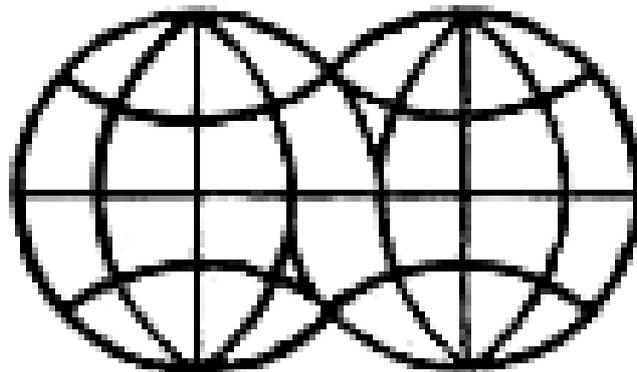


О. Е. Агаханянц  
БИОГЕОГРАФИЯ



Допущено Министерством образования  
Республики Беларусь  
в качестве учебного пособия  
для студентов педагогических институтов,  
обучающихся по специальностям  
01.09 «Биология» и 01.18 «География»

МИНСК  
«ВЫШЭЙШАЯ ШКОЛА»  
1992

## ПРЕДИСЛОВИЕ

За последние годы учебные планы педагогических институтов часто пересматривались, в том числе и биогеографии. Это привело к тому, что объем и содержание программ обучения в пединститутах все больше отличается от программ в университетах, для которых уже имеется несколько хороших учебников по биогеографии, хотя и изданных малыми тиражами (А. Г. Воронов, Н. Н. Дроздов, Е. Г. Мяло, 1985; А. Г. Воронов, 1987). Имеется и отличный учебник зоогеографии для университетов (И. К. Лопатин, 1989). Готовятся к изданию и другие университетские учебники, что следует только приветствовать, учитывая появление новой биогеографической литературы. Для педагогических же институтов специальных учебников биогеографического профиля нет. Студенты пединститутов пользуются университетскими учебниками, которые менее соответствуют программе обучения учителей. Не спасают положения и несколько изданных (и тоже ограниченными тиражами) учебных пособий, охватывающих лишь часть курса биогеографии (О. Е. Агаханянц, 1986; В. Г. Хржановский и др., 1986; Т. В. Курнишкова, В. В. Петров, 1987).

Таким образом, для пединститутов необходима учебная литература, максимально приближенная к содержанию программы по биогеографии. Настоящее учебное пособие написано с целью частично удовлетворить эту потребность.

Основой для составления пособия послужил курс биогеографии, в течение многих лет читаемый студентам Минского педагогического института в разных программных комбинациях, в зависимости от меняющихся учебных планов. Пособие составлено с учетом научной отечественной и зарубежной литературы, а также материалов собственных исследований автора.

При оценке учебного пособия возникает вопрос о полноте изложения. В нашем случае она зависит от задач курса. Пособие по биогеографии должно содержать по возможности все главное об ареалогии, биоценологии, биоте и биомах планеты плюс — основные понятия. Остальное (история науки, эволюция, аутоэкология организмов и физико-географический фон) приводится в предельно конспективном виде, поскольку рассматривается в других курсах.

Растительность и животный мир планеты рассматриваются по биомам и экотонам, как это принято в современной биогеографии. Завершается пособие главой о биогеографических аспектах глобальной экологии с обзором региональных экологических проблем, особенно Беларуси.

Пособие рассчитано на студентов педагогических институтов (стационар и отделение заочного обучения) по специальностям «Биология» и «География». Оно может быть использовано также школьными учителями.

При подготовке пособия с благодарностью учтены ценные замечания коллег по кафедре физической географии Минского педагогического института, а также рецензентов — доктора биологических наук, профессора Белгосуниверситета И. К. Лопатина и доктора географических наук, профессора Владимирского педагогического института М. М. Пахомова.

О. Е. Агаханянц,  
профессор, доктор  
географических наук

## Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В БИОГЕОГРАФИЮ

### МЕСТО В СИСТЕМЕ НАУК

Положение любой области знаний, граничащей с разными системами наук, достаточно сложное. Обобщенно говоря, биогеография находится на стыке биологических наук и наук о Земле, что следует и из названия этой дисциплины. Но и биологические науки, и науки о Земле сами по себе крайне сложны. Из биологических наук ближе всего к биогеографии находится эволюция организмов, и долгое время биогеография считалась своего рода «служанкой эволюции». Прошло много времени, пока она приобрела самостоятельную ценность. Конечно, очень важно оценивать пути эволюционного развития для систематики и пространственного распространения организмов, но не менее важно и знание наук о Земле — геотектоники, физической географии, палеогеографии.

Работая с этим пособием, студент убедится в тесной связи биогеографии и с биологическими, и с внешними географическими причинами, определяющими современное пространственное расселение организмов — их хорологию. Эта связь настолько тесна, что многие исследователи вообще склонны рассматривать хорологию организмов как ключ к познанию палеогеографии планеты. Некоторые, наоборот, для толкования того или иного распространения организмов предпочитают использовать физико-географические данные. В первом случае вспомогательная роль принадлежит биогеографии, во втором — физической географии в широком смысле. Истина, как обычно, находится ближе к середине: биогеография имеет самостоятельную ценность именно потому, что она синтезирует данные обеих систем наук и в методах, и в научном объяснении причин разной хорологии организмов.

В биогеографии существуют и известные традиции. Отечественная биогеография отличается большей степенью экологизации, западная — ближе к эволюционно-хорологическому направлению. Но такое разделение достаточно условно, как и всякая общая схема.

### ОБЪЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ

Биогеография изучает причины, механизмы и законы географического распространения растений, животных и их сообществ. Кроме того, биогеография изучает также хорологию грибов (не являющихся растениями) и микроорганизмов, но фактических данных об их хорологии слишком мало, чтобы что-то включать в учебное пособие.

Растения и животные представлены разными систематическими единицами — семействами, родами, видами и т.д. Различна и таксономия сообществ (или экосистем): типы, формации, ассоциации и т.п. Биогеография изучает хорологию всех систематических единиц организмов и всех таксонов сообществ.

Совокупность всех экосистем планеты составляет основу биосферы. В. И. Вернадский определил биосферу как среду нашей жизни, как природу, нас окружающую. Современное определение биосферы непременно включает такие понятия, как «слой жизни», как земная оболочка, в пределах которой наблюдается метаболизм (обмен веществ) как суперсистема, в которой глубоко взаимосвязаны биологические и физико-географические процессы. Биосфера, её население, географическая структура и динамика — это тоже объекты изучения биогеографии.

