олени проводят обычно в лесотундре, где легче выкапывать лишайники из-под снега.

В горных тундрах по обеим сторонам Берингова пролива обитает снежный баран, или баран-толсторог. Снежные бараны кормятся травянистыми растениями и побегами кустарников, держатся в каменистых ущельях по крутым склонам. Во время ледникового периода и даже позже в арктических тундрах был широко распространен своеобразный родич баранов — мускусный овцебык. В настоящее время он сохранился лишь на северном побережье Северной Америки и на ряде полярных островов, включая Гренландию. Этого зверя неоднократно завозили в места его прежнего обитания, в Норвегию и на Шпицберген, восстановлена популяция овцебыков на Аляске, созданы устойчивые популяции этих реликтовых животных и в России на Таймыре, на о. Врангеля, на территориях заповедников.

Потребителями зеленой массы в тундрах являются также и птицы. Белая и тундровая куропатки, меняющие летний пестро-коричневый наряд на зимний белоснежный, кормятся листьями, почками, побегами и ягодами. Обе куропатки распространены кругополярно. Белая куропатка живет в равнинных тундрах, а на зиму откочевывает в лесотундру. Тундряная куропатка населяет горные тундры, ведет оседлый образ жизни и совершает лишь небольшие вертикальные миграции.

Подавляющее большинство тундровых птиц перелетные. Гусеобразные кормятся в основном молодыми побегами трав, листьями кустарничков, ягодами и семенами, водорослями. Для тундры характерен малый, или тундровый, лебедь, белолобый гусь и пис-кулька, черная, краснозобая и канадская казарки. Типичные обитатели тундры — представители семейства овсянковых: пуночка и лапландский подорожник. Летом они питаются и выкармливают птенцов главным образом насекомыми, а зимой кормятся семенами трав.

Кулики — самые заметные пернатые тундры. Их видовое разнообразие здесь особенно велико. Наиболее характерны ржанки, камнешарка, песочники (более 25 видов), турухтан, куличок-лопатень, бекасовидные веретенники, плавунчики. Все кулики питаются животными кормами: поедают личинок и взрослых насекомых, пауков, моллюсков, червей, мелких ракообразных. Обычны на гнездовании в тундре и некоторые представители семей-

ства чайковых. Характерный обитатель тундры — длиннохвостый поморник. Поморники питаются леммингами, разоряют гнезда птиц, поедая яйца и птенцов, отбирают добычу у чаек (напав на них, они заставляют чаек отрыгнуть добычу).

Пернатые и четвероногие хищники тундры распространены циркумполярно. Белая, или полярная, сова, канюк-зимняк, песец питаются в основном леммингами и полевками. Тундровый волк, отличающийся от остальных подвидов пышным и светлым мехом, охотится на северных оленей, поедает грызунов, ловит линных гусей. В зимнее время вслед за стадами оленей волки откочевывают в лесотундру.

В ряде мест на скалистых морских побережьях тундровой зоны формируются большие скопления птиц на гнездовье — птичьи базары. Основу их составляют различные чистиковые, среди которых наиболее массовые тонкоклювая и толстоклювая кайры, а также чайки. Обитатели птичьих базаров связаны с морем, в котором они добывают корм. В некоторых районах на каменистых берегах и песчаных косах островов образуют большие лежбища морские млекопитающие — морж и гренландский тюлень.

Особую группу животных-зоофагов образуют насекомые-кровососы и паразиты. Летом в тундре обычны кровососущие комары, мошки, слепни, нападающие на любых млекопитающих и птиц. Специализированными паразитами северных оленей являются подкожные и носоглоточные оводы.

На островах субантарктики гнездятся несколько видов пингвинов, трубконосые — гигантский буревестник, капский голубок. На ряде островов имеются крупные лежбища морских слонов, южных морских котиков. Все они используют сушу лишь для размножения, а кормятся в море. В колониях пингвинов часто охотится большой поморник, поедающий их яйца и птенцов.

В различных вариантах тундр общая биомасса колеблется от 10 до 50 т/га, а первичная годовая продукция — от 1 до 5 т/га, т.е. примерно 10 % всей биомассы. На субантарктических островах запасы биомассы близки к максимальным для тундровых сообществ — приблизительно 50 т/га. Продукция субантарктических пустошей достигает 10 т/га в год, составляя почти 20 % всей биомассы. Более высокая продукция обусловлена мягким морским климатом и более длительным, чем в тундре, вегетационным периодом.

ГЛАВА VIII БИОМЫ ГОР

Горные территории составляют 35,8 млн км², или 24 % суши. Наибольшие площади горы занимают в Антарктиде (6 млн км²), Юго-Восточной Азии (5 млн км²), Северной Америке (4 млн км²) и Евразии (в России — 4 млн км²). Анализ карты гор и возвышенностей мира показывает, что 48 % всей поверхности суши Земли расположено выше 500 м; 27 % — выше 1000 м; 11 % — выше 2000 м; 5 % — выше 3000 м и 2 % — выше 4000 м.

К специфике горных биомов относится в первую очередь высокое ландшафтное и биологическое разнообразие, а также вертикальность или трехмерность структуры. Каждая точка однозначно определяется такими факторами, как широта, долгота и высота местности над уровнем моря (н.у.м.). Ярусность рельефа и вертикальная ландшафтная дифференциация склонов — важнейшие черты горных регионов.

В отличие от равнин для гор характерно интегральное проявление широтных и высотно-поясных особенностей распределения живого покрова, сложившегося в этих условиях в процессе исторического развития. На распределение живых организмов здесь оказывают влияние многие факторы, связанные с быстрым изменением высот над уровнем моря, резким расчленением рельефа, определяющим распределение тепла и влаги по горным склонам. Большое значение имеет общее положение горной страны в системе климатических и ландшафтных поясов.

Современные биоты гор формировались из видового состава животного и растительного мира кайнозойской эры, населявшего равнины Лавразии и Гондваны. С тектоникой плит связаны процессы горообразования. Тектонический подъем и региональная вулканическая деятельность создали альпийские поднятия, которые со временем приняли облик современных горных систем.

Начиная с работ А. Галлера, К. Геснера, Ж. Турнефора, К. Виль-денова, П. Палласа шло изучение горных территорий и выяснение закономерностей адаптации живых организмов к жизни в горах. В полной мере горная биогеография начинается с трудов Александра фон Гумбольдта, который сформулировал представление о высотной поясности и региональности (провинциальности) гор. Он впервые обратил внимание на особую роль горных территорий в судьбах человечества и способствовал становлению географии гор как научной дисциплины комплексного характера, которую в XX в. стали называть *монтологией*. А. Гумбольдт высказал мысль о трехмерной природе гор и о роли широты в определении высотного положения вертикальных поясов. Высотная поясность была им определена в первую очередь как вертикальная смена растительного покрова и ландшафтов. Большое внимание посвятил А. Гумбольдт выявлению связи распространения растений с природными условиями в разных горных районах мира. Он убедительно показал зависимость распределения жизненных форм и видов растений от изменения климатических условий и прежде всего термического фактора, с высотой в горах. В признание его заслуг по созданию горной географии именем А. Гумбольдта названы горы в Центральной Азии, Австралии, Новой Гвинее, Новой Зеландии, ледник в

Гренландии, морское течение вдоль берегов Перу. В России на Урале, который он посетил в 1829 г., есть гора имени А. Гумбольдта.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ГОРАХ

Для гор характерна изменчивость природной среды от подножия горных хребтов к их вершинам. Закономерности распространения растений и животных здесь связаны прежде всего с изменениями обеспеченности теплом и влагой и соотношением этих показателей при возрастании высоты. Каждой горной системе соответствует свой высотно-поясной биоклиматический потенциал.

Специфика экологической среды в горах, особенно высокогорий, определяется снижением с высотой атмосферного давления приблизительно на 10 мб на каждые 100 м подъема. На высоте 6000 м оно составляет всего 52 % его величины на уровне моря. Соответственно возрастают разреженность воздуха и дефицит кислорода. Именно поэтому очень затруднена, а порой и невозможна интродукция некоторых альпийских растений, адаптированных к этим условиям, в низкогорные и равнинные районы.

Годовая величина суммарной радиации и ее интенсивность возрастают с высотой местности. В среднем интенсивность солнечной радиации возрастает приблизительно на 10 % на каждый километр высоты. Например, средняя продолжительность солнечного сияния за год в сыртах Тянь-Шаня составляет 2600 ч. Для сравнения: в тундровой зоне она составляет всего 1000—1200 ч, в тайге — 1400 ч, в северных пустынях — 2800 ч (О.Е.Агаджанян, 2001). В высокогорьях существенно возрастают потоки прямой солнечной радиации, длинноволнового инфракрасного и коротковолнового ультрафиолетового излучений. Они определяют существенные перепады между температурами воздуха и поверхности почвы, между радиационными условиями дня и ночи. На горе Килиманджаро на высоте 3600 м эти температурные контрасты в дневные часы достигают 60 — 80 °С (Ю. Н. Голубчиков, 1996). Ультрафиолетовая радиация оказывает большое влияние на биотические компоненты экосистем на физиологическом и биохимическом уровнях, определяя адаптационные реакции живых организмов и возможность их существования в высокогорных районах. Так, многие звери и птицы имеют либо белую, либо черную окраску меха и оперения, что защищает их от интенсивной ультрафиолетовой радиации.

Термический градиент (адиабатический градиент температуры) существует благодаря падению температуры с высотой и составляет в умеренном поясе в среднем 0,6 °С при подъеме на каждые 100 м высоты. Летом он увеличивается, а зимой — понижается. Поэтому при подъеме на каждые 1000 м температура понижается приблизительно на 5 — 7 °С. В экваториальных Андах средняя температура воздуха понижается с высотой на 1 °С каждые 200 м.

Температура воздуха в горах зависит не только от высоты, но также и от широты местности, что хорошо видно по нижней границе ледников, подверженной значительным колебаниям на разных широтах. В холодных и влажных полярных районах Арктики и Антарктики она находится на уровне моря, в Альпах проходит

на высоте 2500 м, на Кавказе, Алтае — 3000 м, достигая в Гималаях высоты 5000 м и выше, в засушливых высокогорных районах Тибета и Анд поднимается до 6500 м н. у. м.

В общем виде параллельно снеговой линии в горах следует граница верхнего предела распространения лесной растительности и сосудистых растений. Верхняя граница леса поднимается выше на массивных хребтах, в центральных частях горных систем — на подветренных склонах. Феномены верхней границы леса и снеговой линии на земном шаре наилучшим образом описываются как непрерывные линии, объединяющие точки с большими высотами в низких широтах и с малыми высотами в высоких широтах (см. рис. 25).

С возрастанием высоты становятся обильнее осадки. Изменение годового хода осадков на разных высотах связано во многом с местными особенностями циркуляции воздуха. С высотой изменяются абсолютная влажность, ее годовой и суточный ход. На склонах и вершинах гор максимум абсолютной влажности наблюдается в дневные часы. Относительная влажность мало изменяется с высотой. В среднем за год облачность и туманы в горах наблюдаются чаще, чем на равнинах. Изолированные вершины, горные цепи, экспонированные к океаническим ветрам, обычно окутаны облаками. Напротив, высокие нагорья и плато, как Тибет, Центральные Анды, аридны.

Важным фактором в горах является снег. На каждые 100 м подъема снеготопысы возрастают на 200 — 500 мм, продолжительность залегания устойчивого снежного покрова увеличивается на 15 — 25 дней (С.М.Мягков, 1992). Характерно также неравномерное распределение снега по элементам рельефа. С этим явлением связана топография многих фитоценозов. Так, нивальные лужайки размещаются вблизи больших скоплений снега, питающих влагой почву в течение длительного времени вегетации. Также важен и ветровой режим. Сила ветра увеличивается у горных вершин, и от ветра во многом зависит нижний рубеж высокогорных поясов. Для деревьев, растущих на пределе распространения, особенно характерны ветровые формы крон и следы ветровой коррозии на стволах (рис. 68). В укрытиях от ветра, в нижней части горнотундрового пояса, порой создаются благоприятные местообитания для стланиковых форм деревьев. Сильный ветер является серьезным препятствием для распространения многих птиц, которые способны летать только в безветренную погоду или в укрытых от ветра местах; напротив, для распространения семян у многих растений имеются специальные приспособления для распространения ветром, с помощью которых они переносятся на значительные расстояния.



Рис. 68. Ветровая форма кедра сибирского у верхней границы леса в горах Алтая (фото Г. Н. Огуревой)

АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ К ЖИЗНИ В ГОРАХ

Большое значение для жизни организмов в горах имеют степень расчленения, крутизна и экспозиционные различия склонов по отношению к солнцу, ветрам, накоплению снега, создающим контрастные условия для их существования. Дифференциацию условий для растительного покрова и животных в горах дополняют также такие важные факторы, как характер горных пород, щебнистость и каменистость субстрата, мощность почвенного профиля, наличие осыпей, курумов, эрозионных ложбин, скорость протекающих эрозионных процессов и многие другие особенности горной территории. На относительно пологих склонах с развитым почвенным покровом формируется, как правило, сомкнутый растительный покров, определяющий специфику пояса. Оползни, обвалы, лавины и другие типы нарушений вызывают сукцессионные процессы в растительном покрове, увеличивая его ценоотическое разнообразие.

Еще А. Гумбольдт обратил внимание на адаптации растений к жизни в горах. В горах умеренной зоны северного полушария в верхних поясах доминируют многолетние растения — низкорослые с узкими годовыми кольцами у древесных растений, с уменьшенной длиной междоузлий у травянистых растений. Часто преобладают стелющиеся формы с увеличенной длиной корней, листья защищены от излучения и других факторов многочисленными приспособлениями. Хорошим примером могут служить высокогорные кустарники и кустарнички, высота которых соответствует мощности снежного покрова. Это так называемые *нивелированные кустарники*, к которым относятся рододендроны, ерниковые березки, многие виды ив.

В альпийском поясе преобладают стелющиеся, розеточные и подушковидные формы, приспособленные к резким сменам температуры воздуха в течение суток. В альпийском поясе африканских гор или поясе «парамос» в Андах преобладают крупные злаки, у которых дернины создают своеобразную защиту для внутренних растущих побегов от суточных изменений температуры и влажности. Виды крупных древовидных форм типа «травянистых деревьев» в горах Африки и Южной Америки имеют крупные розетки листьев, открывающиеся днем и закрывающиеся вечером. У многих видов в этих розетках листьев накапливается вода, гумус, сюда

проникают придаточные корни, получающие дополнительное питание и влагу (рис. 69).

Скалистые и всевозможные каменистые местообитания распространены во всех высотных поясах, от предгорий до верхних пределов произрастания растений в горах и местами занимают значительные площади, особенно в высокогорьях. С этими биотопами связано развитие своеобразных жизненных форм растений — подушек, розеточных, многостебельных растений с тонкими свисающими со скал стеблями, растений с длинными и гибкими, а иногда и весьма массивными, подземными побегами, уходящими далеко в глубь расщелин скал или ветвящимися между камнями осыпей.

Подушковидные растения широко распространены в высокогорьях. Ветви этих растений имеют укороченные междоузлия и заканчиваются розетками листьев. Между ветвями накапливаются мелкозем и опавшие листья и части растений, создавая прочную поверхность подушки, которая удерживается главным корнем и разветвленной системой вторичных корней. Подушечники характерны для многих горных систем. Например, в Монгольском Алтае развиты эндемичные криофитно-аридные подушечники из звездчатки (*Stellaria pulvinata*) на высотах, превышающих 3000 м; в Новой Зеландии хаастию (*Haastia pulvinaris*) называют «растением-овцой» из-за ее крупных пушистых подушек, листья которых защищены волосками и занимают соответствующее положение под углом к солнечным лучам. Это своеобразная защита от высокого уровня ультрафиолетового излучения на больших высотах.

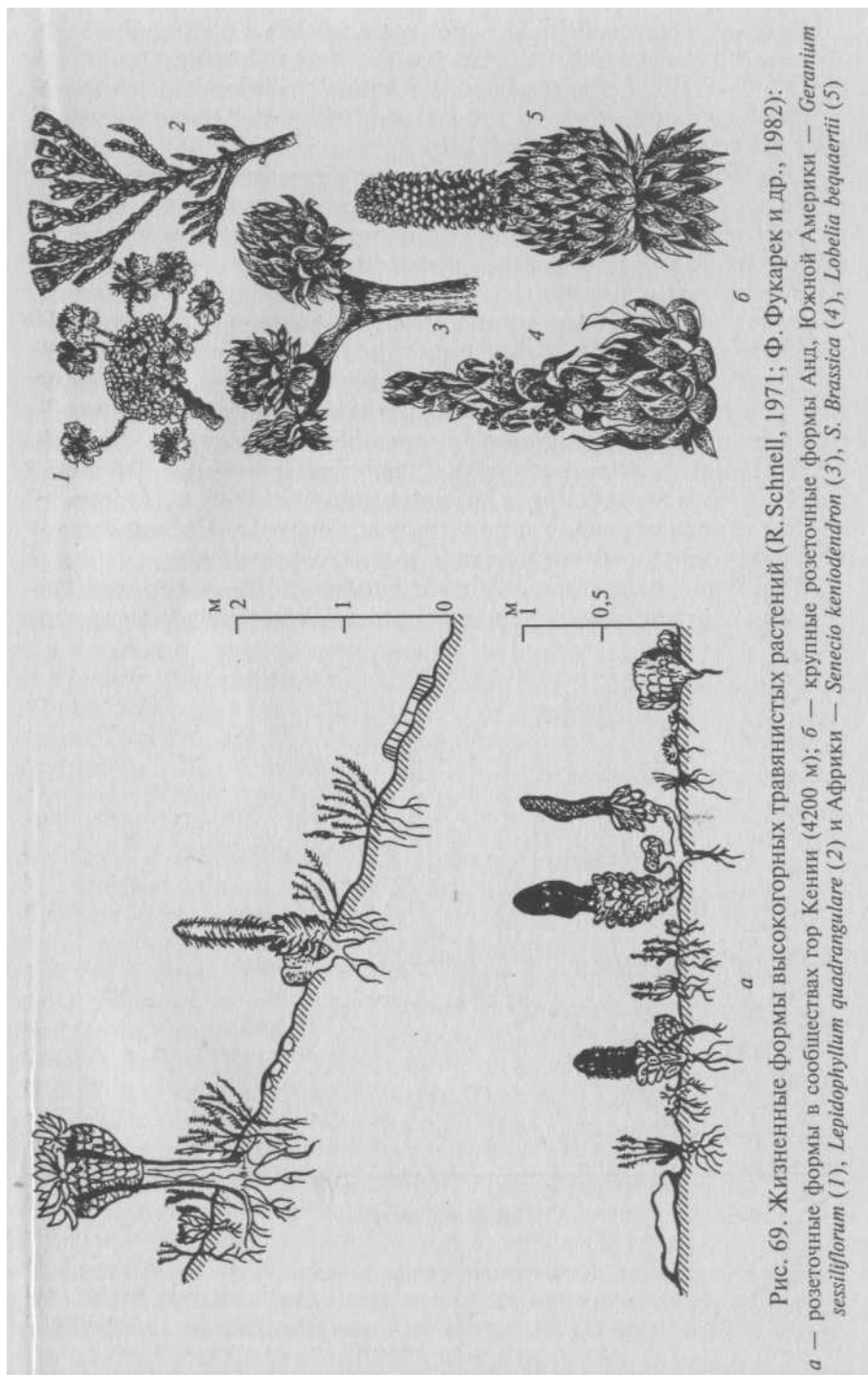


Рис. 69. Жизненные формы высокогорных травянистых растений (R. Schnell, 1971; Ф. Фукарек и др., 1982):
 а — розеточные формы в сообществах гор Кении (4200 м); б — крупные розеточные формы Анд, Южной Америки — *Geranium sessiliflorum* (1), *Lepidophyllum quadrangulare* (2) и Африки — *Senecio keniodendron* (3), *S. Brassica* (4), *Lobelia bequaertii* (5)

Верхний предел распространения сосудистых растений в горах Тибета, Гималаев достигает самых больших на земном шаре высот 6200 — 6250 м, где отдельные растения приурочены к проталинам среди снежников, встречаются вдоль русел ручьев, в защищенных от ветра местах (рис. 70).

Мохообразные и лишайники играют существенную роль в первичных сукцессиях на скальных обнажениях в горных районах, являясь пионерами зарастания каменистых субстратов. Особенно велика их роль в биосферных процессах верхних поясов гор, где они участвуют в выветривании и почвообразовании. Лишайники являются уникальными организмами по своим биоиндикационным возможностям и выбор таких индикаторов на определение

экологического состояния территории очень важен для проведения мониторинга за состоянием горных экосистем, особенно за их воздушным загрязнением, в том числе на больших высотах.

Для многих животных также характерны приспособления к жизни в горах, особенно в высокогорных условиях. Например, ареалы некоторых видов высокогорных животных Южной Америки (ламы, кондоры) совпадают с высокогорьями Анд.

В верхних поясах гор вследствие изменения атмосферного давления и, соответственно, парциального давления кислорода и углекислого газа наблюдаются специфические адаптации организмов в разных поясах.

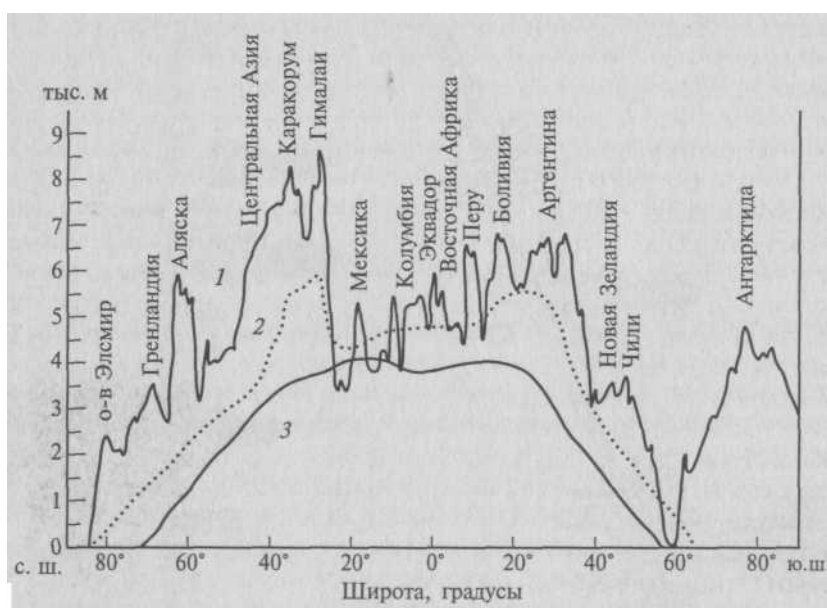


Рис. 70. Схематический долготный профиль высочайших горных вершин мира (7) и верхнего предела распространения сосудистых растений (2); высота верхней границы леса отражена в континентальных секторах (3) (В. Swan, 1967)

У горных животных с высотой увеличивается относительный объем сердца, возрастает содержание гемоглобина в крови, что способствует более интенсивному поглощению кислорода из воздуха. На больших высотах у животных недостаток кислорода уравнивается увеличением объема легких, размера и активности сердца, объема крови и количества красных кровяных телец. Например, на горе Килиманджаро дикие собаки встречаются выше 5500 м, в Тибете яки и горные козлы достигают высоты 5800 м, на горе Эверест зайцы поднимаются до высоты 6125 м. Пантеры и дикие собаки посещают вершины вулканов в Андах.

Одним из морфологических приспособлений к горной среде является приобретение зимней окраски. Белую окраску принимают зимой те виды млекопитающих, которые поднимаются высоко в горы и вынуждены в поисках пищи передвигаться по поверхности снежного покрова — альпийский заяц-беляк, иногда горностаи, ласка поднимаются зимой в Альпах до 3000 м. У альпийского козла и серны шерсть становится зимой более густой, появляется подшерсток, отсутствующий летом.

Среди жизненных стратегий у животных в горах существенное значение имеют суточные миграции (горизонтальные, вертикальные), у некоторых животных важны сезонные миграции или зимняя спячка (альпийский сурок, садовая соня и др.). Большинство горных животных активны только в благоприятные часы суток и сезоны года. Однако многие млекопитающие и птицы активны круглый год. Большинство мелких млекопитающих остается зимовать в высокогорьях и в течение всей зимы ведет активный образ жизни, передвигаясь под снегом. Снежный покров защищает их от холода и обеспечивает постоянную температуру в норах.

Снежные козлы и горные бараны, постоянно обитающие выше границы леса в горах умеренного пояса Евразии и Северной Америки, вынуждены в течение года существенно перемещаться в поисках кормов. Многие высокогорные животные спускаются на зимнее время в нижележащие пояса. Альпийский козел предпочитает скалистые, почти отвесные склоны; летом он встречается на высотах между 2700 — 3300 м, зимой спускается до высоты почти 1000 м. Другие животные держатся более или менее постоянно в пределах одного пояса. Например, в Тянь-Шане обитает узкоспециализированный вид птиц из семейства вьюрковых — арчевый дубонос, круглый год питающийся семенами арчи и практически не покидающий пояс арчевых лесов. В экстроконтинентальных условиях высокогорий Азии и Южной Америки преобладают грызуны и копытные. Грызуны могут долгое время обходиться без воды, вести ночной образ жизни и впадать в летнюю или зимнюю спячку. Копытные имеют возможность добывать корм в течение всего года на открытых бесснежных пространствах Тибета или Анд.

ВЫСОТНАЯ ПОЯСНОСТЬ ГОР

На протяжении XX в. закономерности распределения растительного покрова и животного населения в горах стали предметом исследований целой плеяды отечественных и зарубежных исследователей.

Основной структурной единицей биотического покрова в горах принимается *высотный пояс*. При выделении поясов среди ведущих факторов часто рассматривают различные показатели, обуславливающие распространение живых организмов и их сообществ: геолого-геоморфологические (складчатая горная страна, холмистый пояс, среднегорный пояс и т.д.), климатические (микротермический, мезотермический пояс) или ландшафтно-хозяйственные (низкогорный пояс плантаций).

Растения являются хорошими индикаторами экологических условий и часто дают возможность определения экологического потенциала горной территории в более общем плане, поскольку другие природные компоненты (климатические параметры, почвенные характеристики) могут быть изучены только на ограниченных по площади участках. Поэтому физиономически наиболее часто высотные пояса выделяются по ведущему типу растительности. *Пояс растительности* рассматривается как сложная комбинация климатически обусловленных растительных сообществ, принадлежащих одному или нескольким типам растительности в пределах определенной высотной ступени, связанных между

собой в эколого-динамические ряды (фитокатены) на склонах разных экспозиций. Разнообразные, порой контрастные экологические условия горных склонов обуславливают дальнейшую дифференциацию растительного покрова пояса на подпояса и высотно-климатические полосы. Сочетания фитокатен на склонах разных экспозиций определяют региональную специфику пояса. К. В. Станюкович подчеркивал, что выделение поясов по признакам растительного покрова оправдано, так как в нем *«как в призме отражаются тесно связанные с ним все климатические, почвенные и другие составляющие, характеризующие пояс как ландшафтную величину»*.

Выраженность поясов растительности в пространстве, их протяженность по высоте часто определяются историческими причинами, но поддерживаются современными местными природными условиями. Например, распространение высокогорных эндемичных подушечников отмечается в центральной части Монгольского Алтая с холодным и засушливым климатом; развитие мощного пояса древовидных стлаников Корякского нагорья происходит в условиях повышенного увлажнения в притихоокеанской части Азиатского материка.

Контрастность растительности на склонах разных экспозиций характерна для гор с более засушливым климатом. Асимметрия наблюдается как в отношении набора поясов, так и их высотной приуроченности: в пределах одной высотной ступени возникает большая пестрота в растительном покрове. Так, в горах Южной Сибири, в Забайкалье сформировался пояс своеобразной *оробореальной лесостепи*, где склоны северных экспозиций покрыты лиственничными лесами, а для южных склонов характерны дерновиннозлаковые степи (рис. 71).



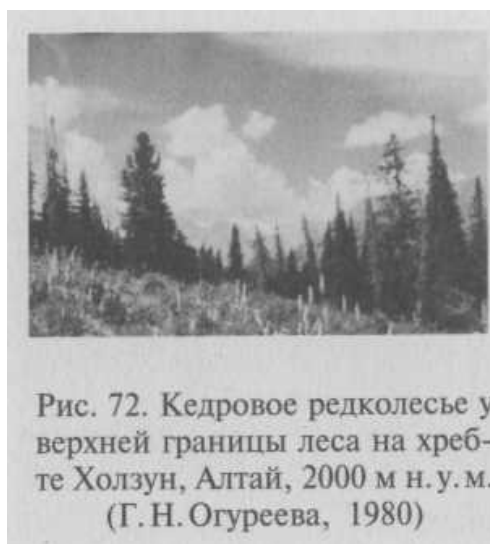
Рис. 71. Горная экспозиционная лиственничная лесостепь Алтая (Г. Н. Огуреева, 1980)

Протяженность пояса зависит от многих причин, в том числе от географической широты, быстроты смены климатических условий по вертикали и

экологической амплитуды растений, образующих пояс. Так, в горах Восточной Сибири ширина пояса лесов из лиственницы Гмелина по вертикали составляет 1000—1500 м, а ширина пояса кедрового стланика, существование которого во многом определяется мощностью снежного покрова, всего 50—100 м.

Границы поясов порой сильно изменяются по высоте, особенно большие отклонения могут быть в различных частях пояса или на склонах разных экспозиций, где разница в положении границы пояса может достигать 100 м и более. Границы поясов могут быть достаточно четкими, как, например, при смене широколиственных лесов темнохвойными, но чаще наблюдаются некоторые переходные полосы. Так, у верхней границы темнохвойных лесов на Алтае с переходом в высокогорные пояса хорошо прослеживается постепенная смена сомкнутых лесов лесами с разреженным древостоем и субальпийскими видами в кустарниковом и травяном покрове, затем редколесьями и рединами с участками субальпийских лугов и, наконец, отдельными группами деревьев и одиночными деревцами среди субальпийских лугов и зарослей субальпийских кустарников. Эту переходную полосу часто называют *эктоном верхней границы леса* (рис. 72).

Высотные пределы поясов зависят не только от абсолютной высоты местности и географического положения. Нередко решающее значение в формировании структуры растительного покрова гор приобретают особенности рельефа, литологии пород, морфологии склонов. Например, подвижный вулканический субстрат является лимитирующим для высотных пределов распространения древесной растительности и верхней границы леса в Камчатских горах. С карбонатностью пород (лиственничные леса) или наличием гранитных массивов (сосновые леса) связаны различия горнотаежных лесов на плато Путорана и Алданском нагорье.



С растительным покровом высотных поясов тесно связано их животное население. В современной биогеографической литературе *высотный пояс рассматривается как сложное биогеографическое явление, обусловленное географическим положением горной страны и абсолютной высотой местности.*

Типы поясности. В целом для растительного покрова и животного населения в горах характерна смена поясов от подножия горных массивов к их вершинам. *Горы*

с однотипным набором высотных поясов, чередующихся в определенном порядке по горному профилю, относятся к одному типу высотной поясности. Смена типов высотной поясности происходит как по широтному градиенту, так и по градиенту океан—континент в связи с нарастанием континентальности климата. Так, в горах Дальнего Востока изменение состава поясов отражает комбинацию изменений климатических режимов с севера на юг вдоль тихоокеанского побережья, с одной стороны, и между западом и востоком по мере удаленности от побережья в глубь материка, с другой.

Большой вклад в развитие воззрений на структуру растительности гор внес Е. М. Лавренко. В работе «Типы вертикальной поясности растительности в горах СССР» (1964) он определил основные категории типологии поясности в горах (тип, подтип, вариант поясности) и название типа поясности как последовательный ряд поясов. В развитие идей Е. М. Лавренко новые подходы по классификации типов поясности реализованы при составлении карты «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (1999), изданной в серии карт природы для высшей школы.

Типы поясности как обобщенные ряды высотных поясов, чередующихся в определенном порядке по горному профилю, обладают индивидуальными чертами.

1. Тип поясности обусловлен широтно-климатическими и провинциальными особенностями горного макроклимата. Существует высокая степень корреляции между биотическими составляющими поясов и высотным климатическим градиентом. Термический фактор контролирует, как правило, границу между поясами (например, смену широколиственных лесов хвойными лесами) и подпоясами (смену темнохвойных лесов светлохвойными лиственничными). Увлажнение действует более локально, от него зависят разнообразие и смена формаций в пределах пояса (например, в горах Южной Сибири — пихтовых, кедровых, еловых лесов в пределах горнотаежного пояса).

2. Для типа поясности характерна сложившаяся морфологическая структура и выраженность поясов. Это находит отражение в его названии, которое включает основные пояса с указанием специфики формационного состава сообществ и уточнением его географического положения.

3. Типы поясности различаются биоразнообразием каждого пояса. Имеется специфический набор формаций с характерным составом эдификаторных и активных видов для каждого пояса.

4. В пределах типа поясности имеются порой существенные различия в составе отдельных сообществ, например на Дальнем Востоке роль приокеанических видов в составе лиственничных лесов приморских склонов намного выше, чем при удалении от моря внутрь континента.

5. Геоморфологические и литологические особенности горных территорий, наличие плоскогорий и межгорных котловин определяют ширину и выраженность высотных поясов в пространстве или их отсутствие в той или иной части территории, где выражен «усеченный спектр» общей высотно-поясной колонки.

6. Границы типов поясности являются синтетическими и связаны с комплексом факторов, определяющих различные типы фитоструктур, при этом они

часто совпадают с геоморфологическими границами, например с перегибами водораздельных склонов, или определяются особенностями гидрографической сети.

Индивидуальные черты типа поясности находят отражение в его названии. В качестве примера можно привести тип поясности, характерный для центральной части Алтайских гор (в скобках приведены фоновые сообщества). Тип поясности *Центральноалтайский: нивально* (пионерные группировки ореофитов) — *альпийско* (альпийские луга, горные тундры) — *субальпийско* (луга; кедровые, лиственничные редколесья) — *таежно* (кедровые, пихтовые, еловые, лиственничные леса) — *лесостепной* (лиственничные леса, дерновинно-злаковые степи).

Асимметрия горных макросклонов приводит:

а) к смене типов поясности при сильных различиях климатических режимов; например, на Среднем Урале для Западно-Уральского типа характерно преобладание кедрово-елово-пихтовых лесов, тогда как Восточно-Уральский тип поясности отличается широким развитием лиственничных и сосновых лесов в горнота-ежном поясе;

б) к изменению состава сообществ поясов при менее значительных различиях климатических режимов; например, на западном и восточном макросклонах Верхоянского хребта, плато Пу-торана, Камчатских гор, западные и восточные макросклоны имеют одно и то же чередование поясов, но в составе их биоты имеются определенные различия, поэтому на наветренных западных макросклонах выражены одни типы поясности, а на восточных — представлены их географические варианты.

В системе горных сооружений существенное место занимают различные плоскогорья, мелкосопочки, плато, с которыми связана неполная выраженность высотно-поясных спектров основного типа поясности. Эти территории относятся к разным подтипам поясности, значительное количество которых выражено, например, в горах Алданского нагорья (Чугирское и Чульманское плоскогорья, Нимнырское плато). Интересна и геометрия растительного покрова горных котловин, для которых характерна асимметричность в выраженности поясов и проявление «*концентрической зональности*» (Чуйская котловина на Алтае, Тункинская котловина в Восточном Саяне, котловины Забайкалья и др.).

Некоторые типы поясности имеют переходный характер, им присуще сочетание разных по генезису фитоценологических комплексов. Например, для Амуру-Зейской группы типов поясности в условиях угасания влияния тихоокеанского муссона и нерезкого изменения климатических режимов свойственно постепенное выпадение маньчжурских видов из состава биоты и усиление роли восточносибирского комплекса формаций. Часто наблюдаются редуцированность и постепенное выклинивание некоторых поясов в структуре типов поясности. Например, отмечаются редукция пояса тем-нохвойных лесов в прибрежной части Байкальского хребта и хорошая его выраженность по мере удаления вглубь от побережья озера. Типы поясности в этом случае носят экотонный характер.

Структура поясности в горах на общем зональном фоне часто корректируется местными особенностями климатических показателей, что проявляется в конкретных высотно-поясных спектрах. Например, Байкал вносит значительные

коррективы в высотное распространение растительности на Прибайкальских хребтах. Здесь происходит инверсия поясов. Так, сниженный ложноподгольцовый пояс кедрового стланика характерен для древних озерных террас и конусов выноса горных рек Прибайкальских хребтов. Сниженный пояс лиственных редиин отмечается вокруг озер в горах Путорана.

Низкие горы имеют более простую структуру поясности. С увеличением высоты горных массивов связано усложнение высотно-поясных подразделений, которые сложились в процессе исторического развития. Постепенное усложнение структуры высотно-поясных спектров в пределах бореального пояса гор идет по градиенту широты к югу в соответствии с увеличением биоклиматических ресурсов и увеличением биоразнообразия; при этом отмечается также дифференциация поясов и усложнение их цено-тического состава. В субаридных и аридных регионах наблюдается упрощение структуры поясности и падение биоразнообразия поясов; в тропиках и субтропиках структура поясности и биоразнообразие поясов резко возрастают. Смена типов высотной поясности происходит как по широтному градиенту, так и по градиенту океан—континент в связи с нарастанием континентальное климата.

А. Гумбольдт и А. Бонплан предложили схему высотной поясности влажных тропиков Анд между 10° с. ш. и 10° ю. ш., связав физические параметры с ботаническими и зоологическими данными (рис. 73). Идеи А.Гумбольдта развил К.Троль, разработав выделение регионов в горах, основанное на совместной оценке климатических факторов и особенностей распространения растительности. На профиле (см. рис. 25) показано изменение типов поясности от Арктики до Антарктики в областях с умеренно влажным климатом (в Европе он проходит примерно от Северной Норвегии до Альп).

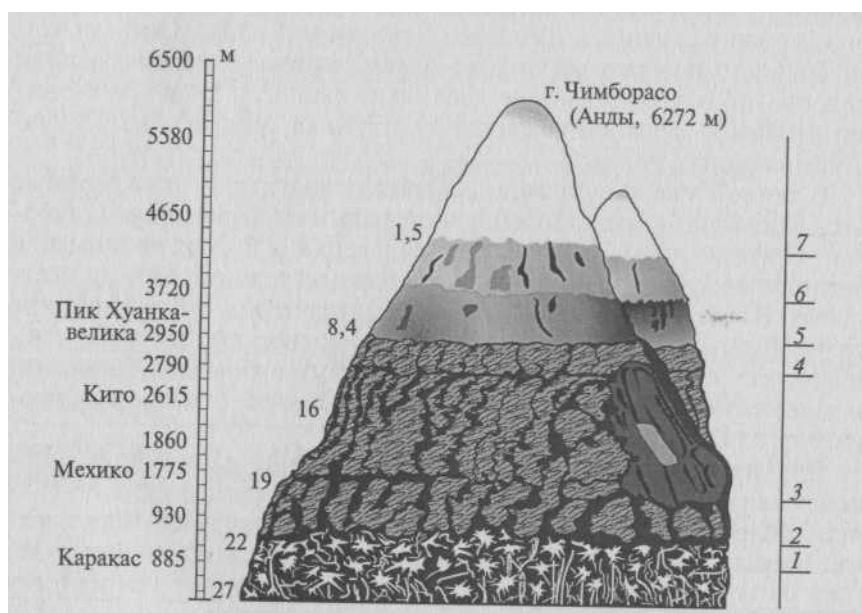


Рис. 73. Схема высотной поясности влажных тропиков Анд зоны $0—10^{\circ}$ с. ш. (А.Гумбольдт, Э.Бонплан, 1936): 1 — пояс бананов, кокосовых и маурициевых пальм (0 — 600 м); 2 — пояс влажных тропических лесов с пальмами (600—1700 м); 3 — пояс древовидных папоротников (*Filices arborea*, *Ciathea*) и хинного дерева (1700—2150 м); 4 — пояс дубовых (*Quercus bogatensis*), магнолиевых лесов с видами *Escallonia Befaria* (2150 — 3120 м); 5 — парамос

(3120—3900 м); 6 — травяные сообщества высокогорий (виды: смородины, лютики, яснотки, генцианы, халцедонии) (3900 — 4800 м); 7 — ни-вальный пояс вечных снегов (выше 4870 м); 1,5; 8,4; 16; 22; 27 — средняя годовая температура воздуха, °С

Снеговая линия, лежащая на уровне моря севернее 80° с. ш., постепенно поднимается, достигая высоты 6000 м на широте 30° с.ш., затем она несколько снижается, видимо, в связи со значительным количеством осадков во влажных тропиках, достигая под экватором 4800 — 5000 м, затем вновь повышается до высоты 6000 м на широте 25° ю.ш., после чего постепенно снижается до уровня моря (между 60 и 70° ю.ш.). На профиле прослеживается асимметричное размещение растительности по обеим сторонам экватора. В северном полушарии горная субальпийская и альпийская растительность по направлению к югу поднимается все выше в горы, постепенно выклиниваясь и замещаясь в тропиках совершенно иным высокогорным типом растительности — *парамос*.

В северном полушарии с хвойных лесов начинаются горные пояса на широте 60° и севернее. Для обширных пространств Восточной Сибири характерен так называемый трехчленный высот-но-поясной спектр: горнотаежные лиственничные леса — заросли кедрового стланика — гольцово-тундровый пояс. В южной части Дальнего Востока, на Сихотэ-Алине, в нижних поясах развиты кедрово-широколиственные леса, сменяющиеся елово-пихтовыми лесами и зарослями кедрового стланика, микробиоты, с участками горных тундр.

В теплой умеренной зоне северного полушария низкогорные леса в основном представлены листопадными формациями (дубовые, буковые леса), сменяющимися в верхних поясах хвойными с богатым мохово-лишайниковым покровом и редкими видами цветковых. В субтропиках в нижних поясах характерны субтропические вечнозеленые и полулистопадные широколиственные леса, сменяющиеся в верхних поясах летнезелеными дубовыми, буковыми и далее хвойными лесами. Большое разнообразие отмечается в горных лесах Средиземноморья.

Для приэкваториальных широт характерна своя система поясов: влажные тропические леса — горные тропические леса — леса полосы туманов (нефелогилея) — пояс парамос. Все перечисленные пояса по мере уменьшения широты занимают позиции на все больших высотах. Пояса, свойственные умеренному климату субтропиков, в тропиках выклиниваются.

В южном полушарии в тропических горах наблюдаются такие ряды поясности: влажные тропические леса — влажные субтропические леса — леса из хвойных с господством видов подокарпуса — парамос. В тропических горах южного полушария вечнозеленые леса, с достаточно хорошо выраженным субтропическим характером, могут подниматься непосредственно до верхней границы леса. Южнее набор поясов меняется: влажные субтропические леса сменяются араукариевыми лесами и более ксерофильной высокогорной растительностью — *пуна* {*ксерофитные сообщества злаков*). Затем нижнюю позицию занимают умеренные дождевые леса и, наконец, еще южнее субантарктическая растительность поднимается до снеговой линии.

В южном полушарии высотный спектр умеренного пояса в общем ближе к тропической системе, чем система поясности в тех же широтах северного

полушария. Это связано с тем, что влажность воздуха в горах этого полушария выше, чем в северном. В Андах даже между растительностью субантарктических и тропических широт наблюдается значительное физиономическое и флористическое сходство.

Лесные пояса определяют высотно-поясные спектры многих гор. Горные леса занимают почти 9,5 млн км². Распределение лесов по пяти классам высоты горных склонов приведено (табл. 5) по данным Центра мировой охраны и мониторинга (World Conservation Monitoring Centre). Горные леса имеют более высокое биоразнообразие по сравнению с близлежащими равнинными лесами; эндемизм в них значительно выше.

Верхняя граница леса (ВГЛ) является важным интегральным показателем положения высотно-поясного спектра в ботанико-географическом пространстве горной территории. ВГЛ является также одним из наиболее показательных экологических рубежей в горах, выше которого складываются принципиально иные условия для жизни растений и многих животных.

Таблица 5 **Площади лесов различных классов горных территорий**
(по состоянию на 1997 г.)

Горные леса	Высота горных территорий по классам, м				Общая площадь горных лесов, тыс. км ²
	300-1000	1000-2500	2500-4500	выше 4500	
Тропические влажные	1198	882	223	19	2322,0
Тропические сухие	343	158	50,2	0,2	551,4
Умеренные и бореальные вечно-зеленые хвойные	1377	1337	175	2,0	2891,0
Умеренные и бореальные листопадные хвойные	986	390	1,3	—	1377,3
Умеренные и бореальные широколиственные	1276	918	143	2,0	2339,0

е и смешанные					
Итого	5180	3684	592,3	23,2	9480,7

В то же время ВГЛ очень динамичный рубеж, претерпевающий постоянные изменения в пространстве и во времени в связи с глобальными изменениями климатической обстановки и усиливающимся влиянием деятельности человека в горах. Представляют большой интерес исследования вековой динамики ВГЛ в горах. В послеледниковое время изменения климата приводили в Альпах к значительным колебаниям границы леса: после первоначального потепления около 10 тыс. лет назад вновь похолодало, что снизило границу леса на 600 м, а последовавшее затем сильное потепление привело к повышению предельных высот распространения лесов максимально на 500 м выше их современной границы (Г. Вальтер, 1982). Значительное продвижение леса по склонам Полярного Урала в IX—XIII вв. н.э. в условиях потепления климата и последующее снижение границы леса в холодные периоды отмечались неоднократно (С. Г. Шиятов, 1986). Исследования на Кавказе показали существенное повышение ВГЛ в период климатического оптимума голоцена по сравнению с ее современным положением. Наблюдения последних десятилетий на Южном Урале, во многих горах Сибири и на Дальнем Востоке свидетельствуют о современном интенсивном продвижении лесов в верхние пояса гор.

Среди основных причин, определяющих верхний предел выживания деревьев в горах, следует отметить такие, как укороченный период вегетации, отрицательный баланс углерода, баланс тепла, плодородие почв и их механический состав. Граница распространения является соответствующей реакцией растений на неблагоприятные факторы среды. В зависимости от лимитирующих факторов выделяют несколько экологических типов ВГЛ: термическая и ветровая; геоморфологическая, эдафическая, лавинная и др. В Новой Зеландии на богатых почвах на ВГЛ выходит южный бук (*Nothofagus menziesii*), а на бедных — другой его вид *N. solanderi*. В западной части северного склона Кавказа ВГЛ образована елью и пихтой, в центральной части на верхнюю границу выходит сосна, на южном макросклоне граница образована преимущественно буком, в более сухой юго-восточной части гор до верхней границы поднимаются дубовые леса.

ВГЛ может быть резкой при смене сомкнутых лесов на безлесные пространства (например, граница буковых лесов и полонии на Карпатах); чаще она представляет собой переходную полосу, в которой идет постепенное угасание лесной растительности с последовательным изменением формы роста деревьев: горные леса сменяются редколесьями (сомкнутость крон 0,3 и выше), редианами (сомкнутость крон 0,1 — 0,2) и, наконец, отдельными группами и одиночными деревцами, нередко угнетенными или принимающими форму стланика, переходящими в заросли кустарников или сообщества лугов. На верхней границе леса различают верхние границы: отдельных деревьев, отдельных групп деревьев, островных мелколесий, редколесий, сомкнутых лесов.

Предел распространения пряморастущих деревьев принимается за древесную границу, которая обычно образована группами деревьев или их отдельно стоящими особями; есть еще граница стланиковых форм деревьев, высота которых не превышает 1 — 2 м. Так, на Полярном Урале стланиковая форма сибирской ели достигает высоты 450 м, что на 80— 100 м выше последних местонахождений прямоствольных елей. В горах умеренного пояса редколесья развиваются при более низкой летней температуре воздуха, чем в лесотундре на равнинах. Это во многом зависит от большего прихода солнечной радиации. В континентальных районах с меньшей влажностью редколесья поднимаются до больших высот.

В северном полушарии граница леса, как правило, образована теми же видами древесных пород, которые растут и в ниже расположенных лесах. В южном полушарии леса у ВГЛ состоят из видов древних хвойных — араукарии (*Araucaria*) или лиственных — южный бук (*Nothofagus*) пород, при этом смена лесов к ВГЛ происходит часто со сменой видового состава деревьев.

Положение ВГЛ может сильно варьировать в пределах даже одной горной системы. ВГЛ всегда ниже на наветренных и затененных склонах и выше на подветренных и солнечных. В горах Сибири по склонам южных экспозиций леса и редколесья поднимаются на 150 — 200 м выше, чем на северных. В горах Калифорнии ВГЛ на наветренных склонах (западных экспозиций) располагается на высоте 3000 м, а на защищенных от ветра склонах — на высоте 3300 м. Чем массивнее хребет, тем выше поднимается лес, а ближе к главной оси горной системы лесная граница поднимается выше, чем по ее отрогам (рис. 74). Это характерно для всех климатических зон континентов.

Для примера приводим положение ВГЛ (табл. 6) в некоторых горных системах мира (по Р. Wardle, 1974, с уточнениями Ю. Н. Го-лубчикова, 1996).

Значительное влияние на положение верхней границы леса оказывает антропогенное воздействие (выпас, пожары, вырубка леса). По данным Л. Р. Серебрянного и др. (1980), в горах Кавказа начало антропогенного воздействия на высокогорные экосистемы датируется первыми веками нашей эры, его резкое усиление — началом второго тысячелетия н. э., а максимум антропогенных нарушений относится к последним 150 годам. Имеются достоверные сведения о значительном снижении ВГЛ под воздействием выпаса в Карпатах. В Азербайджане ВГЛ снижена с 3000 до 1700 — 2000 м. Во многих горных системах верхняя граница леса имеет теперь антропогенный характер.

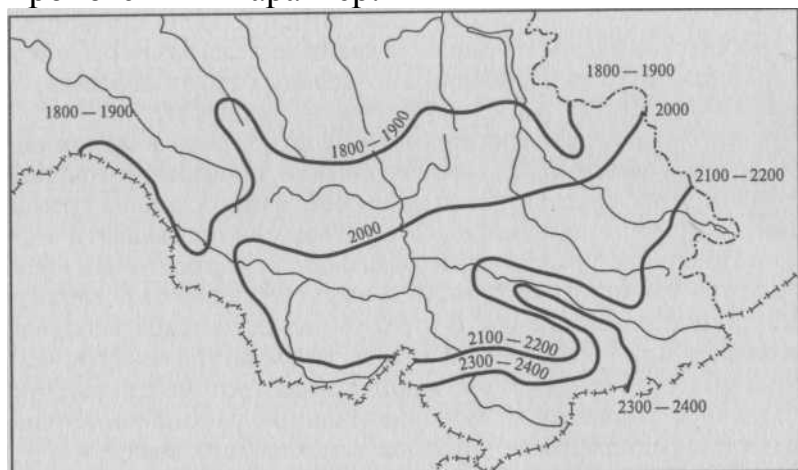


Рис. 74. Положение верхней границы леса на Алтае; изолиниями показана высота верхней границы леса в метрах над уровнем моря (Г.Н.Огуреева, 1980)

Таблица 6 **Верхние пределы лесов в горных системах мира**

Горные системы	Широта, °	Состав верхней границы леса	Абсолютная высота, м
<i>Северное полушарие</i>			
Верхоянский хребет	70	Лиственница Каяндера	250-350
Плато Путорана	69	Лиственница Гмелина	400—650
Хибины, Исландия	65-68	Береза извилистая	300-600
Приполярный Урал	65	Лиственница сибирская	500-700
Хребет Черского	63	Лиственница Каяндера	800-1000
Горы Приохотья	59	Лиственница Гмелина	400-600
Скандинавские горы	57	Береза извилистая	1000
Становое нагорье	56	Лиственница Гмелина	1300- 1500
Горы Камчатки, Сахалина	54	Береза каменная	400-800
Алтай, Саяны	50	Кедр сибирский, пихта сибирская, лиственница сибирская	1800- 2200
Скалистые горы	50	Ель Энгельмана	2150- 2300
Горные системы	Широта, °	Состав верхней границы леса	Абсолютная высота, м
Альпы	47	Ель обыкновенная, сосна кедровая	1900— 2000
Джунгарский Алатау	47	Ель тяньшанская	2400- 2600
Большой авказ	44	Бук восточный, пихта кавказская	1800- 2200

Балканы	42	Бук европейский	2500
Апеннины	41	Бук европейский	2000-2300
Армянское нагорье	41	Дуб восточный, бук восточный	1900—2600
Японские острова	41	Ель аянекая	1400-1500
Береговые хребты Северной Америки	40	Ель Энгельмана, пихта субтропическая	2800-3000
Наньшань, уньлунь	38-39	Ель тяньшанская	3000-3600
Азорские острова	38	Вереск азорский	1500
Гиндукуш	35	Сосна гималайская	3300-4000
Аппалачи	35	Ель красная, ель Фрезера	2000
Атлас, горы Тавр	32	Кедр атласский, мож-жевательники	2600-2900
Гималаи	28-30	Береза полезная, ель гималайская	3500-4000
Индокитай	15	Пихты, сосны, дубы	2700
Эфиопское нагорье	10	Подocarпусы	3000-3500
Анды	9	Полилепис серикеа	4200
Восточно-Африканское нагорье	0	Вереск древовидный, хагения абиссинская	3800-4000
<i>Южная широта</i>			
Новая Гвинея	6	Подocarпусы	3900-4000
Горы севера Чили	21	Полилепис	3500
Драконовы горы	30	Подocarпусы	1200
Австралийские Альпы	36	Эвкалипты, южный бук	1800—2000
Горы Новой Зеландии	42	Южный бук	1200-1500
Чили, о. Герлита	56	Ожный бук низкий	450

Системы поясов высокогорий. Выше границы распространения лесной растительности условия жизни приближаются к экстремальным. Биоценозы верхних поясов гор (луга, высокогорные тундры, разреженные группировки субнивального пояса) характеризуются своеобразием видового состава ореофитов, многие из которых в северной Евразии имеют арктоальпийский тип ареалов. По данным К. Тролля, нижняя граница высокогорий на севере Скандинавии проходит на высоте нескольких сот метров от уровня моря, в Центральной Европе — на 1600—1700 м, в Скалистых горах на 40° с. ш. — примерно на 3300 м и в экваториальных Андах — на высоте 4500 м. Высокогорные биоценозы имеют свои особенности во всех климатических зонах Земли по составу, происхождению и адаптивным свойствам высокогорной биоты.

Для высокогорной растительности внетропических широт северного полушария А.И.Толмачев (1946) приводит основные отличия альпийского, гольцового, нагорно-ксерофильного, нагорно-степного и других типов высокогорий.

Для *альпийского пояса* характерны альпийский тип рельефа, обильный снеговой покров, увлажненность и в то же время дренированность местообитаний, отсутствие вечной мерзлоты. В этих условиях формируются богатые многокрасочные сообщества альпийских лугов, разнотравно-злаковых луговых и кустарниковых тундр, образованных мезофитами с участием многих арктоальпийских видов. Альпийские формы растений связаны с аркто-третичным флористическим комплексом. Высокогорные ландшафты альпийского типа свойственны Альпам, Кавказу, Алтаю, северной и западной частям Тянь-Шаня, некоторым горам восточной окраины Центральной Азии.

В высокогорьях Восточной Сибири и северных горах побережья Тихого океана распространены растительные формации *гольцового пояса*, представленные в основном горными тундрами. Для ландшафтов гольцов характерны сглаженные формы вершин, скудность зимних осадков, небольшая глубина снежного покрова, наличие вечной мерзлоты и малая дренированность местообитаний, замедленность развития почвенных процессов. В составе горных тундр преобладают представители вересковых кустарничков, высота которых определяется мощностью снежного покрова (касси-опеи, диапензия, филлодоце, рододендроны и др.).

В высокогорьях юга Средней Азии, Малой Азии, Армянского нагорья, севера Африки, юга Испании, Балканского полуострова представлен *пояс нагорных ксерофитов*. Для него характерны выраженность периода летней засухи, более или менее мощный снежный покров, практически отсутствие нивального пояса и летнего увлажнения. В этих условиях выработалась подушкообразная форма часто колючих полукустарников и кустарников или жестколистных ксерофитных многолетних трав из семейств бобовых, сложноцветных, губоцветных и др. Например, для Памира такой пояс криофильных подушечников получил название «*криофитон*». Нагорные ксерофиты тяготеют к ксерофитным типам растительности древнего Средиземноморья.

В горах Центральной Азии широкое развитие получили *нагорные степи*, формирующиеся в условиях контрастности температуры воздуха в течение сезона, недостатка влаги, особенно зимней, и отсутствия устойчивого снежного покрова.

Преобладают в нагорных степях ксерофитные дерновинные злаки — различные виды ковылей, типчаков, мятликов, порой с участием пустынных растений, таких, как полыни, терескен и др. На Тянь-Шане преобладают пустотные сообщества осок и кобрезий. Высокогорные степи представляют собой видоизмененные сообщества степей, которые обычно встречаются во внутренних областях Азии.

В значительной мере своеобразна система высокогорных поясов тропических широт. На севере Южной Америки для высокогорий характерен своеобразный пояс «парамос», принципиально отличный от высокогорий внетропических широт. Здесь отсутствуют существенные сезонные колебания температуры, отсутствует снежный покров как сезонное явление, почти стабильно положение снеговой линии. Для пояса характерны вечнозеленые растения без выраженной сезонной паузы, обильны кустарнички и полукустарнички, отмечаются своеобразные крупные столбообразные многолетние формы типа «травянистых деревьев» из родов *Senecio*, *Culcithium*, замечательные розеточные деревья как *Espeletia* или представители бромелиевых (рис. 75). Разнообразные формы парамос связаны с нижележащими поясами растительности Андийской горной системы. Для во-сточноафриканских парамос известны такие обитатели высокогорий, как высокие травянистые лобелии (*Lobelia*), некоторые виды люпина (*Lupinus*) и др. Альпийский пояс в экваториальной области южного полушария известен под названием «пуна». В сухих условиях внутригорных районов Высоких Анд пуна представлена поясом подушковидных растений и ксерофитных формаций же стколистных плотнодерновинных злаков различных родов («туссоки»).

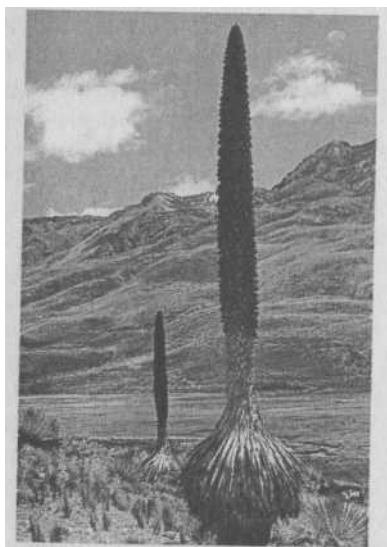


Рис. 75. Пояс парамос в Андах (Ф. Фукарек и др., 1982).

Хорошо заметное издали стройное древовидное растение из семейства бромелиевых — *Puya raimondii* — возвышается среди дерновинных злаков с жесткими, как щетина, листьями

Во внетропических широтах южного полушария для гор юга Австралии и Тасмании пояс влажных склерофильных высокоствольных эвкалиптовых

{*Eucalyptus delegatensis*, *E. dairympleana*, *E. fastigata*) лесов переходит в характерный пояс эвкалиптовых редколесий (*Eucalyptus pauciflora*) и стлаников (на высотах 1300 и 1800 м соответственно) в сочетании с альпийскими злаковыми — туссоко-выми (*Poa caespitosa*, *Danthonia nudiflora*, *Celmisia longifolia*) лугами.

Таким образом, каждому климатическому поясу присущи свои характерные особенности состава и структуры высокогорных экосистем и прежде всего их растительных компонентов.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ ЖИВОГО ПОКРОВА В ГОРАХ

Горы характеризуются уникальным биологическим разнообразием, которое намного превосходит разнообразие равнинных территорий и отличается большей сохранностью естественных экосистем. Здесь сосредоточены значительные биологические ресурсы. С использованием многих полезных видов флоры и фауны связано развитие лесного, охотничьего и сельского хозяйства.