В связи с экологическим кризисом, деформацией экосистем нерациональной деятельностью человека на биогеографию часто возлагают изучение экологии человека или, как это принято называть, — глобальной экологии (или геоэкологии). Это чрезмерно расширяет круг объектов изучения. Конечно, биогеографические методы и материалы могут оказаться полезны глобальной экологии, а нарушенное функционирование экосистем может сказаться на хорологии экосистем и самих организмов, но глобальная экология ближе к физической географии, которая в принятой на Западе системе наук заменена именно геоэкологией.

### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методы исследования связаны с целями, задачами науки и объектами изучения. Следует отметить, что биогеография использует широчайший спектр биологических и географических методов. В их число входят методы системного анализа, картографический, палинологический (изучение отложенных пыльцы и спор), математической и статистической обработки материалов, методы маршрутных и стационарных наблюдений, палеогеографической реконструкции, экологического анализа, моделирования и многие другие. Широта методического аппарата отражает широту объектов изучения, и легче перечислить, что биогеограф может не уметь, чем то, что он обязан уметь, пользуясь различными методами. С развитием науки и техники появляются новые методы, и биогеограф вынужден всю жизнь учиться.

### МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ

Методологические основы биогеографии в первую очередь касаются представлений о природных системах. Теория систем — это раздел математики, теории управления. Она используется многими науками и

отражает необходимость комплексного разностороннего изучения любого объекта в его динамике и взаимодействии с другими объектами. Система — это целое, составленное из частей, и части эти связаны между собой физически, функционально и так далее, благодаря чему и образуется единство целого, т.е. системы. Важным признаком системы признается не всякое взаимосвязанное множество, а лишь то, которое обладает эмерджентностью. Что это такое? Это несводимость свойств системы к сумме свойств ее частей.

Например, такая механическая система, как обыкновенные часы. Они состоят из множества деталей с разными свойствами. Но показывать время — это свойство всей целостной механической системы под названием «часы», т.е. часы обладают эмерджентностью, дополнительным свойством организованного множества. Организм представляет собой природную биологическую систему. Помимо эмерджентности, живые системы обладают гомеостазом. Это устойчивость системы, вызванная саморегуляцией. Нам стало жарко, мы потеем, и тем самым охлаждаемся. Растение попало в засушливые условия, и выживает только в том случае, если включает гомеостатические механизмы, сокращающие испарение: сокращение площади листовой поверхности, удлинение корневой системы, возрастание осмотического давления клеточного сока из-за изменения его химизма и т.д. Существуют и территориальные природные системы, например сообщество организмов — лес, болото, луг, степь, озеро и т.п. Они тоже обладают эмерджентностью (например, свойство наращивать биомассу) и гомеостазом (саморегуляцией). Биогеография изучает природные системы, как биологические, так и территориальные, причем разного ранга. Системами являются и организмы, и их популяции (совокупности свободно скрещивающихся особей одного вида), и сообщества.

Такая иерархия отражает уровни организации живого на Земле. Их различают три. Важнейшую функцию организации выполняет организменный уровень (по возрастающему ряду — доклеточные, одноклеточные, многоклеточные), обеспечивающий самовоспроизведение организмов. Более высокий — популяционный уровень организации (вид, порядок, класс и т.д., т.е. таксоны систематики, сами являющиеся подсистемами в эволюционном ряду, или ряд — колония, стадо, стая, племя и пр.). Он уже связан с пространством, пригодным для жизни популяции. Экосистемный уровень отражает единство живых и неживых компонентов на какой-то территории (акватории). Это единство обеспечено обменом веществ и энергией внутри экосистемы. Здесь тоже своя иерархия: консорция (часть структуры биоценоза), сообщество (биоценоз), наземная (биогеоценоз) или водная экосистема и, наконец, биосфера.

Все три уровня тесно функционально взаимосвязаны в пределах биосферы, существование которой без любого из трех уровней организации невозможно (рис. 1).

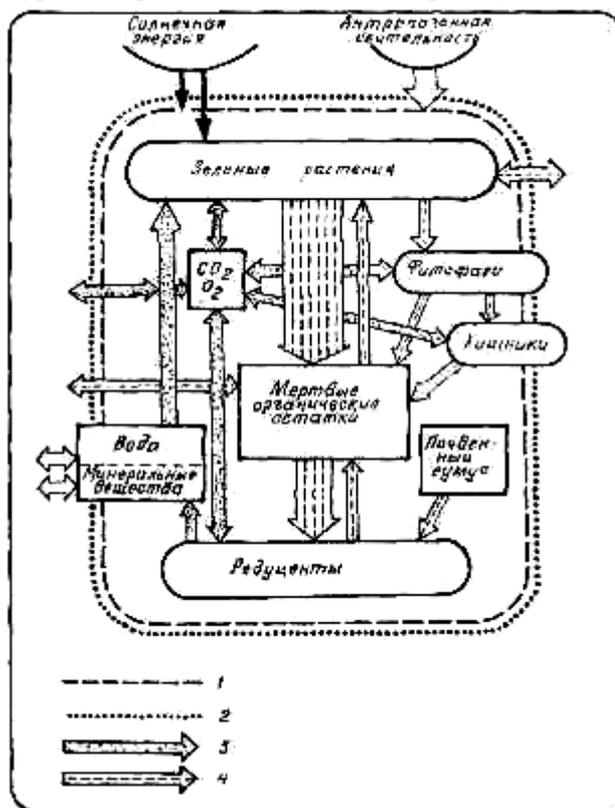


Рис. 1. Схема структурно-функциональной организации природной экосистемы (по Г. Элленбергу) :  
 1 — граница экосистемы; 2 — объем антропогенного воздействия на экосистему; 3 — каналы движения минеральных веществ; 4 — каналы движения органических веществ

Другой важнейший методологический фундамент биогеографии — эволюционизм. Он касается наших представлений о планете Земля и об обитающих на ней организмах, как об итоге сложной планетарной и биологической эволюции. Относительно биоэволюции мы придерживаемся комплексной теории эволюции, основанной на учении Ч. Дарвина. Однако существуют и недарвиновские эволюционные теории, вполне материалистические, но отдающие предпочтение иным механизмам развития живого. (Вопросы же эволюции нашей планеты подробно излагаются в курсах общего землеведения, геологии, палеогеографии.)

Любая эволюция протекает во времени. Поэтому совершенно необходимо представление не только о нашем бытовом, но и о геологическом масштабе времени. Например, первые наземные многоклеточные растения появились на суше около 450 млн лет тому назад. Это много или мало? Конечно, очень много, учитывая, что современный человек появился не ранее 40 тыс. лет назад. Но это не так много, если учесть, что вся наша планета вступила в этап географической эволюции около 5 млрд лет назад, т.е. 92% времени наша планета была вообще без биосферы (в современном ее смысле). Приведенный пример показывает порядок величин шкалы геологического времени.