Растительный покров гор служит важнейшим стабилизирующим фактором, снижающим или предотвращающим риск возникновения стихийных бедствий или катастроф. Особое значение в условиях высокой динамичности горной среды получают водосборная, водорегулирующая и защитная (противоэрозионная, противолавинная, противоселевая) функции растительного покрова. Горные леса имеют важное ресурсное значение в силу своей высокой продукционной способности и возможности пользования недревесными продуктами леса (грибы, ягоды, травы).

Однако горные экосистемы очень динамичны. В результате неразумного хозяйствования на большей части горных территорий мира происходит деградация природной среды. Горные склоны подвержены ускоренной почвенной эрозии, оползням, быстрой потере местообитаний и генетического разнообразия. Во многих горных районах биологическое разнообразие лесов сокращается в результате вырубок, пожаров с последующим образованием плантаций монокультур, занимающих на длительное время лесные площади, что способствует сокращению их разнообразия. Этот процесс идет повсеместно.

Долгое время в горных районах местное население пользовалось природными ресурсами лесов, добывая древесину, собирая недревесные продукты леса, охотясь на животных, при этом люди не наносили непоправимого ущерба самим лесам. С развитием промышленной добычи древесины горные леса были разделены на продукционные и защитные, при этом их многофункциональность была сильно нарушена. В настоящее время необходимо соблюдение баланса между этими функциями, в некоторых случаях защитные функции лесов следует считать приоритетными по сравнению с продукционными. Для достижения этого баланса очень важно разработать грамотную систему управления горными территориями. В различных горных районах мира в развитых странах начинают все больше ценить не производственно-экономические, а социально-экологические функции горных лесов; растет также понимание значения лесов для улучшения окружающей среды (защита водосборов, мерзлостабилизирующая роль растительного покрова, фиксация лесами углерода и др.). Неизмеримо возрастают ценности пейзажных

ресурсов и культурного наследия. Горные ландшафты имеют много привлекательных черт, что широко используется в горном туризме и интенсивном развитии рекреации. На сегодняшний день во многих местах сохранились в естественном виде горные леса, луга, высокогорные экосистемы, где организованы национальные парки и резерваты, которые привлекают большое количество туристов.

Развитие горных территорий стремительно продолжается в связи с увеличением народонаселения, изменением социальных и политических условий, новых подходов к решению проблем использования природных ресурсов, защиты от стихийных бедствий. Продолжается изучение горных экосистем на новом научно-техническом уровне. Современные компьютерные технологии позволяют создавать базы данных и геоинформационное обеспечение комплексных исследований при решении задач, связанных с оптимизацией природопользования, системой геоэкологического мониторинга, сохранением природных комплексов и их биоразнообразия. Результаты этих исследований направлены на решение новых жизненных проблем, связанных с устойчивым развитием горных территорий.

Являясь крупнейшими наземными экосистемами, горы неразрывно связаны с выживанием глобальной экосистемы в целом. Вопросы природопользования и социально-экономического развития горных районов рассматриваются и решаются на разных уровнях управления. Сегодня растет понимание значения горных районов как ценных территорий для сохранения культурной и духовной целостности народов гор, сохранения горных экосистем, их биологического разнообразия как важнейших элементов устойчивого развития отдельных стран и всей планеты в целом.

Далее на примере Кавказа раскрывается биогеографическая характеристика горных биомов. Кавказ является одним из наиболее богатых районов Евразии в отношении биоты и разнообразия экосистем. Это богатство обусловлено географическим положением, а также историческими причинами и современными природными условиями. Распространение различных типов растительности и животного населения, как и в других горах, подчинено законам высотной поясности.

Биомы Кавказа

Кавказ представлен системой хребтов Большого и Малого Кавказа, занимающих восточный участок средиземноморской синклинали, которые возникли на контакте материковых щитов Русской равнины и Передней Азии. Тектонические процессы: подъемы складок древних осадочных пород, выполнявших синклиналь в области Кавказа, и прогибание предгорных равнин, а также днищ смежных морских котловин обусловили последующее развитие и формирование рельефа, климатов и ландшафтов этой горной области. К северу от Большого Кавказского хребта расположена обширная предгорная равнина, граничащая по Манычской впадине с южной окраиной Русской равнины. На юге, в центре, Большой Кавказ сочленяется Сурамским хребтом с системой хребтов Малого Кавказа, переходящих далее в нагорья Малой Азии и северо-западного Ирана. На западе и востоке Кавказский хребет окаймлен на больших пространствах низменностями — Рионской и Куринской. Предкавказские Азово-Кубанская равнина и Терско-Кумекая

низменность, Ставропольское плато расположены в пределах древней Скифской платформы.

Предгорные равнины и низменности, так же как и вздымающиеся рядом с ними величественные горы, находились и находятся в тесной зависимости, обуславливая геологические процессы, формирование рельефа, речной сети, климата, распространение почвенного покрова, растительности и животного населения, особенности их флоры и фауны. Именно поэтому под Кавказом следует понимать весь Кавказский перешеек, расположенный между Черным, Азовским и Каспийским морями, проводя северную его границу по Манычу, а южную — приблизительно по государственной границе Грузии и Азербайджана с Турцией и Ираном.

Краткая история Кавказского перешейка. Морфоструктуры Кавказа созданы в результате проявления новейших тектонических процессов, но для формирования рельефа имели значение и тектонические движения предшествовавшего времени. Кавказ прошел два главных древних этапа геологического развития — догерцинский и герцинский и один новейший — альпийский, наиболее важный для формирования его современной структуры. В ряде районов Большого и Малого Кавказа обширные массивы суши устойчиво существовали, с короткими перерывами, с конца мезозоя. Например, на месте центральной высокогорной части Большого Кавказа и на Дзирульском массиве контуры, близкие к современным, Кавказ приобрел в течение олигоцена — миоцена (Е. Е. Милановский, 1968). В самом конце герцинского цикла — в триасе, в связи со снижением активности восходящих движений на Большом Кавказе и в центральной части Предкавказья происходит пенеplanation рельефа. Остатки древнего позднегерцинского пенеплена сохранились местами в современном рельефе и обнаружены на небольших участках Центрального Кавказа (рис. 76).

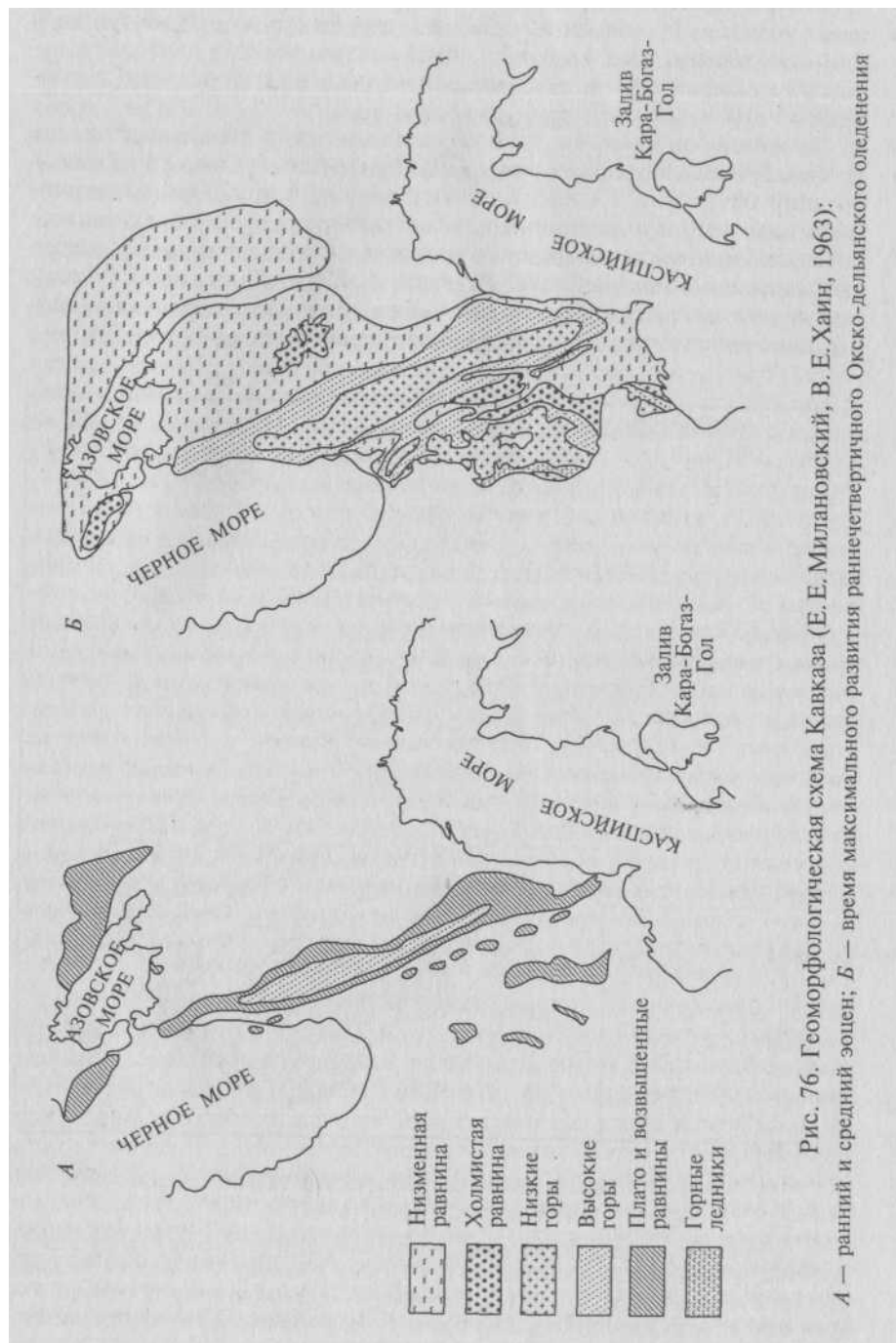


Рис. 76. Геоморфологическая схема Кавказа (Е. Е. Милановский, В. Е. Хаин, 1963):

А — ранний и средний эоцен; Б — время максимального развития раннечетвертичного Окско-дельянского оледенения

В конце триаса Приараксинский бассейн регрессирует и, по-видимому, почти вся территория Кавказского перешейка на рубеже триаса и юры, т.е. герцинского и альпийского геотектонических циклов, превращается в единый огромный пенеценизированный массив суши, выровненный денудацией.

В альпийском цикле четко выделяются два главных этапа: собственно геосинклинальный (юра — эоцен, на Малом Кавказе также нижний — средний олигоцен), с преобладанием глубоких погружений, и орогенный (олигоцен — антропоген), в начале которого возникли складкообразовательные движения во многих зонах Кавказа и образовались мегантиклинории Большого и Малого Кавказа (В. Е. Хаин и др., 1988). В конце орогенного цикла происходило интенсивное некомпенсированное воздымание и формирование современного горного рельефа (рис. 77).

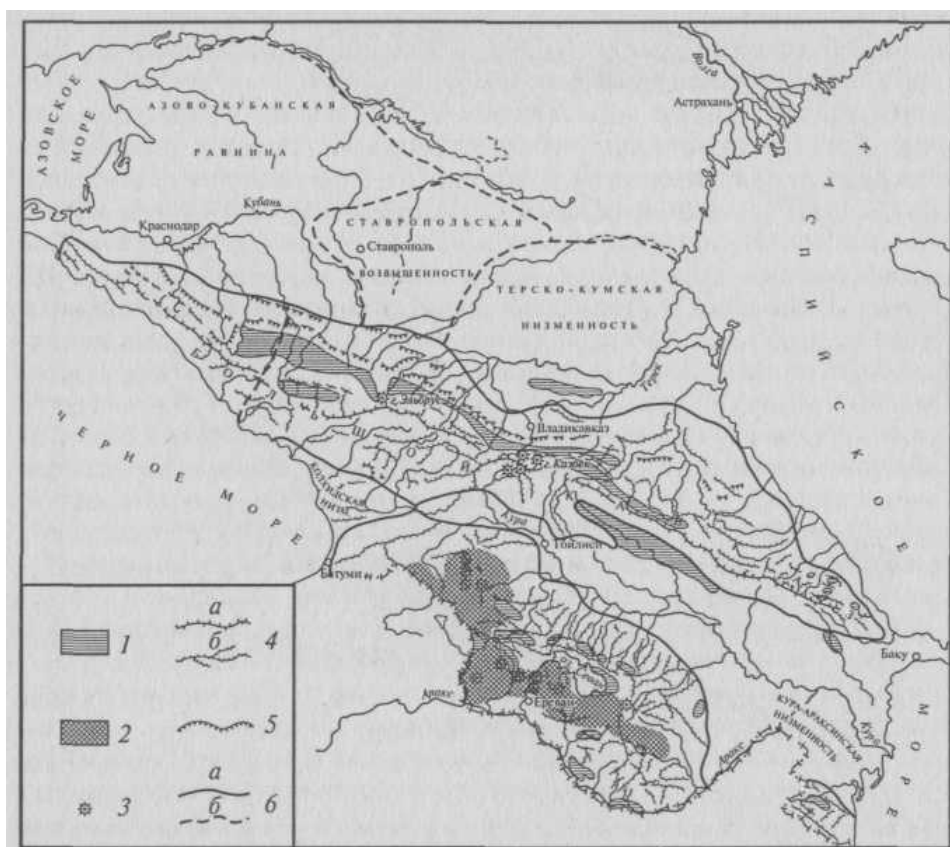


Рис. 77. Современная орографическая схема Кавказа (Н.А.Гвоздецкий, 1963):

1 — межгорные депрессии, впадины и котловины; 2 — вулканические плато, массивы и нагорья; 3 — крупнейшие потухшие вулканы; 4 — водораздельные хребты: *a* — важнейшие; *б* — второстепенные; 5 — уступы куэстовых хребтов; 6 — границы: *a* — морфоструктур платформ; *б* — орогенического, эпигеосинклинального поясов

Наибольшее значение для формирования современного рельефа Кавказа имеет альпийский орогенный этап. Он начинается с олигоцена и характеризуется переходом к континентальному развитию рельефа почти на всей территории Кавказа; формированием современных горных сооружений Большого и Малого Кавказа, прилегающих краевых и межгорных прогибов и морских бассейнов; интенсивными проявлениями на Большом Кавказе и особенно в Закавказье наземного вулканизма и возникновением горных оледенений.

Поднятие Кавказа в четвертичном периоде создало в позднем плейстоцене орографические условия для возникновения оледенения на более значительной площади, чем в среднем плейстоцене, хотя в Центральном Кавказе, на его северном склоне, среднеплейстоценовые ледники достигали значительных размеров, а на Армянском вулканическом нагорье местами существовали небольшие ледниковые покровы. Периоды повышенного увлажнения на Кавказе, как и в Альпах, способствовали усилению оледенения, формированию стадияльных морен, увеличению снежности и лавинообразованию.

В.В.Докучаев назвал Кавказ естественным почвенным музеем, и это вполне справедливо: на его территории описано более 50 типов почв, что является прямым следствием сложности биоклиматических и разнообразия литолого-геоморфологических условий. Это проявляется в большой пестроте горных пород, слагающих территорию Кавказа, в сложной смене форм рельефа, имеющих разные

возраст и историю, и, наконец, в чередовании областей сноса, где процессы почвообразования охватывают все новые слои свежих не выветрелых пород, и областей аккумуляции, где почвообразование нередко происходит на породах, уже прошедших один или несколько циклов почвообразования. Разнообразие условий формирования еще более осложняется различной в той или иной части страны длительностью воздействия на почвы хозяйственной деятельности человека. В некоторых районах Закавказья земледелие, часто с использованием орошения, имеет тысячелетнюю историю, тогда как в других его районах, например, Северного Кавказа, некоторые земельные массивы были распаханы лишь несколько столетий назад.

Общая характеристика флоры и фауны

Кавказ отличается высоким разнообразием и эндемичностью биоты. Это объясняется исключительной пестротой физико-географических, особенно климатических условий, палеогеографией Кавказа и расположением Кавказского перешейка на контакте многих биотических комплексов различного происхождения. За геологическое время Кавказ неоднократно становился ареной расселения видов, относящихся к различным флористическим и фаунистическим группам. В периоды повышения сухости климата сюда вторгались обитатели восточноевропейско-казахстанских степей и западноазиатских пустынь, нагорных ксерофитов, расселявшихся из Передней Азии и Средиземноморья, а в более влажные и холодные эпохи на Кавказ проникали виды, свойственные широколиственным и хвойным лесам Европы. Изменения климата вызывали вымирание значительной части иммигрантов предшествовавшей эпохи. Однако такая судьба постигала не все виды, многим из них удалось закрепиться на Кавказе и найти там благоприятные условия существования.

Значительная расчлененность территории и конфигурация горных хребтов способствовали увеличению роли географической и экологической изоляции видов. Здесь на разных этапах развития в связи с особенностями местных климатических условий, среди различных по происхождению биот складывались специфические флористические и фаунистические комплексы, формировались свои очаги образования и разнообразия видов.

Флора Кавказа. В флористическом отношении Кавказ изучен сравнительно хорошо. А. А. Гроссгейм (1949) приводит для Кавказа 6350 видов дикорастущих и одичавших растений. По количеству видов флора Кавказа — одна из самых богатых на этих широтах земного шара и очень незначительно уступает флорам Балкан и Пиренейского полуострова. По подсчетам М.Ф. Сахокиа (1958) 1600 видов эндемичны. По характеру и генезису эндемизм флоры Кавказа разнообразен, и А. А. Гроссгейм условно отличал собственно кавказский эндемизм от закавказского. К первому, включающему около 35 % всех эндемов, относятся виды, происхождение которых связано с Большим Кавказом, а ко второму, насчитывающему 51 % эндемов, — виды, с ним не связанные. Более высоким процентом эндемичных форм представлены на Кавказе те систематические группы растений, которые связаны в основном с высокогорными и нагорно-ксерофитными формациями, а также со скалистыми местообитаниями. Много, например, эндемов среди кавказских представителей камнеломок, крупок, живокостей, астрагалов, роз, груш, эспарцетов,

шлемников, колокольчиков, первоцветов, пиретрумов, борщевиков, юриней, псефеллюсов, бодяков. Среди кавказских эндемиков наряду с большим числом молодых видов много хорошо обособленных консервативных реликтовых форм. Встречается ряд монотипных эндемичных родов. Из 15 эндемичных для Кавказа родов — девять высокогорных.

Фауна наземных животных Кавказа необычайно богата и разнообразна. В ней насчитывается 130 видов млекопитающих и около 360 видов птиц (28 % из общего числа в Голарктической зоогеографической области), 57 видов пресмыкающихся и 14 видов земноводных. Фауна многих групп беспозвоночных Кавказа изучена недостаточно. Известно около 10 тыс. видов жуков, число видов двукрылых оценивается ориентировочно в 8 тыс., чешуекрылых выявлено больше 3 тыс. видов и количество их по мере дальнейших исследований, вероятно, значительно увеличится. Прямокрылых известно 330 видов, особенно характерно обилие кузнечико-вых (98 видов) и сверчков (24 вида). По разнообразию фауны наземных моллюсков, которых здесь обнаружено более 300 видов, Кавказ — самая богатая территория Палеарктики.

Кавказская фауна в высокой степени эндемична. Во всех группах животных есть эндемичные виды, а во многих и роды. Из млекопитающих, встречающихся только на Кавказе, наиболее характерны прометеева полевка, относящаяся к эндемичному роду *Prometheomys*, и кавказские каменные козлы или туры — *Capra caucasica* и *C. cylindricornis*. Среди птиц много местных подвидов, но есть и эндемичные виды, например кавказский тетерев (*Lyrurus mlokosiewiczi*) и кавказский улар (*Tetraogallus causicus*). Еще выше эндемичность фауны насекомых: из прямокрылых эндемичны около 30% видов (Г.Я.Биемио, 1958), из муравьев 18% видов и 44% рас (Л.В.Арнольди, 1948). Особенно высок эндемизм фауны наземных моллюсков, в которой для Кавказа специфичны около 75 % видов, более 25 родов и подродов и несколько семейств и подсемейств. Во всех группах животных степень эндемизма фауны наиболее высока в верхних поясах гор.

Основные этапы развития биомов Кавказа. Наземные сообщества Кавказа складывались в основном в течение богатого геологическими событиями *кайнозоя*. Анализ палеоботанических материалов говорит о сложной истории развития растительности. Началом ее можно считать расселение растений на гористых островах *палеогеновой Яфетиды*, покрытых папоротниками, пальмами и другими вечнозелеными древесными породами, а также некоторыми хвойными тропического типа. В составе *олиго-ценовой* флоры принимали участие как виды тропической растительности, так и представители умеренного климата (вплоть до елей, пихт и берез). О флоре первой половины *миоцена* сведений очень мало. Лучше изучены богатые и разнообразные иокшшаемые флоры *сармата*. Соприкосновение с располагавшимися южнее территориями благоприятствовало проникновению представителей ксерофильных формаций, сложившихся на базе древнейшей *гондванской* флоры. Первое широкое распространение на Кавказе безлесных фармаций травяной и ксерофильно-кустарниковой растительности связано с верхним *миоценом*.

Формирование современной наземной фауны Кавказа началось в *олигоцене*. В *палеогене*, когда Кавказ представлял собой островную область, его животный мир

состоял из теплолюбивых гигрофильных форм, близких к современным видам тропиков Старого Света. Реликты этой древней фауны еще сохранились во влажных лесах Колхиды, Талыша и Малого Кавказа. Такими реликтами являются, например, черная крыса, ленкоранский дровосек, родственные формы которого обитают на Мадагаскаре, стебельчатоглазая муха из лесного тропического семейства Diopsidae, бескрылый кузнечик (*Dolioherpua euxina*) из подсемейства, распространенного в тропиках и субтропиках, муравьиные львы. Из жужелиц — *Abacetus inespelctatus* (родственные виды на Филиппинах, Южной Индии), связывающих фауну Кавказа с фаунами Индии, Африки, Мадагаскара и Австралии, скорпионы, а также многочисленные наземные моллюски. Эти реликтовые виды по их биологии хищные или неспециализированные растительноядные организмы. Благодаря этому они смогли пережить неоднократные изменения в составе растительности, происходившие в *неогене*.

Формирование основного ядра совредевающей флоры и фауны Кавказа происходило в *неогене* и было связано с интенсивным поднятием гор, сопровождавшимся резкой дифференциацией климата различных районов и формированием высотных поясов, ©месте с тем вполне достоверно наличие в *плиоцене* длительных этапов формирования богатого флористического комплекса субтропической растительности. К этому времени здесь сформировалась богатая лесная растительность, включающая вечнозеленые компоненты субтропических и даже тропических лесов (особенно формаций так называемого лаврового типа), а также породы более умеренного и даже относительно холодного климата, что было связано с наличием высотной поясности.

Реликтовый элемент мезофильнолесной флоры гирканского убежища в Талыше генетически близок к реликтовому элементу колхидского, но отличается от него составом видов. Современные реликтовые леса Талыша и Колхиды обнаруживают тесные ботанико-географические связи с растительностью гор Восточной и Юго-Восточной Азии, Балкан, Пиренеев, где лучше сохранилась мезофильная растительность древнесредиземноморского типа.

Альпийская флора постоянно обогащалась многочисленными мигрантами, проникающими из других районов, наряду с насыщением ее формами аборигенного происхождения.

Установившиеся в *неогене* связи со смежными территориями Азии, а затем и Европы создали предпосылки к вселению на Кавказ животных, принадлежащих к различным фаунистическим комплексам. В горы Большого Кавказа и Закавказья проникли представители лесного тургайского или арктотретичного комплекса животных, широко распространенного в прошлом в умеренных широтах Евразии. В настоящее время их потомки составляют основу фауны низкогорных и среднегорных лесов Кавказа. По составу эта группировка животных близка к фаунистическим комплексам, характерным для широколиственных лесов Средней Европы и Балканского полуострова.

В это же время в более сухих районах Кавказа формировались комплексы животных ксерофитных ландшафтов. Часть свойственных им видов имеет родственные связи с субтропическими группировками животных Восточной Азии, Гималаев и Средиземноморья. По-видимому, некоторые виды животных

существовали на Кавказе уже в *палеогене*, другие вселились сюда из восточного Средиземноморья не ранее *плиоцена*. С юга, из Малой Азии и Ирана, на Кавказ, особенно в его южные и восточные районы, проникали ксерофильные средиземноморские виды. Их потомки населяют теперь участки, занятые фриганой и ксерофитными редколесьями на Армянском вулканическом нагорье и во внутреннем Дагестане. В последний район они проникли, вероятно, по сухим предгорьям, покрытым светлыми лесами из фисташника, можжевельников и эльдарской сосны. Среди них много видов, распространенных в предгорьях Средней Азии и низкогорных районах Ирана. Яркими их представителями являются ирано-афганские жуки рода *Colioptopsis* и др. Корни этой фауны прослеживаются еще дальше — в горах Атласа и в сухих ландшафтах приэкваториальной и южной Африки. Пустынные комплексы Закавказья сложились частично, вероятно, также в *неогене*. Их связь с туранскими и иранскими пустынными группировками животных довольно очевидна, но затем ряд видов закавказской пустынной фауны преобразовался в местные эндемичные формы, как правило, невысокого систематического ранга.

В *неогене*, особенно в условиях горных степей и среднегорных лесов Большого и Малого Кавказа, а также на Армянском вулканическом нагорье, в прилежащих районах Ирана и Малой Азии происходило интенсивное развитие местных видов и групп Животных. К этой категории автохтонных видов относятся, по-видимому, прометеева полевка, малоазийско-кавказские хомяки из рода *Mesocricetus* и кавказские горные козлы, или туры. Они существуют в настоящее время в составе различных горных комплексов, в которые кроме них входят древние и молодые слабо изменившиеся иммигранты. Эти виды придают фауне гор чисто кавказский колорит. По происхождению они разнородны и ведут свое начало как от лесных арктотретичных, так и от древних субтропических (также в основном лесных) форм или же от переднеазиатских горнолуговых мигрантов. Последние, очевидно, имели в *неогене* возможность распространения по хребтам Ирана в гойы Кавказа и далее через Малую Азию — в горы Европы.

В эпоху *плейстоценовых* оледенений неогеновая фауна Кавказа претерпела дальнейшие изменения. Здесь сохранился ряд теплолюбивых древних форм тропического и субтропического облика. Вместе с тем в *четвертичное время* Кавказ сильно обогатился новыми видами. Сюда вселился ряд бореальных, мало изменившихся животных, потомки которых, сходные с современными европейскими и сибирскими видами, обитают теперь на высокогорных лугах *Щи* в горных лесах. Заметим, что в отличие от гор Европы и Средней Азии на Кавказ тундровые виды животных не проникли. Это можно объяснить отсутствием в период максимального оледенения условий для их расселения на ближайших к Кавказу территориях юга Восточной Европы.

По всей вероятности, в холодные эпохи *плейстоцена* на территорию Кавказа таким же образом проник ряд I горно-луговых и горно-степных видов из Центральной Азии.

В *ксеротермическую послеледниковую эпоху* из Восточной Европы на Кавказ распространились степные европейско-казахстанские виды: сайгак, большой тушканчик и корсак. Они заселили большую часть Предкавказья, а некоторые

продвинулись через Дагестан в Закавказье. В настоящее время эти виды представлены там слабо выраженными местными подвидами. В последнюю *ксеротермическую эпоху* Восточное Предкавказье заселили животные солончаковых и песчаных пустынь, пришедшие туда из северного Прикаспия. В Закавказье они, как правило, отсутствуют.

Виды, мигрировавшие на Кавказ в *четвертичный период*, в отличие от большинства форм, существовавших здесь в доледниковое время, не создали сколько-нибудь цельных фаунистических комплексов. Исключение представляют лишь степные животные Северного Кавказа и животные песчаных пустынь Восточного Предкавказья, которые относятся к фауне юго-востока Европы и пустынь Турана. Расселение некоторых из них продолжается и в настоящее время.

Современная наземная фауна Кавказа состоит из пяти генетически разных комплексов: 1) кавказской мезофильной фауны, характерной для большей части Большого Кавказа; 2) средиземноморской фауны, распространенной на юге региона и в горном Внутреннем Дагестане; 3) аридной среднеазиатской фауны восточной части Большого Кавказа; 4) степной фауны северных районов Кавказа и Предкавказья; 5) европейской и европейско-сибирской мезофишной фауны, представленной почти во всех районах Кавказа.

Таким образом, на Кавказе сформировалась очень богатая биота — флора и фауна. Большое разнообразие физико-географических условий и, что очень важно, геологическое прошлое Кавказа создали сложные биогеографические связи с прилегающими к нему территориями. Здесь нашли подходящие условия для существования весьма различные по происхождению виды растений и животных, составляющие генетически смешанные комплексы. Последние подвергались в той или иной мере эволюционным преобразованиям в местных условиях и составили в конечном итоге экологически устойчивые сообщества.

В *голоцене* одним из ведущих факторов, определяющих пути изменения растительного покрова и животного мира, становится деятельность человека. При этом роль его непрерывно растет, особенно в последнее время. Огромные площади заняты теперь культурной растительностью, причем в первую очередь осваивались наиболее плодородные почвы под степями и лесами, в частности под дубовыми и дубово-грабовыми сообществами.

Вызванные деятельностью человека изменения условий местообитаний, связанные с сокращением площади лесов, деградацией луговой растительности в результате выпаса скота, распашкой степей, обводнением пустынь, осушением болот, и другими формами активного воздействия на ландшафты, приводят к значительным изменениям в распространении естественных видов животных и растений.

Растительный покров и животный мир Кавказа

Разнообразие флоры и фауны Кавказа с его большим региональным эндемизмом и самобытностью горных биомов складывалось в условиях высотной поясности в широком диапазоне условий от субтропических предгорий Закавказья до холодных субнивальных высокогорий.

Растительность и животный мир высокогорий. Растительный покров представлен сообществами субальпийского, альпийского и субнивального поясов.

Наиболее богат растительный покров субальпийского пояса, где сочетаются красочные луга с субальпийскими березовыми, кленовыми криволесьями, буковыми, дубовыми редколесьями и рододендроновыми стланиками на высотах 1960¹—2300 м. В наиболее влажных высокогорьях Западного и Центрального Кавказа развиты высокотравные луга с участием видов зонтичных, сложноцветных, лютиковых, злаков и др. Многие виды субальпийских лугов местами далеко проникают в лесной пояс, где встречаются главным образом во вторичных лугах на месте сведенных лесов. Наиболее шире распространены вейниково-разнотравные (*Calamagrostis arundinacem*)), иеетроовсяницевые (*Festuca varid*) и костровые (*Bromus variegatus*) субальпийские луга. На контакте с нагорными степями Восточного Кавказа и Закавказья обычны остепнен-ные луга.

Альпийские ковры развиваются в альпийском поясе на высотах 2800 — 3100 м на Большом Кавказе, в более сухих условиях Малого Кавказа в диапазоне высот 3000 — 3450 м. В восточной части Большого Кавказа они занимают значительные площади в широких плоскодонных цирках, а также на пологих, слегка вогнутых склонах и в седловинах, благоприятствующих накоплению снега и сравнительно позднему его стаиванию. Альпийские ковры образованы плотными, весьма приземистыми (1,5 — 5 см высоты) прижатыми к почве побегами и листьями прикорневых розеток многолетних растений. Хорошо развиты шпалерные и розеточные формы растений. Видовой состав небогат, но характерен; в его составе часто участвуют многие арктоальпийские виды (овсяница альпийская, мятлик альпийский). В них преобладают кобрезии, дерновинные злаки, осоки, характерны дриадовые сообщества. Около снежников развиваются красочные альпийские ковры с видами колокольчиков, примул, проломников, зиббальдий лютиковых и др.

В верхней части альпийского и в субнивальном поясах большого развития достигает растительность скал, осыпей, каменистых россыпей и зарастающих морен, растительные сообщества которых достаточно разнообразны и богаты в флористическом отношении. Для них характерно большое число кавказских и узколокальных эндемиков. Особенно много их в известняковых горах северо-западной части Колхиды и Дагестана, а также на мергелистых сланцах в центральной части Большого Кавказа.

Богат эндемиками и субнивальный пояс. Несмотря на сравнительную бедность его флоры в целом (на Кавказе, вероятно, не более 350 видов), в его состав входит несколько эндемичных монотипных родов и десятки систематически четко обособленных эндемичных видов (фиалки, камнеломки, лапчатки, виды бобовых и др.). Для флоры скально-осыпной растительности кавказских высокогорий характерна, кроме того, связь с флористическими группами восточнесредиземноморского и передне-азиатского центров развития.

Изолированные среди ледниковых полей скалы, как правило, лишены населения животных. Кровососущих насекомых здесь почти нет, а высокогорные копытные туры и серны часто выходят на снежники побродить и отдохнуть, всегда находясь, впрочем, под угрозой страшных обвалов тающего льда и незакрепленных камней.

На высокотравных субальпийских лугах насекомые представлены преимущественно двукрылыми, перепончатокрылыми и бабочками. Преобладают

саранчовые и жуки с сильным полетом, например скакуны. Чешуекрылых мало. Много пауков. Из грызунов наиболее обычны кустарниковые и прометеевы полевки. Обилие мошек, слепней и комаров создает здесь тяжелые условия для обитания копытных. Поэтому олени, серны и туры, как правило, уходят отсюда либо в лес, либо поднимаются к высоким перевалам. Остаются чаще всего кабаны, косули и медведи, прокладывающие среди высокотравья настоящие коридоры.

Земноводные и пресмыкающиеся единичны; встречаются лишь закавказская и малоазийская лягушки, скальные ящерицы, гадюка и медянка. Птиц мало, преобладают воробьиные. Гнездящиеся птицы представлены видами, сходными по приспособлениям с обитателями северных лугов. Характерны напоминающие жаворонков горные коньки, а также горные ласточки, белозобые дрозды, краснобрюхие горихвостки и кавказские щуры. Кормятся черникой и малиной кавказские тетерева, щиплют побеги трав меж камней улары. Повсеместно распространены грызуны — полевки, лесные мыши и кавказские мышовки. Из хищных держатся волки, лисицы, заходят снизу куницы.

Зимой кавказские туры спускаются со скал в леса, либо уходят в малоснежные ущелья Внутреннего Дагестана и продольные долины, где нередко используют запасы зеленого сена, устроенные под камнями снеговыми полевками. Олени и серны откочевывают из горного Дагестана на зимовку в лесную зону южного склона Водораздельного хребта.

В россыпях скал, близ верхней границы леса, остаются зимовать кавказские улары и зарываются на ночевку в снег тетерева. Снеговые, прометеевы, кустарниковые и серые полевки, делающие в снегу отверстия нор, дают возможность кормиться лишь единичным прилетным сарычам-зимнякам.

Условия обитания и состав группировок животных на обширных и почти безлесных высоких плоскогорьях южной Грузии (Джавахетии), Армении и Нахичевани сильно отличаются от таковых в высокогорьях Большого Кавказа.

Птицы (84 вида) представлены преимущественно мелкими воробьиными открытых и скальных местообитаний — жаворонками, коньками, каменками, поползнями, но в скалах и по обрывам держатся бородачи, белоголовые сипы, клушицы. Среди млекопитающих изобилуют полевки, хомяки, горные слепцы, суслики и питающиеся ими хищники — лисицы, перевязки, ласки. При сухом лете и довольно суровой зиме ряд грызунов впадает в спячку. Из копытных для этого пояса характерны безоаров козел и муфлон, придерживающиеся скалистых местообитаний.

На Талышском хребте выше зоны горного леса нет субальпийских и альпийских лугов. В пределах 1800 — 2300 м над уровнем моря располагаются сухие горные степи в сочетании с ксерофитными древесно-кустарниковыми сообществами — фриганой и шибляком. Среди птиц здесь преобладают мелкие воробьиные и скальные формы врановых, например клушицы, из куриных — кеклики, улары. Из грызунов наиболее обычны виды, ведущие подземный образ жизни, реже — скальные, например снежная полевка. Имеются зайцы. Из хищных обитают лисицы, волки. Крупных млекопитающих в настоящее время нет, а из домашних характерны лишь козы и овцы.

Растительность и животный мир лесов. По северному и южному склонам Большого Кавказа, северному склону Малого Кавказа от подножия до 2000 — 2400 м тянется полоса горных лесов. Различия в климате и рельефе создают типологическую разнородность этих лесов по вертикали, широте и долготе, с чем связано разнообразие местообитаний животных. Человек внес коренные изменения в растительный покров горных лесов.

В пределах лесного пояса на сравнительно небольшом пространстве можно обнаружить значительное количество лесных формаций и исключительное богатство их типологического состава. Видовой состав индикаторов древесного яруса по сравнению с ценогическим разнообразием

лесов менее сложен; большинство формаций моно- и олигодоминантны. Лесные сообщества, в древостое которых участвуют более семи видов, встречаются редко и не занимают больших площадей. В видовом составе лесов выделяются три основных элемента: реликты мезофильных неогеновых лесов; разновозрастные, частью реликтовые представители лесной растительности восточномедиземноморского, переднеазиатского и закавказского центров и виды, близкие к представителям европейских лесов.

В лесном покрове пояса преобладают широколиственные леса (главным образом буковые, дубовые, а также дубово-грабовые, каштаново-грабовые), в его западной и центральной частях распространены темно-хвойные елово-пихтовые леса. Местами в центральных районах Северного Кавказа преобладают сосновые леса.

Дубовые леса, развитые на серых и бурых лесных почвах, в прошлом занимали на Кавказе значительно большие площади, которые существенно сократились в связи с развитием земледелия. Наряду с дубравами обычны грабово-дубовые, грабово-дубово-ясеневые и грабинниково-дубовые леса. На вырубках широко распространились производные леса с преобладанием граба или грабинниковые заросли.

Группировки животных в осветленных дубово-буковых лесах северного Кавказа и в западном Закавказье довольно богаты. Под камнями и гниющими стволами, по речкам ютятся серая и зеленая жабы, закавказская и малоазиатская лягушки. Днем по нагретым солнцем камням и стволам стремительно скользят скальные и луговые ящерицы. Крупных птиц, за исключением случайно залетевших хищников, нет, но воробьиных много; среди них преобладают зяблики, дубоносы, синицы, зарянки. Из млекопитающих наиболее характерны лесные, на северо-западе, и полевая мышь, длиннохвостая кавказская полевка, полчок, куница, лесная кошка, медведь, кабан, косуля, олень, серна.

Темнохвойные леса (еловые, елово-пихтовые и буково-пихтовые из восточной ели и кавказской пихты) распространены в горах Колхиды, в западной части восточной Грузии и на северном склоне Западного Кавказа, где они приурочены к средней и верхней частям лесного пояса (от 900— 1100 до 2000 — 2150 м). Из древесных пород у верхней границы леса кроме восточной ели, кавказской пихты, бука встречаются субальпийские виды берез, рябина, восточный дуб, высокогорный клен, местами сосна. В западной части Кавказа, кроме того, характерно наличие, а

местами и преобладание реликтовых видов, в том числе колхидских эндемов (понтский рододендрон, кавказская черника, лавровишня, ежевика понтская).

В широколиственных лесах восточного Закавказья значительно суше. В старых буковых и грабовых лесах, вовсе лишенных травяного покрова, единичны закавказская и малоазиатская лягушки, ломкие веретенницы. Птицы представлены мелкими лазающими воробьиными и дятлами. Неустойчивая кормность биотопа — бук плодоносит через 3 — 4 года, а в верхних частях горных хребтов — через 5 — 8 лет — приводит к тому, что хищные и копытные держатся здесь преимущественно на отдыхе. Но в урожайные годы в буковых лесах скапливается много лесных мышей, кустарниковых полевков, полчков, белок, куниц, медведей, кабанов, косуль и оленей.

В глубине узких ущелий и боковых распадков, закрытых широколиственным пологом, летом господствует атмосфера влажной оранжереи. В воздухе толкутся крупные мошки и бесконечно надоедают медведям, косулям, оленям, сернам и козлам. Зимой здесь пусто, и только изредка встречаются куница и кавказская белка, разыскивающая плоды медвежьего ореха (*Coryllus iberica*, *C. cervorum*) и липы. Впрочем, на крупных участках — там, где вертикальные стенки черного сланца завешены плетями колхидского плюща, — остаются зимовать серны и кавказские козлы. Здесь же у незамерзающих каскадов воды зимует и бородач.

В осветленных лесах и на более пологих склонах с высокотравьем много чешуекрылых, перепончатокрылых и пауков. Характерны крупные бражники. Поляны, нередко разработанные под картофель и кукурузу, заселены кустарниковыми полевками; здесь же обычно держатся сарыч, сойка, завирушка. Летом в этих местах живут медведь, рысь, серна, зимой же вся жизнь замирает под многометровой снежной пеленой. Копытные и хищные спускаются в средний и нижний пояса леса, полчки и лесные сони засыпают в своих убежищах, и только пушистые кавказские снеговые полевки обитают под укрытием каменных карнизов, питаясь запасами веточного корма.

В лиственных лесах Армянского нагорья распространены группировки животных, довольно близкие к обитающим в лесах Большого Кавказа и северных склонов Малого Кавказа, однако сильно обедненные крупными видами хищных и копытных. Пресмыкающихся и земноводных мало. Встречаются веретенница, скальная ящерица, малоазийская лягушка. Из птиц преобладают дятлы, зяблик, снегирь, синицы, пеночки, славки, дрозды, сойка, вяхирь и ряд других.

Восточные и северные склоны Талыша сложены преимущественно изверженными породами и изрезаны глубокими ущельями. Для них характерен выраженный сухой период в летнее время. Горные склоны в нижней части лесного пояса покрыты лесами из дуба каштанолистного со многими реликтовыми видами гирканского комплекса, переходящими выше в грабово-буковые леса; верхнюю часть пояса занимают дубовые леса из дуба восточного.

Благодаря сухому летнему сезону земноводных здесь мало, немногочисленны и пресмыкающиеся, представленные ящерицами и змеями, в частности щитомордником и некоторыми полозами. Птиц летом немного, преобладают дятлы и сойка, но в холодное время талышские леса полны зимующими воробьиными.

Летняя сухость почвы и сильное намокание ее зимой в этих лесах, по-видимому, являются основными причинами крайней редкости крота и мелких наземных грызунов, например лесной мыши и кустарниковой полевки. Кое-где селятся по полянам общественные полевки и зайцы-русаки, проникающие со dna ущелий из нагорной степи. Многочисленны лишь темная длиннохвостая белозубка и полчок, особенно близ опушек с дикими и культурными насаждениями фруктовых. По рыбным рекам живут выдра, обычны барсук и куница-белодушка.

Копытные — кабан, косуля — также редки и держатся лишь местами. Зубры и олени уничтожены недавно. Кочевки кабанов, а также современное воздействие человека являются причинами непостоянного обитания в талышских лесах крупных хищников — рыси и леопарда.

Наиболее интересны по генезису и типологическому составу низинные леса Ленкоранской, Колхидской низменностей и Алазано-Агричай-ской долины. Здесь распространены ольховые, дубовые леса в сочетании с болотами субтропического типа. Характерной чертой является наличие лиан, которые особенно пышно разрастаются в разреженных лесах, по опушкам, вдоль дорог и по берегам рек. Низинные леса, произрастающие в межгорных долинах, на пойменных и невысоких надпойменных речных террасах на аллювиальных, заболоченных и болотных почвах, по своему составу, структуре и экологии сильно отличаются от лесов горных склонов. В настоящее время сохранившихся участков этих лесов и болот почти не осталось.

Чрезмерная влажность и даже периодическое затопление низменностей, крайне тяжелые, иловатые почвы создают жесткий режим существования для наземных животных. В речках и заболоченных местах держатся тритон, озерная лягушка, зеленая жаба, уж, болотная и каспийская черепахи. Интересно, что ядовитых змей в этих местах нет, за исключением, быть может, Ленкоранской, где изредка встречается щитомордник.

Теплые лесные чащи, обилие плодов, ягод, орехов и желудей привлекают на зимовку огромное количество птиц, в том числе насекомоядных воробьиных; здесь остаются зимовать вальдшнепы, а также вяхири, питающиеся желудями и почками тополей. Пресноводных уток здесь летом нет, но зимой они кормятся по заболоченным местам, отдыхая днем на крупных озерах и на море. Из куриных сохранился фазан.

По рыбным речкам живут выдра, встречаются шакал, барсук и камышовый кот, в Колхиде последний замещен лесной кошкой. Кабаны довольно многочисленны и находят в ольховых и лиановых дебрях надежное убежище. Косули и олени еще сохранились местами в болотах Колхиды и особенно в долине Агричая.

Растительность и животный мир степей. От Манычской ложбины на севере до широтного отрезка течений Кубани и Терека на юге расположены обширные безлесные равнины. Степная растительность была широко распространена еще в недавнем прошлом, но к настоящему времени уцелели лишь отдельные ее фрагменты, сохранившиеся главным образом на каменистых горных склонах, неблагоприятных для распашки. *Нагорные степи* приурочены к относительно сухим районам гор. На Эльбрусе и в Дагестане они вместе с остепненными лугами

развиваются на высоте от 1200 до 1800 — 2000 м, на вулканических нагорьях южной Грузии — от 1500 до 2300 м, в Армении — до 2600 м. Остепненные луга поднимаются еще на 100 — 200 м выше. В горах участки типичных степей распространены на выровненных элементах рельефа и горных плато с плодородными черноземными почвами. Поэтому они почти все либо распаханы, либо интенсивно выпасаются. Фрагменты нагорных степей уцелели только на неудобных для распашки, чаще всего каменистых склонах. Сохранившиеся в ряде случаев вторичные степи развились на месте уничтоженных сухих дубовых и сосновых лесов или пришли на смену луговой растительности.

Ставропольская возвышенность расположена почти в центре Пред-кавказской степной равнины. Обилие беспозвоночных в луговых и лесных почвах создает благоприятные условия для жизни кротов, землероек, двух видов ежей. Характерно и «островное» обитание на возвышенности кавказской кустарниковой полевки. Держатся здесь также лесная соя, лесная кошка. Рысь и косуля были уничтожены сравнительно недавно. Еще в начале прошлого столетия в лесах плато были обычны медведи, олень, фазан.

На предгорных Закубанской, Владикавказской, Сунженской и Ку-сарской равнинах группировки животных имеют более сильный мезофильный характер на западе и постепенно теряют его по направлению к востоку. В сущности, это переходная полоса своеобразной лесостепи, на которой ареалы горно-лесных и равнинно-степных видов широко и мозаично взаимопроникают. Лесные кавказские виды моллюсков, насекомых, птиц и зверей проникают до степных равнин и широтных отрезков течения Кубани и Терека по приречным лесам. В то же время по остепненным водоразделам и по обезлесенным днищам ущелий до горных лесов внедряются типичные степняки. На таких участках характерно обилие хомяков и подземных форм — слепыша, слепушонки.

На равнинах Восточного Закавказья развита растительность пустынь и сухих бородачевых степей. Участки ковыльной степи встречаются лишь в бассейне Куры. Обычны типчаково-бородачевые степи, а местами (на сильно скелетных почвах) — ковыльно-бородачевые с перистым ковылем (*Stipa pennata*), иногда с ковылями красивейшим (*S. pulcherrima*), волосатиком (*S. capillata*) и узколиственным (*S. angustifolia*). В более сухих вариантах степей, где дернины бородача разрежены, обычны виды лилейных и касатиковых.

В группировках животных преобладают среднеазиатские пустынные формы. Рептилии представлены черепахами, ящурками, ушастой круглоголовкой. Из млекопитающих характерны норные подвижные грызуны, такие, как песчанки, тушканчики. Из копытных сохранилась лишь сайга. Кумо-Терские пески при их бесснежье служат важным районом зимовок крупного и мелкого рогатого скота.

К востоку от Эльбруса, между Водораздельным и Скалистым хребтами, до самого Дагестана тянется своеобразная, безлесная, сухая и теплая зона продольных долин северного склона Большого Кавказа и Внутреннего Дагестана.

Для продольных долин характерен сухой и теплый климат с большим количеством ясных, солнечных дней. На север эти долины открываются лишь узкими коридорами — щелями, пропиленными реками в поднявшихся за четвертичный период Скалистом и Пастбищном хребтах.

Группировки животных, обитающих по днищам ущелий и в высокогорьях Внутреннего Дагестана глубоко различны, тем не менее основу тех и других составляют животные, способные переносить сухое летнее время года. Среди моллюсков преобладают крупные, защищенные прочной раковиной геликсы, в массе заползавшие на день под теневые поверхности скал. Из членистоногих по днищам ущелий встречаются сольпуги и скорпионы, что является замечательным фактом, если учитывать современную изолированность территории. Из насекомых обильны саранчовые. Позвоночные небогаты видами. Так, например, из амфибий живет зеленая жаба, а лягушки редки; из рептилий обычны лишь скальная, реже пряткая ящерицы. Птицы представлены преимущественно жаворонками, каменками; здесь же кормятся и клушицы. По россыпям скал обитают улары и каменные куропатки, а на высокогорных лугах держится кавказский тетерев. Крупные скопления хищных птиц — грифов и орлов — наблюдаются нередко на пастбищных участках, где обнаруживаются трупы диких или домашних копытных. Мышевидных грызунов на степных и распаханых участках почти нет, и лишь в крупных россыпях камней местами обильны кавказские снеговые полевки. Малый суслик распространен на юг только до котловины Буйнакса и отсутствует во Внутреннем Дагестане; под Эльбрусом, в долинах рек Баксана, Малки, Чегема малый суслик достигает наибольшей численности лишь по жарким днищам долин. На остепненных лугах и в зоне нагорной степи держатся малоазийский хомяк, водяная крыса, кустарниковая и реже обыкновенная полевки. Здесь же в березово-сосновых лесочках кормятся и залегают надень зайцы-русаки; обычны куницы-белодушки, лисицы. На скальных участках высокогорий живут безоаровые козлы и более многочисленные восточнокавказские козлы — «дагестанские туры». На лето сюда же, спасаясь от мошки и слепней, приходят с южного склона Водораздельного хребта благородные олени. Крупные хищные и копытные вытеснены из долин человеком уже давно.

Пояс нагорно-ксерофитной растительности и его фауна. В горных аридных и семиаридных районах восточной и юго-восточной частей Закавказья с сухим континентальным климатом большую роль играет нагорно-ксерофитная растительность на сухих скелетных почвах. Сочетания ее группировок (аридные редколесья, фригана, шибляки, трагакантники) достаточно разнообразны и достигают значительной сложности. Особенно богата нагорно-ксерофитная растительность переднеазиатского типа в бассейне Аракса, где она занимает большие площади и распространена от предгорий до 1500 — 2000 м, поднимаясь местами до 2500 м н. у. м. Менее крупные очаги есть и в других районах, например, в Зувандской и в Ахалцихской котловинах, в Дагестане и продольных долинах верховьев Терека. Нагорно-ксерофитная растительность встречается также в Кобыстанском и Новороссийском районах. Отдельными фрагментами она отмечается и в других местах, особенно вдоль предгорий и по сухим склонам нижнего горного пояса в Восточном Закавказье.

На сухих и каменистых склонах с часто щебнистыми почвами развиты аридные редколесья, для которых характерны: иволжистая груша, фисташка, клен грузинский, виды каркаса, местами чешуйчатые мож-жевательники (арча) и араксинский дуб, в подлеске — держи-дерево, кизильники, шиповники, пузырьники,

жасмин и сумах. В современных условиях распространение аридных типов растительности расширяется, что обычно связано с аридизацией условий произрастания, вызываемой уничтожением лесов, редколесий и кустарников, а также с интенсивным выпасом скота.

Группировки животных аридных редколесий очень близки к тем, которые обитают в нагорной полупустыне среднего течения Аракса. Обычны здесь заяц-русак, лисица, барсук, каменная куница, а из птиц — кеклик, неясыти, сойка, каменный воробей. Кавказская агама, скальная ящерица, разноцветный полоз, обыкновенный уж живут, как правило, в скальных россыпях, поросших кустарниками.

Млекопитающих насчитывается 16 видов, птиц — 52, пресмыкающихся — 8 и земноводных — 2 вида (С.К.Даль, 1954). Из земноводных и пресмыкающихся известны лишь зеленая жаба, закавказская лягушка, скальная ящерица, обыкновенный уж и степная гадюка. Характерно полное отсутствие рукокрылых. Преобладают мелкие грызуны, но более влаго-устойчивые, чем грызуны нагорной степи. Наиболее часты снеговая и кустарниковая полевки, встречаются изредка кавказская мышовка и даже ма-лоазийский тушканчик. Хищники средней величины — волк, лисица, барсук — живут здесь преимущественно летом. Из птиц упомянем кавказского тетерева, каспийского улара, рогатого жаворонка, альпийского вьюрка.

Растительность и животный мир пустынь. Пустынная растительность покрывает обширные пространства низменностей и предгорий восточной части Кавказского перешейка. При общем господстве полынных пустынь этим территориям свойственно фрагментарное распространение галофильных растительных группировок, развитых преимущественно на солончаках.

Полынные пустыни распространены на равнинах в восточной части Кавказа. Они различаются не столько видовыми особенностями основных компонентов (полыни: белая, таврическая и душистая), сколько составом и характером самих растительных сообществ.

Эфемеры и эфемероиды принимают значительное участие во всех трех формациях полынных пустынь, но особенно характерны для сообществ полыни душистой (мятлик луковичный), а в Закавказье, кроме того, в полынных пустынях участвуют коллодиум приземистый и многочисленные эфемеры. Во многих случаях полынные сообщества формируются как производные после антропогенного нарушения аридных редколесий, сообществ бородача и сухих ковыльно-типчаковых степей.

Южные склоны Армянского нагорья от Лениакана до Мигрон ограничивает сухая и жаркая долина среднего Аракса. Растительные сообщества полынных пустынь в долине среднего течения Аракса существенно отличны от восточнозакавказских. В условиях слабо эродированного волнистого рельефа лавовых покровов они развиваются большей частью на сильно щебнистых почвах, откуда получили название каменистых или лавовых полынных пустынь (А.Л.Тахтаджян, 1941).

Большая древность суши обуславливает и значительно большее видовое богатство группировок животных по сравнению со степями в долине Куры, но из-за бедности растительности число особей все же невелико.

Из земноводных в нагорной пустыне существует лишь зеленая жаба, по речкам и заболоченным местам всюду обычны лягушки. Пресмыкающиеся — черепахи, ящерицы, змеи — обильны по числу видов, но не особой и представлены южными формами, обитающими на плотных сухих грунтах. На скалах по трещинам всюду встречаются агамы. Среди птиц преобладают также мелкие южные виды воробьиных — пустынные каменки, жаворонки, а из более крупных — скалистый голубь, чернобрюхий рябок, авдотка и дрофа-красотка. Скопления хищных птиц, особенно черных коршунов и пустельг, бывают лишь в октябре на пролете к югу. На пададь стягиваются из окрестных ущелий десятки стервятников, ягнятников и белоголовых сипов. Зимовки птиц вследствие суровости климата и отсутствия кормовых запасов в нагорной пустыне малочисленны. К селениям и дорогам жмутся единичные хохлатые жаворонки, сороки, вороны, а к садам селений — сирийские дятлы. На ключевых незамерзающих речках Араратской котловины зимуют речные и нырковые утки. Относительное обилие ночных насекомых и скальных убежищ обуславливают видовое разнообразие летучих мышей, преимущественно мелких видов. Насекомоядных мало. Среди хищных животных преобладают лисицы, охотящиеся летом на насекомых и пресмыкающихся, а зимой — на мелких грызунов. Крупные хищники — волк, гиена, леопард — редки. Из грызунов преобладают норные, тушканчики, песчанки. В скалах же держатся лазающие — мышевидный хомяк и лесная мышь. Копытные в прошлом были представлены также нагорно-степными формами: куланами, джейран, баран, а также скальными — безоаровый козел.

Часть сообществ полынных пустынь образовалась в процессе изменения почвенно-грунтовых условий на местах, занятых ранее солянковыми пустынями. Вдоль побережья Каспия, а также по берегам рек и озер различной засоленности формируются ряды последовательно сменяющихся сообществ. В процессе усыхания плавней, речных протоков и стариц слабозасоленная плавневая, лугово-болотная и тугайная растительность сменяется через стадии засоленных лугов и зарослей гребенщиков сообществами типичных галофитов.

В пределах Кура-Араксинской низменности от уровня Каспия до высот 250 — 300 м, в предгорьях северо-иранских хребтов, Малого и Большого Кавказа распространены песчанки и ящурки, которых с большой быстротой преследуют краснобрюхие полозы и оливковые ящеричные змеи. Стайки кречеток и чибисов, вперемешку со скворцами и кроншнепами, кочуют в поисках личинок и взрослых насекомых между стадами джейранов и отарами баранов.

Плотный грунт, обилие зеленых кормов и семян травянистых видов, отсутствие снега создают в закавказской пустыне условия для жизни мышевидных грызунов южного происхождения, огромных масс нестатных и статных саранчовых и сухолюбивых моллюсков, обилие которых привлекает весной и летом в пустыню массу птиц, гнездящихся в тугаях: грачей, черных коршунов, канюков, сипов, аистов, сизоворонок. Уже в мае пустыня желтеет и высыхает. Летом ящериц и змей почти не видно, только лежащие в кустах и близ норок полупрозрачные шкурки этих животных говорят об их весеннем обилии. Осенью пустыня вновь зеленеет, особенно при дождях. Зимой здесь кормятся ростками гадючьего лука и других эфемеров многотысячные стаи стрепетов и белолобых гусей.

Вдоль окраины тростниковых болот жируют кабаны и серые гуси, разрывая почву в поисках корнеклубней морского камыша.

Обилие укрытий, кормовой зеленой массы и плодов создают здесь условия для развития жуков, саранчовых, чешуекрылых. В тугаях многочисленны греческая черепаха, прыткая ящерица, желтопузик. Характерны массовые гнездовья грача, черного коршуна, серой цапли, сизоворонки, горлиц. Из воробьиных преобладает испанский воробей, из куриных обычны турач и фазан.

Водно-болотная растительность и животное население. Водно-болотная растительность, развивающаяся почти во всех высотных поясах Кавказа от плавней в дельтах рек до высокогорных болот около озер и ручьев, представлена большим количеством вариантов. Флористически она довольно богата, но сравнительно мало оригинальна, так как состоит в основном из широко распространенных видов. Основные массивы водно-болотной растительности, занимающие местами большие площади (более 1 млн га), сосредоточены в низовьях Маныча, Терека, Сулака, Кубани, Куры, Риони, в прибрежной зоне Черного, Азовского и Каспийского морей. Здесь различаются разнообразные экологические уровни по степени обводненности территории, с которыми связаны стадии развития водно-болотной растительности — от растительности плавней, лиманов, озер и стариц до заболоченных пойменных лесов (тугаи), кустарников, поемных лугов, а также сфагново-осоковых болот Колхиды и гидрогалофитных сообществ Прикаспийской низменности. Большие пространства заняты тростниковыми, камышовыми и рогозовыми зарослями. Интересны заросли лотоса в низовьях Куры.

Тугаи заселяют обыкновенный еж, шакал, зайцы, кабан. Медведь и олень были уничтожены в лесах по Куре совсем недавно.

Летом сообщества тростника и камышей кишат кровососущими двукрылыми. Массы гигантских беззубок, реже прудовиков, водных беспозвоночных и рыб обнажаются в лужах при обмелении озер и становятся пищей ворон, аистов, шакалов. Обильны здесь озерные лягушки, болотные черепахи и гнездящиеся птицы южноазиатского происхождения: белая и рыжая цапли, колпица, малый и большой бакланы. Зимой на озерах и в тростниковых болотах скапливается множество северных пластинчатоклювых — нырковых и речных уток, а также лысух. Обитают постоянно в камышах также водяные крысы, выдры, кабаны.

Типы высотной поясности Кавказа

Вопросы высотно-поясной структуры растительного покрова Кавказа обсуждаются достаточно давно (Е.В.Шифферс, 1953; Е. М.Лавренко, 1967; К.В.Станюкович, 1973; В.З.Гулисашвили и др., 1974; О.С.Гребенщиков и др., 1974; В.Е.Соколов и А.К.Темботов, 1989). На рис. 78 представлена картографическая модель высотно-поясных спектров растительности Кавказа. Это фрагмент карты «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий», изданной в серии карт природы для высшей школы (номера типов, подтипов и вариантов поясности, приводимые далее в тексте и на фрагменте даются в соответствии с легендой этой карты).

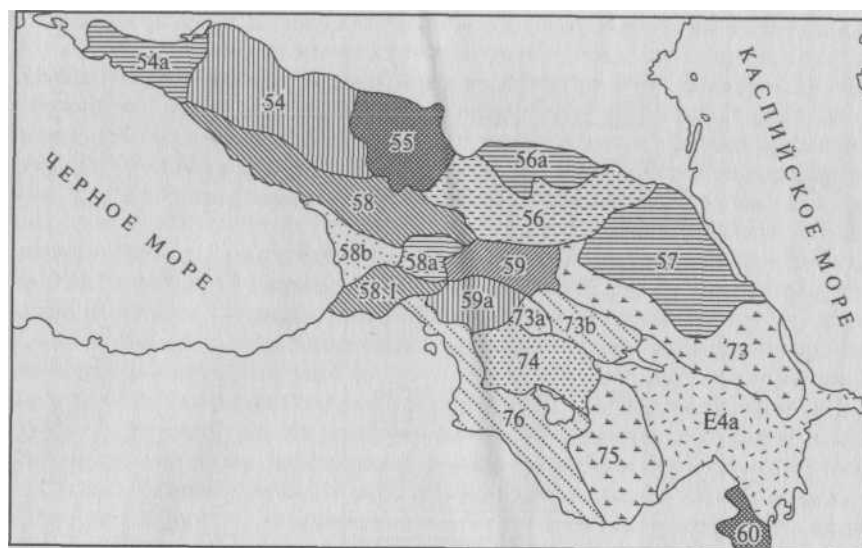


Рис. 78. Фрагмент карты «Зоны и типы пояности растительности России и сопредельных территорий» масштаба 1: 8 000 000 (1999). Кавказ, номера выделов карты 54 — 60, 73 — 76 см. в тексте

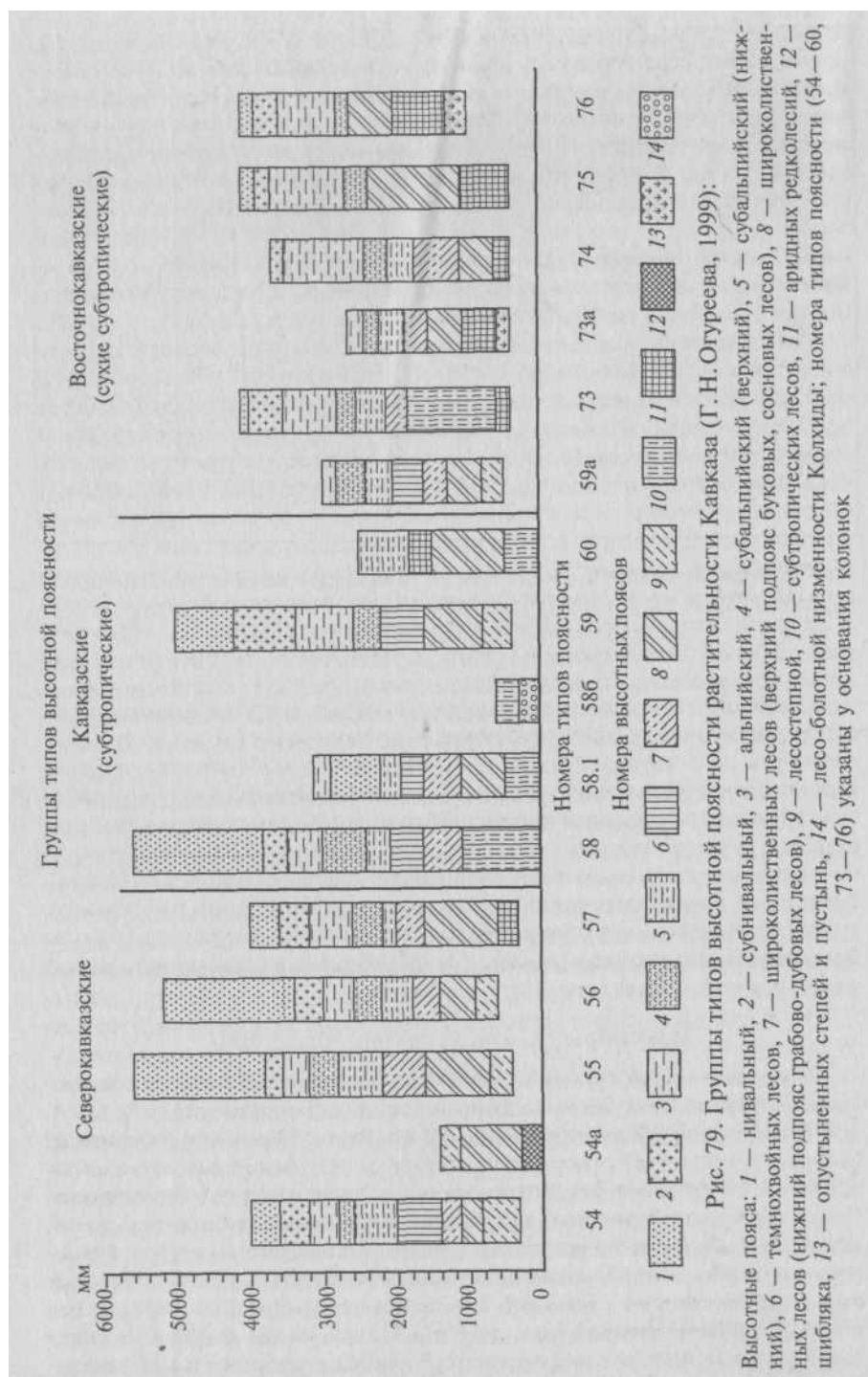
Анализ карты показал, что высотно-поясные системы Кавказа относятся к двум классам типов пояности — *неморальному* (от лат. *nemorose* — дубравный, широколиственнолесной, северокавказская и кавказская субтропическая группы типов пояности) и *субаридному* (восточнокавказ-ская группа типов пояности сухих субтропиков). Для первого класса характерно участие в высотно-поясных спектрах широколиственных и хвой-но-широколиственных восточноевропейских лесов, а также влажных (евк-синских) и сухих (загросских) субтропических формаций; для второго, субаридного класса характерна редукция лесного пояса, развитие нагор-но-ксерофитной растительности, а также общая ксерофильность растительности всех поясов (рис. 79).

Неморальный класс типов пояности

Северокавказская группа типов пояности включает четыре типа пояности: Кубанский, Эльбрусский, Терский и Дагестанский.

54. Нивально-альпийско-субальпийско (луга, березовые, кленовые, буковые криволесья) **-лесо** (елово-пихтовые темнохвойные, широколиственные дубовые из дуба обыкновенного, буковые леса) **-лесостепной** (типчаково-ковыльные степи) [*Кубанский*] **тип пояности** представлен на северных склонах западной части Главного Кавказского хребта. Степи предгорий в настоящее время практически полностью распаханые, постепенно переходят в узкую полосу горной лесостепи (300 — 800 м), основные площади которой занимают поля, сады, виноградники. В поясе широколиственных лесов выделяются подпояса: дубовых и дубово-грабовых лесов мезофильного типа (800—1000 м) и широкий подпояс буковых лесов, который имеет две высотные полосы: дубово-грабово-буковых (600—1200 м) и буковых (1200—1400 м) лесов. Пояс буково-темнохвойных (буково-пихтовых, елово-пихтовых) и сосновых лесов располагается на высотах 1400 — 2000 м. В нижней части субальпийского пояса (2100 — 2500 м) идет полоса буковых, кленовых, березовых редколесий и криволесий, зарослей рододендроновых стлаников и высокотравных лугов, сменяющихся выше (2500 — 2800 м) субальпийскими злаковыми лугами. Низкотравные альпийские луга и ковры (2600 — 3200 м) плавно

переходят в лежащие выше субнивальный (с разреженными группировками ореофитов) и нивальный пояса.



В западной части Кавказского хребта выделяется **Новороссийский шибляково-лесной** подтип поясности (54a). Он формируется в условиях более засушливого климата (среднее годовое количество осадков 400 — 800 мм). В растительном покрове характерно участие в нижнем поясе ксерофитных лесов, редколесий и степей средиземноморского типа: сосновых (*Pinus pithyusa*, *P.pallasiana*), грабинниково-пушистодубовых (*Quercus pubescens*), можжевеловых (*Juniperus excelsa*, *J.oxycedrus*), выше которых расположены широколиственные леса

из скального дуба, граба, кавказской липы, бука и выше 550 м — горные ковыльные, асфоделиновые степи.

Для трех типов поясности — Эльбрусского, Терского и Дагестанского — в высотно-поясных спектрах характерно выпадение темнохвойных лесов, сужение пояса широколиственных лесов, появление горных сухих степей и ксерофитных сообществ в субальпийском поясе.

55. Нивально-альпийско-субальпийско (луга, березовые, кленовые криволесья) -лес (сосновые, сосново-березовые, широколиственные дубовые из дуба скального, дуба обыкновенного, буковые, грабовые леса) -лесостепной [Эльбрусский] тип поясности характерен для северного макросклона Большого Кавказа. Предгорные степи (до 500 м) практически полностью заменены антропогенными модификациями степных экосистем — пашнями, садами, селитебными землями. Лесостепной пояс (500—1900 м) мозаичен и представлен порой изолированными участками лугов, горных степей, березовых перелесков и кустарников; в нижней части высока распаханность территории, в верхней — трансформация сообществ под влиянием сенокоса и выпаса. Отмечается фрагментарность пояса широколиственных лесов с дубово-грабовыми и фрагментами буковых насаждений, переходящих в сосновые леса, поднимающиеся до 1900 м. Субальпийский пояс протянулся очень широкой полосой (1500 — 2800 м) и имеет большую специфику, отражая своеобразие всего высотно-поясного спектра (степи, луга, березовые криволесья). Альпийский, субнивальный и нивальный пояса аналогичны Кубанскому типу.

56. Нивально-альпийско-субальпийско (луга, высокогорные степи, березовые, кленовые криволесья, сосновые леса) -лес (широколиственные дубовые из дуба скального и обыкновенного, грабовые, буковые леса) -луговетепной [Терский] тип поясности занимает бассейны рек Терек и Аргун. Предгорные разнотравно-злаковые степи (до 600 м) претерпели, как и в других типах поясности Северного Кавказа, существенные изменения, связанные с распашкой территории и выпасом оставшихся изолированных участков степей. Степи лесостепного пояса (600 — 900 м) преимущественно распашаны, дубово-грабовые леса с богатым кустарниковым подлеском и травяным покровом выражены фрагментарно, а в основном древесная растительность заменена травяно-кустарниковыми производными сообществами. Растительность пояса широколиственных лесов (800—1700 м) представлена грабово-буковыми, преимущественно мертвопокровными лесами, которые во многих местах заменены производными лесными, травяно-кустарниковыми и луговыми сообществами. Своеобразен субальпийский лесо-луговетепной пояс (1500 — 2700 м), где сосново-березовые с развитым подлеском и травостоем леса сохранились на каменистых склонах, степи и мезофильные луга в значительной мере трансформированы в результате хозяйственного использования в качестве кормовых угодий. Значительные площади субальпийских лугов деградированы в результате сенокоса, выпаса и здесь отмечаются процессы остепнения. Субальпийские высокотравные луга идут в сочетании с березовыми криволесьями на высотах 1700 — 2600 м, они отличаются от западнокавказских лугов бедностью колхидскими элементами третичного реликтового кавказского флористического комплекса. Альпийский пояс выражен на высотах 2700 — 3200 м, выше 3200 м идут

субнивальный и нивальный пояса. На Сунжинском хребте выражен только лесостепной пояс и соответственно **лесостепной** подтип поясности (56а).

57. **Альпийско-субальпийско** (ксерофитные луга; заросли рододендрона кавказского; березовые, кленовые криволесья, сосновые редколесья) -**лесо** (широколиственные дубовые из дуба пушистого, дуба грузинского, длинноножкового и обыкновенного, грабовые, буковые леса) -**арид-норедколесно** (редколесья держи-дерева, крушины с участками шибля-ков) -**степной** (полынно-злаковые, ковыльные, бородачевые степи) [**Дагестанский**] **тип поясности** характерен для восточной части северных склонов Кавказа. Снизу поднимаются предгорные пустыни, переходящие в пояс полынно-злаковых сухих степей и ксерофитных редколесий с шиб-ляком и фрагментами грабово-дубовых лесов (300 — 500 м). Это пояс своеобразной ксерофитной горной лесостепи с аридными редколесьями. Выше идет пояс дубовых, грабовых, буковых лесов (500—1800 м), которые сохранились не везде и часто сочетаются с участками вторичных степей. Во Внутреннем Дагестане с 600 м прослеживается пояс нагорных ксерофитов с участками березовых и сосновых лесов. На высотах 1500 — 2500 м разбросаны фрагменты сосновых, буковых, кленовых и березовых редколесий, переходящих в заросли кавказского рододендрона. Субальпийские луга имеют более ксерофильный характер, выше 2500 м распространены альпийские луга и сообщества скальных петрофитов, переходящие в узкий субнивальный пояс.

Кавказская группа типов поясности включает три типа поясности: Колхидский, Южноосетинский, Талышский.

58. **Нивально-альпийско-субальпийско** (луга, заросли понтийского рододендрона, березовые, кленовые криволесья и парковые буковые леса) - **субтропизесколесной** (пихтово-еловые леса; колхидские широколиственные из дуба колхидского, дуба имеретинского с каштаном, кленами,

липами, с подлеском из вечнозеленых кустарников — понтийского рододендрона, лавровишни, кавказской черники, буковые, грабовые леса) [**Колхидский**] **тип поясности** выражен на южном макросклоне западной части Главного Кавказского хребта, занимая западную и центральную части Закавказья. Колхидский или Западнокавказский тип поясности сформировался в условиях влажных субтропиков с мягкой зимой, отсутствием сухого периода и выпадением до 2000 — 2500 мм осадков в год. В нижнем поясе господствуют леса колхидского типа из дуба колхидского, дуба имеретинского, каштана, граба, кленов, липы, бука с подлеском из вечнозеленых кустарников: в его нижнем подпоясе (до 600 м) преобладают грабово-дубовые леса с участием вяза, ясеня, с подлеском из грабинника, кизила, свидины, азалии, кликачки; в среднем подпоясе (500—100 м) преобладают дубово-грабово-каштановые и в верхнем (1100—1500 м) — буковые леса. Для всех подпоясов характерно участие колхидских реликтовых элементов: рододендрона понтийского, лавровишни, черники кавказской, ежевики понтийской и др.

Выше идет широкий пояс буково-пихтовых и елово-пихтовых лесов с вечнозеленым подлеском (1600—2100 м). Субальпийское высокоотравье сочетается с парковыми буковыми лесами, березовыми криволесьями в нижней части субальпийского пояса на высотах 2100 — 2350 м, для него характерно наличие

видов третичного реликтового колхидского комплекса. В верхней части субальпийского пояса (2400 — 3000 м) распространены заросли вечнозеленых стлаников и мезофильные луга. Альпийский пояс простирается до 3500 м, субнивальный и нивальный пояса аналогичны северному макросклону, но с более низкими высотными границами.

В западной части Малого Кавказа отсутствие субнивального и ни-вального поясов определяет выделение **Альпийско-субальпийско-субтро-пическолесного** (широколиственных и темнохвойных лесов) варианта этого типа поясности (58.1). В лесном поясе хорошо выражены полосы каштановых и буковых лесов, сменяющихся выше лесами из грузинского дуба и сосны; выражен пояс пихтовых и буково-пихтовых лесов, вечнозеленый подлесок поднимается до верхней границы пояса. Выше 1800 м идут кустарниковые заросли понтийского рододендрона с примесью кавказской черники, в сочетании с пышными субальпийскими лугами. Альпийский пояс развит слабо.

Субтропическолесной (буковые, грабовые, дубовые леса) подтип поясности (58а) характерен для Имеретской возвышенности. **Широколи-ственнолесной** подтип поясности (58б) выделен для Колхидской низменности. Здесь развиты ольховые леса с лапиной (*Pterocaryafraxinifolia*), широколиственные грабово-дубовые леса, осоково-папоротниковые (*Osmunda regalis*) болота.

59. **Нивально-альпийско-субальпийско** (луга, березовые, кленовые кри-волесья, буковые, сосновые парковые леса) **-лесо** (пихтово-еловые, широколиственные из грузинского дуба, граба, кленов леса) **-лесостепной** (аридные редколесья и шибляки) [**Южноосетинский**] **тип поясности** развит в бассейнах рек Лиахви и Арагви. Степные урочища лесостепного пояса (400 — 700 м) распаханы и заняты сельскохозяйственными культурами; леса из дуба длинноножкового (*Q.pedunculata*), грабинника, белолистика, так же как аридные редколесья и шибляки, сохранились отдельными фрагментами. Пояс широколиственных лесов (до 1600 м) в нижней части из дуба грузинского, ясеня, кленов (*Acer laetum*, *A.hyrceanicum*) и других пород сменяется в верхнем подпоясе грабово-буковыми лесами, местами с сосной кавказской. Пояс темнохвойных лесов (1600 — 2200 м) представлен буково-елово-пихтовыми насаждениями. Субальпийские луга, в нижнем подпоясе с березовыми и кленовыми редколесьями, поднимаются до 2350 м. Альпийские луга (2350 — 3500 м), субнивальный и ни-вальный пояса хорошо развиты.

Альпийско-субальпийско-лесо (дубовые, грабовые, сосновые, буковые леса) **-лесостепной** [**Триалетский**] подтип поясности (59а) развит на склонах Малого Кавказа.

60. **Горностепно** (степи с трагакантниками, фриганой, шибляком) - **субтропическолесной** (рощи горного или восточного дуба с лугами; широколиственные леса из грузинского дуба, граба, бука, субтропические леса из дуба каштанолистного с железным деревом, ясенем, дзелковой, альбицией, кленами) [**Талышский**] **тип поясности**. Эта территория находится в условиях достаточно прохладной зимы (до -15 °С), с выраженным сухим периодом летом и осадками порядка 1200 мм в год. Для этого переднеазиатского субтропического типа поясности характерно сочетание мезофильной лесной растительности — в нижних

поясах и сухих ксерофитных сообществ — на верхних ступенях высотного поясного спектра. Пояс субтропических лесов занимает предгорья до 500 м. Здесь господствуют смешанные леса гирканского комплекса из дуба каштанолистного (*Quercus castaneifolia*), железного дерева (*Parrotia persica*), граба (*Carpinus betulus*), акации шелковой (*Albizia julibrissin*) и др. Они переходят в грабово-буковые леса на высотах 1200—1500 м. Верхнюю часть лесного пояса занимают леса из дуба восточного (*Q. macranthera*) в сочетании с лугами. Выше лесного пояса распространены горные бородачевые степи в сочетании с трагакантниками, фриганой, шибляком.

Субаридный класс типов поясности

Восточнокавказская группа типов поясности формировалась в условиях климата сухих субтропиков. Для высотной поясности восточного Закавказья характерно сужение пояса лесной растительности к востоку в связи с нарастанием сухости климата. При этом гипсометрическое положение верхней границы леса меняется мало, тогда как нижняя граница леса при уменьшении количества осадков быстро перемещается вверх. Низменности и предгорья в этом случае занимают пустыни, несколько выше располагаются бородачевые степи, сообщества нагорных ксерофитов и аридные редколесья (ныне почти истребленные); местами, кроме того, встречаются небольшие участки бородачево-ковыльных и ковыльных степей. В ущельях и на скалистых южных склонах большого развития достигает нагорно-ксерофитная растительность, сменяющаяся на более высоких уровнях сосняками, а по северным склонам — нередко березняками.

Группа включает четыре типа поясности: Лагодехско-Закатальский, Центральномалокавказский, Карабах-Зангезурский, Армянский.

73. Нивально-альпийско (остепненные луга) -субальпийско (осоково-типчачковые степи, заросли рододендрона кавказского, роши дуба восточного) -лесо (широколиственные каштановые, буковые, дубовые из дуба грузинского и каштанолистного леса) -аридноредколесный (редколесья можжевельников, фисташки, эльдарской сосны, грабинника с фрагментами шибляка, фриганы; сухие, опустыненные степи) [Лагодехско-Закатальский] тип поясности развит на южном макросклоне в центральной и восточной частях Главного Кавказского хребта. Нижний пояс аридных редколесий представлен можжевельниками с фисташкой и эльдарской сосной (*Juniperus polycarpus*, *J. foetidissima*, *Pistacia turtica*, *Pinus eldarica*), в сочетании с грабинниково-дубовыми (*Q. iberica*) редколесьями, с фрагментами шибляка, фриганы, местами с участками сухих и опустыненных степей. Выше 500 — 600 м идет пояс широколиственных лесов с нижним подпоясом дубовых и каштановых лесов, переходящих в подпояс буковых лесов (1800 — 2300 м). Пояс субальпийских лугов (2300 — 3000 м) сменяется альпийскими лугами, которые носят остепненный характер, выше идет субнивальный и нивальный пояса. Выделяются два подтипа: **субальпийско-лесо-аридноредколесный (73а)** Циви-Гомборского хребта и **арчоворедколесно-степной (с эфемерово-солянковыми сообществами) (73б)** Иорского плоскогорья.

74. Альпийско (злаковые луга) -субальпийско (луга, березовые, кленовые кривоколосья, роши восточного дуба) -лесо (широколиственные дубовые из грузинского дуба, буковые, грабовые леса) -аридноредколесный (редколесья

можжевельников, держи-дерева, крушины Палласа с бородачевыми степями) **[Центрально-Малокавказский]** тип поясности развит на северном макросклоне Малого Кавказа. В поясе аридного редколесья до 600 м характерно сочетание зарослей фриганоидного типа с бородачевыми степями. Широколиственные леса занимают высотный предел от 500 до 1700 м. В нижнем подпоясе преобладают грабово-дубовые леса из грузинского дуба; в верхнем подпоясе — ширококолиственные леса с преобладанием бука. Для субальпийского пояса (1700 — 2400 м) характерны березовые, кленовые, дубовые из дуба восточного (*Q. macranthera*) редколесья в сочетании с субальпийскими лугами, которые преобладают в верхней части пояса. В альпийском поясе распространены злаковые луга с овсяницей, белоусом, типчаком, костром, мятликом, переходящие в верхней полосе пояса в альпийские ковры.

75. **Альпийско-субальпийско** (ксерофитные луга, роши восточного дуба) - **лесо** (широколиственные дубовые из грузинского дуба, грабовые, граб-бенниковые с кленами, липами леса) - **аридноредколесный** (аридные редколесья, бородачевые степи) **[Карабах-Зангезурский]** тип поясности свойствен юго-восточной окраине Малого Кавказа. Пояс аридного редколесья из можжевельников, фисташки, держи-дерева, крушины Палласа, граната, жасмина в сочетании с бородачевыми степями (*Andropogon ischaetum*) простирается до 800—1000 м. Пояс широколиственных лесов целиком состоит из дубовых лесов, в нижнем подпоясе из дуба грузинского (*Q. iberica*), в верхнем — из дуба восточного (*Q. macranthera*), часто с примесью граба, клена, карагача, липы и др. Хорошо развит субальпийский пояс (2499 — 2700 м), при этом отмечается более ксерофильный характер субальпийских лугов и отсутствие субальпийского высокоотравья. В альпийском поясе преобладают злаковые и разнотравные луга. Субнивальный и нивальный пояса выражены слабо и фрагментарно.

76. **Альпийско** (злаковые луга (*Festuca woronowii*), колючеподушечники) - **субальпийско** (высокогорные бородачевые, ковыльные степи — трагакантники, фригана, шибляк) **лесо** (дубовые из дуба восточного, можжевельниковые, сосновые леса, ширококолиственные дубовые из грузинского дуба, грабовые, ясеновые леса) - **аридноредколесно** (аридные редколесья) - **нагорноксерофитно-степно** (ковыльные степи, колючеподушечники) - **пустынный** (попынные пустыни) **[Армянский]** тип поясности выражен на южных склонах Армянского нагорья и отличается своеобразным спектром поясов с сообществами наиболее ксерофильного облика.

Для этой территории характерно небольшое количество осадков 500 — 700 мм в год, низкая температура зимой и очень жаркое лето. Пояс попынных пустынь (*Artemisia fragrans*) поднимается до 1300 м и выше переходит в пояс горных степей и аридных редколесий из фисташки, Каракаса, миндаля, можжевельников и др. На высотах 2600 — 2800 м расположен узкий прерывистый пояс лесов из восточного дуба, клена грузинского, граба, ясеня (*Fraxinus rotundifolia*, *F. excelsior*) и др. в сочетании с можжевельниковыми лесами, степями и кустарниками. Пояс субальпийских лугов носит ксерофильный характер, на склонах южной экспозиции он замещается ксерофитными сообществами трагакантовых астрагалов, остролодочников и колючеподушечников (*Astragalus*, *Oxytropis*, *Acantholimon*, *Cousinia*, *Plumbago*,

Prangos). На высоте около 3000 м начинается пояс разнотравных альпийских ковров, чередующихся с колючеподушечниками.

ГЛАВА IX ОСТРОВНАЯ БИОГЕОГРАФИЯ

Начало островной биогеографии было положено замечательным английским натуралистом А. Уоллесом. Работая на островах Малайского архипелага, А. Уоллес поставил перед собой задачу найти границу между Индо-Малайской и Австралийской фаунами и в 1856 г. обнаружил ее между островами Бали и Ломбок; в 1863 г., анализируя фауны птиц на островах, он положил на карту линию разграничения между этими фаунами, получившую название «линия Уоллеса». Правда, в дальнейшем, изучая распределение в том же регионе моллюсков и млекопитающих, М. Вебер провел другую границу (так называемую «линию Вебера»), причем оказалось, что фауна между этими двумя линиями является смешанной (рис. 80).

Заслуга А. Уоллеса заключается, однако, не только в проведении разграничительной линии между двумя зоогеографическими областями, но и в объяснении причины ее образования: к западу от «линии Уоллеса» все острова расположены на мелководье континентального шельфа и в историческом прошлом они неоднократно соединялись с материком Азии сухопутными связями. Именно А. Уоллесу биогеография обязана идеей рассматривать не только острова, но и озера, вершины гор, другие изолированные биоты в качестве «островных» экосистем среди окружающих ландшафтов, что было четко высказано им в книге «Островная жизнь» (1880).

В настоящее время изучение и анализ островных биот – активно развивающийся раздел биогеографии. Такие биоты характеризуются обилием неизвестных на материках видов, своеобразием флоры и фауны и более простой структурой экосистем. Они удобны для анализа динамики экосистем и часто являются объектами математического моделирования.

РАССЕЛЕНИЕ ОБИТАТЕЛЕЙ ОСТРОВОВ

Острова Мирового океана различаются по происхождению (океанические и материковые), по размерам и высоте над уровнем моря. Океанические острова никогда не соединялись с сушей, они поднялись со дна океана. К их числу относятся острова коралловые, вулканические и острова складчатых дуг. Материковые острова представляют собой части континентов, отделившиеся от них в ту или иную геологическую эпоху вместе со всей совокупностью живых организмов, которая была свойственна этим участкам континента. В дальнейшем часть первоначального населения вымерла, а на смену ему пришли виды, преодолевшие океан.

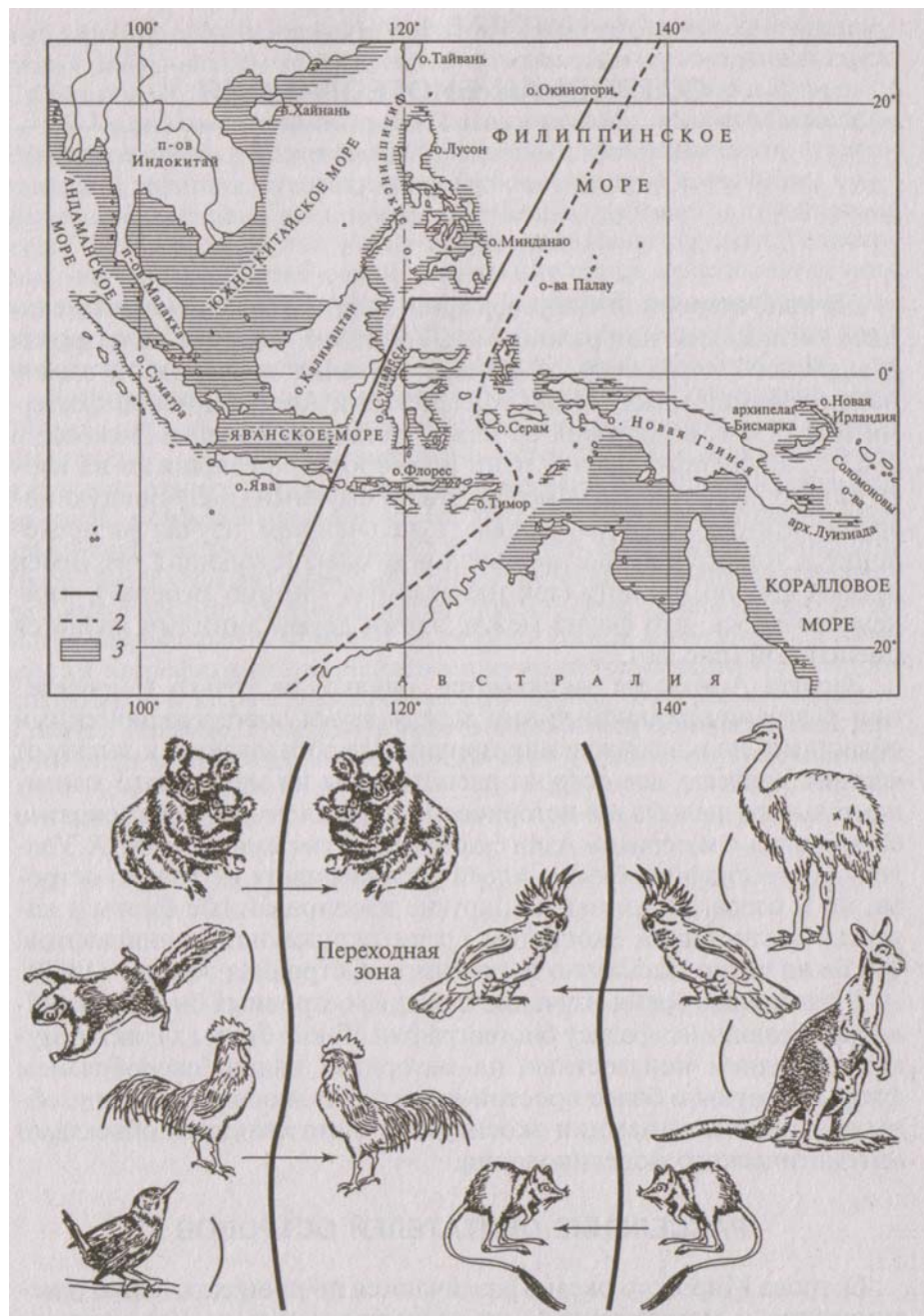


Рис. 80. Распространение некоторых животных в переходной зоне между Индо-Малайской и Австралийской фаунистическими областями (G.Lattin, 1967):
 1 – линия Уоллеса; 2 - • линия Вебера; 3 - • максимальная площадь суши в период последней регрессии моря

Дж. Грессит и С. Йошимото (1963) характеризуют способности к распространению животных, относящихся к разным систематическим группам. Они указывают, что из рептилий, например, очень широко распространены сцинки и гекконы, другие же группы ящериц, как и змеи, а также пресноводные рыбы на многих океанических островах отсутствуют. Видимо, представители этих двух групп ящериц хорошо приспособлены к путешествиям на плавающих стволах деревьев или на их скоплениях – «плотах». Из других систематических групп соленую воду очень плохо переносят амфибии. Поэтому возможности их перемещения через океан крайне ограничены.

Среди беспозвоночных животных, обитающих на океанических островах, доминируют насекомые, второе по численности место занимают наземные моллюски. Насекомые распространяются всеми названными способами. Виды, распространяемые человеком, заметно отличаются от других, так как на островах они обычно являются синантропными, т.е. используют запасы пищи человека, его одежду (кожееды, моли и др.) и жилища, связаны с домашними животными и сельскохозяйственными растениями. Многие из них имеют космополитические ареалы. Перенос насекомых птицами редок. Соленая вода крайне неблагоприятно действует на них, поэтому виды, преодолевающие океанические пространства вплавь, также немногочисленны.

Взрослые растения редко остаются живыми при переносе через океан, хотя плоды некоторых растений могут долго находиться в морской воде, не теряя всхожести, и таким образом расселяться на острова (например, кокосовая пальма, баринтония). Обычно же легкие семена и споры переносятся ветром. Несомненно, важную роль в распространении растений играет человек, разносящий по всему миру, в том числе и по островам, сорняки.

Если два острова различной величины недавно отделились от одного и того же континента, то на большем по размерам острове материковая биота в состоянии сохраниться почти полностью, а на меньшем – возможность существования целых таксономических групп, например представителей всего класса млекопитающих, может быть полностью или частично исключена. Ограничивающее влияние размеров острова усиливается по мере уменьшения его территории.

Ф.Дарлингтон (1957) для Антильских островов установил следующее соотношение между размерами острова и числом видов амфибий и рептилий: при уменьшении размеров острова в 10 раз число видов этих групп уменьшается вдвое. Чем ближе остров находится к источнику миграции, тем выше степень насыщения его мигрантами. Этой закономерности подчиняются биоты материковых и океанических островов. Хотя расселение каждой особи носит случайный характер, однако при длительном развитии миграционных процессов они подчиняются закону больших чисел, т.е. статистической вероятности. Ф.Дарлингтон указывал, что если успешно пересекала пространство шириной в 100 миль одна особь из 1000, то при преодолении следующих 100 миль успешно выполнит эту задачу опять одна особь из 1000, миновавших первые 100 миль. Иными словами, достигнет острова, находящегося в 200 милях от источника миграции, уже только одна особь из миллиона, а острова, лежащего в 300 милях от континента, – лишь одна особь из миллиарда.

Большое влияние на миграцию оказывает и положение острова по отношению к направлению ветров, которые его пересекают, так называемый ловчий угол для насекомых и семян растений: если остров, вытянутый в длину, расположен перпендикулярно потоку мигрантов, то будет больше шансов, что какой-либо вид его достигнет; если же остров расположен вдоль основного направления движения, то шансов, что организмы, переносимые ветром или морскими течениями, попадут на него, будет значительно меньше.

О постепенном вымирании видов на островах свидетельствует тот факт, что небольшие по площади острова континентального происхождения имеют почти

чисто океаническую фауну в отличие от крупных островов. Как показали наблюдения Дж. Дайамон-да на островах, лежащих у южного побережья Калифорнии, ни на одном из них не было того количества видов, которое могло бы на нем существовать, если бы этот остров являлся частью материка. Через 50 лет после первых наблюдений на этих островах число видов составляло в среднем почти половину возможного.

Распространение – лишь первый этап закрепления вида на острове. Он должен пройти полный цикл развития (*эцезис*) – от появления в данном месте до принесения жизнеспособного потомства. Более толерантные (выносливые) и эвривалентные (обладающие широкими экологическими возможностями) виды легче проходят стадию эцезиса, чем менее толерантные и стенобионтные.

Эцезис осуществляется при наличии благоприятных для жизни организма условий: света, тепла, влаги и особенно пищи. Он остается незавершенным чаще всего в результате недоступности необходимых ресурсов. Так, многие насекомые не могут обосноваться на островах из-за отсутствия кормовых растений для их личинок или взрослых особей или в тех случаях, когда нет открытых пресных водоемов, необходимых для прохождения первых стадий развития. Многие птицы не могут выводить птенцов ввиду отсутствия на острове подходящих для гнездования мест.

Среди растений наибольшими возможностями для успешного развития и размножения обладают обитатели побережий, семена которых, попадая на остров, встречают там среду, близкую к исходной. Наоборот, обитатели высокогорий имеют небольшие возможности для переноса своих семян через океан (горы часто расположены далеко от берега) и очень мало шансов для прохождения растениями эцезиса на новой родине, где высоких гор может и не быть.

Скорость заселения островов невысока. Правда, данные о скорости этого процесса сильно расходятся. Исходя из числа видов цветковых и сосудистых споровых растений во флоре Гавайских островов и геологического возраста этого архипелага Ф. Фос-берг пришел к заключению, что успешное освоение территории растениями осуществлялось здесь в среднем один раз в 20-30 тыс. лет, т.е. не чаще, чем 30 — 35 заселений за 1 млн лет. Однако эта скорость не может быть принята для всех островов. Так, низменные атоллы имеют чаще всего возраст 4 — 6 тыс. лет. Если принять скорость заселения, вычисленную Ф.Фосбергом для Гавайских островов, возраст низменных атоллов меньше срока заселения их одним видом. На самом же деле во флоре каждого из таких атоллов насчитывается до нескольких десятков видов, из которых далеко не все были занесены человеком. На поднятый атолл Науру, возраст которого, по определениям геологов, равен примерно 100 тыс. лет, всего 4 — 5 видов растений могли бы проникнуть при скорости, вычисленной Ф.Фосбергом, в то время как флора атолла включает почти 100 видов. Кроме того, следует иметь в виду, что данные о флоре, несомненно, занижены, так как некоторые растения, проникшие на остров, могли впоследствии вымереть. Таким образом, для многих островов скорость их колонизации значительно выше вычисленной Ф. Фосбергом: для низменных атоллов она составляет одно заселение в 200 — 300 лет, для поднятого атолла Науру – примерно одно в 1000 лет.

Большая часть биогеографов полагает, что проникновение видов с континента на те или иные острова могло быть облегчено существованием «каменных кладок», т.е. промежуточных островов и островков, которые на протяжении геологической истории то появлялись из вод океана, то вновь скрывались в них. Чаще всего такими временными пристанищами были острова вулканического происхождения.

ОСТРОВНЫЕ БИОТЫ

Чем остров меньше, тем, как правило, однообразнее на нем жизненные условия. Обеими этими причинами объясняется прямая зависимость, которая наблюдается между размерами острова и числом видов, входящих в состав его биоты. Иллюстрировать это можно на примере гнездящихся птиц (табл. 7).

Таблица 7 Число видов гнездящихся птиц на островах различных размеров

Остров	Площадь, км ²	Число видов	Остров	Площадь, км ²	Число видов
Новая Гвинея	758 000	495	Хайнин	34000	169
Суматра	434 000	430	Флорес	15000	141
Ява	125000	337	Азорские	2388	34
Шри-Ланка	65000	251	Бермудские	965	13

Численность обитающих на острове видов зависит и от других причин, в первую очередь от возраста острова и степени его изоляции – удаленности от материка.

Необходимым условием видообразования на островах является изоляция. Если непрерывно осуществляется все новый и новый занос особей одного и того же вида на остров, то в результате скрещивания ранее обитавших здесь особей с особями, недавно появившимися, наблюдается некоторая стабилизация особенностей вида, и процесс видообразования резко замедляется. Процесс видообразования связан также с природными особенностями островов. На высоких островах, где на небольшом пространстве наблюдается значительное разнообразие экологических условий, возможности возникновения новых подвидов и видов выше, чем на низких островах при однообразии их природных особенностей.

Отсутствие на островах в составе их биот ряда жизненных форм и систематических групп привели к тому, что некоторые виды, попадая на такие острова, проходят так называемую адаптивную радиацию: потомки одного вида, попавшего на остров или архипелаг, сильно изменяются. Так, предок птиц-цветочниц Drepanididae, американский вьюрок, проникнув на Гавайские острова, не

встретил здесь конкурентов и дал начало зябликообразным, медососо-образным, пищухообразным, дятлообразным и дубоносообразным формам. Возникло несколько родов и множество видов цветочниц, которые заняли разнообразные экологические ниши, что сделало невозможным повторение подобной адаптивной радиации в более поздние времена. Аналогичные примеры адаптивной радиации представляют пальмы на острове Куба, некоторые насекомые и моллюски на Гавайских островах.

Примером такой же адаптивной радиации, но не зашедшей столь далеко, служит дерево похутукава (*Metrosideros kermadecensis*) на острове Рауль (архипелаг Кермадек). В зависимости от условий местообитания оно образует формы, еще не достигшие уровня идовых различий. Так, это приземистый, прижатый к земле кустарник в нижних частях склонов, подвергающихся действию океанического прибоя; невысокий прямостоячий кустарник на вулканической пемзе на днище кальдеры вулкана; прямоствольное дерево в густых насаждениях, гигантское дерево с распростертыми горизонтальными ветвями в разреженных насаждениях, наконец, эпифит и дерево-душитель при поселении на стволах деревьев.

В других случаях в результате видообразования на островах возникают монотипные роды и даже семейства. Таковы дерево дегенерия из семейства дегенериевых *Degeneriaceae* на острове Фиджи, птица кагу на островах Новой Каледонии.

Яркая особенность островных биот – большое число эндемиков, часто высокого таксономического ранга. Количество эндемиков и уровень эндемизма зависят от величины островов, их расстояния от континента, разнообразия экологических условий и длительности изоляции.

На островах нередко наблюдаются отклонения от обычного облика представителей тех или иных групп: гигантизм или, наоборот, карликовые размеры. Причины этого неясны. Нередко для островов характерны нелетающие птицы и насекомые. Для птиц главную роль в возникновении нелетающих видов играет отсутствие на островах млекопитающих, которые могли бы их истребить; для насекомых – снос ветром и ураганами летающих видов в океан. Чтобы уцелеть, насекомые должны или обладать быстрым полетом, или, наоборот, потерять способность к полету, или затаиваться при ветре в укромных уголках. На многих, даже незначительных по площади, островах имеется немало видов, характеризующихся порхающим, медленным полетом, златоглазок, комаров, клопов, мелких дневных бабочек, молей. Их обилию способствуют особенности образа жизни, связанного с умением укрываться от порывов ветра. Следовательно, естественный отбор должен был способствовать выживанию нелетающих особей и привести в конце концов к образованию форм, утративших даже органы полета.

Наконец, острова способствуют сохранению примитивных (архаичных) форм. Примерами могут служить новозеландская гаттерия, крайне примитивный род насекомоядных – щелезуб с Антильских островов, мадагаскарская хорьковая кошка, или фосса. Объясняется это тем, что в небольших изолированных экосистемах сложившаяся структура сообществ защищена внешними географическими преградами от вторжения новых, более активных групп, победивших в борьбе за существование, которые на материках, успешно расселяясь, вторгаются в уже

образованные ранее экосистемы. Отмечено, что изоляция на островах способствует расхождению форм, т.е. географическому видообразованию, но в то же время эволюционный процесс здесь протекает медленнее, чем на материке.

Островная биота вообще, кроме эндемизма, отличается бедностью. Объясняется это вымиранием и трудностью проникновения на острова переселенцев. Численность видов подвержена по годам более или менее значительным колебаниям. Но на больших территориях эти подъемы и падения численности могут происходить лишь на какой-то части ареала вида, в то время как в одном месте численность вида падает, в другом она поднимается. Таким образом, если даже все особи известного вида в одной части ареала вымрут, то она сравнительно быстро заселится из смежных частей. На островах же вид легко может исчезнуть полностью. Ясно, что чем меньше территория острова, тем меньше шансов для вида выжить.

Изолированность биот отдельных островов – причина их легкого нарушения при изменении человеком природных условий. Вырубка лесов и замена их плантациями как древесных, так и травянистых растений оказываются на островах часто необратимыми, тем более замена лесов полями. Поэтому, приводя примеры вымирания видов под воздействием человека, следует в первую очередь упомянуть обитателей островов: стеллерову (морскую) корову, жившую у побережий Командорских островов, бескрылого чистика (о. Ньюфаундленд), моа (Новая Зеландия) и др.

Однако наиболее катастрофическим для фауны и флоры многих островов оказывается завоз человеком (сознательный или бессознательный) новых видов на эти острова. Например, козы на многих островах истребили немало видов растений. Флора о. Св. Елены потеряла из-за коз значительное число видов ранее свойственных ей деревьев; то же отмечено на о-вах Кермадек и др. В настоящее время на многие острова направлены отряды охотников, цель которых резко уменьшить численность этих животных.

Растительноядное сумчатое опоссум, завезенное из Австралии в Новую Зеландию, уничтожило леса во многих районах этой страны. Значительный вред фауне островов наносят попавшие туда крысы. Они истребляют яйца и птенцов птиц, гнездящихся на земле. Так, на о. Рауль (архипелаг Кермадек) они полностью истребили кермадекского буревестника, ныне сохранившегося лишь на нескольких небольших по размеру островках, куда крысы не проникли. Для борьбы с крысами, причинявшими значительный ущерб сельскому хозяйству, в частности разведению сахарного тростника и риса, на Кубу и Фиджи был завезен мангуст. Однако, не ограничившись поеданием крыс, этот зверек резко сократил численность птиц, гнездящихся на земле, на Кубе почти уничтожил эндемичный вид щелезуба, а на Фиджи свел к минимуму численность фиджийской игуаны.

Огромные опустошения в составе животного населения островов производят свиньи. На Новой Зеландии они истребили представителя монотипичного эндемичного отряда — гаттерию, сохранившуюся лишь на мелких островах, лежащих у побережья Новой Зеландии; почти истребили нелетающих птиц - киви и совиного попугайчика и т.д.

Вселение на Новую Зеландию европейского благородного оленя привело к гибели лесов на значительной площади. Оказалось, что истребить этого зверя, завезенного человеком, очень непросто. Не помогли и премии, назначенные за каждое убитое животное. В настоящее время на Новой Зеландии перешли к созданию оленеводческих ферм при жестокой борьбе с оленем, вольно обитающим на острове.

Из вышесказанного следует, что любое вселение на остров видов, ранее здесь не существовавших, должно быть тщательно продумано. Необходимо всегда помнить о ранимости природы островов и трудности, а то и полной невозможности ликвидации последствий подобных акций.

ЭВОЛЮЦИЯ ОСТРОВНЫХ СООБЩЕСТВ

Слово «остров» в широком смысле означает не только участок суши, окруженный водой: озера представляют собой «острова» воды среди суши; вершины гор – «острова» с высокогорными условиями в «океане» более низких территорий; окна в лесном пологее, возникшие при падении деревьев, – «острова» в море древостоя. Можно говорить об «островах» с особым геологическим строением, определенным типом почв или растительности, окруженных иными горными породами, почвами или фитоценозами. Для перечисленных типов «островов» также можно проследить закономерное отношение между видовым богатством и площадью.

Существует масса настоящих, реальных островов в океане, множество озер и горных вершин, лесов, окруженных полями, и просто отдельно стоящих деревьев (рис. 81). Даже одна особь или лист представляют собой «острова» для их паразитов.

Ранее отмечалось, что существует зависимость числа видов на острове от его площади. Примеры такой зависимости для разных групп организмов приведены на рис. 82. Обычно при графическом ее изображении берут логарифмическую шкалу для обоих параметров, хотя, если соотносить только с логарифмом площади число видов, получаемая линия иногда ближе к прямой. Однако в простых координатах зависимость всегда имеет вид кривой, причем при увеличении площади рост числа видов замедляется.

Применяют три подхода к изучению процессов формирования островных биот:

а) оценивают разнообразие местообитаний, пригодных на острове для заселения;

б) обращают внимание на соотношение скорости двух процессов: заселение острова новыми для него видами и вымирание уже поселившихся (теория равновесия);

в) выявляют взаимосвязь между заселением острова извне и эволюцией видов на нем самом.

В реальной действительности все эти процессы идут одновременно и конкретный результат своеобразие островной биоты — является итогом, балансом их взаимодействия.

М. Бугом с соавторами (1989) проанализировали эти подходы на примере островов различного типа, а также для произвольно выбранных участков материка.

Одним из крупных достижений биогеографии нашего времени является создание Р. Мак-Артуром и Е. Уилсоном (1976) «равновесной теории островной биогеографии», основанной на математическом аппарате описания динамического процесса миграции видов на острова и их вымирания, а также характера устанавливающегося видового равновесия. Суть равновесной теории состоит в том, что количество видов, населяющих остров, определяется равновесием между иммиграцией и вымиранием (рис. 83).

Рассмотрим вначале иммиграцию. Представим незаселенный остров. Интенсивность иммиграции видов для него будет высокой, потому что любая поселившаяся здесь особь представляет собой новый для экосистемы вид. По мере увеличения числа обосновавшихся видов скорость внедрения новых (еще не представленных) снижается. Она обратится в нуль, когда на острове поселятся все виды «исходной совокупности», т.е. все виды соседнего материка или близлежащих островов. Кривая иммиграции зависит от степени удаленности острова от источника его потенциальных заселенцев. Нуль будет отмечаться всегда в одной и той же точке (на острове представлены все виды «исходной совокупности»), но при этом функция в целом будет иметь тем более высокие значения, чем ближе источник иммиграции, т.е. чем больше у мигрантов шансов добраться до острова. Скорость внедрения на крупные острова, как правило, выше, чем на мелкие, так как первые более доступны. Скорость вымирания равна нулю, когда на острове нет ни одного вида, и в целом низка при небольшом их количестве. Однако по мере роста числа обосновавшихся ВРЦОВ она, согласно теории, увеличивается.

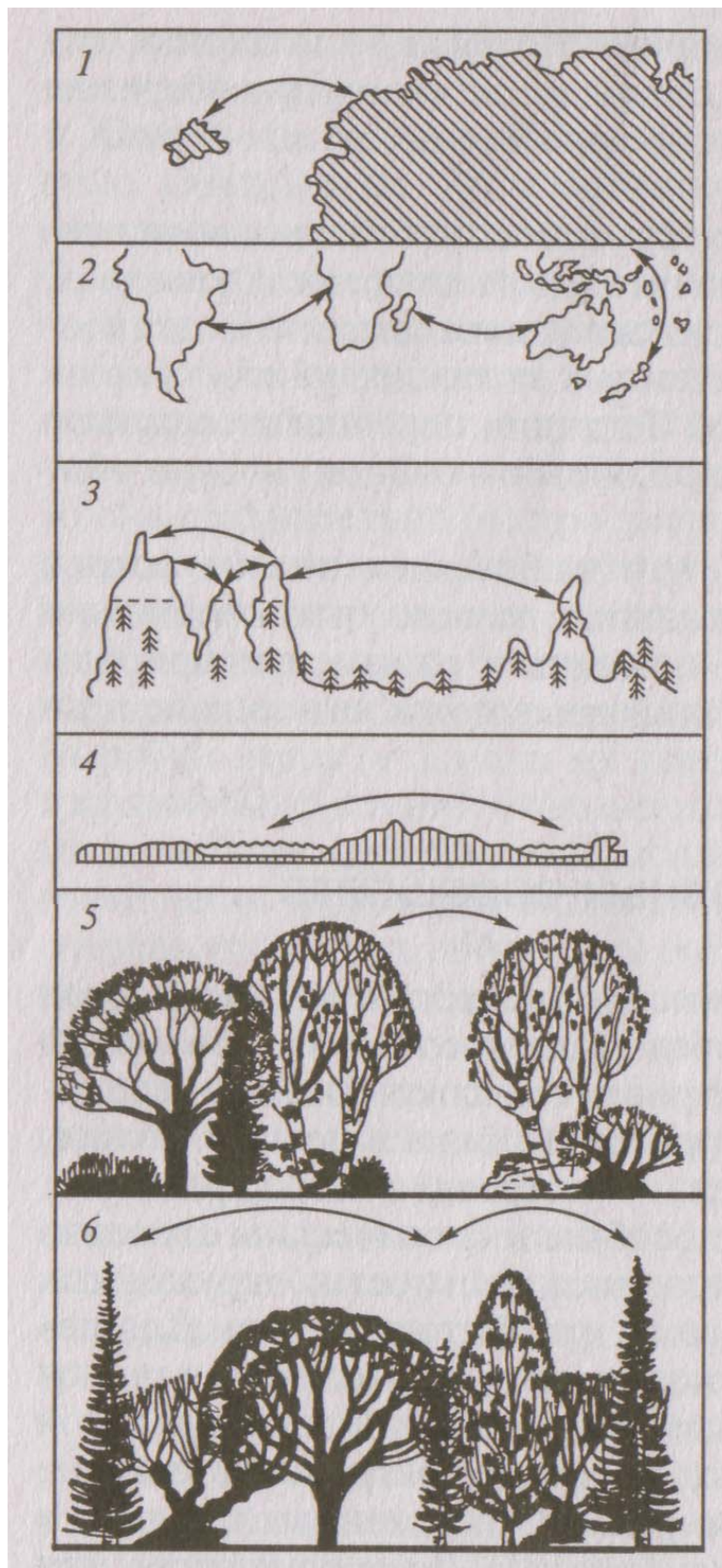


Рис. 81. Острова и «островные» местообитания (П.Мюллер, 1974): 1, 2 — острова в океане; 3 — «островные» местообитания на вершинах гор; 4 — озера как «острова» на суше; 5, 6 — «островные» местообитания для населенные;

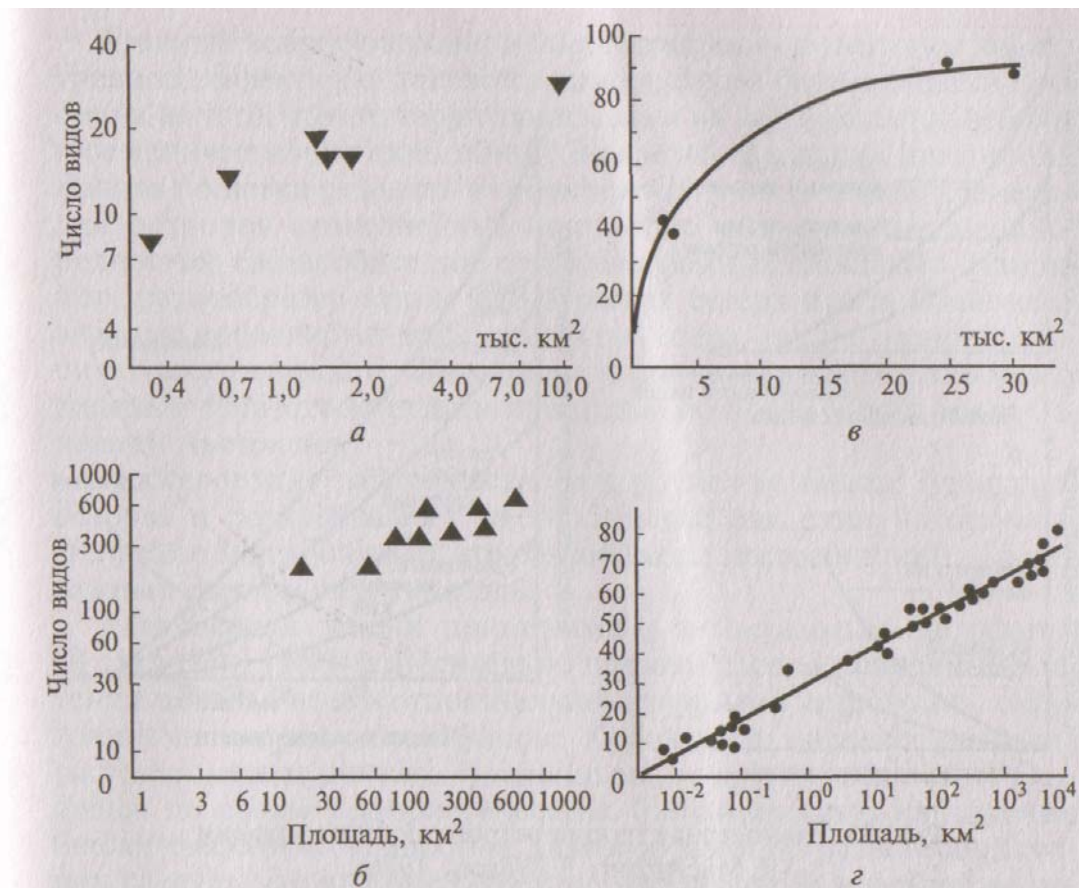


Рис. 82. Графики зависимости «число видов — площадь» для различных групп организмов на островах (R. MacArthur, E. Wilson, 1976):

a — местные наземные и водоплавающие пресноводные птицы Гавайских островов; *б* — сосудистые растения Азорских островов; *в* — земноводные и пресмыкающиеся островов Вест-Индии; *г* — птицы Соломоновых островов

Чтобы рассмотреть суммарный результат иммиграции и вымирания, наложим оба графика друг на друга. Число видов, соответствующее точке пересечения кривых S^0 , отражает состояние динамического равновесия, т. е. потенциальное видовое богатство острова. Ниже этой точки видовое богатство растет (скорость иммиграции превышает скорость вымирания), а выше — снижается (вымирание интенсивнее иммиграции).

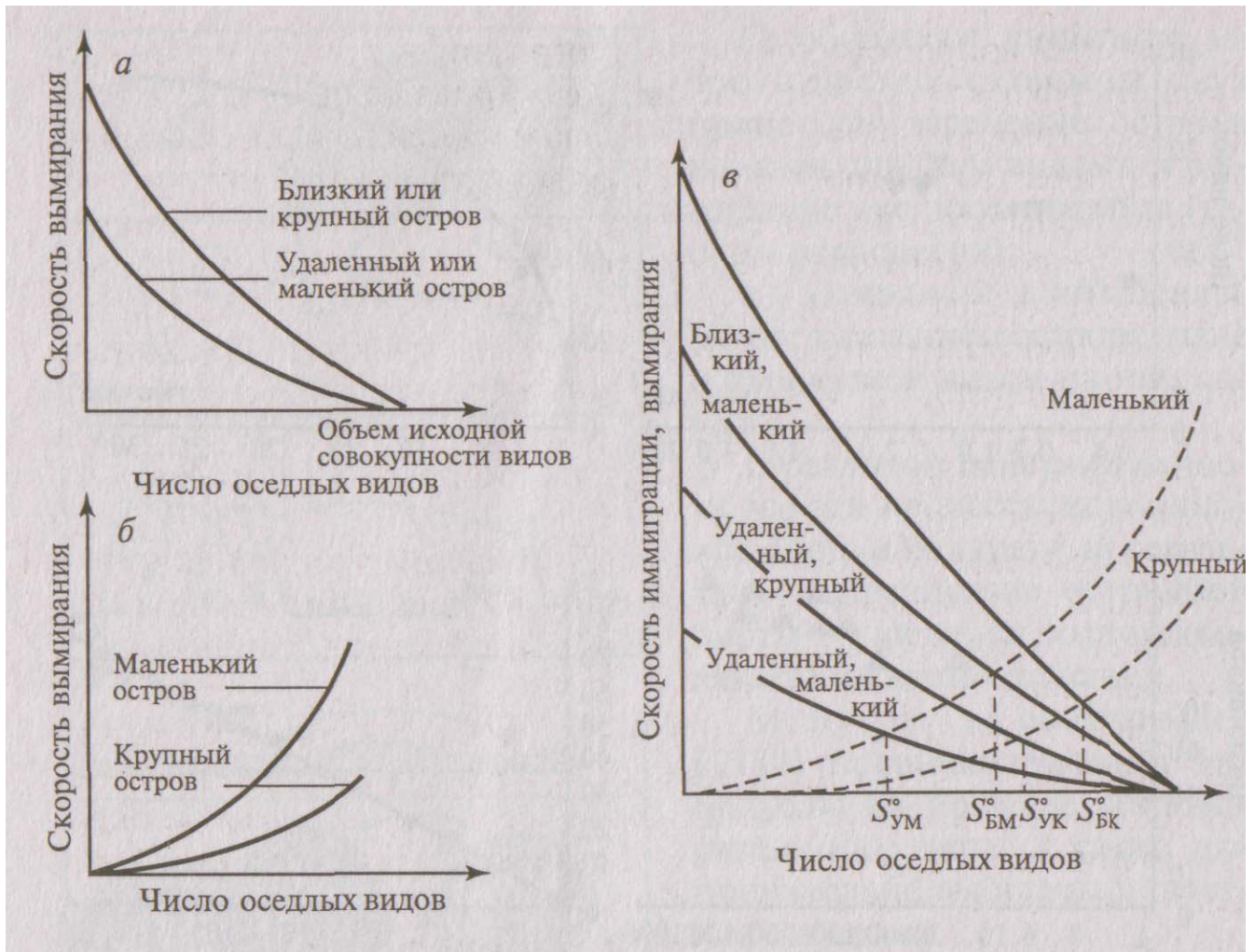


Рис. 83. Равновесная теория островной биогеографии (R. MacArthur, E. Wilson, 1976):
 а — зависимость скорости иммиграции от числа обосновавшихся видов для крупных и мелких островов, лежащих вблизи и вдали от континента; б — зависимость скорости вымирания от числа обосновавшихся на острове видов для крупных и мелких островов; в — баланс между иммиграцией и вымиранием для крупных и мелких островов и для близких и удаленных от континента; в каждом случае S^0 обозначает равновесное видовое богатство: S_M^0 — для удаленных мелких островов, S_{BM}^0 — близких мелких островов, S_K^0 — удаленных крупных островов, S_{BK}^0 — близких крупных островов

Данная теория позволяет высказать ряд предположений о формировании островных сообществ:

- число видов на острове в конечном итоге должно стабилизироваться;
- стабилизация числа видов — результат не постоянства видового состава, а непрерывной смены видов, когда одни формы вымирают, а другие — вселяются;
- на крупных островах больше видов, чем на мелких;
- видовое богатство острова снижается по мере удаления от источников заселения.