Табл. 1. Геохронология Земли, млн лет

Относительное летоисчисление				Абсолютное летоисчисление, млн.лет		
Эры, их продолжительность	Периоды	Индексы	Эпохи (только для кайнозоя)	Длительность эпох	Длительность периодов	Датировка границ
Кайнозойская, 67	Четвертичный	Q	Голоцен	0,01	1±0,5	1
			Плейстоцен	1		
	Неогеновый	N	Плиоцен	12	25	26
			Миоцен	13		
	Палеогеновый	P	Олигоцен	16	41	67
			+	19		
Палеоцен		6				
Мезозойская, 173	Меловой	K			70	137
	Юрский	J			58	195
	Триасовый	T			45	240
Палеозойская, 330	Пермский	P			45	285
	Карбоновый	C			55	340
	Девонский	D			70	410
	Силурийский	S			30	440
	Ордовикский	O			60	500
	Кембрийский	Є			70	570
Протерозойская, 2000	Позднепротерозойская	PR3			1030	1600
	Среднепротерозойская	PR2			300	1900
	Раннепротерозойская	PR1			600	2500
Архейская, 500		AR			500	3000
Катархейская, 1500					1500	4500

Табл. 1—это геохронологическая таблица. Ее нужно знать, как таблицу умножения. Каждый отдел геохронологической таблицы отражает этапы эволюции жизни и палеогеографических условий на Земле. Эта таблица будет необходима нам на протяжении всего времени освоения курса биогеографии и обучения географическим дисциплинам.

Биологические основы биогеографии связаны не только с систематикой, морфологией и анатомией организмов (ими занимаются чисто биологические науки), но и с важной для нас аутоэкологией, т.е. экологией организма, вида. Биоэволюции всегда носит адаптивный (приспособительный) характер. Вид, приспособившись к среде и оформляясь систематически, становится экологически устойчивым, приобретает четкие экологические границы. Если какой-то вид существует в течение, например, 30 млн лет и сохраняет те же систематические признаки, то он остается и экологически таким же, каким был в давние времена. В противном случае он меняется морфологически и становится уже другим видом. Это важно помнить.

Способность организма переносить неблагоприятные факторы среды называют толерантностью. Она имеет свои пределы. Например, мятлик альпийский оптимально развивается при летних температурах от 5 до 12°, а мятлик степной — при температурах 18—26 °С. Но и в широких пределах вид испытывает или комфортные, или дискомфортные условия, а за пределами толерантности гибнет. Этот процесс хорошо отражает рис. 2, показывающий, как для разных видов по мере нарастания какого-либо фактора наступает экологический оптимум

и как все осложняется с включением механизма конкуренции.

Эти положения можно проиллюстрировать северо-южным распространением какого-либо вида по температурной оси, например, ели европейской. На Крайнем Севере ели (как и других деревьев) нет, там слишком низки температуры, т.е. тепловой фактор находится в минимуме. Ель появляется лишь на уровне подзоны лесотундр. Южнее условия улучшаются, и в средней части умеренной лесной зоны ель быстро достигает оптимума, хорошо растет, размножается, формирует сообщества (ельники). Южнее становится все теплее, возрастает испаряемость и наконец ель начинает испытывать стрессовое состояние от сухости и становится все более редким компонентом других лесов. На широте степной зоны ельники исчезают вовсе. Очевидно, что для дуба, например, положение стрессовых и оптимальных зон в тепловом ряду будет иным, чем для ели. Австрийский фитоэколог В. Лархер разработал теорию экологических стрессов, объясняющую многие особенности распространения растений. То же самое относится и к животным (И. К. Лопатин, 1989).

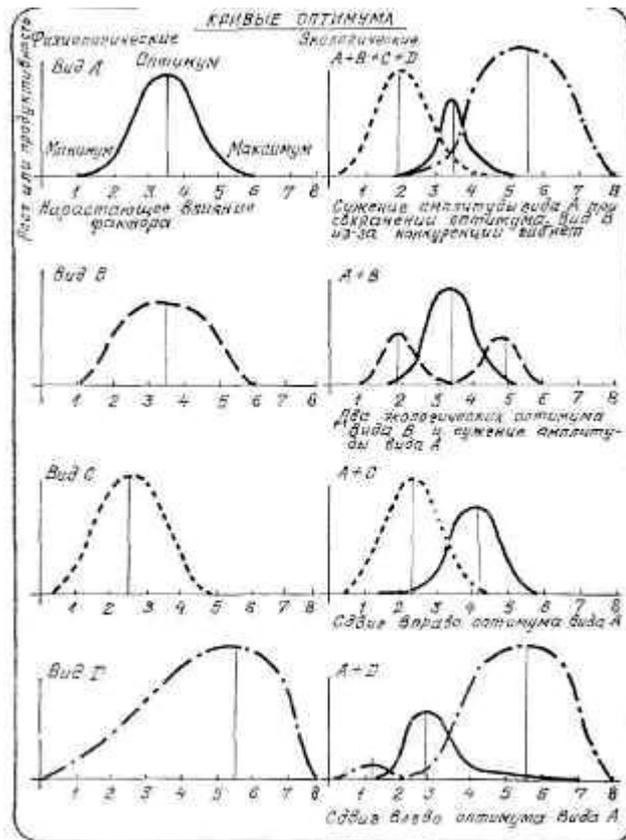


Рис. 2. Схема физиологических и экологических кривых оптимума с учетом влияния конкуренции (по Э. Егеру)

Мы рассмотрели толерантность вида по тепловому ряду. Но таких рядов может быть много: влажностный, световой, солевой и так далее, и организмы приспосабливаются к разным факторам, выраженным недостаточно (минимум), достаточно (оптимум) и сильно (максимум). Соответственно растительные и животные организмы по степени адаптации к различным факторам среды делятся на экологические группы (табл. 2).

Принято различать биотические, вызванные живыми организмами, и абиотические, связанные с неживой природой (климат, почвы), факторы. Необходимо учитывать, что различные факторы воздействуют на организм не в отдельности, а совокупно, как и сами организмы друг на друга. Именно в этом взаимодействии и взаимовлиянии и заключается суть экосистемной организации, о которой речь уже шла. Существуют и антропогенные факторы.

Есть виды с очень широкой экологической амплитудой. Они хорошо известны (одуванчик, сурепка, комнатная муха, крысы и т.п.). Их называют эврихорами, эврихорными организмами. Другие виды, наоборот, отличаются очень узким экологическим диапазоном. Соответственно они и распространены весьма ограниченно. Их называют стенохорами. Существует понятие «экологическая валентность». Эврихорные виды отличаются высокой экологической валентностью, стенохорные — низкой.

Рассяясь в пространстве, виды производят своего рода геохимическую работу (ГР), распространяют органику, преобразуют среду. Интенсивность ГР зависит от массы организма (Р), скорости его растекания (У), и выражается формулой

$$ГР = Р \cdot У^2 / 2.$$

По данным В. И. Вернадского построена таблица (Г. В. Войткевич, В. А. Вронский, 1989), показывающая скорость заселения организмами поверхности Земли (табл. 3). Значение ГР отражает биотический потенциал вида. Этот потенциал, равно как и толерантность вида, уровень его распространенности (а значит, и адаптированности),

подчиняется закону минимума, сформулированному Ю. Либихом в 1840 г. Закон гласит, что рост и развитие вида определяются фактором, находящимся в минимуме. Проще говоря, лимитирует то, чего остро не хватает. Для пустынь, например, минимум-фактором является влага, для тундр — тепло, для тропического леса — свет и т.п. Закон минимума не абсолютен. Существуют некоторые компенсаторные механизмы, частично нейтрализующие действие минимум-фактора.

Помимо аутоэкологии, биогеографию интересует и синэкология, т.е. экология сообществ, экосистем. Сообщества (экосистемы) состоят из отдельных, но взаимосвязанных друг с другом и со средой организмов, составляющих целостное единство (систему). Соответственно и экосистемы целиком реагируют на абиотические факторы (климат, почвы и т.п.), оказывая в свою очередь на них влияние. Экосистема вечнозеленого тропического леса, например, адаптирована к жаркому, влажному, без сезонных колебаний климату экваториального пояса, и сам лес поддерживает это состояние климата.

Табл. 2. Экологические группы растений и животных по отношению к различным факторам среды

Экологические факторы	Организмы	Интенсивность воздействия		
		недостаточная	достаточная	сильная
Тепло	растения	микротермы	мезотермы	макротермы
	животные	олиготермы	—	термофилы
Влага	растения	ксерофиты	мезофиты	гигрофиты
	животные	ксерофилы	мезофилы	гигрофилы
Вода	растения	—	—	гидрофиты
	животные	—	—	гидрофилы
Свет	растения	теньевые	теньвыносливые	гелиофиты
	животные	фотофобы	—	фотофилы
Ветер	растения	—	—	анемофиты
	растения	олигогалофиты	мезогалофиты	эугалофиты
Засоленность почв	животные	—	—	галофилы
	растения	—	—	псаммофиты
Песчаный грунт	животные	—	—	псаммофилы
	растения	—	—	хасмофиты
Обломочный грунт	растения	—	—	литофиты
	животные	—	—	петрофилы
Скальный грунт	растения	олиготрофы	мезотрофы	эутрофы
	животные	—	—	фитофаги (травоядные)
Минеральное питание	животные	—	—	зоофаги (хищники)
	животные	—	—	полифаги (всеядные)
Смешанное питание	животные	—	—	полифаги (всеядные)
	растения	—	—	криофиты
Холодные сухие условия	животные	—	—	криофилы
	растения	—	—	психрофиты

Для биогеографа очень важна такая биологическая особенность организмов, как способ и темпы их перемещения в пространстве. В этом смысле сразу же животных следует отделить от растений. Животные способны к самостоятельному передвижению, каким бы быстрым или медленным оно ни было. Растения самостоятельно не перемещаются, они завоевывают пространство только путем смены поколений: вызревание семян, их распространение, прорастание на новом месте и т.д. Всем известный одуванчик с помощью ветра распространяет семена с невероятной быстротой (такие растения называют анемохорами). А вот дуб сбрасывает семена прямо под кроной, и если бы не животные, растаскивающие желуди, дуб расселялся бы в пространстве крайне медленно. Чем чаще растения меняют поколения, тем быстрее они распространяются. Поэтому однолетние виды распространены, как правило, шире многолетних.

Т а б л. 3. Скорость заселения поверхности Земли (упрощено)

Организмы	Скорость заселения
Зеленый планктон	до 183 сут
Бактерии	до 1,8 сут
Насекомые	203—366 сут
Цветковые растения (клевер стелющийся)	4076 (более 11 лет)
Рыбы	1556—4485 (12 лет)
Птицы (куры)	5600—6100 (18 лет)
Млекопитающие: слон индийский	376 000 (более 1000 лет)
дикая свинья	20 628 (более 56 лет)
крысы	2800 (около 8 лет)



Рис. 3. Изотермы на уровне моря (июль)

Каждый вид проявляет стремление к неограниченной экспансии, и если бы виду ничто не препятствовало, он захватил бы всю биосферу. Такая перспектива невозможна даже теоретически. Неограниченной экспансии любого вида препятствуют и пределы его толерантности, и другие виды, составляющие конкуренцию, и сама биосфера, требующая для нормального функционирования видового многообразия.

Географические основы биогеографии — это совокупность природных факторов, среда, в которой живет, перемещается, функционирует организм или его сообщество. Эту совокупность изучает физическая география, отчасти — ее раздел, называемый общим землеведением. Поэтому здесь рассматривать основы этих дисциплин нет смысла. Однако поскольку в дальнейшем мы будем обращаться к климатическим данным, необходимо привести для всей Земли схематические карты температур июля, наиболее существенные для формирования зональности (рис. 3), и годовых осадков (рис. 4). (К этим картам нам придется возвращаться по ходу изучения курса.)