Главный вопрос островной биогеографии — существует ли «островной эффект» как таковой или же острова беднее видами просто из-за того, что его территория мала и на ней находится небольшое количество местообитаний? В ряде исследований предпринимались попытки отделить в соотношении «число видов/площадь» для островов компоненты, полностью объясняемые неоднородностью среды обитания, от обусловленных площадью. Например,

разнообразие видов рыб в озерах севера штата Висконсин значительно коррелирует как с площадью озера, так и с разнообразием его растительности. Обнаружена также четкая зависимость между видовым богатством птиц и площадью островов у побережья Западной Австралии.

Исследование зависимости между числом видов, площадью острова и разнообразием местообитаний для птиц на островах Эгейского моря показало, что разнообразие местообитаний – более важный фактор, чем площадь.

Равновесная теория применима и к насекомым-фитофагам (В.Джанзен, 1968): относительно широко распространенные растения можно считать относительно «крупными островами», окруженными «морем» иной флоры. Кроме того, определенный вид растения можно считать «удаленным» от других, если он специфичен по своим морфологическим, биохимическим или прочим биологическим особенностям. Таким образом, из равновесной теории следует, что видовое богатство насекомых будет выше на растениях, имеющих большие ареалы, и ниже на географически изолированных или редких видах, а также на морфологически или биохимически «изолированных» растениях.

С равновесной теорией хорошо согласуются данные по островам, составлявшим в прошлом части соединявшегося с материком перешейка, который затем погрузился под воду. Если равновесное число видов в некоторой степени определяется соотношением между скоростью вымирания и площадью острова, следует предполагать, что такие недавно обособившиеся участки суши будут терять виды, пока не установится новое равновесие, соответствующее их размерам. Этот процесс принято называть *релаксацией*. Так описана зависимость между временем отделения островов Калифорнийского залива от материка и числом встречающихся на них видов ящериц. Внося поправки на площадь острова, автор продемонстрировал сокращение видового богатства с 50-75 видов примерно до 25 за 4000 лет.

Равновесная теория предполагает для «острова» не только наличие характерного видового богатства, но и постоянный «круговорот» видов, т.е. непрерывное поселение новых форм и вымирание уже присутствующих, следовательно, состав островной биоты в каждый момент времени должен быть во многом случайным.

Давно замечено, что одна из главных особенностей островных биот – дисгармония таксономической и трофической структуры сообщества (Д.Гукер, 1866). Под «дисгармонией» подразумевается иное, чем на материке, относительное участие различных таксонов в составе биоты, в построении трофических сетей островных экосистем. Рассматривая отношения между числом видов и площадью, исследователи уже имели случай убедиться, что организмы, способные хорошо расселяться (такие, как папоротники и птицы) с большей вероятностью заселяют отдельные острова, чем виды, у которых эта способность не столь развита (большинство млекопитающих, практически все хвойные). Потенциальные возможности расселения отдельных видов, конечно, неодинаковы и внутри таких групп. На рис. 84 показаны восточные границы распространения по островам Тихого океана различных наземных и пресноводных птиц, встречающихся на Новой Гвинее, фауна которых обедняется вдвое на протяжении 2600 км от области

расселения. В то же время выяснилось, что большинство видов наземных улиток тихоокеанского региона, будучи очень мелкого размера, легко переносятся с острова на остров, а большинство жуков о. Св. Елены – ксилофаги или подкорковые формы, занесены сюда, вероятнее всего, через море вместе с плавающими стволами деревьев.

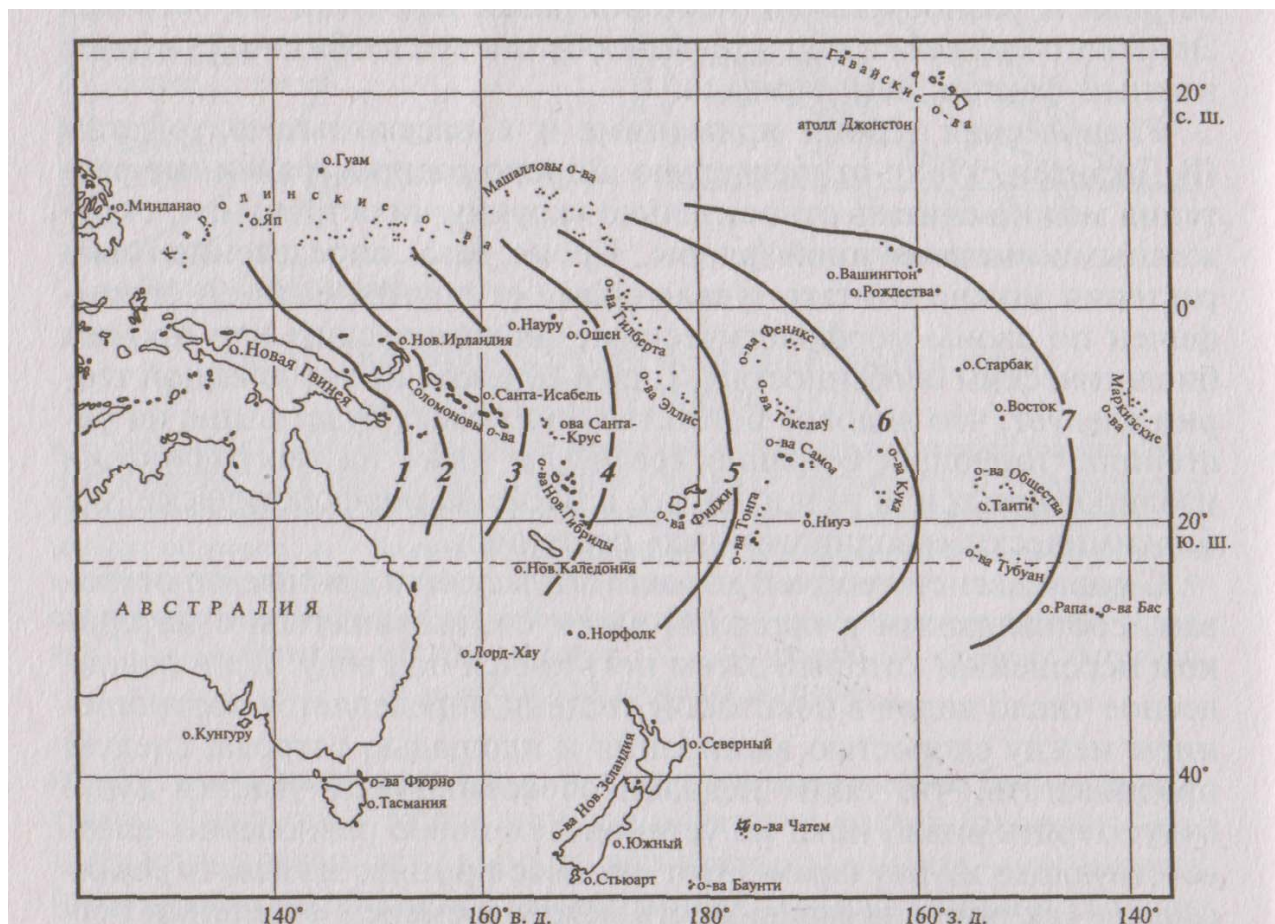


Рис. 84. Восточные границы распространения семейств и подсемейств гнездящихся птиц, встречающихся в Новой Гвинее (J.Davidson, 1945):

1 – не встречаются за пределами Новой Гвинее (пеликаны, айсты, жаворонки, коньки, райские птицы); 2 – не заходят дальше Новой Британии и архипелага Бисмарка (казуары и фазановые); 3 — не заходят дальше Соломоновых островов (совы, сизоворонки, птицы-носороги, дронго); 4 — не заходят дальше Вануату и Новой Каледонии (поганки, бакланы, скопы, вороны); 5 — не заходят дальше Тонго и Самоа (утки, дрозды, воскоклювые ткачики); 6 – не заходят дальше островов Кука и Общества (сипухи, ласточки и скворцы); 7– встречаются на Маркизских островах и Туамоту цапли, пастушки, голуби, попугаи, кукушки, стрижи, зимородки, славки и мухоловки.

Однако разные способности к расселению – не единственная причина дисгармонии. Виды с низкой плотностью на единицу площади в естественных условиях всегда будут представлены на островах крайне малочисленными популяциями, для которых вероятность полного исчезновения в результате случайной флуктуации очень высока. На многих островах бросается в глаза отсутствие хищников, популяции которых, как правило, относительно невелики. Например, на архипелаге Тристан-да-Кунья в Южной Атлантике нет ни одного питающегося птицами хищника, не считая тех, что завезены сюда человеком.

Хищники могут отсутствовать на островах и по той причине, что их иммиграция в состоянии привести к поселению на острове только в том случае, если там уже обосновалась их добыча (в то время как для видов-жертв подобной зависимости от хищников не существует). Это справедливо также в отношении паразитов, мутуалистов и т.п. Иными словами, дисгармония при заселении островов возникает из-за того, что одни категории организмов более «зависимы», чем другие.

ТЕОРИЯ ОСТРОВНОЙ БИОГЕОГРАФИИ И ЗАПОВЕДНОЕ ДЕЛО

Теория островной биогеографии, возможно, находит наиболее важное приложение в области охраны природы. Большинство охраняемых территорий и заповедников окружено «океаном» местообитаний, превращенных человеком в непригодные и поэтому «враждебные» для многих видов флоры и фауны. Может ли изучение островов способствовать разработке принципов, применимых при планировании заповедных территорий? Специалисты считают, что да.

Наиболее очевидный вывод заключается в невозможности для любой территории как части континуума после превращения ее в изолированный заповедник обеспечить существование стольких видов, сколько обитали в ней до этого. Можно также ожидать, что в крупном заповеднике сохранится больше видов (будет меньшим вымирание), чем в малом. Эти очевидные на первый взгляд выводы требуют некоторых оговорок. Создание изолированного заповедника означает установление границ и, следовательно, появление «пограничных» местообитаний. Значит, в заповеднике смогут обитать виды, которым подходят такие местообитания и которые до выделения заповедника из экологического континуума могли в данной местности отсутствовать. Кроме того, некоторые виды лучше всего чувствуют себя на мелких «островах» и способны сохраниться не в больших, а в малых заповедниках. Поэтому вполне закономерно встает вопрос, создавать ли один крупный заповедник или несколько небольших с такой же суммарной площадью. Если в каждом из малых заповедников обитает один и тот же вид, разумеется, лучше создать один более обширный, тем самым сохраняя больше форм. Однако если регион в целом неоднороден, то в каждом из небольших заповедников будет обитать особый набор видов, и общее количество сохраняемых форм может превзойти таковое в единственном крупном заповеднике. В небольших заповедниках может сохраниться в общей сложности больше видов даже в однородной области, если учесть, что изоляцией может быть достигнута защита от эпидемий, стихийных бедствий, антропогенных воздействий, особенно в окрестностях крупных городов. Для крупных видов хищников, копытных, многих птиц с малой плотностью популяций один крупный заповедник явно предпочтительнее для сохранения вида.

При организации заповедников требуется учитывать многие географические особенности среды, в том числе наличие вокруг ландшафтов-аналогов, которые могли бы выполнять функции «буферных зон», «зеленых коридоров» для мигрирующих видов (что было обосновано А.Н.Формозовым в 1939 г.), возможности устойчивого самовозобновления растительного покрова, характер

землепользования в округе. Следовательно, основные положения теории островной биогеографии в таких случаях должны быть обязательно учтены.

ГЛАВА X МИР ОБИТАТЕЛЕЙ ОКЕАНА

Мировой океан — единая непрерывная водная оболочка Земли, окружающая материки и острова. На долю Мирового океана приходится 98,8 % всей гидросферы. Океан расчленен массивами материков с очень извилистой береговой линией, а рельеф дна по сложности ни в чем не уступает рельефу суши.

На полярные области — арктическую, субарктическую, субантарктическую и антарктическую зоны — приходится 15 % акватории Мирового океана, на экваториально-тропическую 56 %, остальная часть относится к умеренной и субтропической зонам. Объем вод Мирового океана оценивается в 1370 млн км³, с речным стоком ежегодно вносится примерно 30 000 км³, или 2,2%. Важнейшими процессами, происходящими в Мировом океане, являются следующие:

- излучение тепла;
- обмен с сушей теплом, влагой и твердым веществом;
- обмен с атмосферой влагой, солью, теплом и растворенными газами;
- биологические процессы (фотосинтез, дыхание, разложение);
- процессы перемешивания.

К числу важнейших физических характеристик Мирового океана относятся: величина гидростатического давления, температура, плотность и соленость воды. Гидростатическое давление с увеличением глубины на 10 м возрастает на 1 атм. Почти на 80 % площади Мирового океана давление превышает 300 атм, а на максимальных глубинах оно достигает почти 1100 атм.

Средняя годовая температура вод Мирового океана составляет 3,5°C, средняя соленость — 34,7 ‰.

Плотность морской воды зависит от температуры, солености и глубины и определяется в значительной степени структурой течений. В низких и средних широтах влияние высокой температуры более значимо, чем влияние высокой солености.

Огромные пространства океана от полярных областей до экваториальных широт, от ярко освещенных солнцем поверхностных слоев воды до фиолетово-черных глубин — населены массой живых существ.

Экосистемы Мирового океана являются средой наибольшего биологического разнообразия Земли на уровне высших таксонов — царств, типов и классов живой природы. В современном океане обитает более 160 тыс. видов животных и примерно 10 тыс. растений. Постоянно открываются и описываются новые виды из ныне живущих типов животных и растений. Только во время английской экспедиции на корабле «Челленджер» (XIX в.) было обнаружено 4417 новых для науки видов морских организмов, что увеличило число обитателей моря, известных в то время, в несколько раз. В январе — апреле 1973 г. при проведении судном «Академик Курчатов» сравнительных комплексных исследований в Карибском регионе найдено 10 ранее неизвестных видов животных, а в желобе Кайман обнаружено новое семейство морских звезд. Есть находки и более высоких

таксонов. Так, отряд кистеперых рыб — целаканты — считался вымершим в конце мела, т.е. 100 млн лет назад. В 1938 г. в районе Коморских островов один живой целакант попал в сети южноафриканского траулера, что явилось биологической сенсацией.

Считалось, что моллюски класса моноплакофора существовали лишь с кембрия по девон, однако в 1952 г. датское судно «Га-латея» подняло с глубины 4 км живых моллюсков из этой группы, которых назвали неопилинами. Выдающееся открытие было сделано академиком А.В.Ивановым, который в 1949—1969 гг. детально описал новый тип животных — погонофор, единственный новый тип, открытый в XX в. Погонофоры — крупные, похожие на червей, но не родственные им организмы, являются глубоководными обитателями. Они были обнаружены в северо-западной части Охотского моря, а затем во время экспедиций на «Витязе», в тропических частях Тихого и Индийского океанов. Позднее их обнаружили в Целебесском и Северном морях, а также в Атлантическом океане. По сборам донных животных с ультраабиссальных глубин Мирового океана (более 6000 м) в течение 17-летних исследований «Витязя» описано 286 видов животных.

Еще одно крупнейшее открытие в биологии океана — обнаружение экосистем «гидротермального вента» с хемотрофным источником питания животных за счет серных бактерий. Впервые такой феномен обилия жизни в абиссальных оазисах обнаружен американскими океанологами с подводных обитаемых аппаратов (1977).

Экологию и биогеографию океана активно изучали в последние десятилетия, что было связано с поиском новых источников промысловых рыб, беспозвоночных, водорослей, с переходом от свободного промысла к методам рационального природопользования.

ОКЕАН КАК СРЕДА ЖИЗНИ

«Природу Мирового океана можно и нужно представлять себе как грандиозный процесс трансформации и обмена энергии и веществ, — писал известный биоокеанолог В. Г. Богоров (1969). — Единую природу Мирового океана формирует тесное взаимодействие физических, химических и биологических процессов, взаимообусловленности которых содействует вечное движение водных масс. Их перемещение, образующее единую генеральную систему течений, служит основой единства Мирового океана и влияет на состояние атмосферы и биосферы Земли».

Водные массы. Процессы обмена энергией и веществом в океане и особенности движения приводят к разделению вод океана по физико-химическим свойствам и составу живущих в них организмов на различные, сравнительно однородные крупные объемы. Это как бы океанические аналоги природных ландшафтов суши, получившие название «водные массы». *«Водной массой, — согласно А.Д.Добровольскому (1961), • следует называть некоторый сравнительно большой объем воды, формирующийся в определенном районе Мирового океана — очаге, источнике этой массы, — обладающий в течение длительного времени почти постоянным и непрерывным распределением физических, химических и*

биологических характеристик, составляющих единый комплекс и распространяющихся как одно единое целое».

Главными показателями водной массы как среды служат ее температура и соленость. Обычно выделяют пять типов вод: поверхностные (до 75–100 м), подповерхностные (до 300 м), промежуточные (500—1000 м), глубинные (1200 — 5000 м) и придонные. Большинство промежуточных, глубинных и придонных водных масс формируется из поверхностных. Опускание поверхностных вод происходит главным образом за счет тех вертикальных перемещений, которые вызываются их горизонтальным обращением. Особенно благоприятны условия для образования водных масс в высоких широтах, где развитию интенсивных нисходящих движений по периферии циклонических масс способствуют высокая плотность вод и небольшие вертикальные ее градиенты. Границами различных типов водных масс являются слои, разделяющие структурные зоны.

По мере удаления от поверхности океана количество водных масс уменьшается. Так было выделено десять типов поверхностных водных масс, по шесть типов промежуточных и глубинных и четыре типа придонных. Водные массы называют по месту их расположения или формирования.

Важнейшими характеристиками водных масс А.Д.Добровольский (1990) считает следующие.

1. *Индивидуальность водных масс.* Каждая водная масса формируется в определенных физико-географических условиях и более или менее устойчиво существует во времени и пространстве, в частности она не распространяется в окружающей воде, не смешивается полностью с соседними водными массами ввиду существенных различий в плотности, при которых турбулентный обмен через границы незначителен. Основным свойством, характеризующим водную массу, является концентрация растворенного в ней кислорода, а также концентрация биогенных веществ и присущая ей биота, в которой могут быть свои виды-индикаторы.

2. *Иерархическое строение водных масс.* В пределах водных масс могут быть выделены массы второго, третьего и т.д. порядков, которые занимают меньшее пространство и меньше различаются между собой.

3. *Временные и пространственные трансформации водных масс.* Эти характеристики особенно важны для изучения биологии и химии океана.

Среди водных масс различают *первичные* и *вторичные*. Первичные водные массы («основные») занимают каждая одну из климатических зон океана, где они формируются под влиянием местных условий. Вода, вошедшая в состав первичной водной массы, сравнительно долго остается там, где она сформировалась. Так, первичная субарктическая водная масса Тихого океана обновляется в год на 10 %. Вторичные водные массы образуются в результате смешения двух соседних первичных масс или в результате проникновения в океан воды из какого-либо моря.

Течения. Динамика вод открытых районов Мирового океана выражается главным образом в виде течений, локальных или охватывающих огромные пространства широтных и меридиональных потоков. Течения являются основным средством расселения морских организмов, но могут стать и барьером на их путях, как это происходит, например, с Гольфстримом.

Величины вертикальных составляющих скорости течений в среднем по всему Мировому океану от наибольших значений порядка нескольких единиц на 10^3 см/с в поверхностной зоне уменьшаются до нескольких единиц на 10^4 см/с – в глубинной и придонной зонах.

Океаническая циркуляция вод обуславливает распределение биогенных осадков, глобального теплового баланса и зависит от зональных направлений ветров, определяющих поверхностные течения в километровом слое воды; соотношения испарения и притока вод в бассейне; плотностного распределения воды – главного фактора, вызывающего течения на глубине более 1 км; апвеллинга.

Различают средиземноморский и гумидный эстуариевый тип циркуляции. В Средиземном море воды из открытого океана втекают в залив, распространяются по поверхности, испаряясь, осолоняются, опускаются вниз и устремляются в океан в виде глубинного потока. В эстуариевом (лагунном) типе пресная вода поступает с вершины залива и растекается по поверхности, глубоководный поток поступает через устье и, перемешиваясь, поднимается вверх. Действие апвеллинга как фактора циркуляции заключается в том, что в результате отгона ветром поверхностного слоя воды от берега на его место поднимается более глубинная вода. Прибрежный апвеллинг играет очень важную роль, так как к поверхности постоянно приносится много питательных веществ, особенно фосфора. Обилие фосфора в экосистеме служит основой для образования крупнейших в мире промышленных запасов рыбы у побережья Перу и источником для формирования залежей фосфоритов.

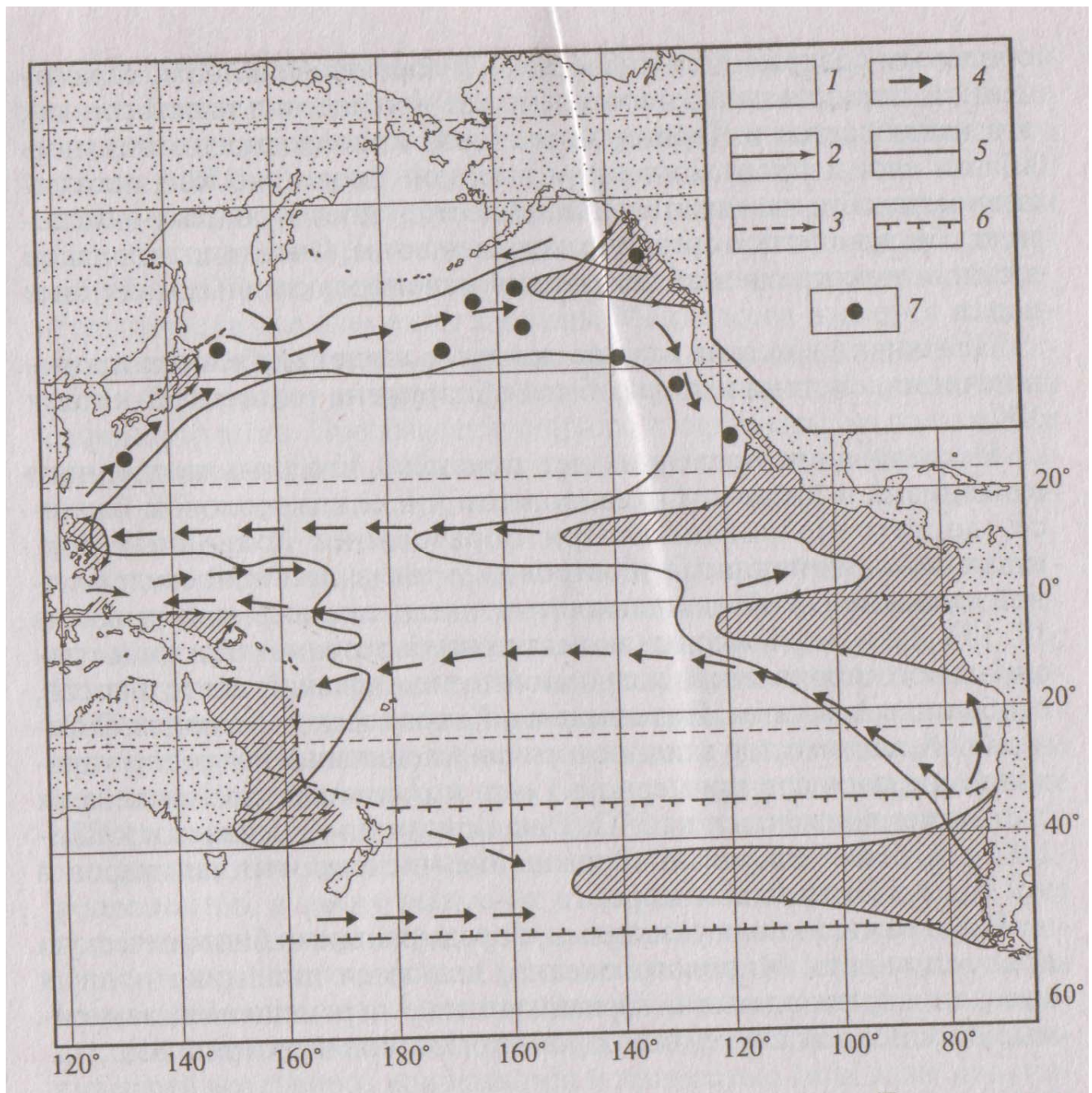


Рис. 85. Нейтральные области и биологические границы в Тихом океане (Б.С.Виноградов и др., 1989): 1 — нейтральные области; 2 — их границы и направления течений на них; 3 — то же, недостаточно установленные; 4 — примерное направление течений между нейтральными областями; границы: 5 — дальненеритовых видов; 6 — южной переходной зоны; 7 — северной переходной зоны

Большое значение имеет слой кислородного минимума мощностью 200 — 500 м, выше и ниже которого расположены воды с обильным содержанием кислорода. В морских впадинах с ограниченной циркуляцией кислород может вообще отсутствовать, как это наблюдается в Черном море. Слой кислородного минимума обязан своим происхождением высокой биологической продуктивности, обилию питательных веществ и последующему окислению образующегося органического вещества. Очевидно, что такие явления никогда не наблюдаются в малопродуктивных полярных водах.

Для жизни в океане важное значение имеют глубинные противотечения, система которых была обнаружена только в 60-х годах XX в.

Исследования последних лет показали, что роль подводного вулканизма в Мировом океане, в том числе его тепловом балансе, достаточно значима. При образовании подводных гор, вулканических поднятий и островов, а также при непосредственной вулканической деятельности в океан поставляется тепла до $15 \cdot 10^{20}$ Дж в год. Тепловые аномалии наиболее заметны в годы максимального проявления подводной вулканической деятельности, особенно в Азорском, Исландском и Галапагосском регионах. В Северной Атлантике, где влияние горячих ювенильных вод распространялось на площади примерно в 1 млн км², температура воды за их счет может повыситься на 3 °С. Такая ситуация сложилась в 1982-1983 гг., с чем связывают повышение численности кальмаров в эти годы в Баренцевом море.

Итак, важнейшими условиями, определяющими биологическую продуктивность Мирового океана, являются динамика водных масс, их вертикальные и горизонтальные перемещения, зависимые от основной системы воздушных потоков и др. (рис. 85).

ХИМИЧЕСКИЙ, БИОГЕННЫЙ И ГАЗОВЫЙ СОСТАВ ВОД ОКЕАНА

Химический состав вод океана претерпевал изменения за время преобразования земной коры, особенно в период до 2 млрд лет назад. Океан служит резервуаром, в котором перемешиваются вещества в непрекращающемся процессе превращения изверженных пород в осадочные материалы, привноса ионов реками и ювенильными водами, а также перехода ионов в осадки. В. И. Вернадский (1926) писал: *«Мировой океан с происходящими в нем сложными процессами равновесия не является изолированным в земной коре. Его вещество находится в теснейшем обмене с атмосферой и сушей, и этот обмен имеет огромное значение не только для химии моря, но и для химии всей земной коры».*

Нормальные пределы изменения солености мирового океана -33,0 —37,0 ‰, масса солей составляет $4,8 \cdot 10^{18}$ т. Соленость на поверхности открытого океана изменяется (в ‰) от 32,5 в северной части Тихого океана и 34,0 в антарктических широтах до 36,0 в центрах интенсивного испарения в средних широтах Индийского океана и 37,0 в Атлантике, а в Персидском заливе – до 50—100. Если все соли, содержащиеся в растворе, извлечь и ровным слоем разместить на поверхности земного шара, то его толщина составит 12 м. Общее количество солей в океане составляет $5 \cdot 10^{16}$ т. Практически все элементы таблицы Менделеева имеются в океанической воде, встречаясь прежде всего в виде соединений: силикатов, фосфатов, нитратов, нитритов, аммиака и органически связанного азота. Преобладают хлориды и карбонаты: на долю ионов хлора приходится 55,0% всех солей, карбонатов – 30,6, сульфатов – 7,7, магнезии – 3,7, кальция - 1,2, поташа – 1,1, брома -0,2, бора– 0,07%.

Кроме биогенных элементов (N, P, Si) важную физиологическую роль в процессе развития фитопланктона играют также некоторые каталитические

микроэлементы, например, Fe, Cu, Mg, Co и др., выступая в качестве катализаторов окислительно-восстановительных процессов, протекающих в живом веществе, оказывают значительное влияние на процессы фотосинтеза и обмена веществ. Недостаточность этих микроэлементов в морской воде является фактором, лимитирующим развитие фитопланктона.

Принос в океан речным стоком биогенных элементов и микроэлементов, а также вынос их из глубинных слоев при подъеме вод и вертикальном перемешивании далеко не всегда компенсируют их недостаточность. Соответствующие расчеты количества микроэлементов, необходимых для обеспечения первичной продукции фитопланктона Мирового океана, показали, что в биологический круговорот вовлекаются и полностью (или даже неоднократно) используются поставляемые реками Ba, Ni, Pt, Ag, Cd, Zn, Cu, Si. Очевиден напряженный баланс этих микроэлементов в океане. Распределение их концентраций по глубине свидетельствует о многократном превышении концентрации фосфатов и кремневой кислоты в глубинной зоне по сравнению с поверхностным слоем. Уже на глубине 200 м это преобладание обычно бывает 2—4-кратным, а на глубине 800—1000 м – еще большим. Круговорот кремния, фосфора и связанного азота почти целиком определяется процессом извлечения их фитопланктоном. Поступление растворенных форм этих элементов с речным стоком незначительно (менее 1 %).

Создание первичной продукции жестко лимитировано исключительной напряженностью «фонда» биогенных элементов. Наиболее продуктивными являются воды приарктических районов океанов, где зимой происходит интенсивная конвекция, а также при-антарктических, где наблюдается постоянный подъем глубинных вод. Если в тонком поверхностном слое морей и океанов производится органическое вещество, то оно потребляется как здесь, так и в более глубоко лежащих слоях. Биомасса живых организмов после отмирания почти полностью минерализуется и частично переходит в донные отложения, подчас надолго выпадая из процессов обмена в биосфере. Некоторая и с каждым годом все возрастающая доля биомассы водных организмов изымается человеком, что уменьшает объем минеральных фондов биогенных элементов.

Водные организмы используют для своего развития и воспроизводства множество различных элементов, причем некоторые из них включаются в процессы жизнедеятельности в микродозах. 99,9993 % массы находящихся в воде соединений приходится на 11 ионов основного солевого состава: Cl⁻, Na⁺, Mg²⁺, SO₄²⁻, Ca²⁺, K⁺, Br⁻, HCO₃⁻, Sr²⁺, F⁻ и HSO₄⁻ (табл. 8). Именно они требуются для синтеза живых тканей в значительных количествах.

Органическая жизнь существует в природных водах любой солености от слабоминерализованной воды северных рек и озер (<0,1 ‰) до водоемов с самосадочной солью (=300 ‰). По отношению к солености различаются в качественном и количественном отношении главные типы водных организмов: морские, пресноводные, солоноватоводные и организмы пересолоненных водоемов.

Таблица 8

Концентрация и время пребывания элементов в морской воде

(по Т.Шопфу, 1982)

Элемент	Концентрация, МГ/Л	Продолжительность, годы	Элемент	Концентрация, МГ/Л	Продолжительность, годы
H	108000	—	K	380	$6 \cdot 10^6$
Li	0,18	2,3	Ca	412	$8,5 \cdot 10^5$
Be	$6 \cdot 10^{-6}$	—	Mn	0,0002	10^4
B	4,5	10^7	Fe	0,001	10^2
C	28	—	Cu	$4 \cdot 10^5$	10^4
N	150	—	Br	67	10^8
O	880000	—	Ag	10^5	$4 \cdot 10^4$
F	1,3	$5 \cdot 10^5$	I	0,06	$4 \cdot 10^5$
Na	10700	$4,8 \cdot 10^7$	Ba	0,02	$4 \cdot 10^4$
Mg	1 290	10^7	La	$3 \cdot 10^{-6}$	440
Al	0,001	10^2	Au	$4 \cdot 10^{-7}$	$2 \cdot 10^5$
Si	3,0	$1,8 \cdot 10^4$	U	0,03	$3 \cdot 10^6$
P	0,07	$1,8 \cdot 10^5$	Tl	$1 \cdot 10^{-5}$	$2 \cdot 10^2$
S	905	—	Ra	$7 \cdot 10^{-4}$	$1 \cdot 10^6$
Cl	19000	10^8			

Н.М.Книппович (1938) принимает за границу между морскими и солоноватыми водами соленость 24,7 ‰, при которой температура замерзания воды и температура ее наибольшей плотности одинаковы и составляют $-1,33^\circ\text{C}$. Некоторые исследователи считают, что реальность установленной исключительно по физическому принципу границы Книпповича подтверждается фаунистическими материалами. Однако С. А. Зернов (1949) принимает за верхний предел солоноватых вод соленость 16 ‰, так как черноморская фауна до этой солености сохраняет типичный морской облик.

Всех водных животных подразделяют на две большие группы: пойкилосмотические, внутренняя среда которых (кровь, лимфа, гемолимфа, целомическая жидкость) находится в осмотическом равновесии с внешней средой, и гомойосмотические, поддерживающие давление внутренней среды на уровне, отличном от осмотического давления внешней среды.

К пойкилосмотическим животным относится подавляющее большинство морских беспозвоночных и немногочисленные группы позвоночных. Осмотическое давление внутренней среды беспозвоночных обеспечивается прежде всего минеральными ионами; доля органических веществ очень мала. Напротив, у пойкило-смотических позвоночных, способных к жизни в условиях переменной солености (зеленая жаба, тайландская лягушка-крабоед), осмотическое давление внутренней среды наполовину или даже больше обеспечивается органическими веществами, в первую очередь мочевиной. Таким образом, создается осмотическое «противодавление», препятствующее движению воды через клеточную мембрану и тем самым сохраняющее относительное постоянство объема клетки.

В биологических процессах, протекающих в морской воде, заметную роль играют некоторые газы. Из азота, кислорода и диоксида углерода, растворенных в воде в наибольших количествах, особое значение для поддержания жизни в океане имеет кислород. Содержание газообразного азота во всей толще вод океана сохраняется на уровне полного насыщения.

Воды Мирового океана пополняются кислородом преимущественно за счет жизнедеятельности фитопланктона и притока из атмосферы. Из 223,6 млрд т кислорода, поступающего в океан за год, 220 млрд т (98,4%) создается в результате жизнедеятельности растений и 3,6 млрд т (1,6 %) поступает из атмосферы. Поверхностные водные массы оказываются наиболее обогащенными кислородом, и именно они снабжают им более глубокие слои воды океана. Опускание холодных водных масс, течения, круговороты, сезонные и суточные вертикальные их перемешивания способствуют обогащению кислородом глубинных вод Мирового океана.

На глубине водные массы постепенно теряют растворенный в них кислород. Поэтому, как правило, содержание кислорода в пределах абиссальных глубин сильно понижено, а в некоторых впадинах (в Черном, Балтийском морях, Норвежских фиордах и др.) он полностью отсутствует, что ограничивает или даже исключает растительную и животную жизнь.

В некоторые годы дефицит кислорода наблюдается в северозападной части Индийского океана. В период зимнего муссона опресненные поверхностные воды Бенгальского залива и Андаманского моря выносятся Северо-Восточным течением в Аравийское море. Образуют устойчивый слой, почти полностью прекращающий вертикальную конвекцию и способствующий быстрому образованию кислородного дефицита в подстилающих его слоях, приводящему к заморам и гибели рыбы; иногда масса погибшей рыбы достигает нескольких миллионов тонн.

Итак, кислородный режим является важным фактором, определяющим биопродуктивность вод. По самым ориентировочным подсчетам, примерно 0,6 млн км² площади шельфа и верхней части склона в Мировом океане из-за крайне неблагоприятного кислородного режима исключается из числа перспективных районов для промысла придонных рыб.

Температура морской воды зависит от географической широты и сильно меняется в пространстве и во времени. Диапазон изменения составляет от 2 °С в высоких широтах до 60 °С в изолированных мелководных заливах в тропиках, однако на обширных пространствах тропического пояса температура составляет

примерно 25 °С в поверхностном слое. Виды тропических морских организмов обитают в очень узком интервале температуры. Сезонные потепления и похолодания ограничены примерно 100-метровой толщей (сезонный термоклин), затем следует слой до 2000 м, где температура постепенно уменьшается (постоянный термоклин). Ниже идет глубинная водная масса с температурой 0 — 4°С. В самых глубоких слоях (6000— 11000 м) колебания температуры составляют от 1,1 до 3,6° С.

Годовые колебания температуры редко превышают 6 —7°С, а в полярных водах 2 °С. Вода быстро охлаждается с глубиной и даже в тропиках на дне Атлантического океана температура составляет 0 — 0,5 °С, а в Белом море глубже 50 м вода всегда охлаждена до 1,4°С. В океанах градиенты температуры в местах соприкосновения водных масс создают «барьеры», непреодолимые для фауны. По мнению палеогеографов, температура поверхности океана существенно не менялась на протяжении последних 800 млн лет.

Диапазон температуры, в котором происходит нерест и эмбриональное развитие многих морских животных, оказывается часто более узким и четко выраженным, чем диапазон температуры, в котором возможна нормальная жизнедеятельность взрослых животных.

Поскольку процесс фотосинтеза инициируется солнечной радиацией, количество световой энергии в определенной точке океана, безусловно, лимитирует первичную продукцию органического вещества. Освещенность поверхностных слоев моря зависит от географической широты места, сезона года, облачности, высоты солнца над горизонтом и количества влаги в атмосфере. Интенсивность света быстро уменьшается с глубиной. В среднем на глубине 10 м для фотосинтеза доступно лишь 10% световой энергии, поступившей на поверхность моря, а на глубине 100 м -только 1 %. Зона первичного продуцирования ограничивается несколькими десятками метров от поверхности. В прибрежных водах, где обычно содержится значительно больше взвешенных частиц, чем в водах открытого океана, света на глубину проникает еще меньше.

Вода поглощает в большем количестве красные лучи спектра и относительно лучше пропускает сине-фиолетовые. В связи с этим зеленые и бурые водоросли, обитающие ближе к поверхности моря, сменяются на больших глубинах красными водорослями, окраска которых способствует поглощению излучения сине-фиолетовой части спектра, проникающего на эти глубины. Еще глубже, от 200 до 500 м, сила света ослабевает настолько, что фото-синтезирующие растения исчезают полностью.

Экологические области океана. В океане выделяют несколько областей с различными экологическими условиями: толщу воды - *пелагиаль*, среду обитания пелагических животных, и дно океана - *бенталь*, заселенную бентосом, т.е. организмами, обитающими на грунте или в толще грунта. Бенталь подразделяют на *супралито-раль*, *литораль*, *сублитораль*, *батраль* и *абиссаль*.

Супралитораль – побережье океана, расположенное выше уровня воды в самый высокий прилив, но еще подверженное эпизодическому воздействию океанических вод при нагонах и штормах. Здесь обитают как наземные, так и морские организмы.

Литораль – прибрежная зона морского дна, осушающаяся во время отлива. Располагается между отметками уровня воды в самый низкий отлив и в самый высокий прилив, простираясь до глубины 40 — 50 м. Обитатели литорали дважды в сутки покрываются водой и освобождаются от нее; они живут при условии резких изменений температуры и солености воды, действия прилива, при прямом солнечном свете. Некоторые животные, прикрепляющиеся к скалам, могут поселяться так высоко, что покрываются водой лишь два раза в месяц, при максимальном сизигийном приливе. Многие виды вне этой полосы существовать не могут, в приполярных областях, в полосе литорали жизнь крайне обеднена, так как значительную часть года она покрыта льдами.

Сублитораль – прибрежная часть океана, непосредственно примыкающая к литорали и располагающаяся на глубинах до 200 м, реже глубже, простирающаяся от уровня воды при самом низком отливе до нижней границы распространения донной растительно-сублиторалью связаны богатые промыслы беспозвоночных. Выделяются мелководья с мягким и твердым грунтом. На мягком грунте особенно обильны свойственные только мелководьям водоросли и цветковые растения. Из водорослей на более мелких участках преобладают зеленые и бурые, в том числе ламинарии и фукусы, а на больших глубинах – красные водоросли (багрянки). За мягком грунте мелководий обитают черви, крабы, офиуры морские звезды, различные моллюски. Некоторые обитатели способны зарываться на глубину до 50 см, предпочитая песчаный грунт илистому, поскольку последний из-за обилия гниющих органических остатков характеризуется недостатком или отсутствием кислорода и заселен слабее песчаного.

На мелководьях со скалистым грунтом встречаются сверлящие организмы, активно внедряющиеся в твердый субстрат. Обитающие поверхности субстрата усоногие раки и моллюски имеют крепкие раковины и прочно прикрепляются к грунту, что не позволяет волнам оторвать их. В пещерах и трещинах скальных грунтов поселяются головоногие моллюски, а также некоторые другие беспозвоночные и рыбы (например, мурены).

Сублитораль обычно прерывается предустьевыми пространствами с их сильно опресненной, а иногда даже пресной водой.

Хотя сублитораль, если ограничить ее площадь материковой отмелью до глубины 200 м, составляет всего 8 % площади океана (29 млн км²), она значительно богаче в фаунистическом и флористическом отношении по сравнению с остальными областями океана.

Батталь располагается на материковых склонах на глубинах 2000 м между *неритовой зоной* и абиссалью. Эта область характеризуется слабой освещенностью в верхних частях и полным отсутствием видимых лучей спектра в нижних. Для нее характерны незначительные колебания температуры и солености. Здесь отлагаются преимущественно илы.

Абиссаль – область наибольших морских глубин, превышающих 3000 м, соответствующая ложу Мирового океана с чрезвычайно медленным передвижением воды от полюсов к экватору постоянно низкими температурами (около 0°C), практически полным отсутствием света. Здесь не встречаются зеленые растения,

накапливаются преимущественно органогенные (в том числе радиоляриевые и глобигериновые) илы (рис. 86).

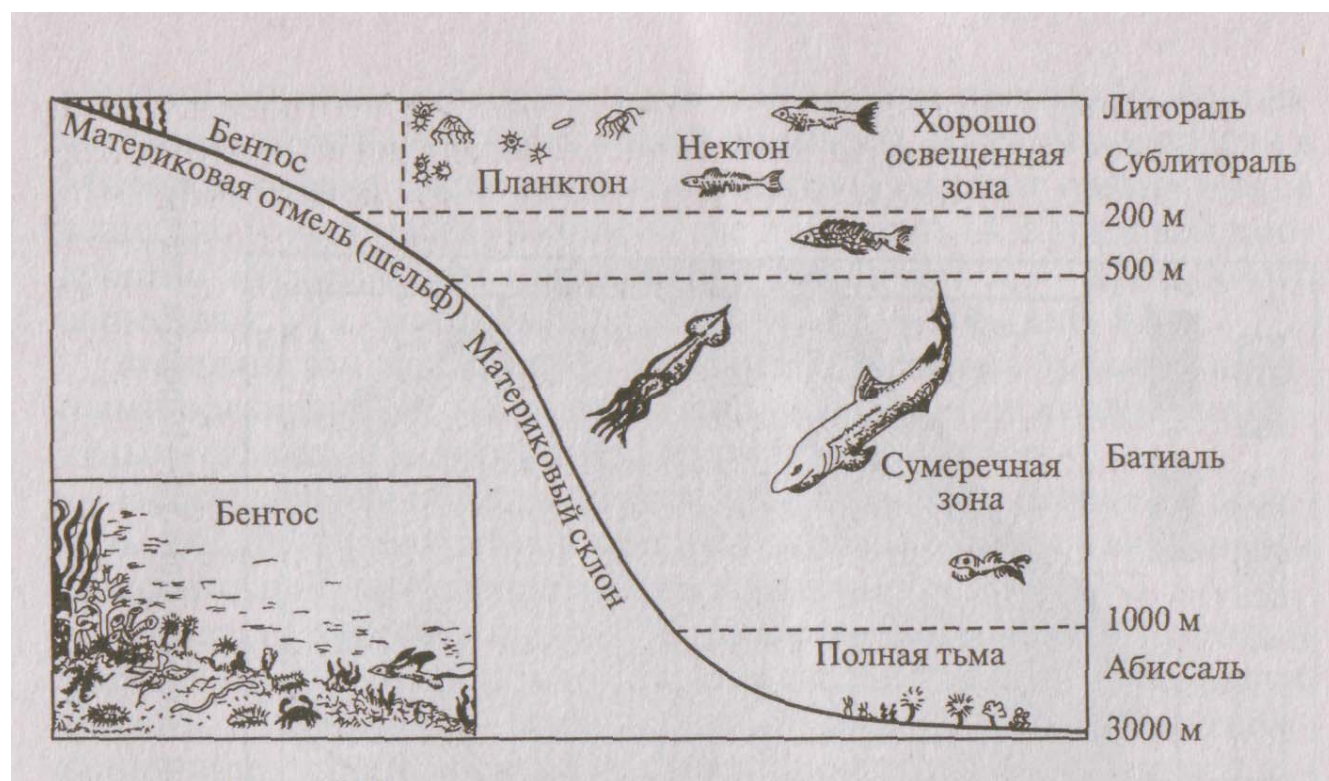


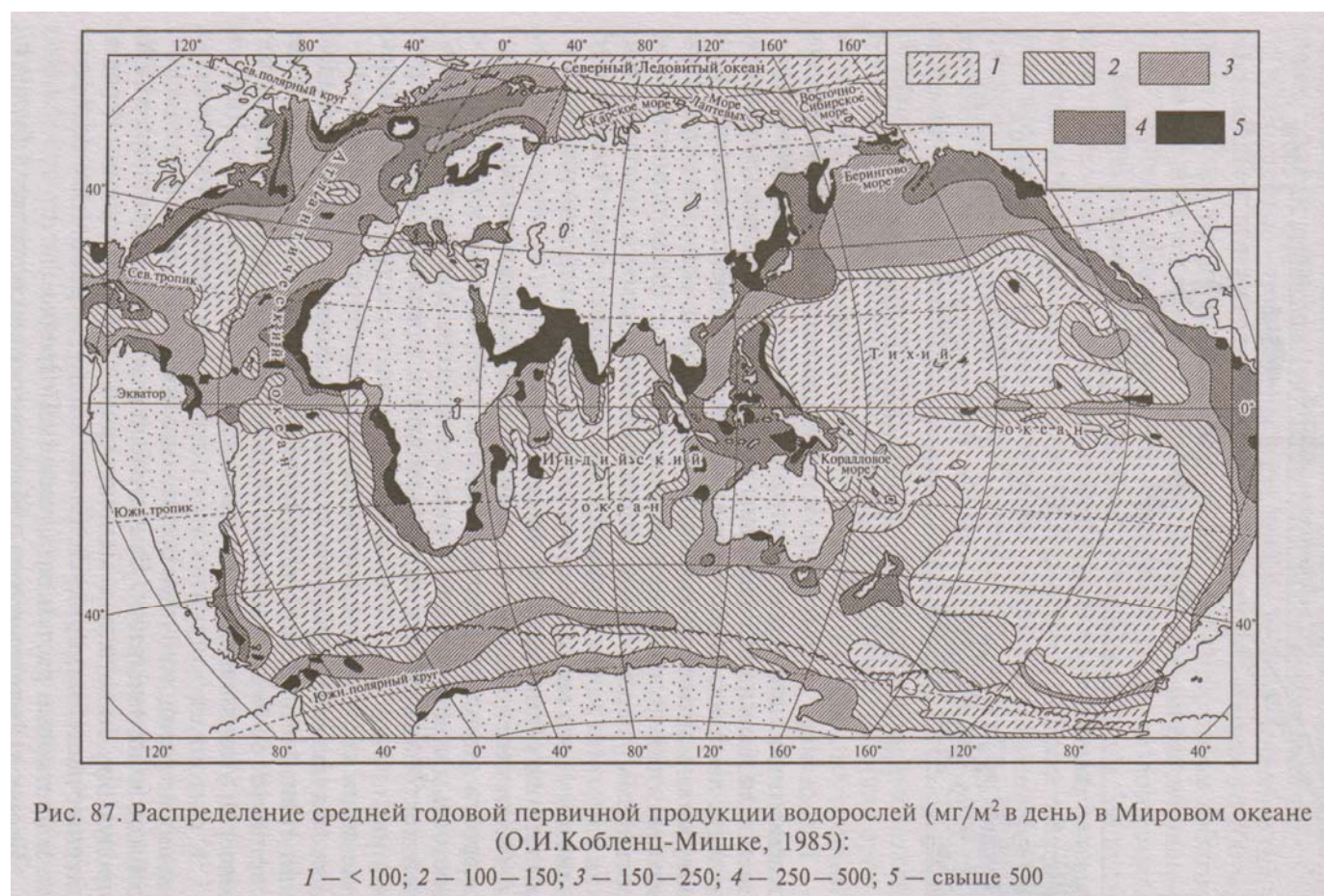
Рис. 86. Распределение животного населения в море (Л. А. Зенкевич, 1951)

Толща воды — *пелагиаль* — подразделяется на *эпипелагиаль* — освещенные слои воды до глубины 200 м и *глубоководную пелагиаль*. Для пелагиали характерны представители четырех групп организмов: *нектона*, *планктона*, *плейстона* и *нейстона*. Нектон — совокупность активно плавающих организмов, основные представители этой группы — пелагические рыбы. Виды планктона — организмы, переносимые морскими течениями и волнами, так как сами они могут передвигаться весьма медленно. Плейстон и нейстон — это небольшое число видов соответственно растений и животных, обитающих на поверхности воды.

Основу всей жизни пелагиали составляет *фитопланктон*. Малая скорость движения планктона ни в коей мере не может противостоять движению воды. У видов планктона (как и у представителей нектона) имеются приспособления, препятствующие погружению в толщу воды. Из них можно назвать следующие: уменьшение относительной плотности за счет выработки веществ, имеющих малую плотность (в первую очередь жиров), а также насыщения тканей и полостей тела водой (так, у некоторых медуз вода составляет 99 % массы тела). Отдельные виды имеют воздушные камеры, уменьшающие их плотность.

К фитопланктону относятся почти исключительно микроскопические одноклеточные организмы, имеющие хлорофилл и способные к ассимиляции. Они и являются источником первичной продукции. Значительно меньшую роль в этом отношении играют зеленые растения, прикрепленные ко дну, — различные водоросли и цветковые растения, а также хемотробы.

Биомасса фитопланктона в Мировом океане составляет 1,5 млрд т, а его продукция — 559 млрд т. В этом состоит фундаментальное отличие морских экосистем от наземных, где продукция составляет лишь небольшую часть общей биомассы. В целом водоросли в Мировом океане (включая фитопланктон) создают органическое вещество (сухая масса) в количестве примерно 74 % мировой продукции. «Урожайность» водорослей составляет 1,3 — 2,0 т сухого вещества с 1 га поверхности водной толщи в год (рис. 87).



Зоопланктон представлен микроскопическими и более крупными организмами: медузами и сифонофорами из кишечноротовых, сальпами и аппендикуляриями из хордовых.

Неосвещенная область океана, охватывающая батиналь и абиссаль, обладает некоторыми общими особенностями, связанными с пессимальными условиями существования.

Абиссаль занимает около 8 % морского дна и основную толщу морской воды, значительно превосходя по площади шельфовую область, а по объему — освещенную пелагиаль. При этом несомненно абиссальный бентос является производным от бентоса освещенной области океана, а население абиссальной пелагиали произошло от обитателей освещенной пелагиали.

Наряду с отсутствием света на отборе глубоководных форм сказываются высокое давление и низкая температура, характерные для глубин и создающие здесь пессимальные условия существования. Об уменьшении числа видов с глубиной

свидетельствуют хотя бы данные океанологической экспедиции на корабле «Челленджер». Ею были обнаружены на разных глубинах следующее количество видов крабов: до 36 м – 190; 38 – 180 м – 75; 180 – 360 м – 28; 360-900 м – 21; 900-1800 м – 3; 1800-3600 м – 2. Та же закономерность прослежена и для числа видов простейших -фораминифер, которое равно на глубинах до 100 м - 138, а на глубинах 5000 — 6000 м всего 19.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ МИРОВОГО ОКЕАНА

Первичная продукция и трофические цепи. Схемы продуцирования вещества пелагиали в тропической зоне океана и в прибрежных водах свидетельствуют как о большой протяженности пищевой цепи, так и о больших невозполнимых потерях органического вещества в процессе биогенной миграции (Б.С.Виноградов, 1977).

Продуктивность обширнейших открытых океанических районов удивительно мала и не отличается от продуктивности пустынных и полупустынных наземных экосистем (всего около 0,1 г/м² в день), а относительно продуктивные воды шельфа существенно уступают по этому показателю не только полям, занятым под сельскохозяйственными культурами, но и многим наземным естественным растительным сообществам.

В то же время многим районам океана свойственна исключительно высокая продуктивность. Так, например, в зонах коралловых рифов у животных и растений выработались весьма эффективные механизмы циркуляции питательных веществ, поддерживающие высокий уровень продуктивности, превышающий таковой для сельскохозяйственных культур.

В Мировом океане насчитывается более 8 тыс. видов макрофитов, однако основную массу продуцирует небольшое число видов и родов. Самая большая биомасса образуется бурыми водорослями: макроцистисом, ламинарией, фукусом, аларией, ундарией и др.; затем идут красные водоросли – грацилярии (порфира, филлофора и др.); биомасса зеленых водорослей (ульвы, энтероморфы, каулепры) уступает биомассе первых двух групп. Наконец, особую группу составляют цветковые растения: из руппиевых, взморниковых, (руппия, зостера, именуемая морской травой) и некоторые другие. Запасы бентосных водорослей в морях и океанах практически не учтены. Их количество можно определить весьма приблизительно в 150 млн т.

Важную роль в функционировании морских экосистем играют гетеротрофные микроорганизмы (бактерии, дрожжи, грибы) и микрозоопланктон, который в основном включает простейших -инфузорий, жгутиковых и т.п. На долю бактерий приходится более 60 % общего потока энергии, проходящего через гетеротрофную часть сообщества, и более 50 % затрат всего сообщества на обмен. Бактерии и микрозоопланктон активно участвуют в разложении отмершего органического вещества и регенерации биогенных элементов. Кроме того, вместе с фитопланктоном микрогетеротрофы формируют основные пищевые ресурсы морской среды.

Микрогетеротрофы - бактерии, грибы, простейшие потребляют взвешенное вещество и формируют биомассу детрита, где 3 — 5% массы составляют микроорганизмы. Эти детритные частицы являются пищей для множества планктонных и донных животных, особенно губок, моллюсков, асцидий, полихет, кораллов. Такие трофические цепи эффективны, так как усвояемость потребленной биомассы бактерий для большинства беспозвоночных составляет 40—60 %. Суточный рацион некоторых из них (кла-доцер, аппендикулярий) составляет 50—100% массы их тела.

Планктон. Зоопланктон, питающийся фито-, бактериопланктоном и простейшими, представляет собой пищевую базу большинства пелагических рыб, являющихся основным объектом промысла. Распределение биомассы зоопланктона прежде всего зависит от распределения фитопланктона. В центральной части Арктического бассейна биомасса зоопланктона низкая, даже во время летнего максимума она не превышает 30 — 60 мг/м³. В более южных районах, на периферии арктических морей, биомасса зоопланктона увеличивается до 200 — 500 мг/м³. Особенно богаты зоопланктоном воды юго-восточной части Баренцева моря, южной части Норвежского моря и воды, находящиеся в зоне влияния Гольфстрима. В этих районах биомасса зоопланктона достигает максимальных значений и нередко превышает 500 и даже 1000 мг/м³. Локальные концентрации доминирующих в планктоне рачков *Calanus cristatus*, *C. plumchrus* и *Eucalanus bungii bungii* могут достигать громадных значений. Так, в Курильских проливах и Охотском море наблюдались скопления *C. plumchrus* с биомассой 6-10 г/м³.

В открытых бореальных районах Мирового океана биомасса зоопланктона даже летом превышает 50 — 200 мг/м³. В антарктических секторах Тихого, Индийского и Атлантического океанов зона с максимальной биомассой зоопланктона 100 — 200 мг/м³ представляет собой сравнительно узкую полосу. В этом районе Мирового океана скопления криля (рачков размером до 1 — 2 см) служили ранее полями питания огромной популяции китов. Собираясь в многомиллионные косяки, криль выглядит на поверхности моря как огромные пятна крови. Это богатейший океанический источник белка. Мелкие креветки, преобладающие в составе криля, представляют собой едва ли не единственную пищу одного вида усатых китов. Специалисты подсчитали, что можно каждый год вылавливать такое количество «непотребленной китовой пищи», которое превзойдет весь остальной океанический улов. Человечество могло бы ежегодно добывать от 50 до 150 млн т криля! Однако массовый промысел криля может обернуться катастрофой для сравнительно хрупкой антарктической экосистемы, поскольку каждое животное здесь прямо или косвенно живет за счет криля. Необходимость сохранения этого района мира в том виде, в каком он существует, привела к тому, что морские державы подписали конвенцию о сохранении морских живых ресурсов Антарктики, которая вступила в силу в апреле 1982 г.

В тропической зоне океана, в районах северных и южных круговоротов, где на фоне четкой поверхностной стратификации преобладает медленное опускание вод, биомасса зоопланктона очень низка, в среднем для верхнего 100-метрового слоя она составляет менее 25 и даже 20 мг/м³. В экваториальных районах благодаря развитию в той или иной степени апвеллингов (особенно в восточных частях океанов) она

значительно выше (50—100 мг/м³). Особенно высока биомасса зоопланктона у западного побережья Северной и Южной Америки, на юго-западе и северо-западе Африки и у острова Ява в связи с интенсивными апвеллингами.

Бентос, Начиная с середины 50-х годов XX в. в результате работ советских экспедиций в Тихом, Атлантическом и Индийском океанах были получены новые данные о количественном распределении жизни в глубоководных районах Мирового океана.

В 1971 г. опубликована первая карта распределения биомассы бентоса в Мировом океане, составленная советскими океанологами как на основании анализа имеющихся фактических данных, так и путем экстраполяции этих материалов на еще неизученные районы. Наиболее богатые донной фауной районы располагаются, как правило, в прибрежных областях океанов и морей, особенно в умеренных и холодных водах северной части Атлантического океана и северо-западной части Тихого океана, а также вблизи побережья Антарктиды.

Общие запасы бентоса в Мировом океане, по мнению Г. М. Беляева (1989), составляют не менее 10—12 млрд т. При этом на долю шельфа приходится почти 60%, континентального склона немногим более 30 %, а на долю абиссальных глубин – примерно 10 % запасов бентоса.

Итак, значительная часть фито-, зоопланктона и бентоса — основного корма промысловых рыб и крупных беспозвоночных находится в пределах относительно небольших по площади мелководных (до 1000 м), преимущественно прибрежных зон океанов и морей, а также в районах апвеллингов. В открытых олиготрофных областях океанов, как правило, первичная и вторичная продукция невысокая.

Нектон в первую очередь представлен разными видами рыб, среди которых выделяют три экологические группы.

1. *Пелагические планктофаги* – обычно мелкие (до 25 см) рыбы, питающиеся планктонными организмами. Как правило, эти рыбы образуют огромные скопления в мелководных районах океана. Типичный представитель этой группы – перуанский анчоус, который питается фитопланктоном, а взрослые особи поедают растительный зоопланктон. К планктофагам относятся сельдевые, анчоусовые, макрелешуковые, скумбриевые, ставридовые, скорпеновые и др.

2. *Пелагические хищники* – более крупные рыбы, питающиеся гидробионтами разных трофических уровней: пелагическими планктофагами и беспозвоночными. К этой группе относятся скумбрия, ставрида, треска, минтай, занимающий одно из первых мест в общем ежегодном улове промысловых рыб, тунцы, питающиеся представителями высших уровней трофических цепей (рыбами, кальмарами), а также акулы и мечеобразные.

3. *Придонные хищники* живут на дне или в придонных слоях воды, в зоне мелководного шельфа и питаются бентосными беспозвоночными, а также мелкими видами придонных рыб. В Северной Атлантике издавна добывают различные виды камбал, морского языка, палтусов.

Особую группу составляют переходные рыбы, которые мигрируют из пресных вод в соленые и обратно. Одни из них, например лососевые и осетровые, живут в море, но нерестятся в пресных водах; другие, например угри, наоборот, живут в

реках и озерах, но размножаются в океане. Отдельные виды рыб из этой группы – осетр, белуга – могут достигать гигантских размеров (5 —6 м в длину).

Хищные рыбы питаются преимущественно планктоноядными пелагическими рыбами и в очень небольшой степени бентофа-гами, и если принять кормовой коэффициент 7–8, то окажется, что они съедают примерно 80 — 90 млн т планктофагов и почти 10 млн т бентофагов.

Несмотря на многообразие рыб, используемых в качестве промысловых, «судьбу» мирового рыболовства определяет ограниченное число семейств и видов рыб, обладающих большой численностью. Представители семи семейств – обитателей шельфа и нери-товых областей океана (анчоусовые, сельдевые, тресковые, ставридовые, тунцовые, камбаловые и скумбриевые) обеспечивают почти 70 % мировой добычи морских рыб. Так, перуанский анчоус, минтай, атлантическая треска и океаническая сельдь, капская мерлуза, мойва и некоторые виды сардин в отдельные годы давали около 25 млн т, т.е. преобладающую часть вылова морских рыб. Годовой улов перуанского анчоуса иногда составлял более 18% мирового улова и до 25 % улова морских рыб.

В сообществах, обитающих в зоне апвеллингов, обычно формируются укороченные пищевые цепи, включающие 2–3 трофических уровня. Чем больше в экосистеме уровней, тем больше энергии теряется при ее переносе на каждое последующее звено пищевой цепи. Таким образом, в зонах апвеллингов потери энергии минимальны, и они характеризуются наибольшими запасами ихтиофауны, в значительной степени непосредственно потребляющей фитопланктон (табл. 9).

Таблица 9
Расчетная продукция рыбы в трех океанических провинциях
(по П. А. Моисееву, 1989)

Район	Первичная продукция, 10 ⁶ т/сут	Среднее число трофических уровней от первого до конечного	Эффективность переноса энергии, %	Продукция, 10 ⁶ т живой массы
Открытый океан	16,3	5	10	1,6
Прибрежная зона	3,6	3	15	120
Апвеллинг	0,1	1,5	20	120
Всего	20	—	—	240

Из общего объема мировой добычи морепродуктов в 1974 г. 90 % приходилось на рыбу, беспозвоночные занимали второе место, водоросли - третье, киты – четвертое.

Шельф и воды периферических районов океана являются наи более продуктивными и именно на эти 20 % акватории океана сегодня приходится почти 90 % мирового улова. Отметим, что примерно 3 % поверхности Земли – площадь возделываемой суши -обеспечивает почти на 99 % пищей, получаемой жителями планеты, тогда как с 71 % ее поверхности, занятой морями и океанами, они получают ее немногим более 1 %.

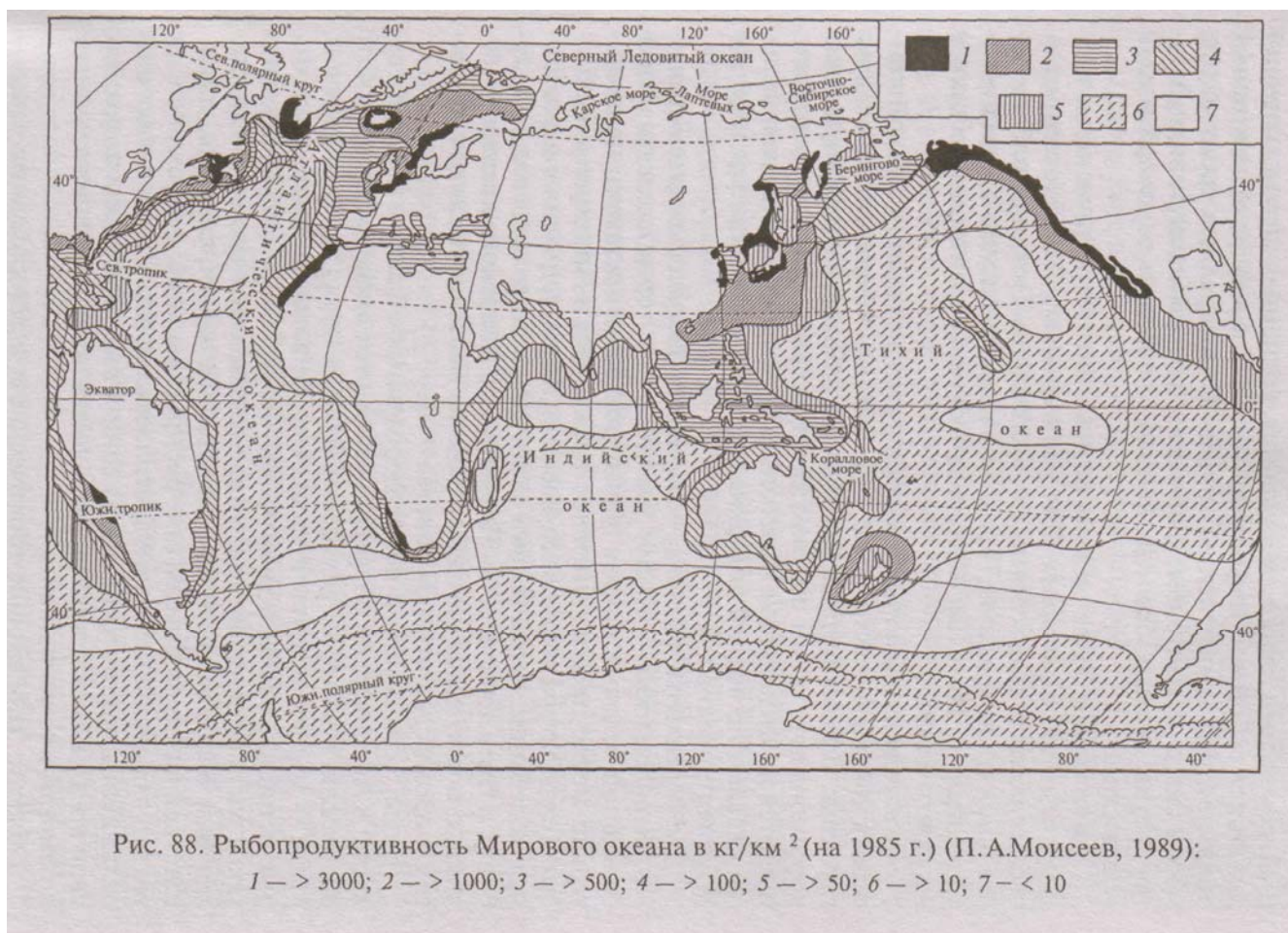
По современным представлениям в океане ежегодно производится 300 — 320 млн т рыбы и крупных беспозвоночных, из которых почти 90 млн т могут быть выловлены человеком. Средняя рыбопродуктивность Мирового океана относительно невысока (рис. 88): в 1967 г. при общем улове морских объектов в 60 млн т она составляла в пересчете на всю поверхность Мирового океана лишь 167 кг/км² (П. А. Моисеев, 1969). Специальными расчетами установлен ориентировочный объем потенциальной промысловой продукции традиционных объектов лова в Мировом океане, равный примерно 90 млн т. Таким образом, современный вылов рыб и крупных беспозвоночных приближается к пределу.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ОКЕАНА

При биогеографическом районировании океана, основанном на изучении распространения и распределения организмов, проводится разделение океана на регионы (акватории) различного ранга: области, подобласти, провинции. Районирование проводят или по таксономическому разнообразию биот, или по разнообразию структуры образуемых ими сообществ. При установлении границ используются индикаторные виды.

А.Ортман (1896) впервые произвел районирование для литоральной (литораль + сублитораль + часть батиаля), абиссальной и пелагической фаун отдельно, так как проведение единых зоогео-графических границ для всей толщи океана невозможно. Условия расселения организмов в абиссали, в сублиторали и в пелагиали совсем иные, и поэтому не могут быть общими и зоогеографические границы. Эти подходы не утратили своей значимости и поныне.

Литораль весьма насыщена жизнью. В настоящее время[^] выделяются две области: Бореальная и Тропическая. Одной из ярких особенностей Тропической области является распространение коралловых рифов и богатейшей сопутствующей им фауны, в том числе множества своеобразных коралловых рыб, моллюсков, иглокожих, актиний. Насколько богата эта фауна, можно судить по разнообразию рыбок коралловых рифов: у Филиппин их 2177 видов, у Новой Гвинеи 1700, н^{3*} Большом Барьерном рифе 1500, причем среди них масса эндемиков. Известняк, образованный кораллами, легко разрушается волнами в песок, который заполняет собой все углубления¹⁰ полости в рифе и дает приют обильной фауне обитателей грунта. С литоралью тропических морей связаны мангровые формации, которым сопутствует богатая фауна донных беспозвоночных, особенно ракообразных и моллюсков.



Значительно более разнообразна в биогеографическом отношении биота *сублиторали*. Для них выделяют семь биогеографических областей: Арктическую, Чореально-Тихоокеанскую, Бореально-Атлантическую, Тропик-Атлантическую, Тропико-Тихоокеанскую, Нотально-Антарктическую (Субантарктическую) и Антарктическую.

Арктическая область характеризуется постоянно низкой температурой воды, часто ниже 0°C, как на поверхности, так и на глубинах. В течение продолжительной зимы и значительную часть короткого лета почти вся акватория покрыта ледовым панцирем, имеются лишь полыньи и разводья. Летом многочисленные льдины плавают по водной поверхности. Соленость ниже средней для Мирового океана.

Две бореальные области — *Бореально-Тихоокеанская* и *Бореально-Атлантическая* — имеют значительные черты сходства. Здесь сплошной ледовый покров образуется лишь местами и на значительно менее продолжительное время, чем в Арктической области. Температура воды более высокая, характерны сильные сезонные колебания. Летом велики различия в температуре воды на глубинах и близ поверхности. Численность животного населения велика, поэтому здесь находятся районы массовой добычи ластоногих и промыслового рыболовства. Виды, обитающие в обеих бореальных областях и отсутствующие в Арктической области, называются *амфибореальными*. Это водоросли: некоторые виды рода фукус и порядка ламинариевых, рыбы — многие палтусы и тресковые, беспозвоночные — некоторые асцидии, крабы и многие другие. Л.С.Берг (1933) объяснял такое

распространение тем, что в доледниковое время, когда климат был более теплым, чем в настоящее время, таксоны, имеющие сейчас амфибореальное распространение, встречались не только в бореальных, но и в арктических водах. При последующем охлаждении арктических вод в ледниковый период они сократили свои ареалы за счет арктических частей и до настоящего времени не смогли их восстановить.

Области, занимающие тропические и экваториальные воды, *Тропико-Атлантическая* и *Тропико-Тихоокеанская* – также имеют черты сходства. Для них характерны постоянно высокая температура поверхностных слоев воды, значительные различия между температурой поверхностных и глубоких слоев. Стенотермные теплолюбивые виды обитают в поверхностных водах, а стенотермные холодолюбивые виды – в глубинных. Границы этого региона примерно совпадают в северном полушарии с годовой изотермой 15 °С, а в южном – с изотермой 17 °С. Фауна тропических морей издавна поражала исключительным разнообразием, что понятно, если принять во внимание большую древность тропической фауны, отсутствие в прошлом резких климатических и гидрологических смен, которые могли бы обусловить вымирание фауны, громадность морских просторов. Тропическая фауна обладает большим генетическим единством, целостностью и круготропическим (циркумэкваториальным) распространением, т.е. сохранением единого фаунистического облика во всех частях тропического пояса. В нынешнее время тропическая прибрежная фауна разбита материками и океанами на четыре основные группы: индостпа-цифическую, западно-американскую (восточно-тихоокеанскую), западно-африканскую (восточно-атлантическую) и восточно-американскую (западно-атлантическую) (рис. 89).

Четыре сублиторальные тропические фауны ныне изолированы друг от друга в широтном направлении материками и необъятными просторами океанов (столь же непреходимыми для них, как и материки). В меридиональном направлении обмену между ними препятствуют климатические барьеры (акватории с низкой температурой воды в зимнее время).

Антарктическая область, как и Арктическая, характеризуется постоянно низкой температурой воды и развитием ледового покрова. В обеих областях преобладают стенотермные холодолюбивые виды. В Антарктике наблюдаются скопления криля, значительное количество видов птиц, обитающих на берегах и питающихся в пелагиали, – пингвины, не летающие, но прекрасно плавающие птицы.

Нотально-Антарктическая область сходна по условиям жизни с бореальными областями. Здесь также наблюдаются резкие сезонные различия в температуре воды. Примечательны подъем глубинных вод, богатых биогенными веществами, и связанное с ним обилие жизни. В этой области широко представлено семейство ното-тениевых из отряда колючеперых рыб. Из млекопитающих – гривистый сивуч и южные котики, представители ушастых тюленей, подобно своим бореальным родичам – котикам и сивучам – значительную часть года проводят в морях, а к периоду размножения образуют обширные лежбища на подходящих участках побережий.

Многим водным животным и растениям свойственно биполярное распространение: они встречаются в бореальных областях северного полушария и в нотальной области южного. К ним относятся порядок ламинариевых и семейство фукусов из бурых водорослей, не менее 12 видов китов, котики, обыкновенные тюлени, разнообразные рыбы – кильки, сардины, некоторые акулы и многочисленные беспозвоночные. Л. С. Берг рассматривает биполярность как следствие охлаждения вод Мирового океана, отмечавшееся не только в четвертичном периоде, но и ранее. В такие периоды могла осуществляться миграция северных форм на юг, а южных форм на север, через тропические и экваториальные воды, бывшие более холодными, чем в настоящее время.

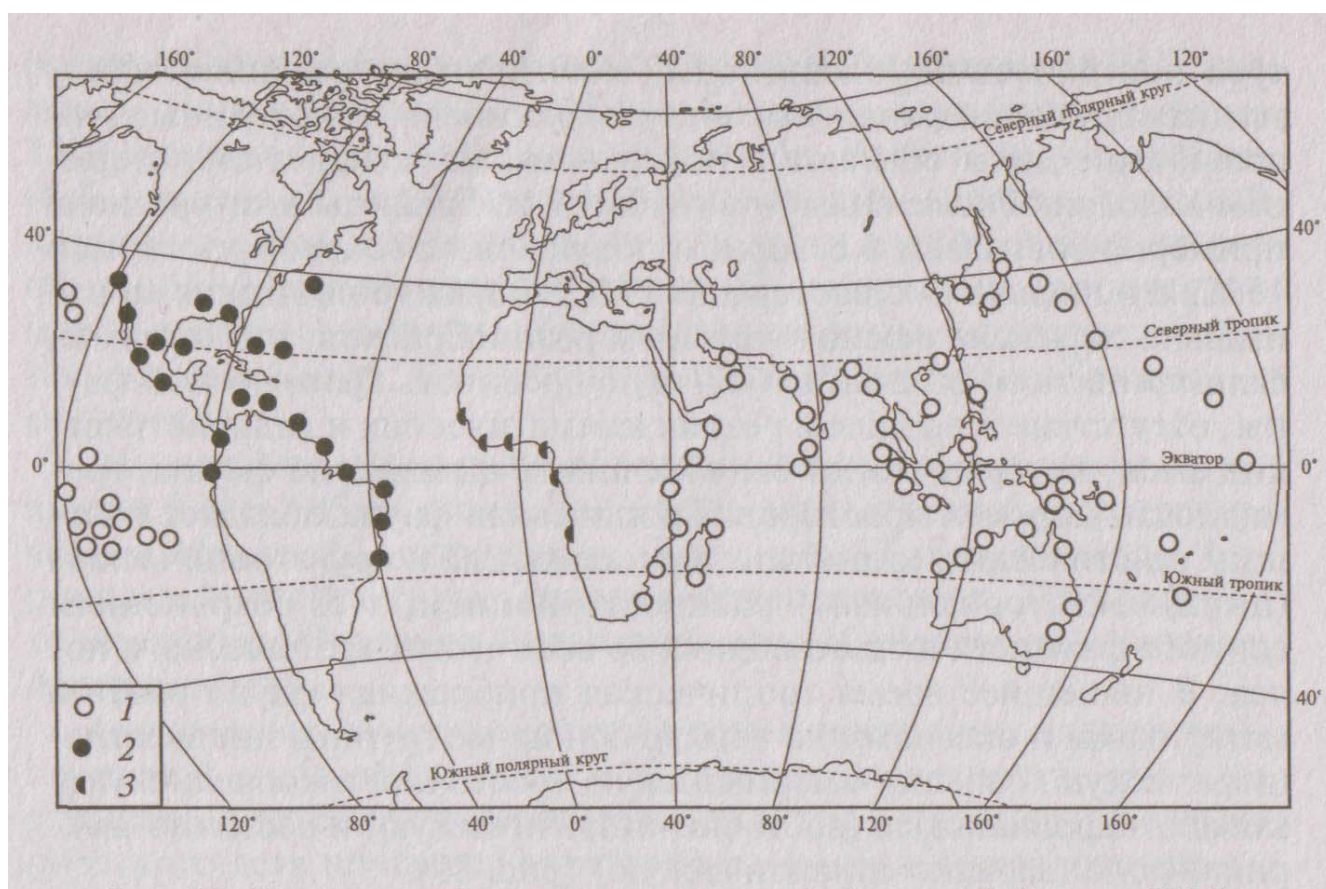


Рис. 89. Группы прибрежной тропической фауны (С.Экман, 1935):/ – индоевтипацифическая и западно-американская (восточно-тихоокеанская); 2 - восточно-американская (западно-атлантическая); 3 • - западно-африканская (восточно-атлантическая)

Пелагиаль. По мнению К.В.Беклемишева (1969), особенность пелагиали как среды обитания состоит в подвижности биотопов. В пелагиали в отличие от неподвижных субстратов границы не имеют строго фиксированного положения, а непрерывно и весьма быстро меняют свое положение по сезонам и от года к году. Вместе с перемещающимися биотопами пассивно переносятся и живущие в них планктонные организмы; горизонтальные миграции nekтона также определяются изменчивостью среды.

Для распространения планктонных организмов решающее значение имеет пассивный перенос течениями. Нектонные животные активно перемещаются в

продолжение всего жизненного цикла, мигрируя в пределах районов, обладающих условиями существования, необходимыми для вида в тот или иной период.

Ареалы организмов пелагиали отличаются высокой подвижностью их границ, «пульсацией» во времени и пространстве, на что обратили внимание Н.В.Парин и К.В.Беклемишев (1966). Первые представления об особенностях ареалов пелагических животных были сформулированы С.Экманом (1935), который отметил существование областей размножения и откорма и связал их с течениями.

Районирование пелагиали несколько различно для nekтона и планктона. Океанический nekтон относительно беден видами и включает представителей немногих групп, из беспозвоночных только некоторых кальмаров, а из позвоночных – хрящевых и костных рыб, немногих морских пресмыкающихся, а также китообразных. Все nekтонные животные способны к целенаправленным миграциям и могут выбирать такие условия среды, которые оптимальны для них в тот или иной период жизненного цикла. Географическое распространение морских птиц, распределение которых во внегнездовой период также определяется активным расселением, очень сходно с распространением nekтонных животных. Основные закономерности географического распространения nekтона рассмотрены Н. В. Лариным (1968) на примере пелагических рыб.

Районирование по планктону имеет длительную историю; последнее деление принадлежит К.В.Беклемишеву (1969).

Бенталь. В морях и океанах шельфы и склоны простираются на всех широтах и охватывают акватории, где имеется значительный перепад глубин, на них проявляются особенности смены флор и фаун, вызванные как климатической зональностью, так и изменениями условий жизни с глубиной.

Как и в пелагиали, в бентали распространение видов связано с водными массами. Поэтому биогеографическая структура этой области основывается на гидрологической структуре океана. В бентали удастся выделить больше регионов, чем в пелагиали, и эндемики имеют более высокий таксономический ранг. Это связано, по-видимому, с различием в количестве биогеографических преград на дне и в толще воды, а также с неодинаковой способностью планктона и бентоса к их преодолению.

У видов с пелагическим развитием контакт между экологически разобщенными донными популяциями взрослых животных осуществляется за счет переноса течениями их молоди, молодь одних популяций вида может осесть в местах, занятых другими его популяциями. Такое явление «местного переноса» личинок донных беспозвоночных течениями в пределах шельфовых вод, особенно в прибрежьях, обычно для морского шельфового бентоса в целом.

Распределение вида в ареале может меняться из-за миграций — сезонных, репродуктивных, кормовых (нагульных) и др., широко распространенных и хорошо изученных у морских донных беспозвоночных. Так, у камчатского краба есть сложная система нагульных и репродуктивных сезонных миграций в пределах Берингова моря и прилежащих районов северо-западной части Тихого океана.

Особо остановимся на случаях, когда пелагические личинки каких-либо донных видов в результате переноса течениями попадают за пределы «зоны размножения» вида в «стерильные области выселения», по терминологии

В.В.Экмана (1953), где встречаются взрослые особи, способные жить, но не способные размножаться. Такие псевдопопуляции морских донных беспозвоночных с пелагическим развитием – широко распространенное в океане явление. Хорошо известны и псевдопопуляции, возникающие в чуждых для вида глубинных зонах.

Батиаль Мирового океана как специфическая среда обитания представлена довольно узкой зоной вдоль берегов материков и отдельными изолированными участками океанического дна. Обмен видами при таком распределении среды обитания затруднен.

Абиссаль. Жизнь в абиссали существует за счет органического вещества, поступающего сверху из «фотического» слоя. Глубоководные животные весьма необычны по своей экологии и адаптациям, среди них много полупрозрачных, бесцветных, а также светящихся форм, которые постоянно живут в условиях абсолютной темноты.

В начале глубоководных исследований, когда была обнаружена большая монотонность в распределении абиотических факторов среды на ложе океана (солености, осадков и температуры), сложилось представление об абиссали, как о единой зоогеографической области (Ortmann, 1896). Впоследствии более углубленные исследования позволили опровергнуть это утверждение. Так, Я.А.Бирштейн (1963) нашел много эндемичных абиссальных видов среди глубоководных равноногих ракообразных. Позднее оказалось, что очень высокая степень эндемизма фауны ракообразных в целом характерна для каждого океанического бассейна. Такие же закономерности распространения были выявлены для двустворчатых моллюсков абиссали, среди 193 видов которых только три оказались глубоководными космополитами.

Анализ богатейших научных материалов, собранных по фауне абиссали советскими морскими экспедициями по всей акватории Мирового океана, позволил Л.А.Зенкевичу и Я.А.Бирштейну (1954) выявить общие принципы дифференциации абиссальной фауны и выделить зону со специфической фауной на глубинах свыше 6000 м — ультраабиссаль, а Н. Г. Виноградовой (1956) предложить принимаемую ныне схему биогеографического районирования абиссали. В работах Н.Г.Виноградовой неоднократно подчеркивалась роль срединно-океанических хребтов в качестве зоогеографических преград, поскольку направление основных зоогеографических границ хорошо соответствует их простиранию.

Об ультраабиссали следует сказать особо. Глубины более 6000 м отмечаются преимущественно в глубоководных желобах, хотя отдельные понижения до 6 — 7, редко до 7,5 км, встречаются в глубоководных котловинах всех океанов, кроме Северного Ледовитого. Суммарная площадь районов с глубинами более 6 км очень мала по сравнению с площадью, занятой абиссальными глубинами (3 — 6 км).

Известно 37 глубоководных желобов, 28 из них находятся в Тихом океане, образуя его периферическое обрамление, 5 в Атлантическом и 4 — Индийском океанах. Согласно общепринятой в настоящее время гипотезе тектоники плит, возникновение краевых желобов, расположенных вдоль побережий континентов или островных дуг, объясняется субдукцией океанических лито-сферных плит на границах их столкновения с соседними плитами (обычно несущими на себе континенты). В процессе погружения края одной плиты под другую и образуется

глубоководный желоб. Все девять самых глубоких желобов со сходными глубинами порядка 9—11 км находятся в западной половине Тихого океана.

Сравнительно немногие желоба другого типа, желоба-разломы, образуются также на границах литосферных плит, но обычно на большем удалении от континентов в районах рифтовых зон, т.е. зон, связанных с образованием подводных горных хребтов и спрединга – раздвижения в стороны соседних литосферных плит в результате подъема и излияния на поверхность дна океана вещества верхнего слоя мантии Земли.

Значительные успехи в изучении фауны глубоководных желобов были достигнуты экспедициями, в первую очередь на судне «Витязь», проводившем более четверти века начиная с 1949 г. регулярные исследования в желобах Тихого и Индийского океанов. Создателем и организатором этого направления в нашей стране был академик Л.А.Зенкевич. Очень большой вклад в изучение жизни в желобах был сделан также датской кругосветной экспедицией, которая впервые провела биологические исследования в пяти глубоководных желобах. Изучением фауны глубоководных желобов и ее зоогеографическим районированием занимался Г. М. Беляев, в книге которого «Глубоководные океанические желоба и их фауна» (1989) подведены итоги всех мировых исследований этой необычной биоты.

Географическое распространение глубоководной донной фауны океана прежде всего теснейшим образом связано с историей океана, формированием его рельефа и с циркуляцией водных масс на большой глубине. В пределах указанных выше зоогеографических подобластей и провинций различные желоба или группы близких желобов выделяются в самостоятельные зоогеографические единицы в ранге провинций. Это обусловлено значительной обособленностью фауны разных желобов, степень эндемизма которой на видовом уровне очень высока: от половины до двух третей всех обитающих в каждом желобе видов оказались эндемичными для соответствующего желоба.

Для глубоководной фауны отмечено существование биполярного, амфиокеанического и циркумтропического типов ареалов.

По мнению Л.А.Зенкевича (1951), исходным материалом для создания и литоральной, и глубоководной фаун служила фауна сублиторали. Морские биогеографы отметили два процесса в формировании абиссальной фауны: ее постепенное образование из местной сублиторальной фауны, а также миграционные потоки с течениями из других глубоководных областей. В каждой акватории соотношение этих двух процессов различно. Например, геологически сравнительно молодое Средиземное море, отделенное от Атлантического океана барьером с глубиной 320 м, и Красное море, отделенное от Индийского океана барьером с глубиной всего 185 м, лишены настоящей глубоководной фауны. На большой глубине эти моря заселены спускающимися из сублиторали формами, здесь формируется своя еще очень бедная видами и малотипичная абиссальная фауна. Океаническая абиссальная фауна в этих морях отсутствует. Историческое прошлое этих водоемов уничтожило исходную глубоководную фауну, новому же проникновению в эти моря океанической абиссальной фауны препятствуют мелководные барьеры проливов, а может быть, и высокая температура и соленость глубинных вод этих морей.

«Оазисы» на дне океанов. Систематическое изучение морского дна близ Галапагосских островов американскими океанологами в 1977 г. с помощью батискафа обнаружило на глубинах около 2,5 км выходы геотермальных вод и богатейший и, главное, – невиданный ранее мир живых организмов.

Необычность оазисов начинается с облика самих скважин. Горячая вода вытекает здесь не из трещин в дне океана, а из высоких башен, и ее шлейфы в виде черных облаков тянутся по течению на десятки метров. За это их и называли «черными курильщиками». В 1986 г. экспедиция на судне «Академик Мстислав Келдыш» нашла гигантские башни «черных курильщиков» в районе Срединно-Атлантического хребта. Основания самых крупных из них достигали в диаметре 200 м, а жерла находились на высоте 70 м. Кроме того, экспедиция обнаружила трубы, давно переставшие куриться. Они, как потухшие вулканы, напоминают о бурных событиях, некогда происходивших в океанской бездне.

Вода, выбрасываемая «курильщиками», необычна. Ее температура достигает 350 — 360 °С, в ней нет кислорода и нитратов, зато присутствует сероводород (точнее, анион HS⁻). Выпадение серы и других веществ, возникающее при охлаждении воды, и придает ей черный цвет. «Черные курильщики» возникают, когда вода просачивается в толщу океанской коры в местах разломов. Там вода нагревается, ее химический состав изменяется, а выходя в конце концов на поверхность и охлаждаясь, она отдает часть выносимых из глубин веществ, которые тут же осаждаются, образуя трубу.

Кроме высокотемпературных источников, приуроченных к участкам активной тектонической деятельности на зонах разломов срединно-океанических хребтов, обнаружены и холодные излияния вод, также лишенные кислорода и обогащенные сероводородом. Они не образуют башен и шлейфов черной воды и поэтому были названы «белыми курильщиками». Всем этим источникам, богатым сероводородом, свойственны особые экосистемы, основу которых составляют сообщества бактерий «хемобиоса», потребляющих серу автотрофных бактерий (рис. 90).

Первые наблюдения глубоководных гидротермальных излияний в 1977 г. поразили исследователей обилием и разнообразием фауны в этих «оазисах на дне океана». На глубине примерно 3 км биомасса донной фауны вместо обычных граммов составляла килограммы и десятки килограммов (до 40 — 60 кг) на 1 м².

Известно уже несколько десятков подобных излияний в Тихом (там их больше всего), Атлантическом, Индийском и Северном Ледовитом океанах. Число уже описанных эндемичных видов приближается к 250. Среди них представлены и эндемичные таксоны высокого ранга, вплоть до класса. Около трети видов приходится на долю многощетинковых червей (полихет), особенно из живущих в трубках «помпейских червей». Столь же разнообразны брюхоногие моллюски. Далее в порядке убывания числа видов следуют веслоногие рачки, десятиногие раки, особый класс – вестиментиферы, двустворчатые моллюски и др. (рис. 91).

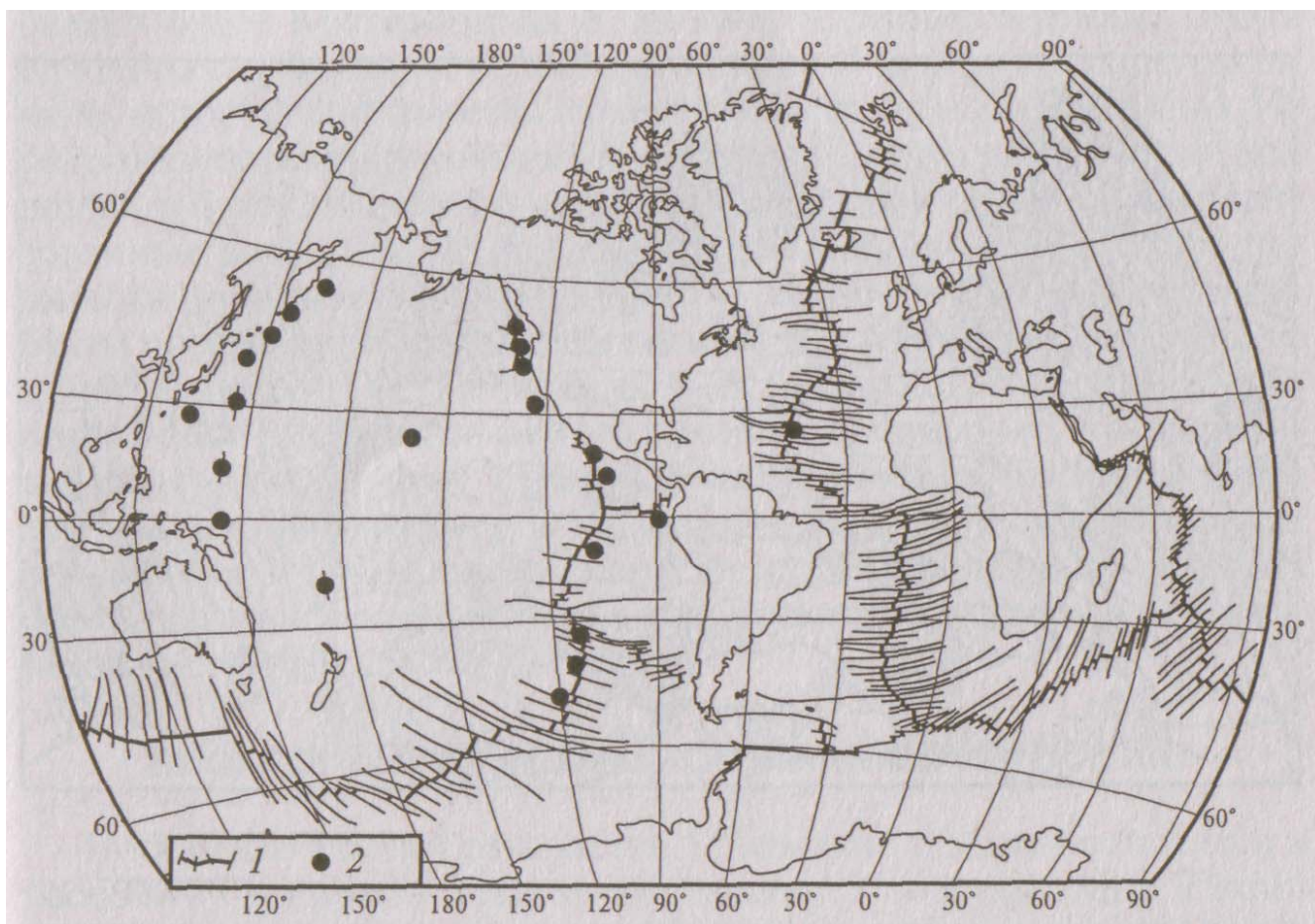


Рис. 90. Зоны разломов (1) и районы обнаружения сообществ хемобиоса (2) в Мировом океане (А.М.Сагалевиц, Л.И.Москалев, 1991)

Исследования экосистем гидротерм обогатили науку открытием вестиментифер: своеобразных, похожих на червей, сидящих в трубках животных, относящихся к новому самостоятельному классу. Вестиментиферы не имеют кишечника и существуют за счет симбиотических бактерий, потребляющих соединения серы.

Гидротермальные морские экосистемы существуют за счет процессов хемосинтетического образования органических веществ. Напомним, что более 100 лет назад выдающийся русский микробиолог С.Н.Виноградский (1856–1953) открыл *хемосинтез* – образование некоторыми бактериями органических веществ из диоксида углерода не за счет солнечной энергии, как при фотосинтезе, а за счет энергии, получаемой при окислении восстановленных неорганических соединений. За последние 35 лет активное исследование дна Мирового океана позволило выявить в многочисленных зонах спрединга и субдукции литосферных плит, теплового разложения газогидратов, выхода грунтовых вод и т.п. на самых разных уровнях – от уреза воды до глубин свыше 6 км – множество участков, населенных специфическими сообществами донных организмов, существующих на основе хемосинтеза. Таким образом, все население Мирового океана может быть разделено по происхождению потребляемого им органического вещества на *фотобиос* и *хемобиос*. Хемобиос в пищевом отношении не зависит от энергии Солнца, но

зависит от нее как от источника кислорода: поступающий в океанские глубины кислород имеет фотосинтетическое происхождение.

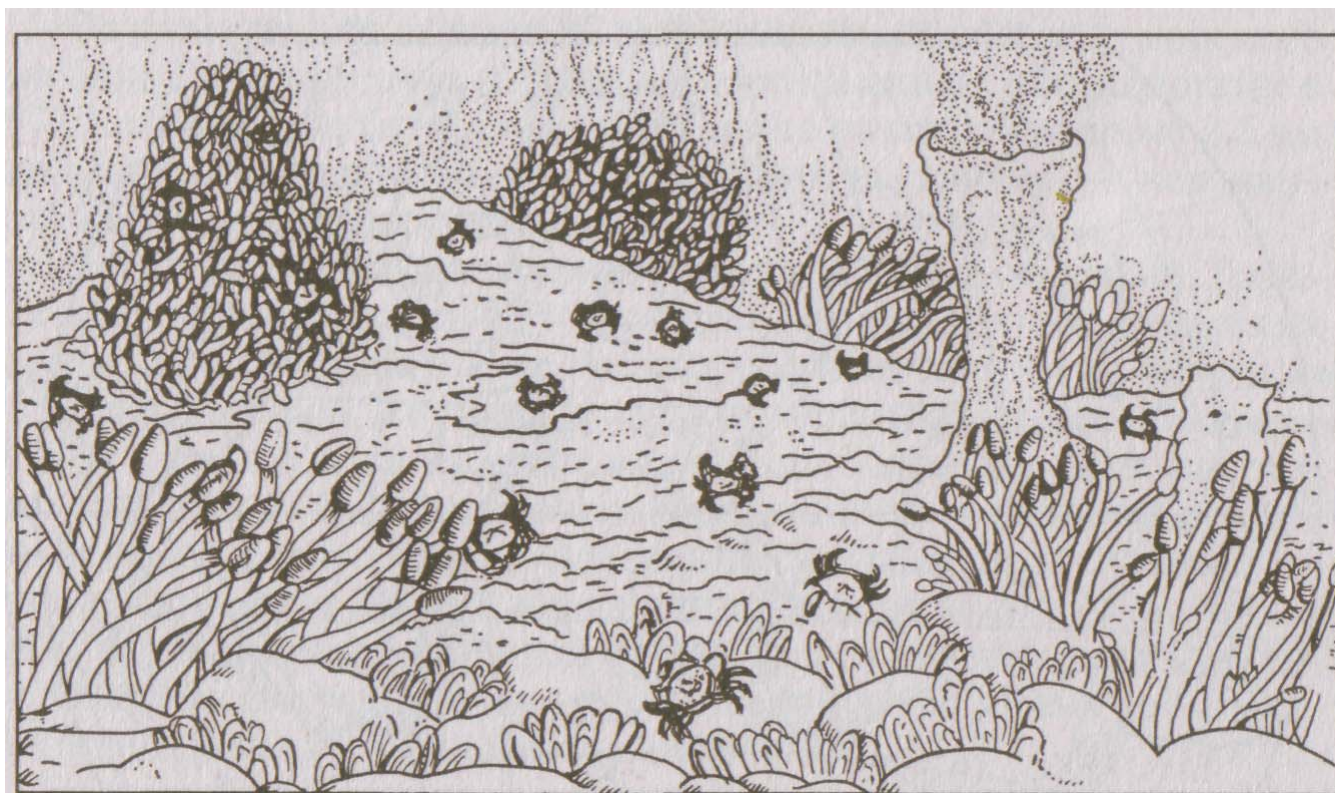


Рис. 91. Типичное сообщество макрофауны гидротермального вента (моллюски, крабы, вестиментиферы и др. вокруг источников серосодержащих подземных вод на дне океана) (Г. Макдональд и др., 1985)

Сообщества хемобентоса на дне океана всегда крайне ограничены по площади – в масштабе океана это точки. Обнаружить их обычными гидробиологическими методами – с помощью тралов и дночерпателей никому не удалось за 100 лет интенсивных биологических исследований океана.

Что же касается биогеографии «гидротермального вента» – так называют экологи хемотрофные донные сообщества, — то здесь сделаны только первые шаги, выявившие привязанность таких экосистем к разломам на дне океана и к зонам выхода на поверхность богатых серой низкотемпературных вод.

Гидротермальные источники в море явление не столь уж редкое; есть они, например, и в районе Курильских островов, в том числе и в сравнительно мелководных заливах. В 1985 г. экспедиция на гидрографическом судне «Таймыр» обнаружила такое своеобразное сообщество организмов в почти изолированной от океана бухте Кратерной на о. Янкича (Средние Курилы). Бухта Кратерная представляет собой затопленный кратер потухшего вулкана, который соединяется с океаном очень мелким проливом. Из гидротермальных источников, расположенных на берегу и под водой, в бухту постоянно поступают горячие и сильно минерализованные воды, несущие серу и ее соединения; со дна бухты пузырями поднимается сероводород. «Плотность населения» на дне бухты составляет сотни и тысячи особей, а биомасса — несколько килограммов на 1 м². По мнению А. В. Жирмунского, основу существования этой уникальной экосистемы составляют,

по-видимому, сбалансированные процессы интенсивного бактериального хемосинтеза и фотосинтеза водорослей. Еще одна отличительная ее особенность – высокая скорость и отлаженность круговорота биогенных веществ, благодаря которой поддерживается стабильность системы.

БИОГЕОГРАФИЯ МОРЕЙ, ОМЫВАЮЩИХ РОССИЮ

Побережье России омывается 13 морями: 6 морей относятся к бассейну Северного Ледовитого океана, 3 - к бассейну Тихого океана, 3 – Атлантического, а Каспийское море не имеет непосредственной связи с океаном и его правильнее бы называть озером. Однако Каспий представляет собой остатки когда-то расположенного здесь большого, со сложной историей моря, и многие его характеристики, как и фауна, могут быть поняты лишь при учете прежних морских связей.

Моря Арктического бассейна, из которых большая часть Баренцева, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское принадлежат России, имеют много общего и по физическим свойствам, и по животному населению. Все они являются эпи-континентальными морями, в разной степени опресненными крупными североевропейскими и сибирскими реками и, за исключением юго-западной части Баренцева моря, находятся в крайне суровых климатических условиях: даже в самое теплое время года по ним плавают льдины. Чем далее на восток, тем слабее сказывается влияние полносоленых и теплых атлантических вод, вносимых в Баренцево море Гольфстримом, и тем беднее становится фауна, и только на самом востоке, в Чукотском море, она опять несколько обогащается благодаря проникающим сюда относительно теплым и соленым водам Берингова моря. Особенно сказывается обеднение населения в литорали и верхних горизонтах сублиторали.

Плавающие льды, которыми Северный Ледовитый океан покрыт всегда, а его окраины - большее время года, определяют биологическую структуру и динамику экосистем арктических морей. С таянием льдов начинается цикл развития трофически связанных организмов: развиваются огромные массы фитопланктона, потребляющие наличный запас питательных солей. Эта вспышка численности фитопланктона вызывает интенсивное развитие зоопланктона. Наступает максимум зоопланктона. К этому времени освобождаются от льда большие пространства. Затем с образованием молодого льда количество планктона резко убывает.

В арктических морях, от Карского до Чукотского, имеется всего один пик численности фитопланктона (биологической весной) и зоопланктона (биологическим летом), в других морях их обычно два.

Особенностью Арктического бассейна является обилие животных, которые летом приходят из рек в море, часто не распространяясь за пределы заливов и губ; осенью они уходят в реки, нередко поднимаясь высоко вверх по ним, и нерестятся в самое холодное время года, преимущественно в пресной воде. Вся эта фауна представляет собой наследие ледникового времени с его системами сильно

опресненных морских бассейнов, в которых вырабатывалась из морской солоноватоводная фауна, приобретшая в равной мере холодноводный облик.

В сибирских морях ярко различаются флора и фауна чисто морская, солоноватоводная и пресноводная. Соответственно распределению воды по солености пресноводные и солоноватоводные планктонные формы проникают далеко на север, а донные морские – далеко на юг. Морская фауна в основной части (более 50 %) состоит из арктических видов, широко распространенных в Высокоарктической подобласти Арктической области.

Особую среду для обитания и расселения животных и мелких водорослей представляют собой плавающие льды. У кромки их держится рыба, а также морские птицы, тюлени, белые медведи.

В биогеографическом отношении наши северные моря относятся к Арктической области, Баренцево и Белое моря составляют часть Нижнеарктической подобласти Арктической области, так же как и юго-восточная часть Чукотского моря. Моря же Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и западная часть Чукотского входят в Высокоарктическую подобласть Арктической области (рис. 92).

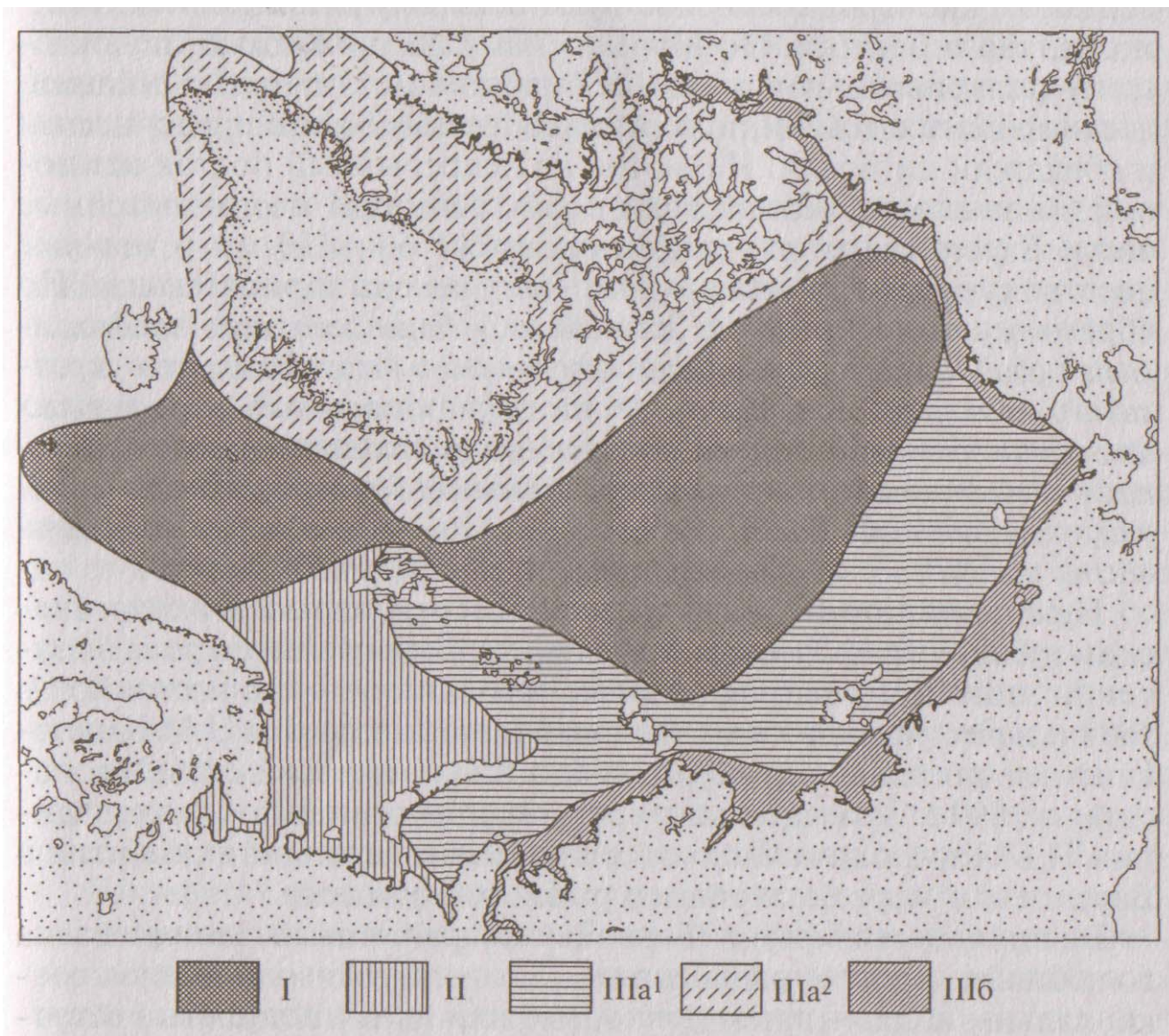


Рис. 92. Биogeографическое районирование Арктической области (Л. А. Зенкевич, 1977): I – абиссальная арктическая подобласть; II – нижеарктическая мелководная подобласть; III – высокоарктическая мелководная подобласть: IIIa¹ – сибирский район; IIIa² – североамериканско-гренландский район; IIIб – солонатоводная провинция

Баренцево море – самое большое из наших арктических морей. Оно лишь в малой степени имеет свойственные береговым морям глубины до 200 м. Преимущественная глубина его вод от 200 до 400 м, но имеются участки и с глубинами свыше 400 м. Несмотря на северное положение, оно относительно теплое, и хотя зимой все море (за исключением юго-западной части) покрыто плавучими льдами, летом от них свободна большая его часть, а в иные годы и море полностью. Это связано с действием Гольфстрима, сильное влияние которого сказывается до западных берегов Новой Земли. Мощному течению Баренцево море обязано своей равномерной, почти океанической соленостью, что наряду с сильным зимним охлаждением поверхностных слоев способствует возникновению вертикальных токов и равномерному распределению кислорода. Благоприятные условия (температура, соленость и содержание кислорода) способствуют богатому развитию как планктона, так и бентоса. По Мурманскому же побережью, не

знающему полярных льдов, в полосе приливно-отливных колебаний, достигающих здесь 4 м по вертикали, весьма богато представлены и обитатели литорали. Несмотря на непрерывный подток все новых и новых масс теплой воды с юга, северные и юго-восточные части Баренцева моря, особенно глубже 50—150 м, это уже царство суровой Арктики, – температура воды отрицательная. По образному описанию Л.А.Зенкевича, *«Баренцево море представляет собой как бы плацдарм между первой и второй линиями укреплений, которыми Арктика и ее население отгорожены от теплых атлантических вод. Первая линия обороны отделяет самую юго-западную часть моря, в которой преобладают бореальная флора и фауна, от остального Баренцева моря, фауна которого в преобладающей части носит уже ясно выраженный арктический характер»*.

Баренцево море – одно из наиболее изученных в экологическом и биогеографическом отношениях. Значительную роль в изучении этого моря сыграли работы экспедиции, организованной в 1898 г. известным русским зоологом и океанографом Н.М.Книповичем, и деятельность Мурманской биологической станции, начатая в 1899 г. Замечательным результатом деятельности экспедиции Н.М.Книповича было открытие им возможности развития в Баренцевом море богатейшего рыбного промысла.

Видовой состав фауны Баренцева моря богатый, хотя ряд теплолюбивых групп – радиолярии, кораллы, головоногие моллюски, сальпы и др. — в нем полностью или почти полностью отсутствуют. Зато двустворчатые и брюхоногие моллюски, иглокожие, ракообразные, губки, асцидии и др. весьма разнообразны. Для Баренцева моря известно 114 видов рыб из 41 семейства. По мере продвижения на восток видовое разнообразие рыб быстро убывает, и в восточной части моря можно обнаружить едва половину указанного количества. Есть киты, различные дельфины и тюлени.

Характерны большие птичьи базары, главным образом из кайр и трехпалых чаек-моевок, а на более северных островах – из малой гагарки, или люрика. Базары на западном берегу Новой Земли, иногда насчитывающие до 1,5 млн птиц, — самые большие в мире. Обилие кормового бентоса и планктона делают Баренцево море районом постоянного обитания или сезонного нагула многих важных промысловых объектов, среди которых имеются представители арктической (сайка, навага, полярная камбала), субарктической (мойва) и бореальной фауны (треска, пикша, сайда, сельдь, морские окуни, морская камбала и др.). Заходят сюда и более тепловодные рыбы – скумбрия, мерланг и др.

Определяющее значение в промысле имеют треска, пикша, сайка, морской окунь, сельдь и мойва, составляющие до 95 % общего вылова. Большое значение в промысле имеют также различные камбаловые, в частности палтус, отдельные экземпляры которого достигают массы 80 кг. Китобойный промысел, процветавший в Баренцевом море в XVIII в., из-за истощения запасов китов упал. Но промысел белухи и лысуна из тюленей развит и сейчас.

Зоопланктон Баренцева моря качественно довольно беден, в него входит примерно 145 видов. Как и в других морях, веслоногие ракообразные составляют преобладающую массу, причем это главным образом *Calanus finmarchicus*,

настоящий хозяин в планктоне холодных морей северного полушария и основной кормилец животных, питающихся зоопланктоном, от медуз до китов.

В открытых частях Баренцева моря масса зоопланктона составляет в среднем для всего моря 140 мг в 1 м³ воды, но в отдельные периоды и особенно в юго-западной части она обычно колеблется от 200 до 2000 мг/м³, а иногда не превышает 6 — 8 г/м³. Можно считать, что сырая масса зоопланктона в Баренцевом море составляет в летнее время примерно 100 млн т. Только для прокорма этой массы зоопланктона необходимо не менее 1000 млн т фитопланктона, который и покрывает эту колоссальную убыль своей способностью к восстановлению путем быстрого размножения. На литорали особенного обилия достигают бурые водоросли, дающие иногда массу в несколько десятков килограммов с 1 м².

Бактерии Баренцева моря составляют очень значительную часть населения в толще воды и дна. Точный количественный учет бактерий показал, что их масса вполне соизмерима с массой всех остальных организмов. Особенно велико количество бактерий в верхнем слое грунта, где в 1 см³ содержится до 500 млн экз.

В состав животного населения дна Баренцева моря входит более 1500 видов, главным образом корненожек, губок, кишечнополостных, моллюсков, червей, иглокожих и т.д. Три группы, слагающие основную массу бентоса Баренцева моря, неодинаково распределены в разных его частях. Моллюски сосредоточены преимущественно в юго-восточной мелководной части моря на глубинах менее 200 м. Иглокожие заселяют более глубокие области западной и северной частей моря. Полихеты распределены более или менее равномерно, но основная масса их заселяет те части моря, которые заняты более мягкими, илистыми грунтами.

Зоогеографический анализ фауны Баренцева моря показывает, что центральная часть моря должна относиться к Нижнеарктической подобласти Арктической области. Юго-западный участок моря, обогреваемый теплыми атлантическими водами, с придонной температурой выше 1 °С следует причислить по составу фауны к Бореальной области.

Белое море, соединенное с Баренцевым посредством широкого, но относительно неглубокого пролива, находится вне влияния Гольфстрима. Зимой оно замерзает, и льды держатся на нем не менее полугода. Таким образом, зимние условия здесь намного суровее, чем в большей части Баренцева моря, хотя Белое море лежит южнее. Летом поверхностные слои его нагреваются до 14-16 °С, глубинные же слои круглый год сохраняют температуру, близкую к -1,5 °С.

В Белое море поступает большое количество пресной воды Северной Двины, Онеги и многих других рек, и оно вследствие недостаточного обмена водами через пролив с Баренцевым морем имеет пониженную соленость. Соленость поверхностных слоев моря составляет 25 — 26 ‰, а глубинных слоев — 30—31‰.

История изучения Белого моря насчитывает более 200 лет. Уже во второй половине XVIII в. петербургские академики И. И. Лепехин, П. С. Паллас и Н. Я. Озерецковский публикуют сведения по фауне Белого моря. Более серьезный научный интерес к изучению растительного и животного населения Белого моря возник в 1837 г., когда академик К. Бэр проездом на Новую Землю посетил некоторые пункты Белого моря и отметил богатство его фауны. Исследования биоты Белого моря были продолжены многими замечательными отечественными

биоокеанологами, а в 1881 г. для проведения исследовательских работ была создана Соловецкая биологическая станция. В 1928 г. опубликована фундаментальная сводка К. М. Дерюгина «Фауна Белого моря и условия ее существования», на многие десятилетия ставшая образцом регионального эколого-биогеографического изучения морей. Современные знания о биологии моря содержатся в обобщающих сводках Л. А. Зенкевича (1949, 1963) и в книге «Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования» (1995).

Особенности биоты Белого моря связаны с четвертичной историей. В эпоху оледенений оно целиком было сковано мощным покровом материковых льдов. Жизнь в нем в это время существовать не могла. Прав был К. М. Дерюгин, когда говорил, что вся беломорская фауна сложилась в позднеледниковую эпоху и насчитывает не более 13 500 лет. Вдоль большей части Белого моря, с северо-запада на юго-восток, занимая глубинную часть Кандалакшского залива и центральную часть моря, тянется глубокий (до 340 м) желоб, представляющий собой не что иное, как ложе громадного ледника.

За немногими исключениями, флора и фауна Белого моря чрезвычайно сходны с флорой и фауной Баренцева моря и являются как бы производными от них, а главное их отличие заключается в относительно небольшом разнообразии обитателей Белого моря: число видов для различных групп составляет 40 — 80 % от флоры и фауны Баренцева моря, причем для фауны уменьшение видового разнообразия ощущается сильнее, чем для флоры. Основная причина этой убыли — понижение солености Белого моря по сравнению с Баренцевым. Фитопланктон, как и в Баренцевом море, на 90 % состоит из диатомовых водорослей и перидиней, а всего представлен 106 видами. Зоопланктон, состоящий из 84 видов, также разнообразнее всего в группах простейших, кишечнополостных и веслоногих ракообразных. Донные макрофиты Белого моря по количеству видов немногим уступают таковым Баренцева моря; в Белом море зеленые, бурые и красные водоросли представлены 134 видами.

Число видов донной фауны в два раза ниже соответствующего показателя Баренцева моря. Рыб же здесь всего 50 видов против 114 видов в Баренцевом море, причем в Белом море отсутствуют многие самые обычные и массовые формы, отмеченные в Баренцевом море, и среди них представители и более теплолюбивой, и более холодолюбивой фаун. В числе первых не представлены и основные промысловые рыбы Баренцева моря (пикша, сайда, морской окунь и атлантическая сельдь), или совсем не заходящие в Белое море, или проникающие в него малыми косяками и спорадически.

Фауна Белого моря в зоогеографическом отношении неоднородна. В литоральной зоне, сильно прогреваемой в летнее время и сохраняющей в грунте тепло на глубине 20 — 30 см, преобладают бореальные флора и фауна. С увеличением глубины количество арктических форм становится все больше и больше, и, наконец, псевдоабиссаль моря заселена фауной, имеющей ясно выраженный высокоарктический характер.

Наибольшее промысловое значение из рыб в Белом море имеют сельдь, сайка, навага. Важную группу промысловых рыб составляют семга и кумжа. Эти две крупные формы лосося издавна ценились за высокие вкусовые качества. Сходство

между ними в том, что они во взрослом состоянии живут в море, а для размножения заходят в реки и часто поднимаются по ним высоко вверх. Есть между ними и существенное различие. Семга, входя в пресную воду, перестает питаться, а кумжа более привязана к рекам и, заходя в них, не перестает кормиться.

Карское море – одно из самых своеобразных и сложных в фаунистическом отношении, наиболее богатое жизнью среди сибирских морей. Состав населяющей его фауны изучен довольно хорошо.

По распределению глубин Карское море можно разделить на две неравные части: меньшую, но более глубокую западную и более обширное мелководное пространство от Байдарацкой губы до Северной Земли на/северо-востоке.

Характерной чертой рельефа дна являются вдающиеся с севера и идущие в меридиональном направлении два глубоких желоба -Св. Анны и Воронина, представляющие собой два залива центральной части Северного Ледовитого океана. Наличие этих желобов оказывает огромное влияние на гидрологический и биологический режим придонных слоев Карского моря. Они обуславливают проникновение с больших глубин Полярного бассейна вод промежуточного теплого слоя и подстилающих его холодных вод с высокой океанической соленостью, а вместе с ними также ряда более мелководных организмов североатлантического происхождения.