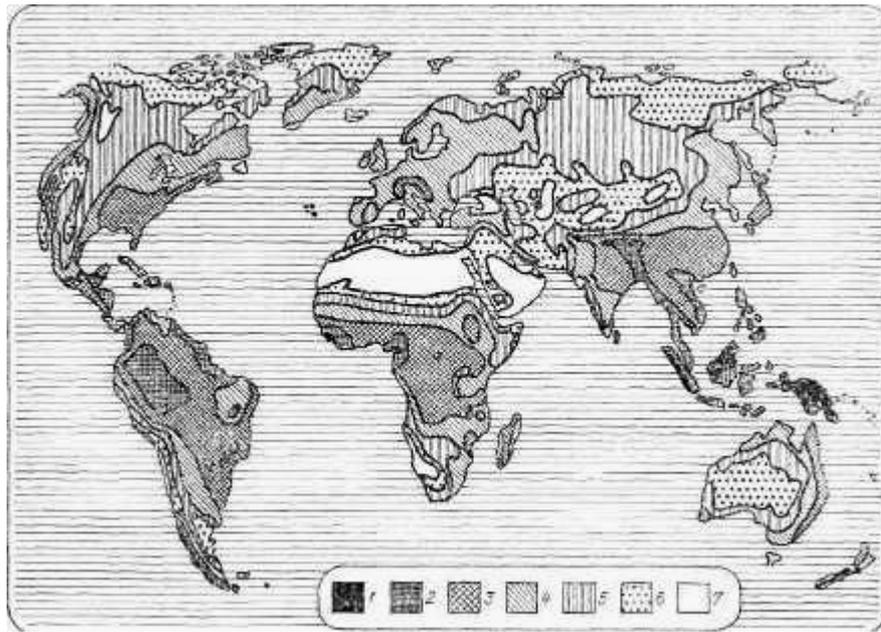


Рис. 4.  
Среднегодовое количество осадков, см:  
более 300; 2 — 200—300; 3 — 100—200; 4 — 50—100; 5 — 30—50; 6 — 10—30; 7 — менее 10

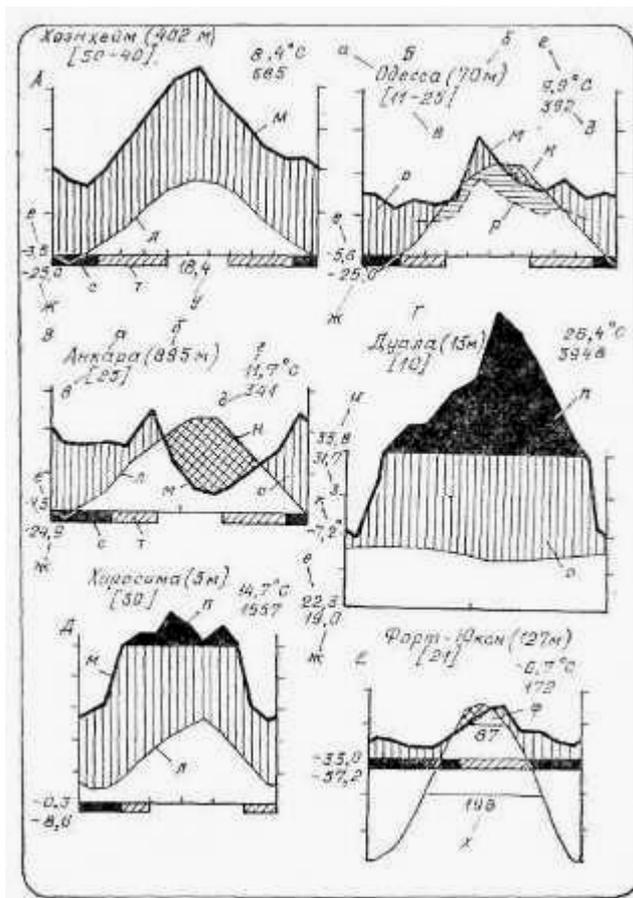


Рис. 5. Климатограммы (по Г. Вальтеру, с дополнением):

А — для Хоэнхейма (умеренная зона, влажный климат); Б — для Одессы (умеренная зона с летней засухой); В — для Анкары (теплая умеренная зона, климат средиземноморского типа с зимними дождями и летней засухой); Г — для Дуалы (влажные тропики); Д — для Харосимы (теплоумеренная зона, климат муссонного типа с летними дождями); Е — для Форта-Юкон (арктическая зона с холодным сухим климатом). По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — количество осадков или температура (одно деление шкалы равно 20 мм осадков или 10 °С) Буквенные обозначения: а — метеостанция; б — высота над уровнем моря; в — число лет наблюдений; г — среднегодовая температура; д — среднегодовые осадки, мм; е — среднесуточный минимум температуры в самом холодном месяце; ж — самая низкая измеренная температура; з — среднесуточный максимум температуры в самом теплом месяце; и — самая высокая измеренная температура; к — среднесуточное колебание температуры; л — кривая среднемесячных температур; м — кривая среднемесячных осадков; н — относительно засушливый период (двойная или точечная штриховка); о — относительно влажный сезон (вертикальная штриховка); п — среднемесячные осадки выше 100 мм (зачерненная область, масштаб сокращен на 1/10); р — засушливый период (сдвинутая вниз кривая осадков, 30 мм соответствуют 10 °С); с — холодный сезон (среднесуточный минимум ниже 0 °С, зачернен); т — месяцы с абсолютным минимумом ниже 0 °С, поздние или ранние заморозки (косая штриховка); у — средняя продолжительность безморозного периода с температурой выше 10 °С в днях; х — продолжительность периода с температурой ниже — 10 °С в днях

Г. Вальтер предложил универсальный метод изучения и изображения совокупного воздействия климата на растительность. Следовательно, метод пригоден и для оценки климатического воздействия на всю экосистему. Это метод климатограмм. Климатограммы очень информативны. На рис. 5 показаны принципы построения климатограмм. На нижней оси (ось абсцисс) отложены месяцы, на левой оси ординат — температура выше и ниже 0 °C (T°C). На правой оси ординат отложены осадки в миллиметрах, причем 10°C соответствуют 20 мм осадков, т.е. отношение температуры к осадкам как 1 : 2. Это отношение лучше всего передает водный и тепловой режимы местности. Кривая годового хода температуры нанесена тонкой линией, кривая годовых осадков — жирной. Если кривая осадков располагается выше термической, значит климат (это уже биоклимат) влажный, гумидный, и пространство между кривыми заштриховано вертикальными линиями. Расположение кривой осадков частично или полностью под кривой температуры означает засуху, и пространство между кривыми в таком случае заполняется точечной или двойной штриховкой. Проецируя точки перекрещивания кривых на ось абсцисс, можно определить, на какие месяцы приходится биологическая засуха. Если месячные осадки превышают 100 мм, их откладывают выше правой оси ординат в масштабе 1 : 10, и пространство выше значения 100 мм заливают черным. Линия на уровне +10 °C внутри температурной кривой показывает продолжительность в днях периода с температурой выше + 10°. Такая же линия на уровне —10° показывает продолжительность в днях периода с температурой ниже —10°. Эти линии важны для оценки периодов вегетации (выше +10°C) и биологического покоя (ниже —10 °C). На климатограммах указаны также названия метеостанций, их абсолютная высота в метрах, среднее годовое значение температуры и осадков (вверху), а слева — средняя и абсолютная минимальные температуры за год.