Из особенностей гидрологического режима в первую очередь следует указать на большое влияние берегового стока, приносящего в Карское море ежегодно примерно 1500 км³ пресной воды. Несколько более теплые и легкие, опресненные стоком р. Оби поверхностные воды скользят, почти не смешиваясь, по подстилающим их более соленым и холодным водам нижележащих слоев моря. Ниже 50 м температура воды в открытом море падает до 0 °С, а в придонных слоях начиная с глубин примерно 100—150 м в течение почти круглого года температура воды держится в пределах от -1,0 до -1,7 °С. Сезонные и годовые колебания температуры и солености обычно резко проявляются лишь на мелководьях.

По разнообразию фауны Карское море уступает Баренцеву, но значительно превышает разнообразие видов Белого и моря Лаптевых. Можно считать, что число видов животных, обитающих в Карском море, составляет около 70 % фауны Баренцева моря и почти на половину больше, чем в Белом.

В соответствии с распределением экологических условий в придонных слоях, в первую очередь в зависимости от глубины, свойств грунта, температуры и солености, биоценозы донной фауны распадаются на две обширные группы: биоценозы открытого моря и биоценозы прибрежной полосы. По составу фауны и по ее количественным показателям различия между ними очень резки. В обеих частях Карского моря Л.А.Зенкевич (1957) различал четыре группы биоценозов донной фауны:

- высокоарктические глубинные биоценозы с преобладанием иглокожих (главным образом грунтоядных), корненожек, мелких моллюсков и полихет;
- высокоарктические мелководные биоценозы открытого моря также с преобладанием иглокожих, главным образом мелких офиур;
- высокоарктические биоценозы прибрежных мелководий с преобладанием моллюсков (детритоядных и фильтраторов);

- нижнеарктические баренцевоморские биоценозы, видоизменяющиеся в пределах Карского моря из-за выпадения и угнетения ряда нижнеарктических и арктическо-бореальных форм.

По особенностям режима глубинных вод Карское море дает картину резкой двухслойной и в этом отношении может быть поставлено на второе место после Черного. Части дна с глубинами менее 50—100 м заняты довольно богатой фауной с преобладанием двустворчатых моллюсков и полихет, средняя биомасса которых составляет примерно 120 г/м². В более глубоких частях в фауне преобладают иглокожие с очень малой общей биомассой: всего несколько граммов на 1 м².

Если оставить в стороне прибрежную материковую часть моря, а также устья рек и прилежащие к ним части моря, где сосредоточен в довольно большом количестве своеобразный набор промысловых рыб (омуль, сиги, навага, корюшка и др.), остальное море во всей его открытой части с достаточным основанием может быть названо «безрыбным». Донные рыбы Карского моря – это в основном мелкие непромысловые формы. Ничтожное количество рыбы вообще и полное отсутствие крупных промысловых рыб характерно также для морей Лаптевых и Восточно-Сибирского.

Море Лаптевых по гидрологическому режиму и климатическим условиям близко к Карскому, но еще суровее, значительно мельче и сильнее опреснено. Жизнь в нем беднее и количественно и качественно; рыб, например, известен 31 вид против 61 вида, обнаруженного в Карском море.

В Восточно-Сибирском море обитают преимущественно соло-новатоводные и наиболее выносливые морские формы.

Чукотское море довольно соленое, и фауна его богаче, чем в море Лаптевых и Восточно-Сибирском. Рыб примерно 60 видов, из которых 16 – общие с фауной Берингова моря. На о. Врангеля и по берегам Чукотки отмечаются птичьи базары из чистиковых птиц, хотя они развиты слабее, чем на берегах Баренцева моря.

Дальневосточные моря. Огромные краевые моря, отделенные от открытого океана грядами островов, мелководные в северных частях и глубоководные в южных, имеют слабопониженную соленость и резко различающийся температурный режим в зимний и летний периоды: зимой они покрыты плавучими льдами (кроме южной части Японского моря), летом – полностью освобождаются от них. Самое большое из этих морей Берингово, оно же и самое глубокое. Самое мелкое – Охотское море. Фауна этих морей типично океаническая и по богатству, и по разнообразию состава значительно превосходит все прочие моря России. Основу ее составляет бореальная тихоокеанская фауна со значительной примесью арктических форм.

Биогеографические особенности дальневосточных морей во многом определяет мощное теплое течение Куро-Сию, которое дает довольно сильную ветвь в Японское море (Цусимское течение), очень слабо проникает в Охотское и отдельными струями заходит в Берингово море.

Современный этап изучения дальневосточных морей во многом связан с именем гидробиолога К. М. Дерюгина, который организовал в 1925 г. Тихоокеанскую научно-промысловую станцию, ставшую в 1930 г. Тихоокеанским институтом рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) во Владивостоке. Трудami

крупнейших морских биологов страны были выявлены биологические ресурсы дальневосточных морей, сделан ряд фундаментальных открытий. В 1970 г. по инициативе академика А.В.Жирмунского образован Институт биологии моря Дальневосточного научного центра АН СССР, а с 1975 г. во Владивостоке начинает выходить специальный академический журнал «Биология моря».

Богата и разнообразна донная фауна — бентос, в составе которого до глубины 200 м преобладают моллюски, на глубинах 200-600 м обитают иглокожие, а еще глубже — ракообразные и черви. Особенно многочисленная донная фауна развивается в северной части Берингова моря, в Беринговом проливе и южной части Чукотского моря, до 1 кг и выше на 1 м² дна. Очень высока плотность донного населения и в некоторых других местах дальневосточных морей, например на мелководье по западную сторону от Камчатки, в Охотском море, где в летнее время в больших количествах откармливаются камчатский краб, камбала и треска.

Наиболее характерные рыбы — эндемичный для бассейна северной части Тихого океана род дальневосточных лососевых, насчитывающий шесть видов (кета, горбуша, чавыча, нерка, кижуч, сима). Он очень близок к настоящим лососям, и представители его тоже типичные проходные рыбы, которые входят огромными косяками в дальневосточные реки и имеют очень большое промысловое значение.

Киты и дельфины представлены рядом видов, из которых большинство очень широко распространены в Мировом океане. Из ушастых тюленей во всех этих морях водятся эндемичные для северной части Тихого океана котик и сивуч. Настоящие (безухие) тюлени представлены рядом видов: морским зайцем, крылаткой (полосатый тюлень), обыкновенным тюленем и нерпой, которые образуют резко выраженные местные подвиды.

Берингово море имеет сравнительно умеренную температуру воды. Северная часть моря особенно холодная, с относительно бедной флорой и фауной. Здесь водится всего 60 видов рыб. Встречаются белый медведь и морж. Юго-восточная часть, прилегающая к американским берегам, самая теплая, с богатой фауной. В этой части моря обитает 172 вида рыб. Особенно выделяются прибрежные экосистемы Командорских островов. Густые заросли различных водорослей, часть из которых имеет слоевища длиной до 10-12 м, поднимаются на поверхность моря с глубины 20 — 30 м. В них скрываются разнообразные рыбы и богатейшая фауна беспозвоночных.

Летом для размножения на лежбища Командорских островов выходят котики, которые проводят большую часть жизни в открытых морях умеренных широт Тихого океана. Каланы, или морские выдры, сохранившиеся только на Командорах и в очень малых количествах кое-где у тихоокеанских берегов Северной Америки, ведут оседлую жизнь и постоянно держатся в прибрежных участках моря среди зарослей морской капусты, защищающих их от злейших врагов всех морских млекопитающих — крупных китов-касаток. В противоположность рыбоядному котику питается калан преимущественно морскими ежами. Промысловая ихтиофауна представлена треской, минтаем, сайкой, сельдью, камбалами, палтусами, морскими окунями, терпугами, тихоокеанскими лососями, мойвой, макрурусами, угольной рыбой.

Биологические ресурсы Берингова моря интенсивно эксплуатируются, запасы большинства объектов промысла (камбалы, морские окуни, лососи, камчатские крабы и др.) находятся в напряженном состоянии. Объем рыбопродукции на шельфе превышает 1500 кг/км^2 , в пелагиали – 500 кг/км^2 и достигает уровней, свойственных наиболее продуктивным районам мира.

Охотское море хотя и расположено южнее, но холоднее Берингова. Фауна этого моря чрезвычайно богата и разнообразна, и процент эндемичных форм в ней очень высок. Рыб примерно 300 видов, из них почти четверть – эндемичных, а 30 – промысловых. Более половины видов охотской ихтиофауны представлено рыбами, обитающими во всех трех морях, и они, за немногими исключениями, холодноводные.

По рыбным запасам Охотское море занимает видное место среди наших дальневосточных морей, а по объему промысла – одно из первых мест в мире. Основную ценность составляют лососевые дальневосточная и камчатская семга, близкая к настоящему лососю, а также кета и горбуша. Важное место в промысле занимает сельдь, которая распространена по всем трем морям, но особенно большие скопления образует у северного побережья Охотского моря, куда подходит огромными косяками в начале лета. Широко распространена и треска, значительные количества которой отмечаются у западных берегов Камчатки. Мелководья Японского, Охотского и Берингова морей только узкой полосой расположены вдоль побережья, что ограничивает возможности развития донного рыболовства. Богатейший планктон представляет неограниченные пищевые ресурсы для планктоноядных рыб (рис. 93).

Современная рыбопродуктивность Охотского моря достигает $1300—1400 \text{ кг/км}^2$. В последние годы 65 — 70 % всего вылова рыбы и рыбных объектов на Дальнем Востоке (2300 — 2400 тыс. т) приходилось на Охотское море - главный рыбопромысловый бассейн России. Основную часть добычи составляли важнейшие промысловые объекты: минтай, крабы, сельдь и лососи. Биологические ресурсы Охотского моря сохраняют приоритетное значение для российского рыболовства и в обозримом будущем, поэтому важнейшей задачей остается ежегодный мониторинг как состояния запасов промысловых объектов, так и биоресурсов в целом.

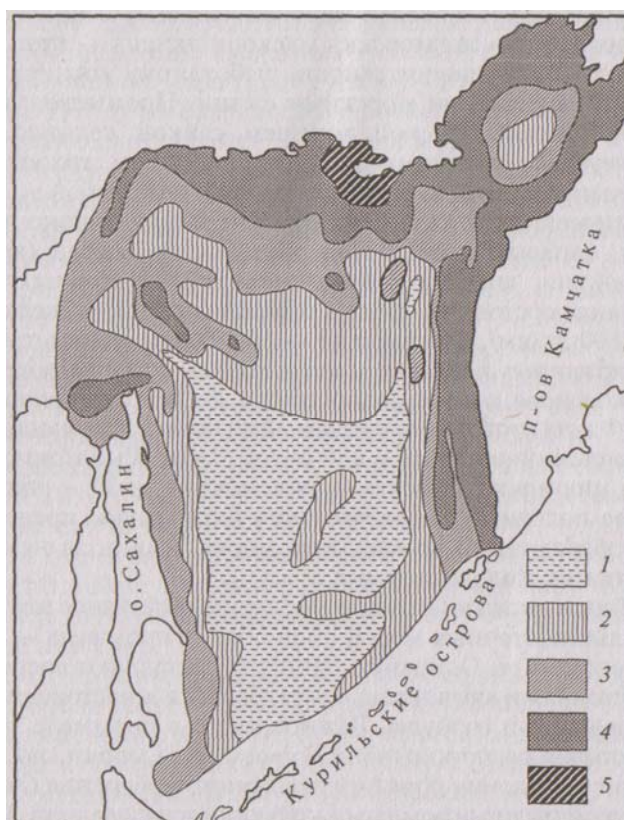


Рис. 93. Распределение биомассы бентоса (г/м²) в Охотском море (М. И. Савинков, 1960):

1 — < 5; 2 — 5—50; 3 — 50—200; 4 — 200—1000; 5 — свыше 1000

406

ЯПОНСКОЕ МОРЕ-самое тёплое из дальневосточных морей России. Глубинная часть, занимающая без малого всё его дно и спускающаяся до 3000 м, а местами и ниже 4000 м, полностью обособлена как от смежных морей, так и от океана. Благодаря влиянию тёплого и холодных течений южная и восточная части моря намного теплее, чем северная и западная, что очень сильно сказывается на животном мире.

Фауна Японского моря по разнообразию превосходит в несколько раз фауну Берингова и Охотского, а также фауну наших северных и южных морей. В Японском море известно до 600 видов рыб. Это разнообразие фауны обусловлено присутствием как северных холодолюбивых представителей, так и субтропических и даже тропических. В целом в фауне Японского моря преобладают теплолюбивые формы в его южной части. Вплоть до Владивостока доходят такие субтропические виды, как тунцы, скумбрия, летучая рыба, собака-рыба из иглобрюхих, огромная рыба-молот из акул, которая летом изредка встречается в Татарском проливе. У берегов наблюдаются отдельные случаи появления и таких тропических форм, как парусник, морские черепахи.

Донные рыбы Японского моря, в частности треска и различные камбалы (их насчитывается здесь до 40 видов), в связи со слабым развитием в этом море материковой ступени водятся в нём сравнительно в небольшом количестве. Ещё меньше в нём лососевых рыб, придерживающихся северной части этого моря. Из

беспозвоночных характерны ряд моллюсков: гребешки, белые ракушки, устрицы, а также голотурии-трепанги.

Промысловая ихтиофауна северо-западной части моря представлена холодноводными формами: навага, минтай, треска, сельдь, камбалы, терпуг и др. На юге преобладают тепловодные виды: скумбрия, ставрида, волосозуб, сайра, анчоус и др. До 1940-1941 гг. в Японском море в большом количестве заходила тихоокеанская сардина (иваси), вылов которой достигал 2 млн т. В последующие годы в результате изменения гидрологических условий у южных берегов Японии, где происходит её нерест, численность этой рыбы резко сократилось. За последние годы, однако, наблюдается возрастание запасов иваси, и в 1975 г. её вылов у берегов Японии достиг 800 тыс. т.

Общий вылов морских объектов в Японском море превышает 1 млн т., больше всего (свыше 0,6 млн т) пелагических (скумбрии, ставриды, анчоуса, волосозуба и др.) и значительно меньше придонных. Рыбопродуктивность моря довольно высока: 830 кг/км² донных рыб и примерно 700 кг/км² - пелагических.

У восточных берегов Японии количество добываемой продукции на шельфе достигает 1300-1500 кг/км², пелагеали – 1200-1300 кг/км², т.е. существенно превышает подобные показатели других районов Мирового океана.

Балтийское море относится к бассейну Атлантического океана и вытянуто с юга на север почти на 1200 км. По гидрологическому режиму и фауне оно занимает обособленное положение среди прочих морей России. Сообщаясь лишь узкими проливами с Северным морем, будучи в общем мелководным и получая много воды из рек, море очень сильно опреснено, а поскольку в этом регионе зима относительно суровая, северная часть моря замерзает на 4 — 6 месяцев. Соленость, особенно низкая в верхних слоях воды, постепенно убывает по направлению к северо-востоку, почти сходя на нет у вершин Ботнического и Финского заливов. В том же направлении убывает число видов животных. В юго-западной части моря, прилегающей к проливам, соленость может претерпевать сильные колебания, иногда в течение коротких промежутков времени. Значительная разница в солености поверхностной и глубинной воды Балтийского моря объясняется прежде всего наличием двух течений. Поверхностным течением (сливным) более пресные воды выносятся в проливы, более же соленые воды вносятся в море придонным течением.

В истории Балтийского моря пресноводная фауна несколько раз захватывала водоем почти полностью. Пресноводные формы проникают в него до солености 4 — 5 ‰, а отдельные встречаются и при солености 7 ‰. Из пресноводных моллюсков здесь обычны различные прудовики, неритина, битиния, палюдина и катушки. Часто встречается рачок водяной ослик, обильны личинки мотыля.

В течение ледниковых эпох Балтийское море все было покрыто громадными массами льда, и жизнь, как и в Белом море, существовать в нем не могла. Можно допустить, что формирование современной балтийской фауны произошло в течение последних 12—13 тыс. лет, когда море освободилось ото льдов. Таяние льдов наполнило балтийскую котловину громадными массами воды. Уровень образовавшегося таким образом широко разлившегося ледового озера-моря был выше уровня океана, и его воды стекали на запад в Атлантический океан, а на востоке перекрывали Ладожское озеро. Фауна этого ледового озера была скудна и

имела чисто пресноводный характер. Примерно 12 тыс. лет назад Балтийское море вступило в новую фазу – Иольдиевое море. Когда уровень моря понизился, установилась широкая связь с Северным морем, и в Балтийское хлынули соленые морские воды, а также населявшие их флора и фауна. В это время море было заселено арктическими холодноводными видами, в том числе гренландским тюленем.

Иольдиевая фаза в истории Балтийского моря существовала недолго (500 — 700 лет). В результате значительного поднятия суши Балтийское море снова отделилось от океана и воды его претерпели вторичное очень сильное опреснение. Это Анциловое озеро - море заселилось пресноводной фауной, и само название дано по руководящему ископаемому этого периода – *MOJunocKyAncylusfluviatilts*. Одновременно оно было заселено и другими моллюсками-прудовиками, беззубками и прочими обитателями пресных вод. Эта фаза продолжалась свыше 2200 лет.

Новое опускание суши в районе проливов вызвало увеличение притока в Балтийское море соленой морской воды и заселение его соответствующей флорой и фауной. Наступила фаза так называемого Литоринового моря, когда соленость воды достигла уровня на 5 — 6 ‰ выше современного, а фауна была более «морской», чем сейчас. Температура воды, как и в «анциловое» время, была выше современной на 2 — 3 °С. Эта фаза имела длительность примерно 4000 лет. Особенно характерны для этого времени моллюск литорина, по имени которого назван и этот период, а также мидия, съедобная сердцевидка и др. Примерно 3000 лет назад опять обмен водами с Северным морем уменьшился, Балтийское море слегка опреснилось, температура воды немного понизилась и водоем перешел в современное состояние.

Бедность фауны Балтийского моря и относительное однообразие условий существования обуславливают и малое разнообразие донных биоценозов. Только в южной и предпроливной части моря число биоценозов увеличивается, вся же основная часть моря занята, по существу, одним биоценозом донного моллюска *Macoma baltica*. Подобно планктону, бентос не образует в Балтийском море таких мощных скоплений, как в прилежащих частях Атлантического океана или даже в Баренцевом море. Только в юго-западной части моря и у входа в Финский залив биомасса бентоса достигает сотен граммов на 1 м². Обычно же она выражена несколькими десятками граммов.

Фауна Балтийского моря по происхождению смешанная. В общем она представляет собой сильно обедненную бореально-атлантическую фауну с сильной примесью пресноводной и значительным содержанием арктических форм. К атлантическим видам относятся, например, треска, камбала, обыкновенная сельдь (образующая местный подвид), морская игла, килька. Некоторые из них отсутствуют в более северном Баренцевом море, но отмечаются в Средиземном и Черном. Таковы, например, морской конек и скумбрия. Из пресноводных рыб укажем судака, щуку, леща.

Арктические формы концентрируются преимущественно в северо-восточной, наиболее холодной части моря. Типичным представителем их является четырехрогий бычок-рогатка, широко распространенный вдоль арктических берегов Евразии и Америки, в Белом море и по большим озерам Карелии и Финляндии, но

отсутствующий в Баренцевом море. Есть здесь и нерпа, имеющая циркумполярное распространение и обитающая также в Ладожском озере.

Своеобразное место в фауне Балтийского моря занимают со-лоноватоводные мигранты с далекого юга – из Каспийского моря, проникшие туда совсем недавно, можно сказать, в последнее столетие, по Волге и Мариинской системе каналов с речными судами. Это гидроидный полип *Cordylophora caspia*, двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* и рачок-амфипода.

Для Балтийского моря характерно слабое вертикальное перемешивание вод, что препятствует подъему придонных запасов азота и фосфора в верхние, продуктивные слои. Кроме того, понижает процессы биологического продуцирования в Балтийском море и значительное зимнее охлаждение. Довольно бурно протекающий весенний период «цветения» планктона быстро заканчивается, как только питательные соли оказываются использованными. Зимой в центральной части моря отмечены «заморы» – почти полное исчезновение растворенного в воде кислорода. В силу этого продуктивность планктона на тех же широтах в Атлантическом океане в несколько раз выше и с переходом из Северного моря в Балтийское резко падает.

Южные моря (Черное, Азовское и Каспийское) сильно отличаются друг от друга по физическим свойствам, однако они имеют много общего в гидрологическом режиме и по составу обитателей. В теплое время года поверхностные слои этих морей сильно нагреваются (до 27—30°C), тогда как зимой они значительно охлаждаются и в большей или меньшей степени покрываются льдом, даже Черное море замерзает у северо-западных и северо-восточных берегов.

Низкая соленость вод – основная причина, почему в них водятся многие пресноводные животные, в том числе из рыб: щука, судак, плотва (на Черном и Азовском морях называемая таранью, на Каспийском – воблой), лещ, сазан (иначе, карп) и др., проникающие сюда из рек. Для всех этих морей характерно присутствие осетровых, эндемичного рода каспийско-черноморских сельдей, богато представлены бычки.

Сходство между нашими южными морями обуславливается прежде всего единым происхождением, связанным с историей развития древнего морского бассейна Тетиса в продолжение почти всего неогена. В течение этого времени неоднократно менялась степень изоляции отдельных морей и связанные с ней фазы опреснения и осолонения морских вод.

В составе фауны выделяется своеобразная реликтовая группа (называемая «каспийской»), унаследованная от Тетиса. В большем или меньшем количестве представлены арктические и средиземноморские мигранты, отдельные представители которых проникли вплоть до Аральского моря. В большем или меньшем числе в состав фауны входят также и выселенцы из пресных вод.

Особенность гидрологического режима всей системы южноевропейских водоемов состоит в сравнительно затрудненной вертикальной циркуляции воды. Слабое, а иногда очень слабое перемешивание вод приводит к застойным явлениям в морях, к отсутствию кислорода в глубинах, насыщению вод сероводородом и накоплению неразложившихся органических веществ в донных осадках. С особенной интенсивностью этот процесс идет в Черном море, где в некоторых

донных отложениях количество органического вещества достигает 35%. Такие илы подобны сапропелям и в высушенном виде могут гореть. Это органическое вещество уже не включится в круговорот веществ, оно погребено на десятки миллионов лет.

Следует выделить процесс сероводородного брожения в Черном море, протекающий здесь в громадном масштабе. Впервые в «Глубомерной» черноморской экспедиции 1890—1891 гг. были проведены микробиологические исследования и академиком Н.Д.Зелинским установлено насыщение воды с 125 — 200 м и до дна сероводородом. Была выделена особая бактерия — *Microspira aestuarli*, образующая сероводород. Общее количество газообразного сероводорода, содержащегося в водах Черного моря, превышает 16 тыс. км³.

С переходом из Средиземного в наши южные моря из-за значительного падения солености изменяется качественный состав планктона. Число видов солоноватоводных и пресноводных форм, главным образом зеленых и синезеленых водорослей, резко возрастает и составляет 43 % всех форм фитопланктона.

Азовское море по показателям биологической продуктивности стоит на первом месте среди всех морских водоемов мира. Максимальная биомасса фитопланктона в период цветения достигает колоссальной величины 200 г/м³, в Каспийском море она вдвое меньше - 100 г/м³; 10—15 г/м³ довольно обычные показатели биомассы фитопланктона в Азовском и Каспийском морях в весенне-летнее время. Подобную картину можно наблюдать и в отношении бентоса. В Азовском море биомасса бентоса достигает максимума (300 — 500 г/м² и более), в Черном море ее показатели составляют до нескольких сот граммов на 1 м², дальше на восток она опять снижается.

Улов рыбы на единицу площади в Средиземном и Азовском морях различается в 150 — 200 раз.

Замечательным явлением в жизни южных морей можно считать постоянные миграции рыб, которые имеют одну общую направленность: для откорма на восток, в районы с более обильной пищей, а в зимнее время и для размножения — на запад, в более теплые моря. С началом лета из Средиземного моря в Черное мигрируют массы рыб и среди них пелагида, скумбрия, хамса и др. Многие черноморские рыбы, «зимующие» в южной, более теплой части Черного моря, летом перемещаются на север в более кормные места, недоступные им в зимнее время. Отмечается массовый переход некоторых рыб из Черного моря через Керченский пролив в Азовское. К зиме они покидают его.

Таким образом, рыбы, населяющие Черное и Азовское моря и способные перемещаться на большие расстояния, используют с наибольшей для себя выгодой в разные периоды года и на разных стадиях своего жизненного цикла различные районы трех морских водоемов. Нечто подобное на суше можно видеть в сезонных миграциях перелетных птиц.

Черное море по физическим свойствам и по видовому составу обитателей из всех южнорусских морей лучше всего отвечает понятию «море». Реки дают ежегодно в Черное море примерно 400 км³ пресной воды, т.е. примерно 0,001 всего объема моря. Больше половины этой воды приносит Дунай. Особенность Черного моря состоит в том, что животные и растения заселяют лишь верхние слои воды: у

берегов до глубины примерно 200 м, в открытом море – еще более поверхностные воды, местами лишь до 90 м.

Несмотря на сообщение через проливы Босфор и Дарданеллы со Средиземным морем, фауна Черного моря в 14 раз беднее его по видовому составу и совсем лишена ряда групп, широко распространенных в последнем. Это обеднение связано как с понижением солености, так и с тем, что глубже 120–150 м начинается «царство сероводорода» и все организмы, жизнь которых связана с большими глубинами, естественно, не могут в нем существовать.

Температура поверхностной воды в летнее время достигает у побережий 27 — 28 и даже 29 °С, а в центральных частях моря до 22 °С. С глубиной температура падает и с 150—200 м до дна остается постоянной в течение года (около 9 °С). В зимнее время поверхностные воды Черного моря сильно охлаждаются. В северной его части, в северо-западном и северо-восточном районах, зимой температура может опускаться до -1,4 °С и образуется лед. Поверхностные слои остальных участков моря, особенно южных, сохраняют температуру 8 —9 °С.

Черноморский фитопланктон включает примерно 150 видов одноклеточных водорослей, причем основная их масса относится к диатомовым (свыше 50 видов); немного уступают им перидинеи (36 видов). Вследствие значительного опреснения воды в планктоне преобладают зеленые и синезеленые водоросли. Как в морях и океанах умеренной зоны, в развитии фитопланктона имеют место два максимума осенне-зимне-весенний, когда наблюдается массовое развитие диатомовых, и летний – период доминирования перидинеи. Во время «цветения» воды количество клеток фитопланктона диатомовых в одном литре достигает десятков миллионов, а перидинеи – десятков тысяч. Как обычно, у побережий и в заливах планктон гораздо обильнее (до нескольких миллиграммов, а иногда и граммов в 1 м³ воды), чем в открытых частях моря, где его количество не превышает нескольких десятков миллиграммов в 1 м³. С глубиной количество фитопланктона уменьшается и на отметке 100 — 200 м сходит на нет.

Общий характер распределения донной фауны от уреза воды до глубины 200 м был установлен С. А. Зерновым (1912), который описал восемь основных типов биоценозов бентоса, опубликовал первую биогеографическую карту распределения морского бентоса. Биомасса бентоса, по его данным, составляет 0,5 — 4 кг/м², а во всем море - 15 — 20 млн т.

Рыб в Черном море примерно 150 видов. По сравнению со Средиземным морем (около 550 видов), черноморская ихтиофауна бедна. Она состоит в основном из средиземноморских мигрантов (105 видов), относительно не требовательных к солености воды. Таковы, например, из прибрежно-донных рыб два вида ската, султанка, морской ерш, морской конек, зеленушки, кефали, из пелагических – хамса (анчоус), скумбрия (макрель), акула-катран (единственная широко распространенная в Черном море, достигающая лишь одного метра длины) и т.д. Значительную группу составляют черноморско-каспийские реликты, например каспийско-черноморские сельди и многочисленные бычки. Наконец, большую группу образуют, по существу, пресноводные рыбы, распространенные в этом море, например щука и судак.

Рыбный промысел дает на Черном море до 50 тыс. т, он приурочен к районам развития фитопланктона и бентоса.

Весной через Босфор в большом количестве входят в Черное море хамса, скумбрия, пелагида, луфарь, ставрида, тунец, шпрота, сардина и некоторые другие рыбы. Рыбы Черного моря мигрируют на откорм из западной его части в северо-западную, а из восточной части - через Керченский пролив в Азовское море.

Морские млекопитающие представлены в Черном море тремя видами. Из них многочислен настоящий дельфин, или дельфин-белобочка, имеющий длину 1,5 — 2 м, длинное, острое рыло, черную спину и светлые, как и брюхо, бока. Это обитатель открытого моря, питающийся мелкой пелагической рыбой, и лишь отдельные особи случайно подходят близко к берегам. Держится он косяками, число голов в которых достигает иногда нескольких тысяч. Более мелкий тупомордый пыхтун, или морская свинья, придерживается берегов и устьев рек и питается главным образом мелкой донной рыбой. Наконец, афалина, являющаяся, как и белобочка, космополитом, — прибрежный дельфин, скрывающийся днем среди скал, а ночью охотящийся небольшими группами, преимущественно за крупной придонной рыбой.

Азовское море — самое маленькое и мелкое из всех морей России. Общий приток пресной воды из Дона и Кубани составляет примерно 60 км², т. е. почти четверть всего объема моря. В силу этого в восточной части Таганрогского залива соленость падает до 2 — 3 ‰, в центральной части моря она достигает 10–11‰, в части, прилежащей к Керченскому проливу, 17,5‰, в северном Сиваше (Гнилое море) — 40 ‰. В зимнее время Азовское море замерзает, в иные годы на 4 — 4,5 мес. Толщина льда достигает 80 — 90 см.

Основную массу фауны составляют средиземноморские вселенцы, некоторые из них нашли здесь исключительные условия для массового развития. Все это эвригалинные формы, встречающиеся при солености от 7 до 27 ‰, а некоторые из них даже от 2 до 50 — 70 ‰. Меньше представлены понтические реликтовые формы, которые, за немногими исключениями, обитают при солености 3 — 5‰. Для азовской фауны свойственны также ультрагалинные формы, столь типично выраженные в Сиваше и в массовых количествах встречающиеся при солености выше 30 ‰, среди них — рачок *Artemia salina*.

Из средиземноморских иммигрантов наибольшее значение имеют группы полихет (22 вида), моллюсков (12 видов) и амфипод (11 видов). Качественное обеднение средиземноморской фауны в Азовском море можно видеть на следующем примере: из 137 видов кишечнополостных Средиземного моря здесь обитают только 3, из 1450 видов моллюсков 12, из 300 видов планктонных веслоногих ракообразных 8, из 51 вида крабов 1, из 223 видов амфипод - 12 видов и т.д.

Две основные фауны Азовского моря — средиземноморская и реликтовая понтическая — существуют отдельно, не смешиваясь. В восточной части Таганрогского залива сосредоточена реликтовая фауна, в западной — средиземноморская, а между ними расположена широкая зона с соленостью 3,6 — 7,2 ‰, где обитают только самые эвригалинные представители обеих фаун.

Донные биоценозы Азовского моря характеризуются высокими показателями биомассы и продуктивности и наряду с этим очень малым числом видов, входящих в состав биоценоза. Здесь двустворчатые моллюски значительно превышают по

обилию все другие группы животных. С полным правом Азовское море может быть названо моллюсковым морем, где две формы (кардиум и синдесмия) значительно преобладают по численности над остальными. В восточной части Таганрогского залива, перед дельтой Дона, на отмелях предустьевых районов в большом количестве обитают также пресноводные двустворчатые моллюски.

Громадные массы планктона и бентоса используются рыбой -конечным звеном пищевых цепей. Благодаря мелководности моря бентос легко доступен всем рыбам, даже пелагическим. Несъедобных групп в нем очень мало, крупные организмы также отсутствуют, даже единственный обитающий в Азовском море крабик -брахиотус –во множестве поедается рыбами. Особенно интенсивно идет откорм рыбы в более мелководной части Азовского моря до глубины 5 —6 м, в его восточной и северной частях. В восточной половине моря летом концентрируются лещ, севрюга, тарань, и поедание ими бентоса настолько велико, что биомасса его к осени существенно снижается.

Всего в Азовском море обитает 79 видов рыб. По составу фауна близка к черноморской, но ряд рыб, распространенных в Средиземном и Черном морях, в Азовское не проникают. Однако здесь есть некоторые пресноводные рыбы, отсутствующие в Черном море, например линь и язь. Вместе с тем в Азовском море водится много рыб, распространение которых в Черном море ограничено опресненными лиманами. Здесь же они встречаются в больших количествах (окунь, сазан и др.). Из дельфинов в Азовском море обычна только морская свинья.

Часть рыб, например бычки, держится в Азовском море круглый год, часть их приходит на теплое время года из рек (судак, лещ, сазан, тарань), часть - из Черного моря (хамса, камбала, сельдь). Азовский промысел строится на ценных в пищевом отношении осетровых, карповых и судаке. Они составляют почти половину всего улова, дают примерно четверть добываемых в России осетровых и примерно половину общей добычи судака.

В последние 20 лет Азовское море было сильно загрязнено пестицидами и тяжелыми металлами, выносимыми с речным стоком, в нем повысилась соленость из-за уменьшения притока речной воды, забираемой в больших объемах на орошение и технические нужды. Это привело к уменьшению числа видов планктона и временами массовому развитию гребневиков.

Каспийское море – величайший в мире замкнутый водоем, несколько превосходящий по площади Черное море, – с водой небольшой солености (2—13‰), населенный своеобразной реликтовой, ранее гораздо более широко распространенной фауной.

Полностью изолированный и на тысячи километров удаленный от Мирового океана, расположенный во внутренних районах Евразии, он обладает многими свойствами моря: большая площадь и объем воды, сильная штормовая деятельность, своеобразный гидрохимический режим. Каспий – крупнейшее озеро мира: на его долю приходится более 40 % всего объема озерных вод мира. Площадь Каспия при нынешней высоте его уровня составляет около 400 тыс. км² (без залива Кара-Богаз-Гол), объем воды – 78 тыс. км³. Впадина моря вытянута меридионально почти на 1200 км при ширине 200 — 450 км, длина береговой линии (вместе с островами) – около 7 тыс. км.

Как бы естественным образом Каспийское море делится на три части – северную, очень мелководную (не более 10—12 м), среднюю, с глубинами до 770 м, и южную, еще более глубокую (до 1000 м). Средняя и южная части Каспия разделены мелководьем на широте Апшеронского полуострова. Особенностью Каспия являются сильные колебания его уровня, в том числе понижение почти на 2 м в 30—50-е и подъем в 90-е годы прошлого столетия.

По температурному режиму северная и южная части Каспия сильно разнятся. В летнее время в поверхностных слоях по всему морю устанавливается высокая температура от 24 °С в северной части до 27 °С — в южной. В зимнее время различия очень резки: в открытых южных акваториях Каспия температура не опускается ниже 9 °С, а в его северной части падает ниже нуля, и на поверхности моря образуются льды, во многих местах сплошные и сохраняющиеся в течение нескольких месяцев. С глубиной температура воды падает, но глубже 400 м она постоянна весь год и составляет 5—6 °С.

Периодическая изменчивость уровня Каспия – один из самых ярких его феноменов. В историческое время Каспийское море располагалось ниже уровня Мирового океана. С момента начала инструментальных наблюдений (с 1830 г.) за уровнем моря амплитуда его колебаний составила 4 м, от -25,3 м (по отношению к нулю уровня Мирового океана) до -29 м в 1977 г. В XX столетии уровень Каспийского моря существенно изменялся дважды. В 1929 г. он стоял на отметке около -26 м и был близок к этой отметке в течение почти столетия, поэтому такое положение уровня рассматривалось как среднемноголетнее или вековое. В 1930 г. уровень стал стремительно снижаться. Уже к 1941 г. он понизился почти на 2 м. Это привело к обсыханию обширных прибрежных площадей дна. Понижение уровня продолжалось до 1977 г. и достигло отметки -29,02 м. Это самое низкое положение за последние 200 лет.

В 1978 г. началось, вопреки всем прогнозам, повышение уровня моря. По состоянию на 1994 г. уровень Каспийского моря находился на отметке -26,5; за 16 лет уровень поднялся более чем на 2 м. Скорость этого поднятия составила 15 см/год. Приращение уровня в отдельные годы было выше и в 1991 г. достигало 39 см (рис. 94).

В середине 90-х годов тенденция к подъему уровня Каспия оценивалась как устойчивая. Балансовым методом прогнозировалось, что к 2005 г. уровень может достигнуть отметки -24,8 м с обеспеченностью 5%. Однако, поскольку причины колебаний уровня Каспия недостаточно ясны, не исключалось, что быстрый подъем уровня может смениться фазой стабилизации или даже его падением. Фактически, фаза подъема уровня с 1995 г. сменилась фазой его стабилизации и падения, продолжительность и интенсивность которой также не поддается прогнозу. В 1996 г. (впервые с 1978 г.) отмечено понижение уровня в среднем за год на 18 см.

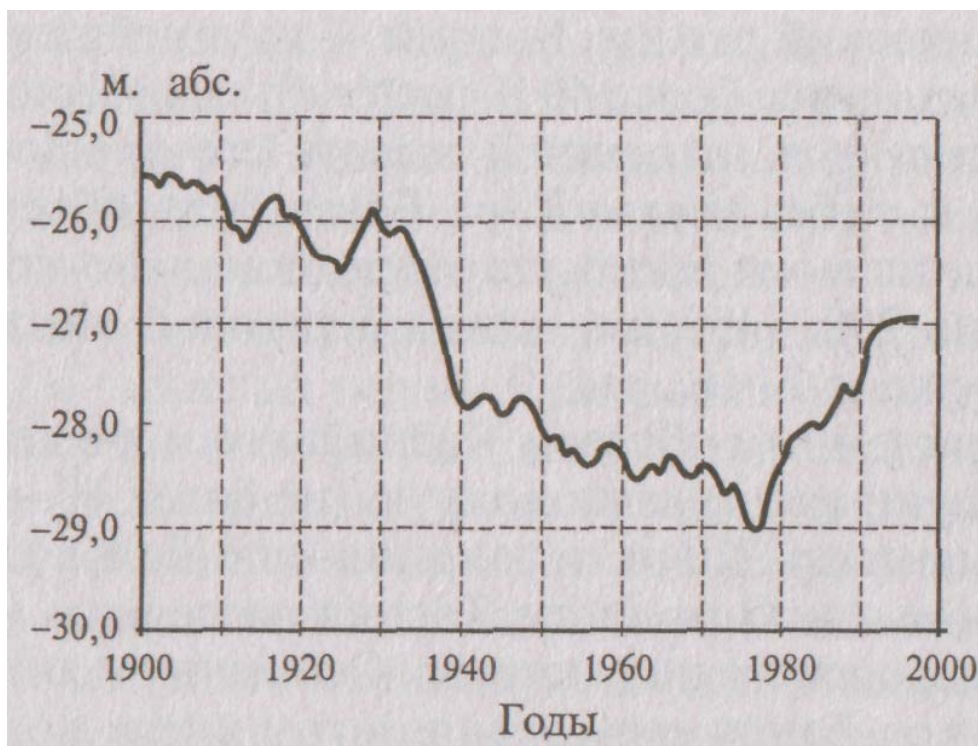


Рис. 94. Колебания уровня Каспийского моря (Р. К. Клиге, 2001)

Исторические и палеогеографические данные свидетельствуют о том, что изменения уровня Каспия квазипериодического характера с амплитудой до 15 — 25 м являются его характерной чертой в течение последних 5 — 2 тыс. лет.

Р. К. Клиге (1998) показал факт обратной связи колебания уровня Каспия и Мирового океана за последние 2000 лет. При этом если уровень Мирового океана изменялся в амплитуде около 1,4 м, то уровень Каспия колебался в пределах 6 м. Отсюда следует, что неустойчивость «озерной среды» существенно выше океанической. Если же иметь в виду несоизмеримо малые размеры Каспия по отношению к океану, то становится очевидным, сколь нестабильна среда Каспия и каким высоким уровнем экологической пластичности должны обладать виды, выживающие в его акватории или связанные с ним как со средой обитания.

Изменения уровня приводят к глубоким преобразованиям береговой зоны, изменениям условий размещения многочисленных видов гнездящихся птиц, нагулов многих видов рыб, солености, уровня грунтовых вод на прилежащих территориях. Сложная структура террас показывает историческую «нормальность» этих обратимых преобразований.

В период падения уровня Каспия все подобные преобразования рассматривались как катастрофа для состояния его ресурсов и экосистем. Как катастрофа трактовался и последующий подъем. Однако повторяемость и периодичность этих преобразований позволяют считать биоту Каспия весьма приспособленной к ним. Судя по всему, разнообразие само по себе не страдает от всех этих естественных колебаний и изменяется лишь его структура. Более того, фрактальная природа колебания уровня Каспия показывает, что граница Каспия как региона должна рассматриваться как функция времени.

Как обширный водоем Каспийское море имеет длительное палеогеографическое развитие, включавшее стадии открытого, полуизолированных и изолированных бассейнов. Его новейшая геологическая история характеризуется резким нестационарным режимом чередованием трансгрессивных и регрессивных эпох, определявших основную тенденцию палеогеографического развития береговой зоны.

Высокое биоразнообразие водных и прибрежных местообитаний и сообществ, а также смешение видов в Каспийском море уникально. Регион Каспийского моря находится на пересечении путей миграций миллионов перелетных птиц. Водные виды включают пресноводных рыб, мигрирующих рыб, которые размножаются в реках и нагуливаются в море, и рыб, которые живут исключительно в море. Осетровые – известны среди рыб, приспособленных к сильно изменяющейся солености Каспийского моря. Каспийский тюлень – распространенный промысловый вид, свидетельствует о возможных древних связях с видами тюленей, обитавшими в холодных арктических водах.

Современный Каспий по происхождению является частью древнего слабосоленого Понтического озера, существовавшего 5 - 7 млн лет тому назад. Поэтому наиболее древними организмами является группа солоноватоводных. Среди них отмечается наиболее высокий процент эндемичных видов и даже родов.

Благодаря относительно стабильному во времени режиму солености (постоянно солоноватоводному) и его географическому положению почти все автохтонные виды обнаружены в средней части Каспия и соответственно наивысшее число эндемичных видов насчитывается здесь. Напротив, северная часть Каспия обладает наибольшим разнообразием местообитаний и их биоты. Это обусловлено наличием крупных рек, таких, как Волга и Урал, благодаря стоку которых происходит смешение морской и пресноводной фауны. Именно через речную систему Волги в разное время могли проникнуть в Каспийское море арктические и средиземноморские виды.

В ледниковый период из арктических морей в Каспий проникли тюлень, белорыбица, лосось, мелкие ракообразное. Обычные же для морей, соединенных с океаном, головоногие моллюски, медузы, губки, многощетинковые черви, полипы и другие в Каспии отсутствуют, но, как показали акклиматизационные мероприятия, хорошо приживаются. В Каспийском море этих гидробионтов нет, так как в Черное море из Средиземного они попали тогда, когда Каспий был уже изолирован, и только морская игла, атерина и один вид бычка, попавшие в Каспий до его разъединения с Черным морем, имеют средиземноморское происхождение.

В пределах Каспия выделено более 200 культур гетеротрофных бактерий, принадлежащих к 60 видам и 22 разновидностям родов *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Sarcina*, *Chromobacterium*. В северной части Каспия содержится больше видов и разновидностей бактерий, чем в его южной и средней частях, что опять же связано с поступлением волжских вод, богатых биогенными элементами. Из 145 исследованных штаммов 59 могут окислять сырую нефть. Всего в Каспии описано 13 видов аспорогенных дрожжей, относящихся к четырем родам. Все они в небольших количествах обнаружены в водах северной части Каспия и некоторые из

них активно ассимилируют нефть и нефтепродукты. Fe- и Mn- окисляющие бактерии наиболее многочисленны и разнообразны в илах этой части Каспия.

Во всем Каспийском море зарегистрировано около 450 видов фитопланктона, 120 видов и форм зоопланктона, 380 видов мак-розообентоса и 126 видов и подвидов рыб. Распределение этого биоразнообразия по акватории неравномерно, наибольшее разнообразие наблюдается в северной части Каспия благодаря его особым гидрологическим, физическим и геологическим условиям. Например, из 450 видов и форм фитопланктона 414 обитает в северной части Каспия и только 71 — в южной. Фитопланктон представлен шестью основными отделами, из которых наиболее богаты видами *Bacillariophyta* и *Chlorophyta*. Кроме этого, *Chrysophyta* и *Euglenophyta* представлены 1 — 5 видами, которые обнаружены только в северной части Каспия. Основная биомасса фитопланктона сосредоточена в дельтах Волги и Урала, а также на границе, разделяющей северную и среднюю части моря. Дельтовые районы обладают наибольшим разнообразием видов. Причем 203 вида относятся к пресноводным. Количество истинно морских видов невелико (39 видов) в северной части Каспийского моря.

В зоопланктоне Каспийского моря веслоногие представлены 18 видами, ветвистоусые 24 видами, коловратки 33 видами. С учетом пресноводных видов из дельт Волги и Урала количество видов веслоногих возрастает до 50, ветвистоусых до 43, а коловраток до 300 видов. Таким образом, основное разнообразие видов зоопланктона приурочено к дельтовым районам и опресненному северному участку Каспия. Однако большинство автохтонных видов (около 50 % зоопланктофауны) обитает при солености 12 — 23 ‰, в основном в глубоководной части моря. Пять представителей арктических видов также являются глубоководными и выдерживают высокую соленость. Представители Средиземноморского комплекса в основном эвригалинны и обитают во всех районах Каспия. Эндемизм планктофауны достаточно высок и представлен 16 видами ветвистоусых рачков, семью видами веслоногих рачков и двумя видами коловраток, что составляет около 20 % общего числа видов.

Донная фауна Каспийского моря образована 379 видами — представителями 13 классов. Как и для всей фауны Каспия, среди донной фауны высок процент эндемизма на родовом и видовом уровнях (41 %). Эндемизм характерен для ракообразных и моллюсков, что свидетельствует о древности экосистем Каспия. В целом донная фауна распределена следующим образом:

- автохтонный Каспийский комплекс – 310 видов;
- средиземноморский комплекс — 29 видов;
- арктический комплекс – 9 видов;
- пресноводный комплекс — 31 вид.

Более половины автохтонных видов приспособлены к различным условиям солености и температуры. Донная фауна северной части моря по сравнению с его средней и южной частями гораздо беднее в видовом отношении. С продвижением с юга на север постепенно исчезают автохтонные двустворчатые и брюхоногие моллюски, нематоды, турбеллярии, глубоководные амфиподы, изо-поды и кумовые. В северной части моря обнаружено 234 вида донных животных, 132 вида

автохтонного комплекса, 4 вида средиземноморского комплекса и ни одного представителя арктического комплекса.

Состав ихтиофауны, как отмечалось, отражает сложную эволюцию этого водоема. Представители современной каспийской ихтиофауны впервые появились 5 — 7 млн лет назад в слабо осолоненном Понтическом море. Среди них были рыбы следующих родов, типичных для современных пресных и солоноватых вод: *Huso*, *Adpenser*, *Clupeonella*, *Alose*, *Rutilus*, *Scardinius*, *Tinea*, *Pelecus*, *Cyprinus*, *Cobltis*, *Perca* и представители семейства *Gobiidae*.

В Каспийском море обитают представители 17 семейств рыб. Большинство из них карповые (33 % общего числа видов), бычки (28 %) и пузанки (14 %). Относительно высокий процент составляют осетровые (5,5 %). 63 вида и подвида рыб (50 %) по происхождению являются автохтонами, 5 видов относятся к средиземноморскому комплексу, два вида – к арктическому и 56 видов и подвидов (44 %) – к пресноводному комплексам. Восемь видов рыб появилось в Каспии в результате деятельности человека (кета, пестрый и белый толстолоб, белый амур, речной угорь, гамбузия и два вида кефалей).

По сравнению с Мировым океаном и соединенными с ним морями животный мир Каспийского моря беден видами, особенно строго морскими группами. Здесь полностью отсутствуют кораллы, иглокожие, крабы, скаты, акулы, китообразные. Однако очень высок процент эндемичных видов (около 60 %). Основную часть фауны составляют каспийские автохтоны. Некоторые из них имеют морских предков (некоторые сельди), другие - пресноводных, например карповые и окуневые. Очень характерную группу составляют переселенцы из Арктики, попавшие сюда в послеледниковое время, главным образом по речным системам. Из рыб к ним относятся белорыбица (из лососевых) и настоящий лосось, или семга, обе образующие в Каспии местные подвиды, из млекопитающих - каспийский тюлень, очень близкий к северной нерпе. Весьма примечательно, что размножаются эти по происхождению северные животные в зимнее время, тюлень – на льду. Дельфинов нет.

Эндемизм прослеживается начиная с рода и возрастает при переходе к более мелким таксономическим категориям. Во всем Каспии в настоящее время обитают представители четырех эндемичных родов, 31 эндемичного вида и 45 эндемичных *in»*чип рыб. Наибольшее количество эндемичных видов и подвидом от» сится к семействам бычковых и сельдевых, что свидетельств о энергичном процессе видообразования в этих группах. Каспие гидрологические условия позволили образоваться разным группам сельдей — проходной, полупроходной и морской. Различия этих групп достигли видового статуса, что привело к образованию шести новых эндемичных видов. Причины быстрого видообра to вания бычковых не ясны. С одной стороны, некоторые морские вилы приспособились к обитанию в опресненных дельтовых водах, с другой – максимальное видовое разнообразие бычковых отмечается в глубоководных районах моря.

Наряду с видами рыб, ареал которых сравнительно ограничен, имеется много форм, совершающих протяженные миграции из одних зон Каспия в другие, а также из моря в реки. Из состава ихтиофауны моря наибольшее количество форм

относится к категориям морских и речных рыб, остальные к проходным и полупроходным (табл. 10).

В море нерестятся преимущественно сельдевые и бычковые, кефали, атерина и морской судак. В реках и водоемах дельты и поймы рек размножаются представители семейства осетровых, сельдевых, лососевых, карповых, окуневых и др. Некоторые рыбы размножаются как в море, так и в реках, причем для одних (бычковые, каспийский пузанок, килька обыкновенная) основными являются морские нерестилища, в то время как для других (сазан, усач) речные.

В распределении ихтиофауны Каспия, как и всей его фауны в целом, ярко выражена вертикальная зональность. Основная масса рыб обитает в прибрежной зоне до глубины 50 — 75 м. К пелагическим рыбам Каспия относятся все виды сельдей, килек, атерина, кефаль, вобла, судак, сом. По количеству форм (видов и подвигов) число пелагических рыб равно числу придонных рыб, однако по массе в море преобладают пелагические рыбы, главным образом кильки (обыкновенная, анчоусовидная-и большеглазая).

Таблица 10 Распределение ихтиофауны по биологическим группам

Биологические группы	Виды и подвиды	
	Количество	%
Морские	53	43,5
Речные	42	34,4
Проходные	18	14,7
Полупроходные	9	7,4

Биологическое разнообразие и биомасса видов водных биоресурсов преобладает в северной части Каспия. Ихтиофауна этого района представлена 17 семействами, 53 родами и 63 видами и подвидами. Здесь обитают осетровые (севрюга, белуга, шип, русский осетр), лососевые (белорыбица), карповые (лещ, сазан, вобла), окуневые (судак), а также каспийский тюлень, обычны многочисленные колонии водоплавающих птиц (гуси, утки, цапли, лысухи).

Небольшое разнообразие видового состава каспийских рыб по сравнению с Черным и Средиземным морями сопровождается в то же время высокой численностью отдельных форм, что ставит Каспийское море на первое место по величине ихтиомассы среди других морей юга Европы.

В Каспийском море обитает шесть видов осетровых. Это древняя филогенетическая группа. Такого разнообразия осетровых больше нет нигде в мире. Наличие разветвленных и обширных речных систем, таких, как Волга, Урал, Кура и др., позволили существовать богатейшему видовому и экологическому разнообразию осетровых Каспия, освоивших весь богатый спектр местообитаний. Это привело к максимальному освоению осетровыми ресурсов Каспия.

Уникальность Каспийского моря как природной лаборатории состоит в том, что здесь существующие условия позволяют сохраняться древней группе осетровых и активно развиваться другим группам рыб, таким, как бычки и сельди.

Для большинства рыб продолжительность жизни не превышает 6—8 лет. Особняком стоят осетровые, которые живут значительно дольше: белуга – до 60 лет, осетр – до 40 лет ихеврюга – до 30. Наиболее короткий цикл у килек, бычков и пуголовков – 2 — 4 года.

По экологии и характеру использования акватории моря среди каспийских рыб можно выделить прежде всего группу проходных, очень богато представленных здесь. К ним относятся вобла, многие другие карповые, осетровые, лососевые и некоторые сельди, к полупроходным стерлядь, судак, лещ и некоторые сельди. Каспийские сельди совершают в пределах моря регулярные миграции. Зимой все они концентрируются в южной и средней частях Каспия, летом перемещаются для усиленной кормежки в северную и среднюю части моря.

Экосистемы Каспия, особенно его мелководной северной части, высокопродуктивны и в отношении фитопланктона, и зоопланктона, и бентоса, которые составляют кормовую базу для рыб. Среди рыб, питающихся донной фауной, можно различить моллюскоедов (например, вобла), ракоедов (многие бычки, лещ и сазан), червеедов (осетр, севрюга и стерлядь) и, наконец, хищников (белуга, судак и некоторые сельди).

Каспийское море – один из богатейших рыбных бассейнов не только России, но и всего мира. Объясняется это как его кормно-стью, так и исключительно благоприятными условиями для размножения и роста рыбы. Дельта Волги и мелководная северная часть моря представляют собой огромную нагульную область. Каспий богат особо ценными промысловыми рыбами. Так, в Черном море обитает 180 видов рыб, в Средиземном море 540 видов, а во всем Каспии только 62 вида. С учетом речных видов рыб это число возрастает до 126 видов и подвидов. Большинство рыб идентично рыбам Черного и Азовского морей, а некоторые – представителям Средиземного и Красного морей.

Из каспийских рыб промысловое значение имеют только 40 видов и подвидов, причем такие виды, как минога, шемая и усач, в уловах встречаются весьма редко.

Общий вылов рыбы в Каспийском море обычно составлял примерно 5 млн ц, причем главным образом он приходился на северную часть Каспийского моря, дававший в среднем 31 — 32 кг рыбы с 1 га. В нем добывают больше половины общего улова особенно ценных пород. В начале 30-х годов прошлого столетия была произведена массовая акклиматизация из Азовского моря в Каспий двух видов ценной промысловой рыбы – кефали. Кефаль сильно размножилась в Каспийском море и в настоящее время представляет собой существенный объект промысла.

Состояние рыбных запасов Каспия в настоящее время обусловлено продолжавшейся в последние годы трансгрессией и многоводностью Волги. Улучшившиеся условия способствовали увеличению биомассы всех звеньев пищевой цепи – фито- и зоопланктона, бентоса. Благоприятная трофическая обстановка в северной части Каспия сложилась для нагула обыкновенной кильки, полупроходных рыб и севрюги. Однако абсолютная численность осетровых по сравнению с 1991 г. продолжает снижаться и составляет 25 — 30 млн экземпляров.

На фоне резкого сокращения осетровых выросла доля их молоди в целом по Каспию для всех видов с 56 до 70 %, что предполагает восстановление промысловых запасов через 8—16 лет.

РАССЕЛЕНИЕ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ

Теоретические основы акклиматизации морских организмов впервые были разработаны в 1940 г. Л. А. Зенкевичем. В настоящее время интродукция рыб и беспозвоночных стала одним из основных методов повышения продуктивности водоемов: уловы переселенцев доведены почти до полумиллиона центнеров. На счету 20 специализированных производственно-акклиматизационных станций, размещенных в основных рыбопромысловых бассейнах страны, почти 300 вселений более 40 видов рыб и 10 видов беспозвоночных в 300 с лишним водоемов. Это значит, что каждый год расселяют почти 13 млн производителей и разновозрастной рыбы, примерно 400 млн личинок, 130 млн молоди и столько же беспозвоночных.

В Каспийское море с его своеобразной и качественно небогатой фауной Л. А. Зенкевич предложил ввести новые формы из фауны других морей, которые могли бы увеличить и улучшить кормовую базу для промысловых рыб и в первую очередь для осетровых. Для разрешения этой задачи был акклиматизирован один из видов морских кольчатых червей рода *нереис*, основной кормовой объект Азовского моря. В 1939—1941 гг. по инициативе Л. А. Зенкевича в Каспий было перевезено примерно 65 тыс. червей *нереис*. В 1944 г. в северо-западной части Каспия в желудках отловленных осетров была обнаружена масса *нереис*, а в 1948 г. вид расселился уже на площади 30 тыс. км². В отдельных местах численность его достигает 1800 экземпляров на 1 м² и массы 86 г, а общее его количество в ряде мест составляет почти 1,5 — 2 млн ц. Расчеты показывают, что в течение года рыбы должны поедать в северной части моря не менее 2 млн ц *нереис*.

Рыбоводы давно мечтали более полно использовать кормовые ресурсы Каспийского моря. В марте 1976 г. из Ушаковского рыбозавода Камчатской области на Чайкендский рыбозавод в Азербайджане было доставлено 50 тыс. оплодотворенных икринок кижуча — самого теплолюбивого из всех тихоокеанских лососей. К апрелю икринки благополучно выклюнулись, в середине мая были выпущены в более теплую воду. Отсюда молодь кижуча в возрасте 7,5 месяца была доставлена в устье Куры. Выживаемость от завезенной икры до выпуска молоди составила 83 %. Первые результаты выращивания кижуча в новых условиях показали, что тихоокеанский новосел значительно быстрее растет, чем куринский и стальноголовый лососи, и даже быстрее, чем у себя на родине. Дальний Восток — давний и постоянный поставщик лососей для акклиматизации в европейской части России. Первую партию горбуши вселили в бассейны Баренцева и Белого морей еще в 1956 г. Почти все особи горбуши живут год с небольшим. Но этот скороспелый вид лосося очень продуктивен. Средняя масса к концу нагула близка 2 кг — показатель, которым не обладают другие виды лососевых рыб. Так было положено начало длительному эксперименту, который продолжается и поныне. Горбуша прижилась. За эти годы она расселилась на восток до Енисея, на запад до бассейнов

Карского, Норвежского и Северного морей. Стала она объектом промысла и норвежских рыбаков, которые называют ее «русским лососем». Наши рыбаки поймали на Мурмане более 2,5 тыс. ц товарной горбуши, почти 200 тыс. производителей было учтено в 1992 г. в реках Мурманской области. Баренцево море стало «вторым домом» и для камчатского краба, переселенного сюда вместе с горбушей. Уже не раз здесь в сети попадались самки крабов с икрой. Значит, они прижились в новой среде, где теплое течение Гольфстрима во многом смягчает режим северных морей.

Чрезвычайно оживился и международный обмен животными-переселенцами. Поскольку природные условия России и Северной Америки во многом сходны, акклиматизация американских рыб была успешно осуществлена уже несколько раз. Таков, например, полосатый окунь – морская рыба, живущая до 20 лет, по ценности не уступающая лососю, только значительно крупнее его: достигает 2-метровой длины и массы 50 кг, которую он набирает довольно быстро. Родина этого окуня – атлантическое и тихоокеанское побережье Северной Америки, но может жить он и в пресной воде. В 1968 г. тысячу мальков полосатого окуня выпустили в Таганрогский залив Азовского моря, заселили им и Черное море. Убедившись, что рыба прижилась, американского переселенца перевезли в Дон и Днестр.

Стальноголовый лосось – представитель рода благородных лососей • - обитает на Тихоокеанском побережье от Калифорнии до Аляски. По пищевым качествам равен семге, быстро растет, устойчив к заболеваниям и перепадам температуры, что позволяет широко акклиматизировать его в разных географических зонах: озерах Прибалтики и Карелии, Мингечаурском водохранилище, в Каспийском и Черном морях. Еще одна североамериканская рыба -буффало, или рыба-буйвол, при нересте «буйствует» – шумно плещется, выскакивает из воды. Рыба быстрорастущая, за несколько лет нагуливает свыше 40 кг. На Кубани и в Днепре, где уже созданы ее маточные стада, самки буффало созревают к 3 — 4 годам.

ГЛАВА XI БИОГЕОГРАФИЯ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ

Экосистемы внутренних водоемов весьма своеобразны по составу и существенно отличаются от морских сообществ. Организмы, способные жить как в пресной, так и в морской воде, составляют редкое исключение.

Внутренние водоемы сыграли особую роль на ранних этапах развития экологии. Они и в первую очередь озера наиболее пригодны для экологических исследований. Озеро * - замкнутая, резко ограниченная экосистема, многие процессы круговорота веществ в которой протекают почти независимо от ближайшего окружения и, таким образом, доступны для наблюдения и измерений. Не слишком сложно создать искусственный биоценоз «микрокосм» – в лаборатории и с помощью экспериментов вмешиваться в ход протекающих в нем биологических процессов. Самый простой аквариум представляет собой экосистему, в которой с небольшими затратами можно поддерживать экологическое равновесие, исследовать взаимодействие биотических и абиотических факторов, количественно измерять потоки веществ и энергии, искусственно менять параметры биоценоза. Вот почему фундаментальные экологические закономерности, особенно касающиеся структуры и функционирования экосистем, впервые изучены именно лимнологами. Наиболее актуальная ныне проблема загрязнения окружающей среды также впервые стала обсуждаться в лимнологии в связи с загрязнением водоемов и необходимостью обеспечить население городов чистой питьевой водой.

Основоположником научной лимнологии заслуженно считают швейцарского ученого Ф. А. Фогеля, выполнившего классические исследования на Женевском озере по созданным им методикам, а в 1885 г. обосновавшего цели и задачи лимнологии как самостоятельной области географии на Международном географическом конгрессе в Лондоне. Создателями эколого-биологического направления в лимнологии считают А.Тинемана и Е. Наумана. Ими предложена биологическая (трофическая) классификация озер, основанная на связи экологических процессов в водоемах с особенностями их водной массы. Заслугой этого направления является разработка теории биологической продуктивности водоемов, ставшей основой рыбоводства и рыбного промысла. Для изучения жизни пресных вод исключительное значение имела деятельность гидробиологических станций, первая из которых в России была организована Г.А.Кожевниковым в 1888 г. на Косинских озерах, расположенных на окраине Москвы. Исследования на этих станциях дали представление об озере как экологическом «микрокосме», которое было сформулировано в 1887 г. в США и послужило основой для первых работ по математическому моделированию в экологии.

Для биогеографии важно время заселения животными пресных вод, поскольку пресноводную фауну следует считать производной от морской и наземной фаун. Соответственно этому различают первичноводных ее представителей, не имеющих даже дальних родственников среди наземных животных и не проявляющих в той или иной части жизненного цикла каких-либо приспособлений к наземному образу жизни, и вторичноводных, непосредственных родственников представителей

наземной фауны; в их морфологии или поведении проявляется происхождение от наземных предков. К первичноводным относятся простейшие, кишечнополостные, реснитчатые черви, коловратки, гастротрихи, пиявки, мшанки, ракообразные, пластинчатожаберные и переднежаберные моллюски и рыбы. Из них только простейшие, коловратки, ракообразные и рыбы представлены значительным количеством видов. Вторичноводными являются насекомые, водяные клещи и легочные моллюски и, возможно, круглые и малооще-тинковые черви. Все эти группы включают большое количество видов. Для вторичноводных животных характерны некоторые приспособления, унаследованные ими от сухопутных предков и прежде всего органы дыхания. Они дышат атмосферным воздухом и, за исключением некоторых личинок насекомых, не могут использовать растворенный в воде кислород.

Характерной особенностью фауны материковых водоемов является преобладание вторичноводных животных над первичноводными. Так, например, в гидрофауне нескольких рек европейской части России обнаружены 362 вида первичноводных и 448 видов вторичноводных животных. Следует отметить, что эта особенность свойственна бентосу, а не планктону. В состав планктона входит лишь несколько вторичноводных животных, а подавляющее большинство его представителей – первичноводные (Я. О. Бирштейн, 1946). Относительно крупные сухопутные животные при переходе к водному образу жизни не выработали приспособлений для существования в толще воды и заняли дно водоемов, более близкое по экологическим условиям к их исходной среде. Впрочем, и в бентосе некоторых материковых водоемов резко преобладают первичноводные животные, однако такие водоемы составляют исключение. Это водоемы, заселенные древней реликтовой фауной: озера Байкал и Охридское (Балканский полуостров), подземные воды.

Фауна внутренних водоемов значительно беднее группами и видами, чем фауна Мирового океана. Число групп, обитающих преимущественно во внутренних водоемах, чрезвычайно ограничено: амфибии и двоякодышащие, рыбы – исключительно пресноводные животные; пребывание основной массы коловраток, гастротрих, малощетинковых червей и пиявок связано с пресной водой. Из более мелких систематических категорий преимущественно или исключительно пресноводными являются отряды солнечников, покрыторотых мшанок и листоногих раков, из рыб – семейства карповых, сомовых, харациновых и др.; наконец, почти все водные насекомые и паукообразные представляют собой обитателей внутренних водоемов.

По числу видов и особей первое место в фауне внутренних водоемов занимают насекомые. Например, в р. Донце встречены 234 вида водных насекомых, что составляет примерно 20 % всей фауны.

Известно несколько попыток биогеографического районирования пресных вод, преимущественно по распространению рыб. Существуют и иные схемы районирования, например, разработанная Я.И.Скоробогатовым (1972) на основе изучения распространения моллюсков. Автор обосновал деление пресноводной фауны мира на девять биогеографических областей: Палеарктическую, Понто-

Каспийскую, Байкальскую, Сино-Индийскую, Эфиопскую, Танганьикскую, Неарктическую, Неотропическую и Австралийскую.

ПРЕСНЫЕ ВОДЫ КАК СРЕДА ЖИЗНИ

Выделяют два основных типа континентальных водоемов: стоячие (озера, болота, водохранилища) и проточные (источники, ручьи, реки). Эти типы связаны переходными формами (речные старицы, проточные озера, временные водотоки). Среди обитателей водоемов различают реофильных (обитающих в быстротекущих реках и ручьях) и лимнофильных (связанных со стоячими водами). Реофильные виды обладают приспособлениями, позволяющими им удерживаться на быстрине или преодолевать быстрое течение: сильной мускулатурой, способностью прикрепляться к субстрату и противостоять быстрому течению (многие беспозвоночные и их личинки) и обтекаемой формой тела (овальной или округлой в поперечном сечении у рыб). Лимнофильные виды рыб характеризуются телом, сильно уплощенным с боков.

Многие виды растений и животных сочетают водную среду обитания с наземной, ведут водно-наземный образ жизни. К ним относятся растения, лишь частично погруженные в воду (тростник, рогозы, камыши, частуха, стрелолист и др.), а также животные, связанные и с сушей, и с водой (бобр, выдра, норка, водяная полевка, водоплавающие птицы). Значительно и число видов, ведущих водный образ жизни только на ранних стадиях развития (личинка, нимфа), а в имагинальной фазе пребывающих на суше (комары, мошки, стрекозы и др.). Некоторые виды, обитая в воде, сохранили способность передвигаться по воздуху (многие жуки, водяные клопы и др.).

Условия существования организмов в проточных водоемах на всем протяжении неодинаковы. Реки и ручьи имеют, как правило, быстрое течение в горах и предгорьях. При выходе рек на равнины течение их замедляется, а затем более глубокие участки с относительно спокойным течением (плесы) чередуются с мелководными перекатами, где скорость вод довольно высока. Зачастую реки образуют старицы, отчленяющиеся от них в сухие периоды года. Все это увеличивает разнообразие обитателей проточных водоемов.

По условиям существования для растений и животных стоячие водоемы могут быть поделены на три типа:

- *олиготрофные*, бедные кормовыми ресурсами;
- *мезотрофные*, со «средними» запасами кормов;
- *эвтрофные*, имеющие богатые кормовые ресурсы.

Олиготрофные, малокормные озера характеризуются обычно значительной глубиной, скудной литоральной растительностью, малочисленностью планктона, невысокой первичной продукцией. В их глубинных областях обитают стенотермные холодолюбивые рыбы, в том числе озерная форель, сиги. К этому типу помимо менее крупных и более молодых озер следует отнести глубокие древние озера, например Байкал, Танганьика, Охридское.

Среди внутренних водоемов большое значение приобрели водохранилища. Их строительство резко меняет весь режим реки и условия существования в ней животных и растений. На дне водохранилищ при затоплении остается много наземных растений, в том числе и деревьев, постепенно перегнивающих и обогащающих воды органическими веществами. Замедление течения реки в результате устройства плотины приводит к отложению на дне значительной толщи ила. Возникает препятствие для доступа на икрометание проходных рыб. Подтапливаются и зачастую заболачиваются берега. Все негативные последствия должны быть тщательно взвешены при решении вопроса о целесообразности создания водохранилищ.

Температурный режим внутренних водоемов связан в первую очередь с общими климатическими условиями. В озерах умеренного пояса летом поверхностные воды прогреваются сильнее придонных, поэтому циркуляция воды происходит только в более теплом поверхностном слое. Между поверхностным слоем воды (*эпилимнионом*) и глубинным (*гиполимнионом*) образуется слой температурного скачка – *термоклин*. С наступлением холодной погоды, когда температуры вод в эпилимнионе и гиполимнионе сравниваются, происходит их осеннее перемешивание. Когда вода верхних слоев озера охлаждается ниже 4°C, она уже не опускается и при дальнейшем понижении температуры может даже замерзнуть на поверхности. Весной после таяния льда при 4 °C происходит весеннее перемешивание воды.

Зимой запасы кислорода обычно уменьшаются незначительно, так как активность бактерий и дыхание животных низки. Если лед покрывается мощным слоем снега, фотосинтез в озере прекращается, запасы кислорода истощаются и наступает зимний замор рыбы. Летом недостаток кислорода в гиполимнионе зависит от количества разлагающихся веществ и глубины термоклина. В высокопродуктивных озерах органическое вещество проникает из верхних слоев в гиполимнион в значительно больших количествах, чем в малопродуктивных, поэтому расход кислорода также выше. Если термоклин располагается ближе к поверхности и свет проникает в верхнюю часть гиполимниона, то фотосинтез происходит и в гиполимнионе, и недостатка кислорода в этом слое воды может и не быть. В озерах тех регионов, где температура не поднимается выше 4 °C, имеет место лишь одно (летнее) ее перемешивание. Они покрываются льдом на продолжительное время – 5 месяцев и более. В субтропических озерах, в которых температура воды не падает ниже 4 °C, имеется также лишь одно (зимнее) ее перемешивание.

Весьма своеобразны термальные (горячие и теплые) источники, температура воды в которых может достигать точки кипения. В горячих источниках с температурой, превышающей температуру свертывания живого белка и составляющей от 55 до 81 °C, могут существовать синезеленые водоросли, бактерии, некоторые водные беспозвоночные.

В любом стоячем водоеме можно выделить три основных местообитания: хорошо освещенную, богатую растениями прибрежную зону – *литораль*; доступный для света верхний слой открытой воды – *пелагиаль* и лишенную света глубоководную зону – *профундаль*. Четвертым типом местообитания можно считать

пленку поверхностного натяжения воды, населенную не многими, но своеобразными живыми существами как сверху, так и снизу.

По образу жизни все живое население водоемов подразделяется на бентос, перифитон, планктон, нектон и нейстон. Каждый вид растений и животных занимает определенное местообитание, отличающееся набором признаков среды, наиболее полно отвечающим потребностям развития, питания, роста и размножения организмов данного вида. К факторам среды, лимитирующим жизнедеятельность, относятся проточность, температура, прозрачность воды, концентрация в ней углекислоты и кислорода, биогенных солей и побочных химических веществ, растительной и животной пищи.

Водные животные в целом составляют лишь 7 % общего числа видов животных биосферы, а водные растения 8% общего числа видов растений. Соотношение их по группам можно иллюстрировать данными последней ревизии населения бассейна Волги (табл. 11).

Наибольшим видовым разнообразием в водоемах с замедленным водообменом отличается литоральная зона – мелководные участки, в которых свет проникает до дна. В этой зоне в основном обитают все высшие растения и наиболее обилен перифитон (обрастатели). Больше всего придонных обитателей, многие из которых зарываются в грунт, питаясь корнями водных растений, целиком или наполовину погруженных в воду. В воде между растениями проходит жизнь бесчисленных мелких рачков (листоногих, веслоногих, ракушковых, равноногих и бокоплавов), коловраток и различных одноклеточных. Встречаются также моллюски, особенно на растениях: прудовики с их заостренными раковинами и плоские катушки. На дне обитают пресноводные моллюски: беззубки и перловицы, дрейссены, маленькие шаровки и крошечные горошинки. Еще мельче, но все же хорошо заметны ярко окрашенные водяные клещи, единственные из паукообразных, полностью приспособившиеся к жизни в воде. Вблизи берега можно поймать и большинство рыб, живущих в озере. Здесь в густых зарослях водных растений кормятся и мечут икру плотва и красноперка, линь и сазан, горчак и колюшка, а также хищные рыбы: щука, окунь и судак. В прибрежной зоне обитают сиги, ряпушки и другие лососевые рыбы. Здесь же встречаются тритоны, лягушки и жерлянки, а также многие птицы, кормящиеся у берегов или устраивающие тут гнезда. К сообществу литорали принадлежат и разнообразные насекомые: водяные клопы, жуки-плавунцы и водяные жуки, личинки поденок, стрекоз, ручейников и комаров. Наименьшее видовое разнообразие отмечается в профундальной зоне — на дне и в толще воды над ним, куда почти не проникает солнечный свет и нет волн.

Таблица 11
Видовой состав населения Волги

Группы растений и животных	Число видов	Группы растений и животных	Число видов
Водоросли	1018	Кольчатые черви	94

Высшие растения	342	Моллюски	126
Простейшие животные	334	Щупальцевые	12
Губки	6	Членистоногие	936
Кишечнополостные	5	Круглоротые	2
Плоские черви	243	Рыбы	83
Первичнополостные	482		

Между литоралью и профундалью часто можно выделить сублитораль – переходную зону с динамической средой и значительным видовым разнообразием обитателей, отличающихся составом видов и от литорали, и от про-фундали. В глубоких слоях воды, где свет уже недоступен для усвоения растениями, прежде всего меняются кормовые условия. Обитающие здесь животные помимо остатков отмерших растений питаются животными из верхних слоев воды. Речь идет о всеядных формах, безоговорочно хищных форм в глубине немного. Существенное влияние на состав сообщества оказывает и уровень снабжения кислородом, тесно связанный с температурой воды в озере и характером протекающих в нем биологических процессов. В толще воды — пелагиали – иногда выделяется лимническая зона эффективной освещенности, идущая до глубины, на которую проникает приблизительно 1 % солнечного света. Это зона активной жизнедеятельности фито- и зоопланктона и питающихся ими животных, где видовое разнообразие достаточно велико.

В качестве примера трофоэнергетических связей сообщества растений и животных можно привести анализ потоков энергии в Рыбинском водохранилище, где суммарная продукция всех рыб, находящихся на третьем – пятом трофических уровнях, составляет всего 5 % продукции первого трофического уровня, а человеку, птицам и рыбающим животным (шестой трофический уровень) достается примерно 0,1% первичной продукции водоема. Несмотря на кажущееся видовое однообразие водоема, в нем существует множество биотопов с различными местными экологическими условиями, которые и обеспечивают все биоразнообразие организмов водоема. Основными биотопами здесь являются: в литорали – защищенное побережье с растительностью и без нее, характеризующееся слабой проточностью, и открытое побережье с песками и галечно-валунным грунтом, где проточность относительно высока; в сублиторали участки песка и размываемых почв с высокой проточностью и неразмываемые почвы со слабой проточностью; в профундали — пески с высокой гидродинамической активностью пелагиали над ними и серые илы с повышенным или слабым илонакоплением. Не все биотопы одинаково пригодны для жизни растений и животных. Среди них выделяют участки литорали – биоценозы защищенного побережья с растительностью и зон активного илонакопления профундали. Занимают они, как правило, небольшую площадь

(примерно 8 % акватории), но производят большую часть биомассы и определяют продуктивность водоема в целом.

Местообитания речных организмов характеризуются обычно двумя основными факторами. Поступающая в родник грунтовая вода имеет относительно постоянную температуру, зависящую от температуры данной местности. Уже в некотором отдалении от источника начинает сказываться летнее потепление или зимнее охлаждение, так что по мере удаления от истока реки сезонная амплитуда колебаний температуры воды возрастает. Не менее важна скорость течения воды. Она также закономерно изменяется по мере удаления от истока, но имеет непосредственное значение только для nekтона, например для рыб, которые держатся в толще потока, а для бентоса важен лишь ток воды непосредственно у поверхности камней или дна, где скорость течения значительно меньше. Бентосные животные здесь обладают многими приспособлениями, которые позволяют им прикрепляться к субстрату. Правда, им не всегда удается противостоять напору воды, особенно там, где возле камней образуются водовороты.

Однако течение не только осложняет жизнь обитателей ручьев. Если им удастся удержаться в определенном месте, они могут использовать постоянно поступающую пищу, которую вода несет с собой: попавших в воду насекомых, полуразрушенные кусочки листьев, сносимые течением водоросли, мелких животных. К экологической группе фильтраторов принадлежат, к примеру, пресноводные губки, пищей которым служат микроскопически малые составные части «дрейфующего планктона».

Для биоценозов быстрых ручьев и рек характерно всегда хорошее снабжение свежей водой с более чем достаточным количеством кислорода, так как в холодной воде растворяется больше кислорода, чем в теплой. В родниках обитает сообщество организмов, приспособленных к химическим особенностям поступающих грунтовых вод и предпочитающих постоянную температуру. В умеренных широтах эта температура колеблется от 6 до 10 °С. Здесь нашли последнее прибежище многие теплолюбивые формы, широко распространенные в Центральной Европе в теплое межледниковое время. Например, некоторые моллюски выжили лишь в холодных родниках гор Средней Европы, не замерзающих даже в суровые зимы. Поскольку и в самое жаркое лето температура родников поднимается лишь незначительно, то здесь встречаются и холодолюбивые реликтовые формы, широко распространенные на севере.

При удалении от истока ручья быстро уменьшается скорость течения, в воде падает содержание кислорода, увеличивается количество взвесей и растворенных солей, поднимается температура. Такие изменения происходят неодинаково в разных природных зонах: на севере и на большом удалении от места зарождения ручья качество воды и состав населяющих его живых организмов остаются практически постоянными. В умеренных зонах протяженность ручьев на равнинах невелика, они доминируют в горах, а в тропиках – на высотах более 2500 — 3000 м над уровнем моря. В предустьевой зоне рек, впадающих в моря, начинает сказываться влияние приливов и периодического повышения солености воды. Здесь образуется зона солоноватой воды, в которой рядом уживаются некоторые морские и пресноводные обитатели.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ РАЗНООБРАЗИЯ ПРЭСНОВОДНЫХ БИОТ

Внутренние водоемы, как правило, отделены один от другого участками суши и в какой-то степени представляют собой аналогию островов, разбросанных среди океана. Как указывал Ч.Дарвин, обитатели водоемов должны были выработать способность переселяться из одного водоема в соседний, расположенный близко к первому, а затем и в отдаленные водоемы. Однако большинство пресноводных видов не способны преодолевать участки суши и расселяются только в воде, поэтому свойства самого водоема и его история определяют состав биоты. По мнению Я. А. Бирштейна (1946), наибольшее значение в распространении животных внутренних водоемов имеют химизм и газовый режим воды, скорость ее движения, рельеф дна, температурный режим, характер грунта и растительность.

Следует также иметь в виду недолговечность подавляющего большинства внутренних водоемов. Даже такое большое озеро, как Боденское, будет засыпано наносами Рейна через 12500 лет, а Женевское озеро прекратит свое существование из-за наносов Роны через 45 тыс. лет. На картах 1676 и 1685 гг. в окрестностях Санкт-Петербурга у р. Тосно обозначены два озера, которые уже в 1834 г. превратились в болота. Озера обычно существуют всего несколько тысячелетий, а мелкие водоемы - значительно более короткий срок. Что касается рек, то, будучи долговечней замкнутых водоемов, они также не могут считаться постоянными. Русло их меняется, что во многих случаях приводит к изменению грунтов, скорости течения, химического состава вод и т.п.

Во многих стоячих водоемах, особенно глубоких, придонный слой воды периодически или постоянно теряет кислород, который расходуется на окисление органического вещества грунта. Некоторые животные приспособлены к условиям дефицита кислорода: личинки перистоусых комаров (мотыль) и малощетинко-вые черви могут долгое время обходиться без кислорода внешней среды, создавая его запас в крови. С другой стороны, известно немало организмов, существование которых возможно только при высоком содержании кислорода в воде.

Какую бы группу пресноводных животных мы ни рассматривали, наиболее бросающаяся в глаза особенность — общее обеднение фауны по направлению к полюсам. Наиболее резко это обеднение сказывается на северных окраинах материков северного полушария и на юге Южной Америки и Тасмании.

Среди моллюсков, обитателей континентальных водоемов, имеется ряд систематических групп, приуроченных только к одному климатическому поясу.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ БАРЬЕРЫ

Барьером, препятствующим свободному расселению пресноводных обитателей континентальных водоемов, прежде всего является суша.

Сухопутные барьеры для фауны континентальных водоемов и связанные с ними границы весьма многочисленны и в силу изменчивости речных систем —

непостоянны. Именно в этом кроется причина того, что барьеры, одинаковые в физико-географическом отношении, могут в одном случае разделять близкие фауны (например, фауны по обе стороны горной системы Аппалачи или северной половины Уральского хребта), в другом – быть границей между двумя резко различными по составу и богатству фаунами, например, водоразделы, ограничивающие с севера и запада бассейн Амура (Я.И. Старобогатов, 1972).

Иную группу составляют барьеры морские. Неспособность большинства пресноводных животных выживать сколько-нибудь длительное время в морской воде делает даже небольшие морские проливы для них непреодолимой преградой. Естественно, что чем долговечнее тот или иной пролив, тем более значительную фаунис-тическую границу он собой представляет. Отсюда наиболее резкими границами служат моря и проливы, разделяющие континенты, менее значительными – мелководные проливы внутри больших островных систем (например, в Малайском архипелаге). К категории барьеров относятся и порожистые участки рек, крупные водопады. Так, фауна р. Замбези выше водопада Виктория резко отличается от фауны нижнего участка той же реки. Еще более резки различия в фауне средней и нижней частей бассейна Конго.

ЭКОСИСТЕМЫ ПРОТОЧНЫХ ВОД

В тропиках пресные воды отличаются большим многообразием экосистем и обилием видов, что во многом объясняется следующим обстоятельством: катастрофические для континентальных водоемов севера и умеренных зон процессы оледенения и аридации в кайнозое не коснулись приэкваториальных районов. Число видов рыб в Амазонке более чем вдвое превышает число видов рыб, известных для водоемов бывшего СССР, т.е. $\frac{1}{6}$ всей суши (соответственно 748 и 322). Такие же соотношения свойственны и другим группам пресноводных животных.

Значительное количество пресноводных обитателей высокого таксономического ранга встречается только в тропиках. Из них в первую очередь следует упомянуть крокодилов, дельфинов (Ганг, Амазонка, Ла-Плата), бегемота и ламантина. Из рыб весьма характерны двоякодышащие (австралийский неоцератод, бразильский лепидосирен и африканский протоптер), семейства хромид и харацинид, замещающие в Южной Америке, Австралии и Полинезии отсутствующих там карповых, и богато представленные также в Африке, где имеются и карповые рыбы. Среди ракообразных обращает на себя внимание обилие пресноводных крабов и креветок, но нет речных раков. Вместе с тем в тропических материковых водах обитает множество космополитов, прежде всего среди простейших.

Особенность тропических внутренних водоемов помимо богатства их фауны – значительное количество обитающих форм морского происхождения. Это ярко выражено в водоемах Юго-Восточной Азии. Только в пресных водах этого района встречаются такие типично морские животные, как акулы и скаты, причем пресноводный скат обитает в Ганге в 1800 км от устья. Из того же района известно

несколько десятков видов близкородственных морским формам полихет, моллюсков, мизид, бокоплавов, крабов и креветок. Внедрение морских животных в пресные воды именно на юго-востоке Азии некоторые исследователи связывают с тем, что на этот район приходится мировой максимум осадков, благодаря чему прибрежные участки моря претерпевают сильное опреснение. Приспособившиеся к пониженной солености морские животные легче заселяют пресные воды.

Фауна рыб и моллюсков всех рек тропической Африки, от Оранжевой и Лимпопо до Голубого Нила, едина. Нил соединялся с оз. Рудольфа, на что указывает сходство фаун населяющих их рыб, которое больше, чем между фаунами сообщающихся сейчас Нила и оз. Виктория-Ньяза. В Сахаре также существовали крупные водоемы, из фауны которых сохранились отдельные виды. В одном из ключей Сахары, отдаленном более чем на 1000 км от ближайшей реки, живет пресноводная креветка, известная из Нигерии и Конго. На примере самой полноводной реки на Земле -Амазонки — лучше всего описать экологическую ситуацию в тропической реке. Эту гигантскую речную систему по праву называют иногда Риу-Мар (Речное Море). Площадь ее водосборного бассейна составляет свыше 5,5 млн км², т.е. треть всего южноамериканского континента.

Температура воды в тропических реках изменяется, как правило, в пределах от 27,5 до 30,5°С, и колебания между дневной и ночной составляют менее 1 °С. Столь высокая и постоянная температура ускоряет все химические и биологические процессы круговорота веществ, а соответственно и жизненные процессы всех водных организмов от планктонных водорослей до рыб. Скорость обмена веществ у живых существ здесь в 4 —5 раз выше, чем в реках Центральной Европы. Например, развитие икры у тропических харациновых рыб продолжается примерно 48 ч, тогда как у родственных им европейских карповых рыб оно длится в среднем от 6 до 8 сут. Высокая температура в тропиках приводит к тому, что питательные вещества, попадающие в воду с суши или высвобождающиеся в результате процессов разложения, тотчас же используются живыми существами.

Ширина русла реки в среднем и нижнем течениях часто достигает нескольких километров. В зависимости от скорости течения и размеров взвешенных в воде частиц мути, последние оседают в краевых зонах. Они образуют прирусловые валы, отделяющие от основного русла порой огромные прибрежные озера (некоторые из них достигают в длину 100 и в ширину 40 км), соединяющиеся с рекой в период очередного паводка. Эти временные окраинные озера заливаемой зоны в Амазонии представляют собой важнейшие местообитания для растений и животных, велико также их значение для сельского хозяйства, поскольку из-за регулярных наносов почва там содержит достаточное количество органических и минеральных веществ.

В окраинных озерах муть оседает, и солнечный свет проникает в воду на глубину нескольких метров. Поэтому здесь развиваются растения и создается основа для образования пищевых цепей от растительного планктона до рыб. Важнейшая промысловая рыба в Амазонии – это арапаима, самая крупная из пресноводных рыб, достигающая в длину более 2 м. В бедный дождями сезон прирусловые валы обнажаются. Свежая илистая почва пригодна для возделывания риса, кукурузы и джута даже без внесения удобрений, в противоположность чрезвычайно бедным почвам вышележащих, незаливаемых участков «терра фирма».

В озерах с богатыми отложениями ила разрастается гигантская кувшинка, плавающие листья которой в диаметре составляют более метра. Там, где белые воды Амазонки текут очень медленно, на многие километры в длину и более чем на сотню метров от берега раскинулись удивительные «плавающие луга». Они состоят из растений родов гречиха, просо, паспалум, ежовник; им обычно предшествует полоса настоящих плавающих растений, например распространенных почти повсеместно в тропиках водяного гиацинта и водяного латука. Во время паводка волны часто отрывают от плавучих лугов большие пласты и сносят их вниз по течению. Такую же картину можно наблюдать в низовьях Конго, Меконга и многих других рек тропиков.

На плавучих лугах кипит жизнь. Луга характеризуются самой высокой продуктивностью и здесь лучшая кормовая база: на 1 м² было учтено до 130 тыс. мелких беспозвоночных, которыми кормятся рыбы. Подводные растения служат пищей ставшему весьма редким из-за усиленной охоты ламантину из отряда сирен. В Бразилии амазонскую форму американского ламантина называют «рыба-корова». В русло реки и в окраинные озера заходят в погоне за рыбой амазонские речные дельфины инии. В тропической зоне Земли живут и три других вида пресноводных дельфинов: лаплатский дельфин на юго-востоке Южной Америки, гангский дельфин в нижнем течении Ганга и китайский, или озерный, дельфин, встречающийся в оз. Дунтинху (в пойме р. Янцзы).

При разложении отмерших частей растений в условиях избытка влаги и плохой аэрации почвы образуются растворимые или желеобразные (коллоидные) гуминовые вещества, придающие воде характерную коричневую окраску, что привело к названию «черная вода» и «черные реки» тропиков, применяемому по отношению к Рио-Негро, Конго и др. На схеме поперечного сечения самой большой реки планеты – Рио-Негро – видно, что по обе стороны от основного ее русла на многие километры раскинулась обширная долина, заливаемая во время паводка, причем уровень воды повышается почти на 10 м (рис. 95). Здесь находится своеобразное растительное сообщество болотный, или почти круглый год затопляемый лес. Его деревья и кустарники приспособились к столь необычному местообитанию: почва здесь очень бедная, к тому же корни растений почти полностью находятся под водой. В период дождей не только стволы, но и кроны деревьев погружены в воду, а растения даже не сбрасывают под водой листьев.

Условия жизни в черных реках и для животных, и для растений, пожалуй, самые необычные. Здесь крайне мало солей кальция и других электролитов; настоящими микроэлементами окажутся кальций и магний. Высокое содержание темноокрашенных гуминовых веществ приводит к сильному поглощению света: на глубину 50 см проникает лишь 15 % падающего света, метровой глубины достигает лишь 3 %, а с полутора метров в реке уже царит темнота. В низовьях, где глубина достигает 45 м, освещен, таким образом, лишь самый поверхностный слой. В черной воде настолько мало света, солнечной энергии и минеральных веществ, что здесь не могут существовать ни высшие водные растения, ни многоклеточные водоросли, ни растительный планктон.



Рис. 95. Схематический профиль черноводной реки Рио-Негро (Р.Гайслер, 1968): — основное русло реки; 2 — периодически заливаемый заболоченный лес; 3 — незаливаемая «твердая земля»

В связи с высоким содержанием гуминовых кислот, которые нечем нейтрализовать, черная вода тропических рек характеризуется кислой реакцией: рН воды в Рио-Негро составляет от 5,0 до 3,9. Еще выше кислотность в притоках Конго и в реках Малайзии: здесь рН снижается до 3,6, что соответствует кислотности слабого уксуса.

Из-за бедности минеральными веществами, высокой кислотности и малой освещенности в тропических черных реках практически отсутствуют фитопланктон и донные водоросли. Поэтому по сравнению с другими типами рек животный мир здесь весьма беден. В Рио-Негро промысловых рыб, например, практически нет.

БИОГЕОГРАФИЯ ОЗЕР

Разнообразие населения озер зависит от истории водоема и степени благоприятности для гидробионтов экологических условий. Основу фауны закрытых арктических водоемов составляют низшие ракообразные и коловратки. На Новой Земле найдено 38 видов низших ракообразных, на Шпицбергене — один, на Земле Франца-Иосифа — два. Все обитатели этих водоемов приспособлены к переживанию суровых условий арктической зимы. Не только покоящиеся яйца, но и особи некоторых видов (коловраток, моллюсков), находящиеся на взрослых стадиях развития, могут переносить длительное замерзание окружающей их воды.

Весьма интересны различия в биологии широко распространенных форм в зависимости от места их обитания. Многие виды (например, щитень), появляющиеся в умеренной полосе во временных водоемах на очень короткий срок (ранней весной), в арктических водоемах живут круглый год. Другие виды, населяющие в умеренной полосе наиболее глубокие холодные части озер, в Арктике обитают в мелководных зонах. Некоторые формы, размножающиеся на юге половым путем, переходят на севере к партеногенетическому размножению.

Бедность фауны арктических водоемов, несомненно, связана с суровыми и неблагоприятными температурными условиями, позволяющими существовать лишь ограниченному количеству приспособленных к ним видов. Однако немалое значение следует придавать и геологическому прошлому Арктики. Значительная часть ее территории сравнительно недавно освободилась от ледникового покрова, который, вероятно, уничтожил всю дочетвертичную фауну материковых водоемов. Таким образом, арктические водоемы начали заселяться вновь только после

отступления ледника. В этом отношении весьма показательна фауна озер арктических островов, состоящая исключительно из видов с покоящимися стадиями развития, причем число подобных видов уменьшается пропорционально отдаленности того или иного острова от материка. Очевидно, покоящиеся формы переносились птицами с материка. На недавнее заселение арктических островов указывает также отсутствие в их водоемах эндемичных видов и форм, не успевших обособиться за короткий срок обитания на островах.

Своеобразным арктическим водоемом является оз. Могильное на о. Кильдин, вблизи Кольского залива. Оно было обстоятельно изучено К.М.Дерюгиным (1914). Наличие маленького озера на острове (длина его 560 м, ширина – 275, максимальная глубина 16,3 м) — настоящий природный феномен. Вода в озере пресная, но только сверху. Ученые установили, что в Могильном пять различных слоев воды. Нижний слой, расположенный над вязким илистым дном, отличается большой концентрацией сероводорода, метана и углекислого газа, жизни здесь нет. Второй — слой бактериальной жизни. Вода летом благодаря обитающим здесь пурпурным бактериям окрашена в розовый цвет. Бактерии создают своего рода щит. Восстанавливая в процессе фотосинтеза сероводород, они не пропускают его в верхние слои. Третий слой, заключенный в глубине озера, — «кусочек» моря, соленость воды там примерно 30 ‰. В четвертом — смешана морская и пресная вода, т.е. она солоноватая. И наконец, в поверхностном 4—5-метровом слое содержится прозрачная пресная, более легкая вода.

Когда-то оз. Могильное было морским заливом; в послеледниковый период образовалась перемычка из валунов, песка и гальки, полностью отделившая озеро от моря. За сотни лет в озере установилось уникальное равновесие между пресной водой, поступающей с суши и из атмосферы, и соленой, проникающей через перемычку.

И еще два интересных явления отличают Могильное от других озер. Во-первых, оно реагирует на приливы и отливы Баренцева моря только с 3-часовым опозданием. Во-вторых, Могильное гораздо теплее, чем окружающие водоемы. Зимой и весной температура воды в нем почти 7 °С. Озеро привлекает к себе внимание уже почти 400 лет. Впервые очертания озер Кильдин и Могильного были нанесены на карту знаменитым В. Баренцем в конце XVI в. Два столетия спустя, в 1804 г., на Кильдине побывал известный русский естествоиспытатель академик Н.Озерецковский. Он обследовал озеро и отметил, что в водоеме «примечены морские рыбы».

Уникален животный и растительный мир Могильного. В каждом слое воды, кроме нижнего, свои обитатели, которых не встретишь в другом. В озере мирно соседствуют морские и пресноводные животные и водоросли. Морские — в основном те же, что и в соседнем море: губки, мшанки, бурые и красные водоросли, различные моллюски, черви, асцидии, актинии и морские звезды. Неплохо чувствует себя здесь типично морская рыба треска, которая представлена особым подвигом: длина до 80 см, пятнистее, голова больше и усы длиннее. В море треска — хищник, в озере ей приходится довольствоваться беспозвоночными, поэтому рот и зубы у нее меньше, чем у морской трески, слабее развита мускулатура, проталкивающая добычу в глотку. И еще: обычная треска ведет придонный образ

жизни, а кильдинская живет лишь в среднем слое озера и вынуждена метать икру не у дна, а прямо в толщу воды.

Как по физико-географическим условиям, так и по составу фауны много общего с материковыми водоемами Арктики имеют высокогорные озера. Их сближает прежде всего температурный режим и отчасти особенности химизма воды. Фауна этих водоемов небогата.

Фауна водоемов умеренного пояса значительно богаче видами и разнообразнее таковой арктических и высокогорных водоемов. Это связано отчасти с большими вариациями физико-географических условий в умеренных широтах, отчасти вызвано историко-геологическими факторами. В разных районах к общей массе широко распространенных или даже космополитных форм в той или иной степени примешиваются формы тропического или арктического происхождения, а также остатки более древних фаун. Довольно богата фауна водоемов умеренной зоны почти не представленными в арктических водоемах моллюсками, низшими ракообразными, ручейниками и др. На формирование этой пестрой по составу и происхождению фауны чрезвычайно большое влияние оказал ледниковый период. Как и по отношению к арктическим водоемам, следует полагать, что и в умеренной зоне третичная фауна была уничтожена на территории, покрытой ледником. Третичная же пресноводная фауна сохранилась только в районах, не затронутых оледенением, в первую очередь в бассейне Средиземного моря, в Средней Азии и на Дальнем Востоке, а также в южной части Северной Америки. Вся остальная громадная территория умеренной зоны была заселена вновь после отступления ледника и установления менее сурового климата на севере Азии, причем в первую очередь сюда проникли космополитные и весьма распространенные виды. Процесс завоевания утерянной при оледенении территории для многих групп еще не закончился.

В отличие от наиболее представительной группы видов, обладающих, как правило, сплошными и обширными ареалами, виды древней третичной фауны характеризуются разорванными ареалами, поскольку они сохранились только в районах, не затронутых оледенением.

Исключительный интерес представляет чрезвычайно богатая и самобытная фауна оз. Байкал. Температура воды (в открытом озере) не поднимается выше 9 °С, а на больших глубинах она постоянна, приблизительно 3 °С. Для Байкала известно 710 видов многоклеточных животных. Особенно многочисленны ракообразные, в частности бокоплавцы, представленные 35 родами и 291 видом. Необычайно велико также многообразие брюхоногих моллюсков (91 вид), реснитчатых червей (86 видов), малощетинковых червей (53 вида), эндемичны бычки-подкаменщики. Здесь живет 210 простейших и 773 вида растений. Из их числа 64 % — эндемики. Байкал можно назвать «зоопалеонтологическим музеем» (Л.С.Берг, 1916). Однако, попав в него, многие древние виды дали начало новым формам.

По богатству фауны Байкал занимает первое место среди всех материковых водоемов земного шара. Замечательной особенностью байкальской фауны помимо ее богатства видами и значительного процента эндемичных форм (для многоклеточных животных 93 %) является отсутствие ряда групп, широко распространенных в других пресноводных водоемах. Так, в этом озере не

встречаются корненожки, солнечники, личинки стрекоз, жуки, клопы, ветвистоусые ракообразные и водяные клещи. Единичные представители двух последних групп попадаются исключительно редко.

Есть некоторые основания полагать, что известная часть байкальских животных происходит от морских предков, попавших в предшествовавшие Байкалу пресноводные водоемы в конце мезозоя. Такие формы близкородственны, а иногда и тождественны современным морским обитателям. В Байкале живет, например, семь видов инфузорий из подотряда Tintinnoidea, широко распространенного в морях, один вид полихет, веслоногий рачок, принадлежащий к морскому семейству. Более отдаленное родство с морскими формами обнаруживают эндемичные губки и брюхоногие моллюски, рачки бокоплавов и рыбы бычки, голомянки и др. Несколько видов морского происхождения – байкальская нерпа с паразитирующей на ней вошью, сиги (омуль) и гольцы (даватчан) – проникли в Байкал уже в четвертичное время в связи с бореальной трансгрессией Ледовитого океана.

В других крупных озерах, существующих в течение длительного в геологическом смысле времени, как и в Байкале, сохраняются древние формы. Сравнительно богато они представлены в оз. Охридском, расположенном в бассейне р. Дрины на Балканском полуострове. Здесь обитает один вид губок, а также несколько видов малощетинковых червей и брюхоногих моллюсков, чрезвычайно близких к байкальским, много эндемиков, за что озеро нередко называют «Балканским Байкалом». Некоторое количество древних элементов гидрофауны сохранилось в глубоком солоновато-водном (5,8 ‰) оз. Иссык-Куль, в озерах Чархал (бассейн р. Урал) и Абрау (под Новороссийском).

К древним принадлежат также некоторые крупные африканские озера, в первую очередь, оз. Танганьика, одно из самых глубоководных в мире (максимальная глубина 1435 м). Оно населено богатой фауной, включающей 402 вида, из которых 293, т.е. почти 73%, являются эндемиками. Особенно разнообразны рыбы (146 видов), относящиеся главным образом к семейству цихлид. Все 84 вида брюхоногих моллюсков эндемичны для Танганьики. Кроме того, в этом озере обитают 17 видов двустворчатых моллюсков, 12 видов креветок, 5 видов крабов, 31 вид веслоногих и 22 вида ракушковых рачков, причем около 75 % этих видов также являются эндемиками.

По богатству фауны, высокому проценту эндемиков и морскому облику некоторых групп (переднежаберных брюхоногих моллюсков, мшанок) оз. Танганьика может считаться аналогом Байкала. Интенсивное видообразование, происходившее в обоих озерах в течение их длительного существования (Танганьика возникла в олигоцене), затронуло разные группы животных: в Танганьике отсутствуют многочисленные в Байкале бокоплавов, очень мало ресничных и малощетинковых червей, но гораздо больше рыб.

Основу классификации отечественных озер, построенной по составу ихтиофауны, положил М. П. Сомов (1920). Озера могут быть подразделены на следующие основные типы.

Карасевые озера – мелководные, часто очень малые, прогреваемые летом в северных районах по меньшей мере до 14 °С, а в южных – до 18 °С. Зимой постоянно отмечается резкий дефицит кислорода. Заросли макрофитов

распространяются обычно по всему водоему. Кроме господствующих золотого и серебряного карасей встречается вьюн, а при наличии притоков и участков, где содержание кислорода в конце подледного периода более благоприятно, присоединяются и обитатели озер: линь, плотва, окунь, щука. К карасевым озерам принадлежат многочисленные мелкие водоемы среди торфяных массивов европейской части России, в лесостепи и степи Западной Сибири.

Окунево-плотвичные озера, как правило, не обладают профундалью и типичны для равнин. За зиму содержание кислорода в воде может опускаться до 1 — 3 мг/л. Заращение значительное.

Летнее цветение сильно выражено, за исключением северных районов. В обширных зарослях этих озер часто, кроме основных рыб, травяного окуня и плотвы, встречаются щука и линь, а при более благоприятном кислородном режиме – лещ и язь. Большинство неглубоких озер принадлежит именно к этой группе; из типичных более крупных озер здесь можно назвать озера Бологое и Чаны. Лещевые озера имеют умеренную глубину, илистую про-фундаль с богатым бентосом. Как и в окунево-шютвичных озерах, зимой и летом здесь может быть дефицит кислорода, но он не достигает уровня 1–3 мг/л, при котором может происходить замор основных рыб. Летнее цветение значительное. Прибрежные заросли развиты. В озерах этого типа встречаются обитатели озер предыдущих типов, но характерны для них ерш и густера, для пелагиали – уклейка, а при более благоприятном газообменном режиме – снеток и судак. Перечисленными особенностями обладают многие озера, например Ильмень.

Судаковые озера близки к лещевым, имеют обширную пелаги-аль, но заросли у берегов очень слабо развиты. Кислородный режим в этих водоемах несколько лучше, чем в лещевых. В водной толще обильно развит планктон и рыбы-планктофаги – уклейка и снеток. Наиболее характерное озеро этого типа Балатон в Венгрии.

Сиговые озера довольно глубокие. В гиполимнионе до самого дна не наблюдается значительного дефицита кислорода, к которому сиги очень чувствительны. Летнее цветение незначительное. Склоны котловины имеют нерестовые участки с песчаным и каменистым грунтом, а профундаль выстлана илами, богатыми донной фауной. Для сигов, входящих для икрометания в реки, очень важны в них чистота воды, обилие кислорода и наличие участков с песчаным и каменистым дном. В прибрежье и особенно в прогреваемых заливах обитают рыбы озер предыдущих типов. В эпи-лимнионе держатся теплолюбивые рыбы пелагиали (уклейка и судак). К этому типу озер, многочисленных на северо-западе России и Урале, относятся Чудское и Тургояк.

В гольцовых озерах кроме гольца (палии) холодолюбивой лососевой рыбы, приуроченной к большим глубинам, встречаются озерный лосось, кумжа (озерная форель), сиг, корюшка. Для водоемов этого типа характерны каменистые грунты, всегда высокое содержание кислорода в обширной холодной профундали, слаборазвитый фитопланктон. Заросли макрофитов и свойственная им теплолюбивая фауна отодвинуты в заливы. Для многих рыб этих озер необходимы нерестилища во впадающих порожистых речках с чистой водой. К озерам этого типа относится Онежское озеро.

Озера ручьевого форели небольшие горные водоемы, частично пополняемые при таянии ледников. Проточность может быть очень значительной. Склоны ложа крутые, преобладают жесткие грунты. Всегда прозрачная вода холодная, насыщена кислородом, бедна солями и планктоном. Заросли почти не развиты. Рыбное население может состоять из одной мелкой форели. Эти озера многочисленны в Альпах, Карпатах, на Балканах, Урале, Кавказе и в Фенноскандии.

Рыбная продукция озер, т.е. количество рыбы, добываемой со всего водоема или единицы его площади за год, значительно колеблется в разных озерах и из года в год. Годовая рыбная продукция в естественных водоемах менее 30 кг/га считается низкой, от 30 до 60 – средней и более 60 кг/га – высокой. В России искусственное расселение и разведение пресноводных рыб давно стал повседневной практикой, что значительно изменило ихтиофауну озер.

КОНТИНЕНТАЛЬНЫЕ ВОДОЕМЫ РОССИИ

Территория России и прилегающих стран относится, по мнению Л.С.Берга, к двум биогеографическим областям пресноводной фауны: Голарктической и Амурской переходной (бассейн р. Амура). В основу районирования Бергом был положен географический фактор – наличие изолированного водосборного бассейна с относящимися к нему реками и озерами. Такой подход полностью себя оправдал, что можно видеть, например, в новых схемах биогеографического районирования вод северо-востока Азии И.А.Черешнева(1992).

По Л.С.Бергу (1949), Голарктическая область включает всю Европу, Северную Африку, Азию к северу от Гималаев вместе с Передней Азией и Северную Америку с частью Центральной Америки. Только для этой области характерны некоторые семейства (лососевые, хариусы, корюшковые, щуковые, окуневые, умбро-вые, даллиевые) и роды рыб (налим, линь, красноперка и многие другие), миноги, а из ракообразных – речные раки, водяные ослики и др.

Голарктическая область была подразделена Л.С.Бергом на подобласти, из которых четыре приходятся на Евразию (рис. 96).

1. Циркумполярная (Кругополярная) подобласть включает бассейны всех рек, впадающих в Ледовитый океан и северную часть Тихого океана. Из рыб в ней резко преобладают лососевые. В общем фауна очень бедная, нет сомовых, усачей, сазанов и др., а из моллюсков отсутствуют *Theodoxus*, *Melanopsis*, *Lithoglyphus*. Перловица живет только на западе подобласти.

2. Байкальская подобласть ограничена оз. Байкал, фауна которого описана выше. По мнению некоторых исследователей, это озеро настолько своеобразно, что должно быть поставлено вне существующих зоогеографических категорий Голарктики и рассматриваться как самостоятельная биогеографическая область.

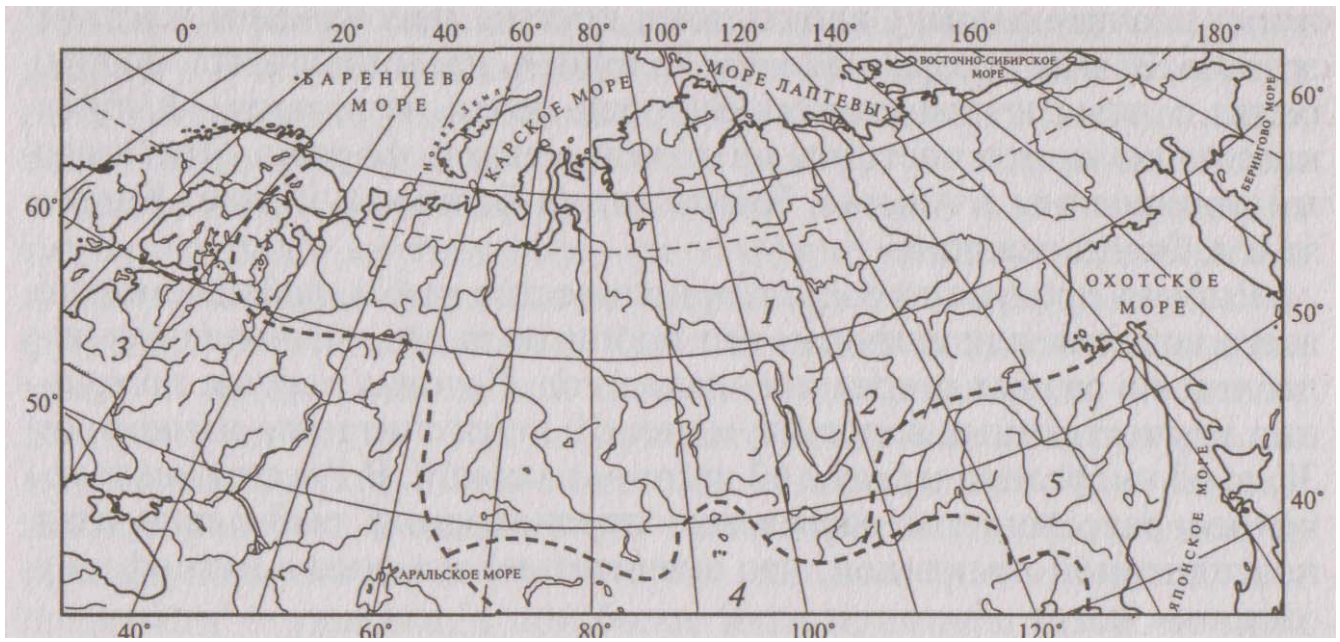


Рис. 96. Зоогеографическое деление пресноводных водоемов Северной Евразии (Л.С.Берг, 1933): Голарктическая область. Подобласти: 1 — Циркумполярная (Кругополярная); 2 — Байкальская; 3 — Средиземноморская; 4 — Нагорноазиатская; 5 — Амурская переходная

3. Средиземноморская подобласть занимает всю Европу, кроме северной ее части, входящей в Циркумполярную подобласть, Северную Африку, бассейны Черного, Каспийского и Аральского морей, северную часть Сирии и большую часть Ирана. Из рыб здесь преобладают карповые, лососевых сравнительно мало; характерны также сельдевые и бычки. Из моллюсков только в этой подобласти обитают многие роды, из ракообразных обыкновенные речные раки, пресноводные крабы и несколько родов каспийских бокоплавов. Многие характерные для подобласти формы происходят из солоноватых вод. Примечательна близость некоторых средиземноморских рыб к североамериканским и восточноазиатским. Лопатонос бассейна Арала близок к миссисип-скому, умбра (евдошка) живет в Дунае, Днестре и восточной части США. Европейскую белугу в бассейне Амура замещает калуга.

4. Нагорноазиатская подобласть объединяет бассейны Центральной Азии, не имеющие стока в океан, бассейны Балхаша, а также верховья Амударьи и Сырдарьи, Гильменда, Инда, Ганга, Брахмапутры, Меконга, Янцзы и Хуанхэ. Фауна бедная, но своеобразная. Из рыб характерны маринки, османы, гольцы, из моллюсков - особые виды прудовика, катушки и битинии.

5. Территорию России частично захватывает Амурская переходная область. К этой области относятся бассейны рек Амура, Тугу-ра, Уды, а также о. Сахалин, Японские острова, Корейский полуостров, бассейны рек, впадающих в Татарский пролив и Японское море. Она гораздо менее обширна, чем Голарктическая область, и называется переходной потому, что ее фауна наряду с эндемичными формами включает элементы двух соседних областей: лежащей севернее - Голарктики и находящейся южнее Китайско-Индийской области. В Амуре обитают 85 видов рыб различного происхождения, в том числе много видов Средиземноморской подобласти, отсутствующих в Циркумполярной подобласти (белуга, вьюн, горчак,

сазан, сом). Разрыв их ареалов связан с оледенением. Имеются также китайские формы (змееголов, желтощек, толстолобик). Следует отметить наличие в фауне бассейна Амура ряда беспозвоночных южного происхождения: креветок, некоторых губок, мшанок, моллюсков, водяных клещей.

В последние годы А. П. Андрияшевым, И. А. Черешневым, А. С. Новиковым, К. А. Савваитовой и другими детально изучена ихтиофауна северо-востока России. Я. И. Старобогатовым (1972) Палеарктика и Неарктика были повышены до ранга областей, что позволило И. А. Черешневу выделить переходную Берингийско-кую область на территории восточной части Чукотки, западной и арктической областей Аляски.

С применением биогеографического метода было обосновано предположение о слиянии в период регрессии моря в среднем плиоцене на Чукотском аваншельфе сибирских и аляскинских рек в единую речную систему, по которой происходило расселение пресноводных рыб между континентами. Завершение процесса формирования ихтиофауны приберингийских территорий произошло после окончания последнего оледенения. При этом наиболее существенно изменился состав фауны в крупнейших реках Аляски – Маккензи и Юкон, куда вселилась большая группа рыб из южных районов Северной Америки через систему приледниковых озер. Таким же образом сибирские виды рыб заселили реки побережья Охотского моря.

Берингийская область удовлетворяет требованиям, традиционно предъявляемым к переходным зоогеографическим областям (Л. С. Берг, 1962), и характеризуется обитанием эндемичного таксона высокого ранга – семейства даллиевых рыб (три вида). Эндемичны также берингийский омуль, голец Андрияшева и реликтовая трехиглая колюшка. Своеобразен также состав остальной ихтиофауны (И. А. Черешнев, 1992).

ГЛАВА XII БИОГЕОГРАФИЯ И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Среди проблем, с которыми сталкивается человечество, выделяется одна жизненно важная – это сохранение биологического разнообразия. Биота как связующее звено в системе Земля—Солнце является основным регулятором стабильности биосферы, источником пищи, сырьевых ресурсов, кислорода, чистой воды и воздуха. Мировое сообщество, встревоженное последствиями научно-технического прогресса, оказывающего зачастую разрушающее воздействие на условия существования биоты и в конечном итоге самого человека, уделяет много внимания проблемам биоразнообразия.

Понятие «биоразнообразия». Словосочетание «*биологическое разнообразие*» впервые применил энтомолог Г.Бэйтс (1892) в известной работе «Натуралист на Амазонке», когда описывал свои впечатления от встречи около 700 видов бабочек за время часовой экскурсии.

Понятие «*биоразнообразия*» в широком смысле охватывает множество различных биологических направлений и относится к разнообразию всего живого мира, являясь в какой-то мере синонимом понятия «*жизнь на Земле*». Оно используется активно не менее полувека. За это время много сделано для понимания самого явления и разработки методов его измерения. В научном мире биоразнообразие приложимо к таким фундаментальным понятиям, как гены, виды и экосистемы, которые соответствуют трем основным, иерархически зависимым уровням организации жизни на планете: генетическому, таксономическому и экологическому.

Попытки оценить биологическое разнообразие Земли предпринимались еще в XVIII—XIX вв., когда разрабатывались системы ботанико-географического и зоогеографического разделения поверхности планеты по своеобразию флоры и фауны. В XX в. сформировалось представление о разнообразии сообществ растений, животных и биомов планеты.

Одним из существенных достижений XX в. является расширение представлений о видовом разнообразии жизни на Земле. При всей неполноте наших знаний нельзя не отметить, что число таксонов животных и растений увеличено по меньшей мере в 500 раз по сравнению с концом XIX в. Если сейчас валидно описано 1,75 млн видов растений, животных, микроорганизмов, то, по мнению ведущих специалистов-систематиков, реальное их число достигает не менее 10—35 млн, в том числе 1 млн видов микроорганизмов, 1 млн видов нематод, 10 млн видов насекомых и около 10 млн видов грибов - наименее изученных групп организмов. Среди биомов суши следует отметить влажные тропики, где, как полагают систематики, описан только один из 20 обитающих видов, особенно среди насекомых, грибов, а также представителей почвенной фауны.

УРОВНИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

В настоящее время биоразнообразие принято рассматривать как *генетическое, популяционное видовое (таксономическое) и цено-ти-ческое (сообщества и экосистемы)*.

Генетическое разнообразие и геногеография. Явление разнообразия жизни определяется фундаментальным свойством биологических макромолекул, особенно нуклеиновых кислот, – их способностью к спонтанным изменениям структуры, что приводит к изменениям геномов, к наследственной изменчивости. На этой биохимической основе разнообразие создается в результате трех независимо действующих процессов:

спонтанно возникающих генетических вариаций (мутаций), естественного отбора в смешанных популяциях, географической и репродуктивной изоляции. Данные процессы, в свою очередь, ведут к дальнейшей таксономической и экологической дифференциации ценозов и экосистем. До начала XX столетия объектами биогеографии были виды и более высокие таксоны животных и растений, их сообщества и экосистемы. Однако динамичные, быстро идущие процессы жизни самих видов в пределах их ареалов долгое время оставались слабо изученными. Только в 20-е годы XX в. внедрение в биогеографию идей и методов анализа популяций, популяционной генетики позволило начать изучение динамики вида, перейти к наблюдениям и картографированию динамичных биологических явлений, протекающих в масштабах времени, измеряемого продолжительностью жизни поколений – обычно это годы, для видов и экосистем — тысячи и миллионы лет. Генетические процессы в популяциях измеряются поколениями. От поколения к поколению происходят генетические изменения, которые и накапливаются в генофонде популяции. Вследствие этого генофонды различных популяций под действием медленных, но постоянных изменений генетически удаляются друг от друга.

Новой областью знаний, предметом которой является изучение географической изменчивости генофондов живой природы (в пределах ареала вида) на основе плодотворного синтеза методов географии, генетики и экологии, стала *геногеография*. Творцом этого нового научного направления, как и автором самого термина «геногеография», появившегося в 1928 г., был замечательный русский генетик А.С.Серебровский (1892–1948), известный не только своими работами, но и организацией первой кафедры генетики в Московском университете.

Доказано, что изменения, возникающие под действием естественного отбора, могут иметь разные последствия в зависимости от условий существования. В том случае, когда условия среды, определяющие естественный отбор, однородны на протяжении ареала, приспособленность вида к среде обитания неуклонно возрастает, а за достаточно продолжительный период времени таким путем могут возникнуть новые генотипы: генетическая структура отдельного ряда последовательных поколений постепенно и равномерно изменяется от поколения к поколению. Этот процесс называется *филетической эволюцией*.

Другой тип эволюционных преобразований наблюдается в том случае, когда разные популяции одного вида оказываются изолированными друг от друга в различных условиях среды. Поскольку при этом естественный отбор действует на них порозному, изолированные популяции будут все более дивергировать, пока

наконец единый исходный вид не распадется на два или более новых вида. Описанный процесс известен под названием *видообразования*. Этот процесс ведет к дроблению единой генетической популяции на ряд подгрупп, каждая из которых представляет собой независимую эволюционную линию. При этом дивергенция непрерывна: она не прекращается и после того, как данная группа достигла ранга вида, а продолжается и дальше, приводя к возникновению более высоких таксономических категорий.