Как видим, информации действительно много, и даже беглый взгляд на климатограмму позволяет оценить характер биоклимата. На рис. 5 помещены климатограммы нескольких метеостанций, данные которых отражают биоклимат некоторых регионов мира. Имени читать климатограммы важно не только для биогеографа, но и для физикогеографа.

Исторические основы биогеографии прямо связаны с методологическими, в частности с идеей развития, с эволюционизмом. Среда изменчива. История планеты за последние примерно 0,5 млрд лет (время существования биосферы) претерпела много изменений, связанных с орогенезами, трансгрессиями и регрессиями океана, дрейфом континентов, оледенениями, эволюцией жизни и т.д. Все это изучают такие науки, как геология, палеогеография, биоэволюция. Отсылая студентов к курсам этих наук, следует все же расставить основные «верстовые столбы» истории — биоты Земли (биота — это исторически сложившаяся совокупность организмов, обитающих на данной территории, но не обязательно экологически связанных).

Первая наземная растительность — псилофиты — появилась в ордовике — силуре (около 450 млн лет т. н.). Животные в то время (и еще в течение 100 млн лет) жили только в океане (кораллы, брюхоногие, фораминиферы, первые рыбы).

Первая смена наземной флоры (псилофитов сменили древовидные и кустарниковые папоротникообразные, сохранившиеся доюры включительно, т.е. до 195 млн лет т. н.) произошла в девоне, около 400 млн лет тому назад. Вторая смена (появление голосеменных стигмариий и глоссоптерий) — в позднем девоне — раннем карбоне 340 млн лет тому назад.

Первая вневодная фауна (насекомые, земноводные стегоцефалы) появилась на суше тоже в позднем девоне (350 млн лет т.н.).

Первые биогеографические области (различия между биотами полушарий) сформировались в карбоне 340—270 млн лет тому назад. В южном полушарии тогда же развилось платформенное оледенение, а стигмариий и глоссоптерий начали сменять папоротниковую флору в массовом масштабе.

Первый ксеротермис (жаркий засушливый период) относится к поздней перми (250 млн лет т. н.). С этим временем совпадают и другие события: распад карбоновой флоры и широкое развитие гинкговых (голосеменные), распространение гигантских рептилий (динозавры, гигантозавры, стегоцефалы, ихтиозавры и др.). Гинкговые в течение 90 млн лет (250—140 млн лет т. н.) господствовали на суше, и в то время биогеографические различия между полушариями сгладились.

Первые покрытосеменные одиночно появились в юре — раннем мелу 150—130 млн лет тому назад. Тогда же фиксируются появление первых млекопитающих и птиц, вымирание зверозубых ящеров, завершившееся к концу мела (140—67 млн лет т.н.), когда млекопитающие, птицы и покрытосеменные полностью воцарились на суше.

А в кайнозой (последние 67 млн лет), в эпоху альпийского орогенеза, продолжающегося по сей день, господство приобрели покрытосеменные, голосеменные, папоротники, грибы, водоросли, млекопитающие, птицы, рептилии, амфибии, рыбы, иглокожие, кораллы, моллюски и другие группы организмов, включая простейших. С этой эрой связаны оледенения (20 млн лет т. н. — в южном полушарии, 3 млн лет т.н. — в северном). Ледники неоднократно наступали (оледенения) и отступали (межледниковья, или дегляциации). Оледенениям по времени соответствовали регрессии океана, межледниковьям — трансгрессии. Появление высоких горных систем изменило также барический рельеф и характер циркуляции тропосферы. Возникли контрасты увлажнения, расширились засушливые (аридные) территории. Все эти события протекали на фоне продолжающегося дрейфа континентов (новая глобальная тектоника), направлявшего формирование континентов и океанов.

В кайнозой активно протекали видообразования, миграции, вымирание целых групп организмов,

сокращение и расширение ареалов (областей распространения). Все это происходило на фоне постепенного снижения температур. В конце мела — палеогене почти всюду господствовали тропические условия (на них указывают остатки ископаемой, так называемой полтавской вечнозеленой тропической флоры). В неогене началось охлаждение климата сначала в южном (оледенение Антарктиды), а затем и в северном полушарии. Полтавская флора сменилась так называемой тургайской теплоумеренной и субтропической листопадной флорой (каштаны, дубы, платаны, грецкий орех, дзельква, некоторые виды пальм и т.п.), распространившейся очень широко. Сейчас среди широколиственных умеренных и субтропических лесов мы встречаем лишь отдельные элементы, унаследованные от тургайской флоры. Угасание этой флоры относится к плиоцену, когда похолодание и континентализация климата возросли.

Особенно быстрые и радикальные смены природных обстановок и биоты Земли произошли в четвертичный период, т.е. за последние 1—1,8 млн лет (датировки нижнего рубежа этого периода служат предметом научной полемики). За это время на Земле появился человек, в связи с чем четвертичный период часто называют антропогеном (т.е. «родившим человека»). Именно в этот период альпийский орогенез, трансгрессии и регрессии океана, платформенные, подземные, горные и океанические оледенения (и дегляциации), смены климатов, изменения зональной и поясной систем достигли особенно большого размаха. Послеледниковье (точнее, последнее межледниковье, во время которого мы живем), называемое голоценом, наступило всего 10—15 тыс. лет тому назад.

За четвертичный период вымерли древние слоны, гигантские носороги — эламотерии, пещерные львы, зато появились холодостойкие северные олени, волки, лисицы, бурые и белые медведи, овцебыки, лемминги, мамонты и шерстистые носороги. Последние два вида вымерли уже в голоцене. За этот же период сформировалась биота тундр, степей, высокогорий.

Обобщая сказанное, необходимо отметить главные тенденции развития планеты. Это рост доли суши (континентализация), рост засушливых территорий (аридизация) и переход от монотонной к пестрой природной среде, дифференцированной на зоны, регионы и высотные пояса (дифференциация). Обращает также на себя внимание относительная ритмичность в сменах растительного и животного мира. Естественно, сначала менялась флора (продуценты), а вслед за ней и фауна (консументы). Флора суши менялась через каждые 60—90 млн лет, и с силура сменилась четырежды (см. выше), а фауна — примерно через каждые 100 млн лет, и сменилась за это время трижды.

Все эти особенности проявлялись со значительным временным разбросом, а последняя смена флоры (голосеменных на покрытосеменные) вообще произошла около 130 млн лет тому назад, т.е. время существования современной флоры значительно превысило интервал в 60—90 млн лет.

#### КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БИОГЕОГРАФИИ

Существуют руководства по истории биогеографии (Ф. Стюард, 1957; Г. В. Наумов, 1969; Х. Трасс, 1976), разделы в книгах А. Г. Воронова (1987) и И. К. Лопатина (1989), которые и рекомендуются студентам. Здесь же стоит ограничиться несколькими общими соображениями и кратким изложением этой истории.