Связь между видообразованием и географической изоляцией была замечена биогеографами еще в XIX в. Основываясь на идеях Ч.Дарвина, М.Вагнер в 1868 г. предложил свою «географическую» теорию видообразования, в которой содержалась идея о том, что географическая изоляция необходимое условие образования видов из географически разобщенных рас и подвидов. Впоследствии эти представления были развиты Д.Джорданом, Б. Реншем, Ф.Г.Добжанским и Э.Майером. Дальнейшим развитием идей о географическом видообразовании стал географический популяционно-анализ, основанный на математических моделях «островного» видообразования С.Райта (1943, 1946), на компьютерной обработке данных по генетической изменчивости популяций и видов в пределах ареала. Этот новый методический арсенал средств изучения популяций позволил упрочить позиции геногеографии или генетической биогеографии как активно развивающейся области биогеографической науки.

Генетики выделили удобный объект для сравнения организмов, каковым является *геном* – совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом любого организма. Геном – функциональная единица, своего рода программа, необходимая для нормального развития и воспроизводства организма в ряду поколений. Современная генетика располагает многочисленными средствами исследования геномов — *геномным анализом*.

В разнообразии геномов домашних животных А. С. Серебровский еще в 20-е годы XX в. призывал видеть естественное богатство и обозначил этот генетический запас термином «*генофонд*». Основной задачей геногеографии стало изучение пространственного распространения генофонда. А.С.Серебровский (1928) писал: «*Изучение географического распространения концентраций различных генов и должно составить то, что мы предлагаем назвать геногеографией*».

Советские генетики в 20 — 30-х годах не только заложили основы геногеографии, но и дали блестящие образцы таких исследований, выполненных в разном географическом масштабе. Среди них особое место занимают ставшие классическими работы Н.И.Вавилова по мировой геногеографии культурных растений.

География распространения генов в ареале вида является пространственным воплощением генетических процессов, а географическое картографирование генофонда – способом увидеть его в зримых картографических образах, разглядеть процессы, протекающие в генофонде, уловить в нем и универсальные для всех популяций черты, и те особенные черты, что отличают генофонд каждой из них от всех других. На основе этих данных можно построить карту географического распределения генов, или гено-географическую карту – основной инструмент в работе геногеографа (рис. 97).

Генетика и экология популяций. В генетическом смысле популяция – это пространственно-временная группа особей одного вида, в которой в течение достаточно длительного времени осуществляется свободное скрещивание – *панмиксия*. Для осуществления панмиксии необходимо отсутствие изоляционных барьеров для скрещивания. Разные же популяции одного вида изолированы друг от друга именно такими барьерами, или препятствиями для свободного скрещивания, свободного обмена генетической информацией.

Известный датский генетик В.Иогансен в 1903 г. предложил различать «*популяции*» – генетически неоднородные группы особей одного вида и «*чистые линии*» – генетически однородное потомство одной особи.

Вследствие репродуктивной связи между поколениями генетическая популяция непрерывна во времени, а внутрипопуляционные скрещивания обеспечивают ей пространственное единство. Численность популяции может возрастать или уменьшаться в результате миграции особей, а также изменения показателей рождаемости и смертности. Популяция может объединиться с другими популяциями или исчезнуть вследствие эмиграции всех ее членов, а также вымирания.

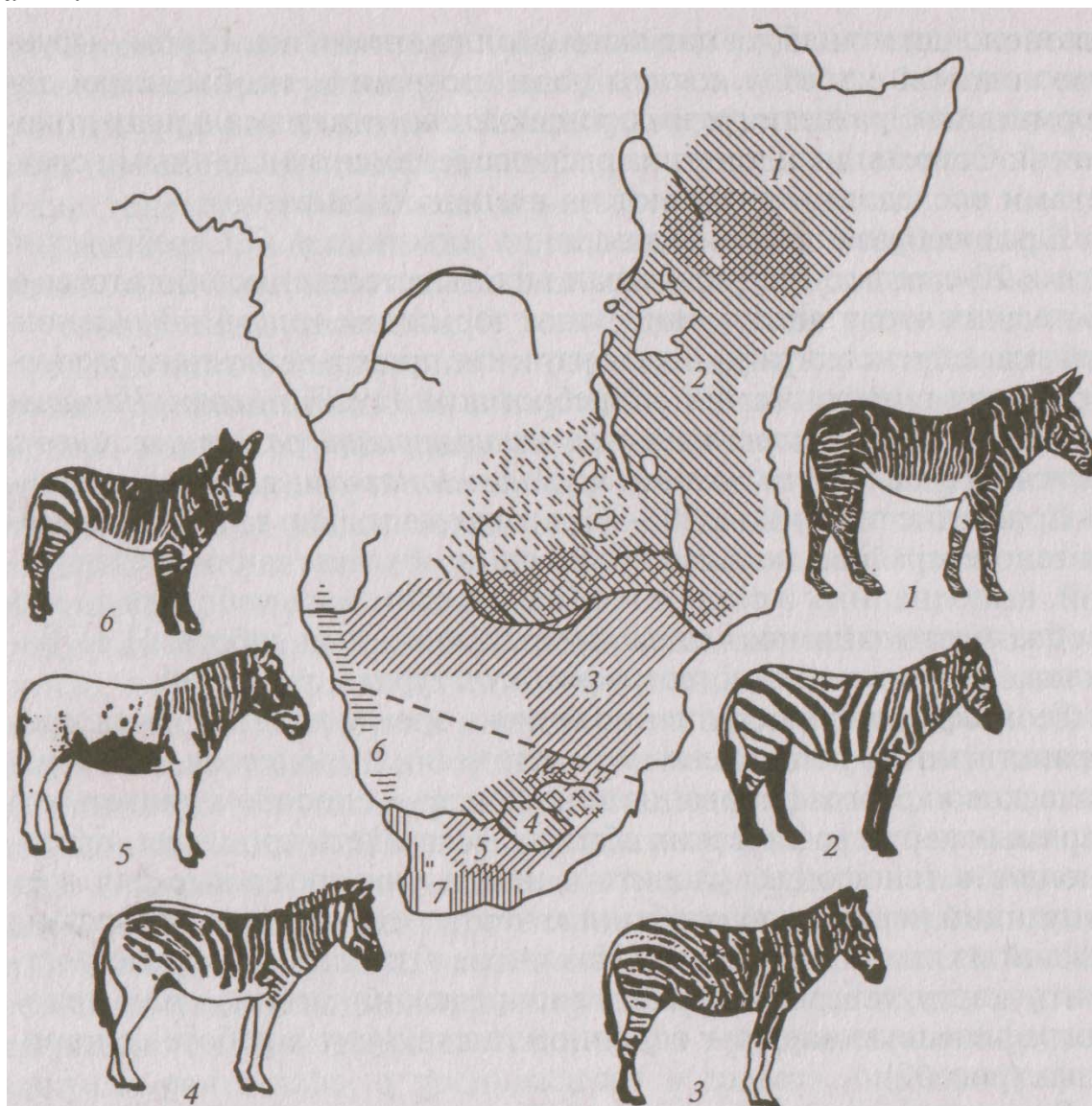


Рис. 97. Распространение зебр и клинальная изменчивость полосатости

(Л.Миттлер, Т.Грегг, 1972): 1 — зебра Гриви; 2 — зебра Гранта; 3 — зебра Чэтмена; 4 — бурчеллева зебра; 5 -квагга; 6 — зебра Гартмана; 7 – капская горная зебра. Распространение зебры в областях, расположенных ниже пунктирной линии, основано на старых данных о формах, теперь уже вымерших; зебра Гранта, зебра Чэтмена и бурчеллева зебра обнаруживают клинальную изменчивость полосатости; эти формы представляют собой расы одного многомерного вида, отличного от зебры Гриви и горной зебры

Степень панмиксии внутри популяции у разных видов может значительно колебаться по разным причинам. Так, у одних видов особи образуют пары на всю жизнь (например, лебеди), у других – только на сезон размножения (например, многие утки), для третьих – характерно образование нестойких пар (тетерева и глухари), у четвертых – самки оплодотворяются только один раз на протяжении всей жизни (многие насекомые, паукообразные), наконец, есть виды с наружным оплодотворением (большинство гидробионтов), у которых при наличии массовых нерестилищ оплодотворение группы яйцеклеток может осуществляться смесью сперматозоидов от разных особей. Все эти способы оплодотворения, конечно, влияют на степень панмиксии, присущую всем популяциям видов.

Выделение популяций нередко оказывается затруднительным. Границы между ними часто бывают стертыми, наблюдается постепенное изменение признаков в том или ином географическом направлении. Такой характер географической изменчивости генофонда получил название *клинальной изменчивости*, впервые описанной Дж. Хаксли в 1939 г. (рис. 98). В настоящее время разработаны методы использования разнообразных, особенно генетических и биохимических, маркеров популяций, что без труда позволяет дифференцировать популяции внутри видовых ареалов.

На образование популяций растений и животных сильнейшее воздействие оказывают особенности географической среды, ее ландшафтное и фациальное разнообразие, иначе говоря, разнообразие биотопов, которые может заселить вид. Существуют определенные различия между популяциями животных и растений, поскольку растения в большей степени зависят от локальных особенностей среды обитания и отличаются большей изменчивостью. В образовании популяций у растений определяющее значение имеют особенности размножения, позволяющие поддерживать генетическое единство популяций: дальность распространения семян и пыльцы, семенную продуктивность, способность вида к изменчивости и скрещиванию с близкими видами.

В качестве изолирующих факторов прежде всего рассматриваются орографические особенности территории, наличие крупных поднятий, препятствующих переносу семян и пыльцы растений и расселению животных. Некоторое изолирующее значение могут иметь и крупные реки. Серьезным препятствием для контакта между популяциями являются пространства, где данный вид отсутствует. Так, для популяций лесных растений изолирующее значение имеют крупные болотные массивы или обширные степные пространства, разделяющие, например, популяции сосны обыкновенной в Северном Казахстане.

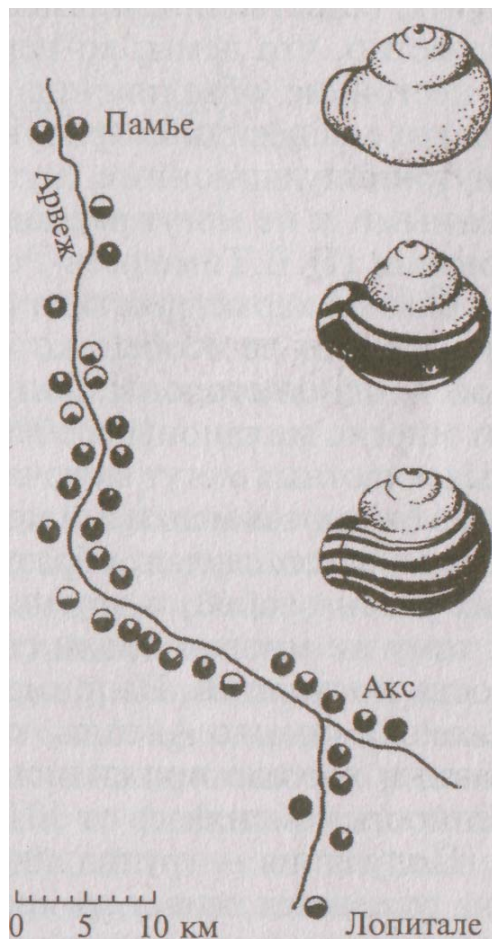


Рис. 98. Относительные частоты неполосатых (белые части кружков) и полосатых (черные части кружков) улиток в ряде соприкасающихся колоний, обитающих вдоль реки Аррез во французских Пиренеях (Л.Миттлер, Т.Грегг, 1972)

Роль барьеров могут играть и факторы биотической среды. Так, уничтожение, естественная гибель или миграции птиц, распространяющих семена некоторых растений, могут способствовать распаду единой популяции. Значение биотических изоляторов усиливается в связи с антропогенным воздействием на природу. Установлено, что у многих видов внутри популяции население распадается на небольшие и сравнительно изолированные группки особей — *демы* (от греч. «демос» — народ), степень панмиксии в которых, естественно, оказывается выше, чем во всей популяции. Известно, что демы, во-первых, относительно кратковременные и нестойкие объединения особей, существующие, например, у мелких мышевидных грызунов одно-два поколения. Такие мелкие внутривидовые группировки всегда бывают немногочисленными и не могут рассматриваться как самостоятельные образования (Н.В.Тимофеев-Ресовский, А.В.Яблоков, 1974).

Важная характеристика каждой популяции — численность составляющих ее особей, которая также может быть очень различной. С одной стороны, популяции некоторых насекомых включают многие миллионы особей, с другой — популяции многих крупных животных могут включать лишь сотни особей. Внутри каждого вида бывают и мелкие, и крупные популяции. Так, прыткие ящерицы в одних случаях образуют популяции, состоящие из нескольких сотен особей, в других — из

многих тысяч особей (рис. 99). К тому же многим видам свойственны резкие колебания численности популяций. Например, в популяции кроликов на островке Скокольм около Англии, куда они были завезены почти 600 лет назад и хорошо прижились, на протяжении нескольких лет численность изменялась от 10 000 до 100 особей.

Популяция – группа динамичная, как и входящие в нее особи, она рождается, живет, умирает. При этом рождаемость, продолжительность жизни и смертность особей составляют важнейшие характеристики любой популяции, которая, как было замечено еще Ч.Дарвином, всеми силами стремится к повышению своей численности и максимальному распространению. Подсчитано, что одна диатомовая водоросль могла бы в течение восьми дней дать массу вещества, по объему равную Земле, а в течение следующего одного часа удвоить эту массу. Даже самые медленно размножающиеся животные — слоны — могли бы очень быстро завоевать всю Землю, будь для этого благоприятные условия: по подсчету Дарвина, от одной пары слонов за 750 лет получилось бы 19 млн голов потомства, а за 3000 лет слоны покрыли бы сплошным слоем всю поверхность земного шара. Ничего подобного в реальности не происходит, так как для беспрепятственного размножения у видов условий нет, но всегда есть ограниченность пищевых ресурсов, пригодных для жизни мест, воздействие болезней, врагов и конкурентов.

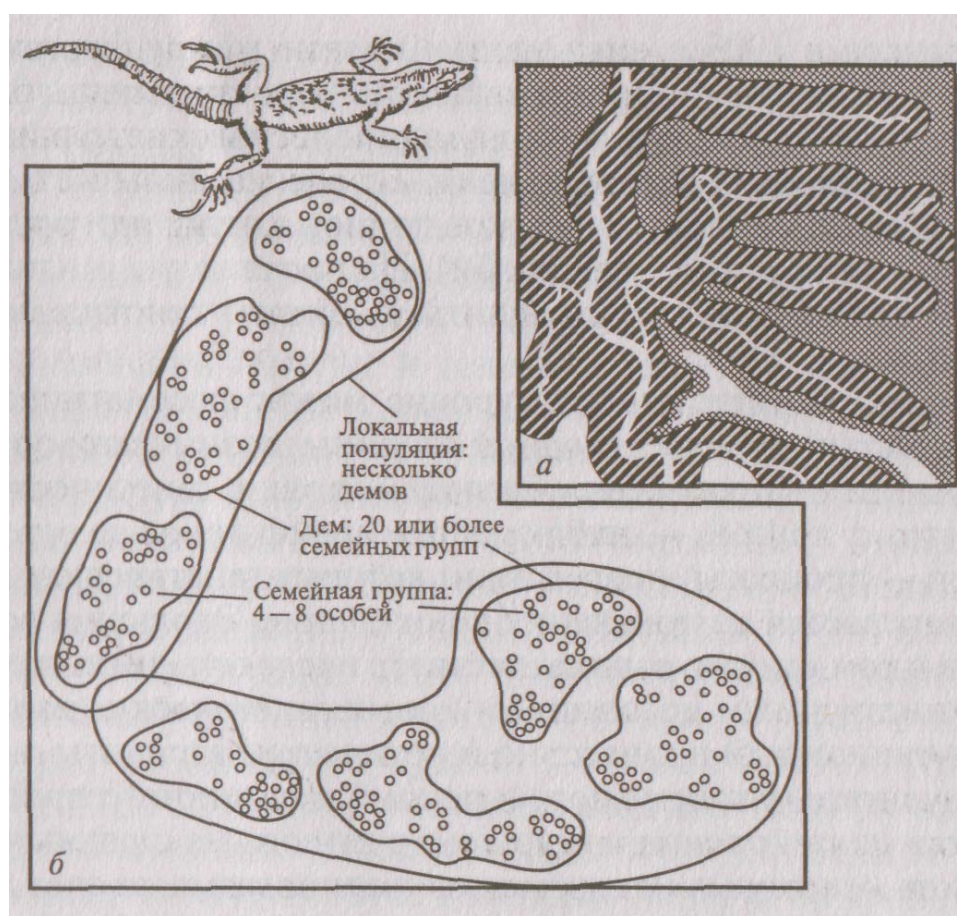


Рис. 99. Распространение прыткой ящерицы внутри ареала (А.В.Яблоков, 1987): *а* — сгущения плотности населения ящериц вдоль рек и ручьев; *б* – демы и семейные группы внутри демов

Таким образом, несмотря на значительные различия в площади, численности, структуре и т.п., популяции являются реально существующими группировками особей, на которые распадаются любые виды живых организмов. Это позволяет считать популяцию реальной элементарной единицей эволюционного процесса.

Микро- и макроэволюция. *Микроэволюция* – эволюция в популяциях под влиянием ненаправленной мутационной изменчивости на внутривидовом уровне, когда особи способны скрещиваться и давать плодовитое потомство. Термин «микроэволюция» ввел в научный обиход генетик Ю. А. Филипченко в 1927 г., чтобы разграничить два принципиально важных эволюционных явления. *Макроэволюция* – процесс развития на уровнях выше видового обмена генетической информацией между особями разных видов, но четко проявляются тенденции адаптации животных и растений к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды.

В.Йогансен в 1909 г. ввел разграничение между фенотипом и генотипом. *Фенотип* – это совокупность всех внешних наблюдаемых признаков организма, будь то морфологические, физиологические или поведенческие признаки. *Генотипом* называется совокупность всех наследуемых задатков данной клетки или организма («генетическая конституция» особи). На протяжении жизни организма его фенотип может изменяться, однако генотип остается неизменным.

Эволюцию на генетическом уровне можно рассматривать как двухступенчатый процесс. С одной стороны, возникают мутации и рекомбинации – процессы, обуславливающие генетическую изменчивость; с другой — наблюдается дрейф генов и естественный отбор – процессы, посредством которых генетическая изменчивость передается из поколения в поколение. Эволюция возможна только в том случае, если существует наследственная изменчивость. Единственным источником новых генетических вариантов служит мутационный процесс, но генетические варианты, возникшие в результате мутационного и рекомбинационного процессов, передаются из поколения в поколение отнюдь не с равным успехом: частота некоторых из них может увеличиваться за счет других. Помимо мутаций к процессам, изменяющим частоты аллелей в популяции, относятся естественный отбор, поток генов (т.е. миграция их) между популяциями и случайный дрейф генов.

При изучении процесса эволюции важное значение имеет представление о *генофонде* — совокупности генотипов всех особей популяции. Для диплоидных организмов генофонд популяции, насчитывающей N особей, состоит из $2N$ гаплоидных геномов. Каждый геном содержит всю генетическую информацию, полученную организмом от одного из родителей. Процессы, изменяющие частоты генов, постоянно происходят в популяциях, и без них не было бы эволюции.

С.С. Четвериков обратил внимание на то, что, поскольку любая природная популяция имеет ограниченную численность особей, это неизбежно приведет к чисто случайным, статистическим процессам в распространении мутаций. Численность популяций всех видов постоянно колеблется (например, у грызунов в лесу она может изменяться в сотни, а у многих видов насекомых — в десятки тысяч раз), из-за чего в разные годы распространение мутаций в популяциях может идти по-разному. От громадной популяции птиц, насекомых, зайцев или других

животных в трудный для переживания год может остаться всего несколько особей, причем иногда не типичных для бывшей популяции. Но именно они передадут потомству свой генофонд, поэтому новая популяция по составу генетического материала будет иной, чем прежняя. В этом проявляется генетический «*эффект основателя популяции*».

Непрерывно изменяется и геном в популяциях человека. К.Аль-стрем на материале по Южной Швеции показал, что в популяции человека передается следующему поколению далеко не весь имеющийся генофонд, а лишь избранная, а то и случайно «выхваченная» часть. По его данным, 20 % поколения здесь вовсе не оставили потомков, зато 25 % родителей, которые имели трех и более детей, дали 55 % численности следующего поколения.

Американский генетик и селекционер И.М.Лернер в 1954 г. сформулировал понятие о *генетическом гомеостазе*, определив его как способность популяции приводить в равновесие свою генетическую структуру и противостоять внезапным изменениям. Один из важных механизмов генетического гомеостаза – отбор в пользу гетерозигот, ведущий к сбалансированному равновесию.

Постоянное давление мутаций и миграции генов, а также выщепление биологически менее приспособленных генотипов создают проблему так называемого *генетического груза*. Это понятие ввел лауреат Нобелевской премии Г. Меллер в 1950 г. По его расчетам, от 10 до 50 % гамет у человека содержат хотя бы одну вновь возникшую мутацию. Слабо вредящие мутации, если только они проявляются в гетерозиготе, способны нанести популяции больший урон, чем полностью рецессивные летальные мутации. Г. Меллером с соавторами (1956) предложены расчеты летального эквивалента, соответствующего числу мутаций, дающих вместе летальный исход. Было показано, что средняя величина «генетического груза» у человека равна 3 — 5 летальным эквивалентам.

Новые аллели могут поступать в генофонд популяции в результате мутаций, а также в виде гамет, привнесенных иммигрантами из других популяций. Процесс поступления «чужих» генов называется *обменом генами*, или, если это происходит постоянно, *потоком генов*. Мутационный процесс и обмен генами сходны в том отношении, что оба они поставляют популяции новые или дополнительные аллели, т.е. оба служат источником изменчивости.

Демы, географические изоляты, расы и даже виды очень редко представляют собой замкнутые системы. Обычно между ними всегда происходит некоторый обмен генами, причем чем теснее пространственная и генетическая близость популяций, тем больше поток генов.

Представления о существенных различиях между генетически эффективной и общей численностью популяции были развиты теоретически и при экспериментальном изучении стохастических процессов изменения генных частот. Такого рода «случайный дрейф генов» – математический факт, вытекающий из явления конечности численности любой реальной популяции.

Полиморфизм проявление индивидуальной прерывистой изменчивости живых организмов: наличие в одной и той же популяции двух или более хорошо обозначенных форм, способных появляться в потомстве одной самки и встречающихся с частотой, достаточно высокой для того, чтобы исключить

поддержание самой редкой из них повторяющимися мутациями. Обычно на практике полиморфной считают популяцию с частотой гетерозигот по некоторому локусу более 1 — 5 %. Анализ полиморфных признаков – ключ к изучению генетических процессов в популяциях, в связи с чем ранние исследования такого рода были выполнены на видах с хорошо выраженным полиморфизмом внешнего облика особей. Накоплено множество данных о феноменологии, генетическом контроле и механизмах поддержания полиморфизма у разных видов.

Наряду с очевидным полиморфизмом практически у любого вида существует огромный запас скрытой наследственной изменчивости. *Генетическая гетерогенность* – это любое, пусть даже самое минимальное генетическое разнообразие в популяции, вызываемое процессом мутации или рекомбинации. Полиморфизм, как следует из только что данного определения, есть устойчивое поддержание в популяции достаточно многочисленных генотипических классов, что возможно лишь при участии отбора.

Концентрация мутаций есть показатель, характеризующий популяцию в целом. Он устанавливается под действием генетико-автоматических процессов и отбора. Разные популяции отличаются друг от друга по количеству и составу мутаций. Эти показатели со временем претерпевают изменения в результате относительных вкладов разных генотипов из размножающейся части популяции в генофонд следующего поколения за счет их дифференциального воспроизведения или выживаемости.

Таким образом, вид представляет собой сложное образование. Он распадается на целую систему рас и популяций, которые, в свою очередь, слагаются из биологически неравноценных особей.

Рассмотрим некоторые примеры. Как известно, в популяциях большинства видов моллюсков встречаются особи с прямо противоположными по закрученности раковинками. Если у типичных особей данного вида раковинка закручена направо, по ходу часовой стрелки, то у уклоняющихся форм она закручена налево, против часовой стрелки. Частота уклоняющихся раковинок может быть очень различной у разных видов и в разных популяциях одного и того же вида. В. Н. Цветков (1938) изучил распространение право- и левозавитковых форм у моллюсков, обитающих в окрестностях Алма-Аты (рис. 100). Здесь встречаются преимущественно правозавитковые особи. Ограничение распространения левозавитковых форм, по-видимому, обусловлено тем, что они по сравнению с правозавитковыми обладают большей интенсивностью обмена веществ и меньшей способностью к ассимиляции пищи. Эти особенности лимитируют распространение левозавитковых форм в Семиречье, так как здесь из-за частых и длительных засух регулярно наступают периоды голодания моллюсков.

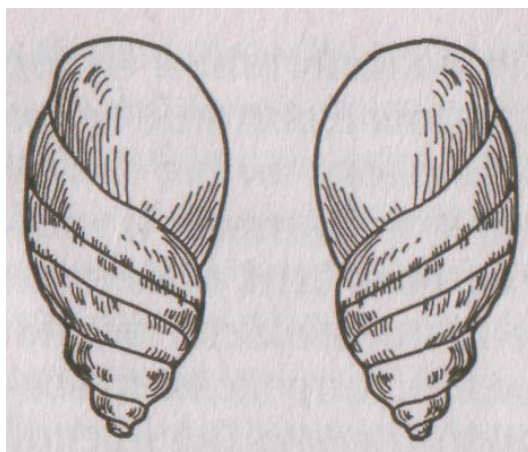


Рис. 100. Правозавитковая (декстральная) и левозавитковая (синистральная) раковинки у моллюсков (Н.П.Дубинин, 1966)

В процессах экологической дивергенции популяций на первый план выступает адаптация к локальным условиям среды. Как указывал В. Н. Сукачев (1928), популяции сосны представлены рядом экологических рас соответственно условиям обитания. Чем южнее происхождение сосны, тем хуже она переносит низкую температуру. Так, температура, безвредная для скандинавского экотипа, губительна для среднеевропейских сосен. Оказалось, что основная причина этих различий – биохимические особенности тканей деревьев.

Популяции – первая ступень, где разыгрываются явления эволюции. Зачинаясь в отдельных популяциях, процессы эволюции лишь в конечной форме, пройдя через многообразные ступени, обусловленные сложной динамической внутривидовой системой, завершаются актом происхождения нового вида.

Только небольшая часть (около 1 %) генетического материала высших организмов изучена в достаточной мере, когда мы знаем, какие гены отвечают за те или иные проявления фенотипа организмов. Для большей части ДНК ее значение для вариации жизненных форм остается неизвестным.

Каждый из 10^9 различных генов, распределенных в мировой биоте, не дает идентичного вклада в формирование разнообразия. В частности, гены, контролирующие фундаментальные биохимические процессы, являются строго консервативными у различных таксонов и в основном демонстрируют слабую вариабельность, которая сильно связана с жизнеспособностью организмов.

Если судить об утере генофонда, принимая во внимание то, что каждая форма жизни уникальна, вымирание всего лишь одного дикого вида означает безвозвратную потерю от тысячи до сотен тысяч генов с неизвестными потенциальными свойствами. Генная инженерия могла бы использовать это разнообразие для развития медицины и создания новых пищевых ресурсов. Однако разрушение местообитаний и ограничение размножения многих видов приводят к опасному уменьшению генетической изменчивости, сокращая их способности адаптироваться к загрязнению, изменениям климата, болезням и другим неблагоприятным факторам. Основной резервуар генетических ресурсов – природные экосистемы – оказался значительно измененным или разрушенным. Уменьшение генотипического разнообразия, происходящее под воздействием человека, ставит на грань риска возможность будущих адаптации в экосистемах.

Биологическая эволюция — это процесс накопления изменений в организмах и увеличение их разнообразия во времени. В основе всех этих изменений лежат генетические изменения, т.е. изменения наследственного вещества, которое, взаимодействуя со средой, определяет все признаки организмов. На генетическом уровне эволюция представляет собой накопление изменений в генетической структуре популяций.

Видовое разнообразие организмов. Разнообразие видов обычно оценивается исходя из внутривидовой (вид – подвид – популяции разного уровня) и надвидовой (род – семейство – до царства) таксономии. Видовой уровень разнообразия обычно рассматривается как базовый, а вид является опорной единицей учета биоразнообразия.

Р.Уиттекер, К.Виллис, Р.Филд (R.Whittaker, K.Willis, R.Field, 2001), развивая концепцию биологического разнообразия, подчеркивают, что она основана на признании не только феномена богатства видов, но также и биогеографических причин, его обуславливающих, в том числе большое значение придается историческому фактору и пространству, в котором формируется разнообразие. В процессе разработки этой теории сложилось представление о базовых единицах биоразнообразия.

Альфа-разнообразие – разнообразие видов (видовое богатство), которое обычно выражается числом видов животных или растений на единицу площади в определенной стандартной выборке, часто внутри одного сообщества или местообитания (*локальный уровень*).

Бета-разнообразие — разнообразие видов в сообществах по градиентам факторов среды (по катене) в пределах ландшафта; это определенная степень различия в видовом составе между разными типами сообществ или местообитаний (*ландшафтный уровень*).

Гамма-разнообразие – разнообразие видов в пределах крупных регионов в соответствии с дифференциацией условий по важнейшим географическим градиентам: широтному, высотному и градиенту «океан—суша». Накоплен определенный опыт оценки видового богатства на разных уровнях организации биоты, начиная от конкретных флор и фаун до флористических царств и фаунистических областей.

Экосистемное разнообразие. Одна из важнейших биогеографических задач – сохранение систем (совокупностей) видов – от типов биомов глобального уровня до конкретных биогеоценозов и их территориально сопряженных сочетаний на локальном уровне. В связи с этим особую актуальность приобретает выделение территориальных (биохорологических) единиц биоразнообразия.

В качестве опорной единицы локального уровня рассматривается *биоразнообразие экосистем*, которое часто оценивается через разнообразие видового компонента или биотопов, их составляющих. На планете существует большое разнообразие наземных и водных экосистем от относительно простых субнивальных и пустынных до богатейших и сложных экосистем тропических лесов с огромным видовым богатством. Для водных экосистем также можно проследить увеличение видового богатства от вод открытого океана до богатейших сообществ коралловых рифов.

Работы по оценке биоразнообразия на биомной основе представляются перспективными. Они дают возможность интегрального анализа ботанической и зоогеографической составляющих живого покрова, а также сопряженного изучения биотических и абиотических компонентов экосистем. При классификации биомов можно исходить из их типологии (Н.Н.Дроздов, Е.Г.Мяло, 1997). Типы биомов выделяются по набору жизненных форм, характеру растительного покрова и животного населения с учетом климатических условий (гидротермического режима) территории. Для типа биома характерны различные варианты структуры сообществ, набор которых индивидуален для каждого биома. Оценка биомного разнообразия проводится по физиономическим признакам живых организмов, по спектрам их жизненных форм и числу видов, к ним относящихся, по числу сообществ, характеру связей между ними.

В картографировании биоразнообразия появился опыт отражения *биомов* регионального уровня (Г. Н. Огуреева, Т. В.Котова, 1996), которые рассматриваются в пределах зообиомов на равнинах и в соответствии с типами высотной поясности оробиомов в горах (G.Walter, S.-W.Breckle, 1985). Карты региональных биомов могут быть идеальной основой для проведения инвентаризационных работ по учету единиц биоразнообразия и созданию баз данных альфа-, бета- и гамма-разнообразия в пределах региональных биомов.

В целях сохранения природного потенциала территорий оптимальными признаются биохоры регионального уровня, в пределах которых целесообразно исследовать разнообразие видов и биоценозов (В.Б.Сочава, 1980; Б. А. Юрцев, 1994). Это дает возможность получить необходимую сравнительную информацию о географии видов и сообществ различных рангов с выявлением фоновых, редких и уникальных биологических объектов в пределах региональных подразделений в целом для разработки стратегии их охраны.

ГЕОГРАФИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Темпы, формы и направленность дифференциации биот определяются важнейшими факторами, среди которых выделяются географические, действующие прямо или опосредованно через экологические процессы. Их прямое действие проявляется через изменение физических и химических параметров биосферы, на которые биота вынуждена реагировать. Таковы изменения концентрации солей в Мировом океане, региональные и локальные явления опреснения морских вод, динамика CO_2 и озона в атмосфере, глобальные изменения климата (потепления и похолодания, включая оледенения), дрейф континентов и т.д. Именно эти явления определяют «мегауровень» дифференциации биот во времени и в пространстве, вымирание одних и появление других групп организмов.

Географические факторы в значительной степени определяют структуру и пространственное размещение сообществ и экосистем. В то же время структура сообществ сама является одним из факторов, направляющих процесс эволюционной дифференциации видов через механизм конкурентного исключения и возможности натурализации мигрантов. Анализ картографических данных по распространению

сообществ и экосистем неоспоримо свидетельствует, что их структура и пространственное размещение находятся в теснейшей зависимости от действующих параметров абиотической среды.

Разнообразие видов (видовое богатство) изменяется в соответствии с важнейшими географическими градиентами – широтно-зональному на равнинах, высотно-поясному в горах и океан-континент по мере удаленности от морских побережий. В соответствии с изменением природных условий от более благоприятных к менее благоприятным происходит уменьшение видового разнообразия. Наименьшее видовое богатство соответствует тундрам, особенно арктическим, и высокогорьям, что определяется в первую очередь экстремальностью природных условий, возможностью развития жизни в ограниченном несколькими дециметрами пространстве приземной поверхности и преимущественно несколькими сантиметрами – в подземной сфере. Известно, что горные массивы выделяются большим, часто существенно отличающимся от прилежащих равнин, видовым богатством, что обусловлено разнообразием и контрастностью природных условий. По градиенту океан-континент хорошо прослеживается уменьшение видового богатства в аридных внутриконтинентальных регионах суши.

Как видовое, так и ценотическое разнообразие находят отражение на оценочных картах специального содержания. Карты растительности и животного населения разных масштабов могут быть использованы в качестве основы для создания оценочных карт биоразнообразия.

На карте флористического разнообразия мира представлено количество видов сосудистых растений на каждые 10 000 км² площади континентов (Barthlott et al., 1998). Хорошо видны области с максимальным и с относительно небольшим количеством видов на единицу площади (см. форзац).

Максимально высокое разнообразие зарегистрировано в тропических зонах, минимальное – характерно для субтропических пустынь и высокоарктических полярных тундр.

К регионам с наивысшим количеством видов на единицу площади относятся: наветренный тропический макросклон Анд, Кордильеры Центральной Америки, горы Гвинея, горы на востоке и юго-востоке Африки, Центральные и Восточные Гималаи, Юннаньский регион Китая, нагорья Малайского архипелага (север Борнео, Папуа-Новая Гвинея). Важными центрами биоразнообразия являются также Скалистые горы, Бразильские приатланти-ческие леса, горы центральной части Сахары, горы Средней и Центральной Азии.

Обзорная карта разнообразия животного мира показывает территории, различные по числу видов наземных животных, среди которых можно найти наиболее богатые по числу видов животных районы мира (см. форзац).

Биотическое разнообразие гор с их высокой дифференциацией местообитаний чрезвычайно велико и отражает специфику географии высотно-поясной структуры растительного покрова. Сведения о флористическом и ценотическом разнообразии наиболее часто приводятся в пределах поясов, реже для ботанико-географических горных регионов в целом. В Эквадоре на площади 17000 км² тропические туманные леса содержат 3411 сосудистых растений – это на 300 видов больше, чем на 70000

км² в низменных лесах Амазонки. На горе Кинабалу (4101 м н.у.м.) в Сабах (Малайзия) зарегистрировано свыше 4000 видов растений, т.е. более чем 1/4 всех видов США. Горы служат прибежищем для большого числа эндемичных видов растений и животных. Около половины ареалов эндемичных птиц принадлежит горам, особенно в тропиках, и почти вся флора горных районов лесов Гавай и Новой Каледонии эндемичны. Пути миграции видов через изолированные вершины и хребты и адаптация их в условиях изоляции горных хребтов тоже важные причины высокого эндемизма.

Всемирный фонд дикой природы и Международный союз охраны природы в глобальном масштабе определили шесть основных центров с максимальным видовым разнообразием, большинство из которых расположено в горных районах: Чоко в Коста-Рике; тропические Восточные Анды; атлантическое побережье Бразилии; Восточные Гималаи – район Юньнань; Северное Борнео; Папуа-Новая Гвинея.

Для сохранения биоразнообразия очень важно определение и выявление очагов видовой разнообразия. Это биогеографическая задача, которая заключается в оценке величины разнообразия, ранга биогеографических выделов, нахождении и картировании центров разнообразия. Вторая задача экологическая – определение статуса охраняемых видов, экосистем, в которых они присутствуют, определение их функциональной роли. Выделение районов с высоким биоразнообразием, определение реликтовых и эндемичных видов как специфических особенностей видовой разнообразия позволяет выявить центры видообразования и возможные пути расселения различных групп растений и животных. В сущности -это основа для разработки стратегии сохранения биоразнообразия в различных биогеографических подразделениях. При выборе охраняемых объектов очень важно учитывать эко-, этнокультурную ценность территорий (особенно в горах), так же как и территории традиционного ведения хозяйства и устойчивых культурных ландшафтов.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ РОССИИ

Территория России уникальна с точки зрения проявления планетарных широтно-зональных закономерностей формирования биоразнообразия. Здесь представлен полный ряд зональных природных экосистем, характерных для Северной Евразии (высокоарктические и полярные тундры, лесотундра, тайга, смешанные и лиственные леса, лесостепи, степи, пустыни, субтропики). Около четверти территории России занято горами: из 89 субъектов Российской Федерации 43 имеют в своем составе горные территории, где исключительно широко представлен диапазон природного разнообразия.

Россия играет особую роль в сохранении арктических экосистем Земли и их видовой разнообразия. К российскому сектору относится около трети всей площади Арктики. Именно здесь находятся территории, отражающие типичные черты арктических зональных экосистем. В России сосредоточено примерно 80 % всего видовой разнообразия Арктики и около 90 % собственно арктических видов.

В России находится более четверти еще сохранившихся в мире малоосвоенных лесов. Здесь сосредоточено около 22 % мировых запасов лесных ресурсов, в том числе 40 % из них – ценные хвойные насаждения. Общая площадь лесов России – более 6 млн км², из них заболоченных – 1,5 млн км².

Россия обладает самыми богатыми в мире водно-болотными угодьями. На ее территории протекает около 120 тыс. рек общей длиной 2,3 млн км, имеется около 2 млн озер общей площадью 370 тыс. км² (без Каспийского моря). Площадь водохранилищ составляет 65 тыс. км². Болота занимают 1,8 млн км². На долю озер и болот приходится в среднем около 15 % площади страны, в некоторых регионах – до 85 %. Россия имеет самую протяженную в мире континентальную береговую линию, составляющую около 60 тыс. км.

На территории России сосредоточено основное видовое разнообразие Северной Евразии – крупнейшего континентального региона планеты.

Флора России содержит более 12 500 видов дикорастущих сосудистых растений, более 2200 видов мхов и печеночников, около 3000 видов лишайников. В почвах и водоемах России, включая омывающие ее территорию моря, обитает 7 —9 тыс. видов низших растений, число видов грибов составляет около 20 — 25 тыс.

Фауна позвоночных насчитывает 1513 видов: 320 видов млекопитающих, 732 вида птиц, 80 видов пресмыкающихся, 29 видов земноводных, 343 вида пресноводных рыб, 9 видов круглоротых; кроме того, в морях, омывающих Россию, встречается около 1500 видов морских рыб. Фауна беспозвоночных насчитывает около 100 тыс. видов. Многие виды являются эндемичными.

Разнообразие растительного покрова России получило отражение на мелкомасштабной обзорной научно-справочной карте «Зоны и типы поясности России и сопредельных территорий» (1:8 000 000), подготовленной в серии карт природы для высшей школы. На карте отражены основные закономерности структуры растительного покрова, региональные различия, показана сложность растительности гор и ее место в растительном покрове России. Показаны *зоны, подзоны, географические комплексы формаций на равнинах и классы, группы типов поясности и типы поясности — в горах.*

Изменения разнообразия животного мира России в полном объеме пока не нашли отражения на единой обзорной карте, но к настоящему времени созданы мелкомасштабные карты животного населения отдельных крупных регионов страны (А. М.Чельцов-Бебутов, 1978; Н.В.Тупикова, 1978; Л.Г.Емельянова, 1998, 2000; Ю.С.Равкин, 2000; А.К.Даниленко, В.Ю.Румянцев, 2001).

В России находятся уникальные природные комплексы, объекты природного и культурного наследия ЮНЕСКО, центры эндемизма: прибрежные районы Баренцева моря, экосистемы Северного Кавказа, коренные леса севера европейской части России и Сибири, дельта Волги, плато Путорана, Алтай, озеро Байкал, Забайкалье, юг Дальнего Востока (Приморье), полуостров Камчатка, полуостров Чукотка, остров Врангеля и др., представляющие особую ценность для разработки мер по охране генофонда планеты.

В соответствии с критериями ЮНЕП 65 % территории России квалифицируются как не подвергшиеся существенным хозяйственным воздействиям и сохранившие ненарушенные экосистемы.

Около 20 % территории испытали существенное влияние хозяйства, но экосистемы, будучи частично редуцированными, во многих местах сохранили жизнеспособность и ассимиляционный потенциал, необходимый для компенсации современного уровня антропогенных воздействий.

Около 15 % российской территории, на которых проживает две трети населения страны, характеризуются как экологически неблагоприятные, со значительной степенью разрушения естественных экосистем и деградации почв (городские агломерации, промышленные, горнодобывающие и сельскохозяйственные регионы европейской части России, Урала, Сибири и Дальнего Востока). В России 124 млн га сельскохозяйственных угодий (56%) эрозионно опасны или подвержены водной и ветровой эрозиям.

Относительно невысокая по сравнению с большинством стран мира степень антропогенной трансформации природных систем России определяет то, что многие биосистемы могут служить эталонами природных комплексов и процессов. Сохранность многих типов экосистем пока не вызывает серьезных опасений. В первую очередь это относится к биомам тундр, северной и средней тайги, большинству арктических морей, мало измененным человеком (за исключением ряда отдельных районов интенсивного хозяйственного освоения).

Общее состояние видового разнообразия России оценивается как благополучное. Сохранились основные фаунистические и флористические комплексы ландшафтных зон страны, пресноводных и морских экосистем. Однако некоторые типы экосистем и виды живых организмов находятся в катастрофическом положении — на грани исчезновения. В частности, биомы европейских степей и широколиственных лесов практически исчезли и сегодня представлены мелкими фрагментами, часть из них относится к особо охраняемым природным территориям. Редкие или находящиеся под угрозой исчезновения виды требуют особого внимания. В Красную книгу Российской Федерации занесено 414 видов и подвидов животных (Красная книга Российской Федерации. Животные, 2001), 516 видов растений и 17 видов грибов (Красная книга РСФСР. Растения, 1988).

Расположенные на территории России природные экосистемы представляют исключительную ценность для биосферы в целом, выполняя важнейшие глобальные регуляторные функции.

На территории России, особенно в азиатской ее части, большую территорию занимают тундровые и таежные экосистемы, отличающиеся повышенной уязвимостью, медленным восстановлением после нарушений, высокой интенсивностью эрозионных процессов при нарушениях растительного покрова. Крайне уязвимы также экосистемы морей и пресных водоемов Севера.

Биоразнообразие также включает внутривидовые популяции и формы растений и животных, выращиваемых и разводимых человеком.

В России разводят свыше 500 отечественных пород и внутривидовых линий и групп, относящихся к 36 видам сельскохозяйственных животных (в государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в 2000 г., занесено 556 пород сельскохозяйственных животных), культивируют более 11 тыс. отечественных сортов культурных растений. Господство химико-

технологического направления развития сельского хозяйства в течение последних десятилетий привело к унификации агроэкосистем и уменьшению породного и сортового разнообразия.

Для России характерно большое разнообразие культурных ландшафтов, отражающих результаты гармоничного взаимодействия человека и природы (сады и парки, традиционные сельские ландшафты, территории экологически устойчивого природопользования коренных малочисленных народов, исторически ценные водные системы, искусственные лесонасаждения и лесополосы и др.)

МЕЖДУНАРОДНЫЕ АСПЕКТЫ ПРОГРАММЫ «БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ»

Научную разработку программы «*Биологическое разнообразие*» осуществлял Международный союз биологических наук, создавший для этого в 1982 г. на Генеральной ассамблее в Канаде специальную рабочую группу. Во многих странах проблемы сохранения разнообразия жизни вышли на первый план. Следует отметить как большое достижение факт принятия Международной конвенции о биологическом разнообразии на Конференции ООН по окружающей среде в Рио-де-Жанейро в 1992 г. Разработке и принятию этой конвенции предшествовала активная деятельность многих организаций. Так, в 1975 г. вступила в силу Конвенция по международной торговле видами мировой флоры и фауны, находящимися под угрозой исчезновения. Конвенция запрещает или регулирует торговлю 20000 такими видами. В 1980 г. UNEP и IUCN (Международный союз охраны природы и природных ресурсов) и WWF (Всемирный фонд дикой природы) опубликовали положения Всемирной стратегии охраны живой природы. Более 50 стран мира руководствуются ими для разработки национальных стратегий охраны живых организмов. В 1983 г. вступила в действие Конвенция по сохранению мигрирующих видов диких животных. Созданы международные организации различного плана и ранга, работающие в области охраны дикой природы.

Всемирный центр охраны и мониторинга (WCMC), занимается оценкой распределения и обилия видов на планете, подготовкой специалистов в области мониторинга биоразнообразия.

UNEP и IUCN разработали и приступили к реализации совместных планов мероприятий по сохранению африканских и индийских слонов и носорогов, приматов, кошачьих и белых медведей.

Международный Совет по генным ресурсам растений (IBPGR) организовал в 30 странах мира сеть банков генов, располагающих 40 основными мировыми коллекциями. Более 500000 видов растений из 100 стран были собраны, оценены и размещены в хранилищах.

Международный переговорный комитет, учрежденный руководящим советом UNEP, при участии многих международных организаций подготовил Конвенцию по биологическому разнообразию. Главная цель документа — сохранение биологического разнообразия и обеспечение тем самым нужд человечества.

На 24-й Генеральной ассамблее Международного союза биологических наук (Амстердам, сентябрь 1991 г.) принято решение приступить к разработке международной программы для изучения биологического разнообразия «Диверситас». К настоящему времени в рамках этой программы сложилось пять основных направлений, сфокусированных в ключевых областях изучения биоразнообразия:

функционирование экосистем и поддержание биоразнообразия; происхождение, сохранение и изменения биоразнообразия; систематика: инвентаризация и классификация биоразнообразия;

- мониторинг биоразнообразия;
- охрана, восстановление и устойчивое использование биоразнообразия.
- Сформировались также и пять целевых междисциплинарных направлений в изучении биоразнообразия:
 - биоразнообразии почв и донных отложений;
 - морское биоразнообразие;
 - биоразнообразии микроорганизмов;
 - пресноводное биоразнообразие;
 - роль человека в управлении биоразнообразием.

Важной инициативой в рамках программы «Диверситас» стала подготовка к проведению международного года наблюдений за биоразнообразием. Намечено осуществить различные проекты с региональным и глобальным охватом. Особое внимание предполагается уделить укреплению различных сетей наблюдений за компонентами биологического разнообразия и стандартизации методов и показателей, используемых разными специалистами.

В 1992 г. разработана Глобальная стратегия биоразнообразия, целью которой стала ликвидация условий исчезновения видов. К настоящему времени Конвенцию о биологическом разнообразии подписали представители 180 стран, в том числе и России (1995), взявшие на себя ответственность за сохранение живой природы ¹/7 суши планеты. По реализации Конвенции... в России на федеральном уровне приняты законы «Об охраняемых природных территориях», «О животном мире», «Об экологической экспертизе», «О континентальном шельфе Российской Федерации» и др. Впервые в нашей стране начаты работы по формированию единой системы экологического мониторинга, в которой значительное место уделено оценке и контролю состояния биологического разнообразия. Россия активно подключилась к международной деятельности по сохранению биоразнообразия. При поддержке Глобального экологического фонда ведутся работы по сохранению биоразнообразия, по оказанию помощи российским заповедникам, по решению проблем охраны природы на Байкале и многие другие.

В настоящее время мировым научным сообществом разработаны основные принципы сохранения биоразнообразия с учетом иерархической структуры биосферы.

Решение практических проблем сохранения биоразнообразия должно быть основано на двух концептуальных подходах:

- *популяционно-видовой* подход исходит из того, что каждый вид есть наименьшая генетически закрытая система, обладающая неповторимым генофондом;
- *экосистемный* подход который исходит из того, что все биологические системы неразрывно связаны со средой обитания и друг с другом; рассматривает экологические системы разного уровня.

На основании этих подходов выделяются следующие объекты сохранения разнообразия: *организм, популяция, вид, сообщество организмов, экосистема, территориально-сопряженный комплекс экосистем, биосфера*. Для каждого уровня разрабатываются необходимые меры и способы сохранения.

Меры по сохранению биоразнообразия на популяционно-ви-довом уровне включают сохранение видов и их популяций на специально охраняемых территориях – в ботанических садах и зоопарках, питомниках и специализированных хозяйствах. Особое внимание уделяется сохранению популяций редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, занесенных в Красную книгу, организуется контроль и регулирование состояния их популяций. Для ресурсных видов необходимы регламентация промысла и использования, сохранение и восстановление местообитаний их популяций. Разрабатываются технологические и организационные меры по защите видов животных от гибели, устранению факторов, приводящих к ухудшению условий обитания видов.

На экосистемном уровне меры по сохранению биоразнообразия включают создание особо охраняемых природных территорий с различными режимами поддержания видового состава и структуры сообществ. Во многих случаях необходимы также меры по реконструкции и реставрации природных экосистем, нарушенных деятельностью человека. В последнее время разрабатываются подходы к контролю и регулированию саморасселения и реализации вновь внедряющихся видов из других природных областей.

На биосферном уровне важнейшей задачей сохранения биоразнообразия являются развитие и совершенствование глобальной сети биосферных резерватов, а также других охраняемых историко-культурно-природных территорий международного значения для поддержания биосферных процессов и функционирования биосферы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

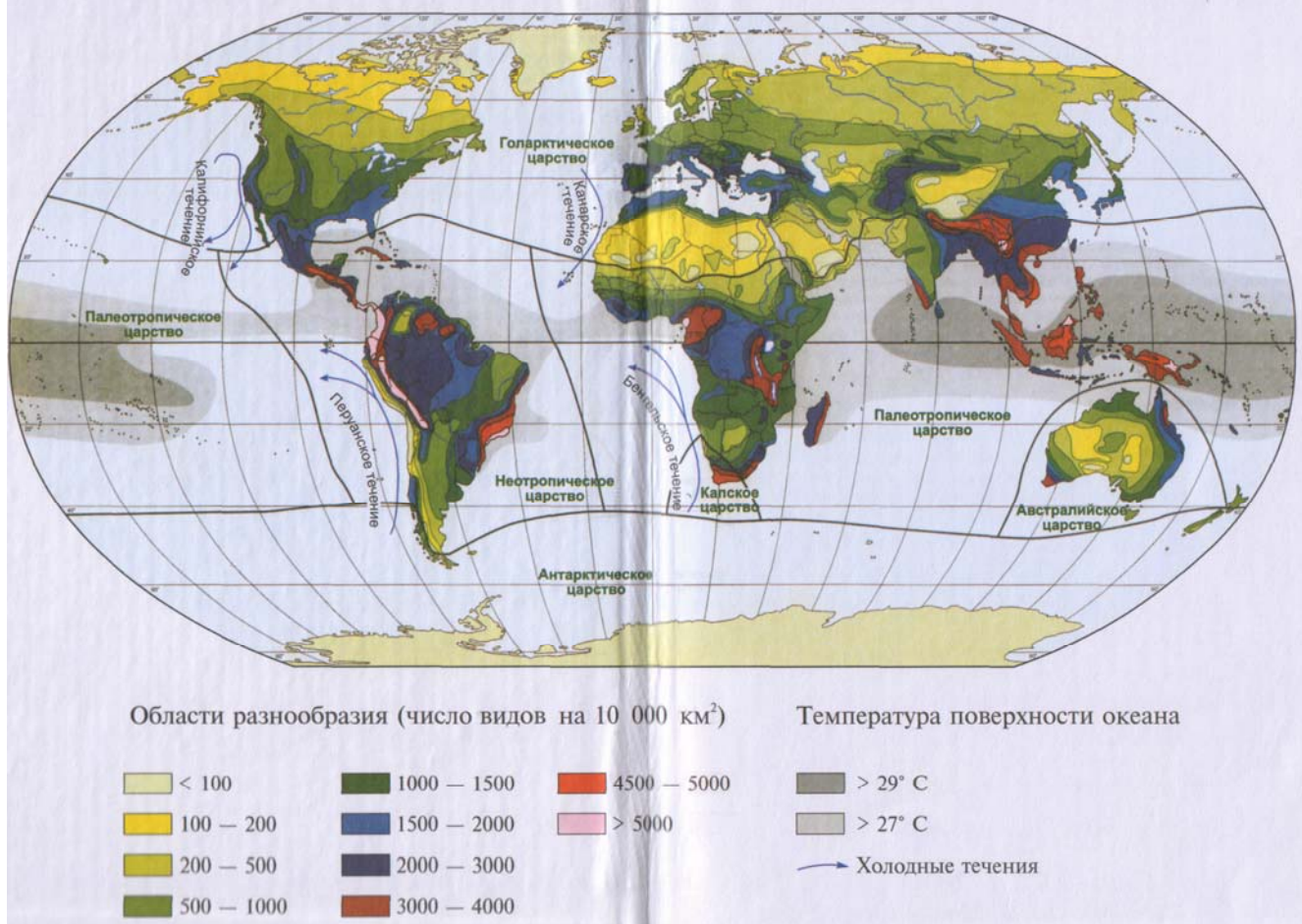
- *Лбдурахманов Г. М, Лопатин И. К., Исмаилов И. И.* Основы зоологии и зоогеографии. — М.: Академия, 2001. — 496 с.
- *Воронов А. Г., Дроздов Н. Я, Криволицкий Д. А, Мяло Е. Г.* Биогеография с основами экологии. — М.: Изд-во МГУ, 1999. — 392 с.
- *Воронов А. Г., Дроздов Н. Я, Мяло Е. Г.* Биогеография мира. — М.: Высшая школа, 1985. — 271 с.
- *Второе Я.Я., Дроздов Я. Я.* Биогеография. — М.: Изд-во ВЛАДОС-ПРЕСС, 2001.—304с.
- *География и мониторинг биоразнообразия // Сохранение биоразнообразия.* — М.: Изд-во НУМЦ, 2002. — 438 с.
- *Дроздов Н. Я, Мяло Е. Г.* Экосистемы мира. — М.: АБФ, 1997. — 340 с.
- *Леме Ж.* Основы биогеографии. — М.: Прогресс, 1976. — 308 с.
- *Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В. Н. Сукачева, Н.В.Ды-лиса.* — М.: Наука, 1964. — 251 с.
- *Мессерли Б., Айвз Дж. Д.* Горы мира. — М.: Издательский дом «Ноосфера», 1999. —454с.
- *Петров К.М.* Биогеография с основами охраны биосферы: — Спб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2001. — 376 с.
- *Тупикова Н.В., Комарова Л. В.* Принципы и методы зоогеографического картографирования. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 189 с.
- *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. -327 с.
- *Шмитхюзен И.* Общая география растений. — М.: Прогресс, 1966. -307с.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- *Вавилов Я. Я.* Центры происхождения культурных растений / Пять континентов. — М.: Мысль, 1987. — 348 с.
- *Вальтер Г.* Общая геоботаника. — М.: Мир, 1982. — 255 с.
- *Вернадский В. И.* Биосфера. — Л., 1926. — 146 с.
- *Гептнер В. Г.* Общая зоогеография. — М., 1936. — 382 с.
- *Дарлингтон Ф.* Зоогеография. — М.: Прогресс, 1966. — 519 с.
- *Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий / Карта и пояснительный текст под ред. Г.Н. Оеуреевой.* — М.: Экор, 1999.
- *Лопатин И. К.* Зоогеография. — Минск, 1989. — 318 с.
- *Петров К. М.* Биогеография океана. — Спб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1999. — 232 с.

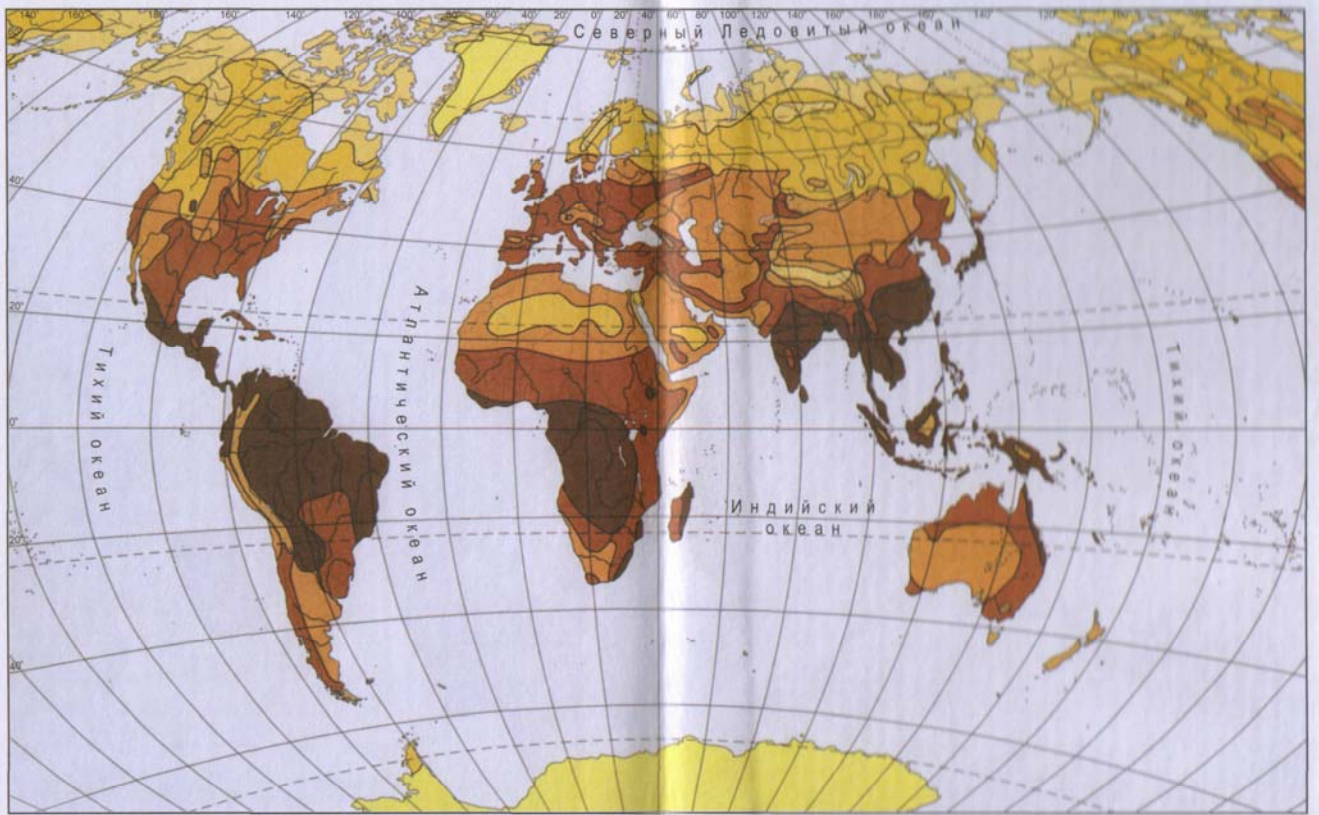
Форзац 1

ГЛОБАЛЬНОЕ БИОРАЗНООБРАЗИЕ: КОЛИЧЕСТВО ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ



Форзац 2

РАЗНООБРАЗИЕ НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ



Области разнообразия (число видов на 100 км² суши)