Сначала соображения. Одно касается вообще оценок прошлого с сегодняшних позиций, чем часто грешат студенты: такой-то исследователь, конечно, классик, но он не понял того-то и того-то, что сейчас знает каждый студент. Эта формула незгична и научно некорректна. Исследователь не может выйти за рамки своей эпохи, и с позиций той эпохи и следует оценивать его вклад в науку. Другое соображение: в имеющихся отечественных работах по истории наук периодизацию часто увязывают с общественно-политическими формациями — эпохами рабовладельчества, феодализма, капитализма и социализма. Такая привязка искусственная. Науки развиваются по своим законам, и рубежами в их истории служат новые методы и теории, время появления которых не всегда совпадает со сменой общественных формаций.

Каждой из этих формаций отводилось свое время и давалась какая-то общая характеристика этапов развития науки. Рабовладельчество — это древность, для которой типичны первичное накопление фактов и стихийный материализм; феодализм — это средневековье, отличающееся господством религии и упадком наук; капитализм — это история нового времени с типичной для него вспышкой идей, но с сугубо классовыми противоречиями в идеологии и науке. И так далее. Однако в разных странах все эти формации проявлялись (если вообще проявлялись) в разное время и в разных формах. Средневековье характеризовалось открытием университетов, блестящими путешествиями, расширением представлений о мире (Марко Поло, Альберт Больштадт, китайская и арабская география), а в послереволюционное время у нас догматизм лысенковщины отодвинул биологию на четверть века назад. Поэтому оценки развития наук в прямой зависимости от общественного устройства просто вульгарны. В этом пособии предлагается периодизация, основанная на логике развития самой биогеографии.

1. До А. Гумбольдта (1769—1859), строго говоря — до появления его основополагающих биогеографических идей, т.е. до 19 в. Это очень продолжительный период, в течение которого биогеография как наука еще не оформилась, но фактологический фундамент для нее создавался. Этот период вмещает в себя и труды Аристотеля (384—322 до н.э.), и Теофраста (ок. 372 — ок. 287 до н.э.), сопровождавшего Александра Македонского в его походах в Азию и писавшего о дикорастущих растениях, и труды Плиния Старшего (23—79) по

естественной истории в 37 книгах. Эпохе великих географических открытий предшествовало замечательное путешествие Марко Поло (с 1271 по 1295 г.) в Центральную Азию и Китай, другие путешествия, доставившие много интересных фактов о растениях и животных разных стран. Великие географические открытия расширили кругозор общества и способствовали появлению научных сообщений и обобщений в трудах, записках и т.п. Стоит отметить труды Д. Виртсгена (1605) о фауне Британии, работы по истории и классификации растений Д. Рея (1628—1705) и Ж. Турнефора (1656—1708), книгу И. Венюкова «Сибирское Царство» (1686), записки капитана Симпсона (1690) о лисицах Фолклендских островов, знаменитую «Флору Сибири» (1788) И. Г. Гмелина, труды П. С. Палласа (1741—1811) о растительности Сибири, «Основы ботаники» (1792) К. Вильденова и др.

Важно отметить открытие мира микроорганизмов Р. Гуком (1635—1703) и А. Левенгуком (1632—1723) и особенно создание системы классификации растений и животных К. Линнеем (1707—1778).

2. Начало науки следует датировать появлением книги А. Гумбольдта «Идеи о географии растений» (1807) и других его трудов. Его можно считать основоположником ботанической географии. А. Гумбольдт сформулировал основные закономерности размещения организмов в соответствии с климатом и рельефом Земли — широтную зональность, высотную поясность и региональность.

Труды А. Гумбольдта стимулировали появление ряда новых идей. В 19 в. началась дискуссия между противниками (Ж. Ламарк, 1809) и сторонниками (Ж. Кювье, 1812) теории катастроф, появилась книга О. Декандоля «Ботаническая география» (1855) и труды других ученых.

3. После Ч. Дарвина (1809—1882). В 1859 г. вышла книга Ч. Дарвина «Происхождение видов», положившая начало современной теории эволюции. В 1860 и 1876 гг. изданы работы А. Уоллеса по географии животных. Идеи этих книг базировались на учении Ч. Дарвина. С тех пор биогеография развивалась на эволюционной и экологической основе. Плодотворное влияние эволюционизма сказалось на трудах Г. Гризобаха («Растительность Земного шара», 1872), А. Энглера (1879—1882) по системе растительного мира, Н. А. Северцова по географии животных (1873—1877), М. А. Мензбира по географии птиц России (1882—1934), О. Друде по географии растений (1890) и экологической географии (1896), А. Н. Бекетова (первый учебник по географии растений, 1896), И. Варминга по экологической ареалогии (1895—1896), Г. И. Танфильева о растительности России (1902) и многих других.

Идеи эволюции пронизывают и современные биогеографические труды. На эволюционной основе созданы монографии и учебники по зоогеографии Л. С. Берга, В. Г. Гептнера, Н. А. Бобринского, Л. А. Зенкевича, Ф. Дарлингтона, Ю. И. Чернова, И. К. Лопатина и других, по фитогеографии — Ф. Клементса, Е. Рюбеля, Г. Ф. Морозова, А. П. Ильинского, В. В. Алехина, Е. В. Вульфа, Г. Вальтера, Й. Браун-Бланке, А. И. Толмачева, Г. Мойзеля, по биогеографии — М. Кайо, А. Г. Воронова, У. Нейла, Ж. Леме, Д. Эттенборо и других. О каждом из этих авторов можно писать много и интересно, но рамки пособия исключают эту возможность.

4. Новые идеи в генетике, заложенные еще в 1865 г. Г. Менделем и получившие развитие в трудах А. Вейсмана (1896, 1902) и Т. Моргана (1903), оказали огромное влияние на современные биогеографические концепции. Они способствовали развитию синтетической теории эволюции, открытию в 1920 г. закона гомологических рядов в наследственной изменчивости (Н. И. Вавилов, 1887—1943), а в 1940 г. — центров происхождения культурных растений (Н. И. Вавилов), оказали влияние на разработки по аутоэкологии организмов, на исследования в области популяционной биологии (Э. Майр, 1970) и способствовали построению основ современной ареалогии организмов.

5. Экосистемные исследования начались со статьи А. Тенсли (1935) и получили дальнейшее развитие в трудах В. Н. Сукачева, Р. Уиттекера, М. И. Будыко, Р. Дажо, Ф. Дрё, Р. Риклефса, Ю. Одума, Г. Вальтера, З. Брекля и многих других. В результате исследований ученые смогли перейти к программам по глобальной экологии, региональной геоэкологии, к Международной биологической программе (60-е годы), межнациональным программам «Человек и биосфера» (70—80-е годы) и «Глобальные изменения» (80—90-е годы). Современную биогеографию невозможно представить теперь без теории экосистем.

Отличительной особенностью сегодняшней биогеографии и ее разделов следует признать обилие национальных и региональных научных школ. Хорошо известны скандинавская, швейцарская, русская, американская школы в фитогеографии, русская, американская, польская, немецкая — в зоогеографии. В самостоятельные внутринациональные школы ученые обособляются и в зависимости от доминирования тех или иных методов исследования. Существуют школы и центры в области биогеографического картографирования, математической обработки биогеографических данных и пр.

Как видим, предложенная периодизация, как и всякая схема, несовершенна. Наблюдается хронологическое наложение смежных этапов друг на друга, но это неизбежно при оценке влияния основополагающих идей на развитие любой науки.

## Глава 2. АРЕАЛОГИЯ ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Ареал — это область распространения. Нас интересуют ареалы организмов, преимущественно растений и животных. Раздел биогеографии, изучающий формирование, динамику, очертания ареалов, называется ареалогией.

Ареалогия изучает ареалы организмов и их сообществ (экосистем). Когда речь идет об ареале организмов, следует учитывать их таксон: мы изучаем ареалы не просто организмов, а конкретных семейств, родов, видов и т.п. Карта растительности — это карта ареалов растительных сообществ; биогеографическая карта обобщает ареалы важнейших экосистем и т.д.

Ареалы могут быть естественные и искусственные. Нас интересуют в основном естественные ареалы, возникшие в результате расселения организмов в процессе адаптации к среде, видообразования и вообще биоэволюции. Согласно теории стрессов В. Лархера, организм завоевывает пространство до тех пор, пока не столкнется с неподходящей для себя средой, неблагоприятным фактором, с конкуренцией другого организма и т.п. Организм способен преодолевать препятствия, пока они не вызовут у него стресса, т.е. состояния, при котором жизненные процессы подавляются. Дальнейшая экспансия организма после стресса прекращается. Таков общий механизм формирования границ ареалов любых организмов.

У растений и животных ареалы формируются различно и разными темпами. Как уже упоминалось, растения, распространяя семена, завоевывают пространство от поколения к поколению сравнительно медленно. Способные к самостоятельному активному передвижению, животные формируют ареалы быстрее, и механизмы этого формирования несколько иные. Заметим, что в геологическом масштабе времени разницы в темпах формирования ареалов растений и животных не улавливается.

Размеры ареала растений подчинены нескольким тенденциям. Ареалы растений, как правило, тем больше, чем меньше продолжительность их жизни, и у однолетних растений ареал больше, чем у многолетних, поскольку смена поколений у однолетних происходит чаще. Соответственно у мелких растений тоже, как правило, ареал больше, чем у крупных. На ареалы животных эта тенденция не распространяется. Даже, наоборот, многие насекомые отличаются узкой экологической специализацией и соответственно очень небольшим ареалом.

Ареал растений тем меньше, чем совершеннее таксон. Это понятно: совершенный, продвинутый по эволюционному пути вид обычно экологически узко специализирован, и ему труднее дается пространственная экспансия. А относительно примитивный вид (например, какого-либо накипного лишайника) предъявляет к среде меньше требований, и поэтому он способен завоевывать обширные пространства. В определенной степени это относится и к животным организмам.

Вспомним, что узко распространенные организмы называют стенохорными, а широко распространенные — эврихорными. Крайним проявлением стенохории является эндемизм (явление, означающее, что таксон распространен в одной какой-либо области, за пределами которой не встречается). Подробнее рассмотрим эндемизм позже. Крайнее проявление эврихории — космополитизм (почти повсеместное распространение). Разумеется, космополитизм может быть только относительным. Уже указывалось, что ни один организм не может распространяться буквально повсеместно. Количество организмов-космополитов весьма ограничено: ареалом, например, не более 200 видов растений, занимающих четверть площади суши. Видов с ограниченным ареалом больше, чем эврихорных. Это связано с отмеченной выше дифференциацией географической среды в кайнозое.

Размеры ареала зависят и от способа распространения семян или от темпов передвижения животных. Весьма обширными могут быть ареалы птиц или насекомых. Расширение или сокращение ареала — это функция двоякая — и изменения среды, и толерантности организма.

Формирование ареалов животными подчиняется некоторым циклам. Ф. Дарлингтон составил схему изменения циклов ареалов (рис. 6). Преодолевая преграды, перемещаясь вслед за меняющейся средой и образуя внутривидовые расы, вид может формировать ареалы разных размеров (сужающиеся или расширяющиеся) или же сдвигать положение ареала в пространстве при сохранении его размеров и т.д. Вообще ареалы животных изучать труднее. Сами они подвижны, а кроме того, приходится изучать ареалы не только наземных животных, но и рыб, птиц, из которых многие характеризуются дальними сезонными миграциями. Много сложностей и в фиксировании границ ареалов насекомых. Ареалы животных отличаются расплывчатостью, изменчивостью границ. Встречаются и полизональные животные, обитающие в разных зонах (зайцы, медведи, лисы, крысы, мухи, бабочки и др.).

Ареалы могут быть прогрессирующими (расширяющимися) и регрессирующими (сокращающимися). Поскольку по отношению к продолжительности нашей жизни ареал формируется очень медленно, отличить прогрессирующий ареал от сокращающегося непросто. Иногда помогают палеонтологические или палинологические методы: если за пределами современного ареала обнаруживаются материальные следы былого, более широкого распространения этого таксона, то можно считать ареал регрессирующим. Динамику помогает выявить и равномерное или неравномерное распространение вида внутри ареала, особенно ареала растений. Например, если встречаемость видов возле границ ареала возрастает, а в центре оказывается малой, то мы вправе предположить, что ареал находится в стадии расширения. Но такое предположение лишь вероятностное. Дело в том, что концентрация вида на границе своего ареала может быть вызвана и другими причинами. Вспомним закон гомологических рядов Н. И. Вавилова: виды с рецессивными признаками (гомозиготные) обычно оттесняются на окраину ареала. И вообще, размещение видов внутри ареала связано со многими их биологическими

особенностями: способностью к энергичному размножению, распространению, к образованию обильных насаждений или устойчивых колоний и т.п. Поэтому внутри ареала размещение видов может быть равномерным, сплошным, прерывистым или спорадичным. Зависит это и от структуры географического пространства внутри ареала.

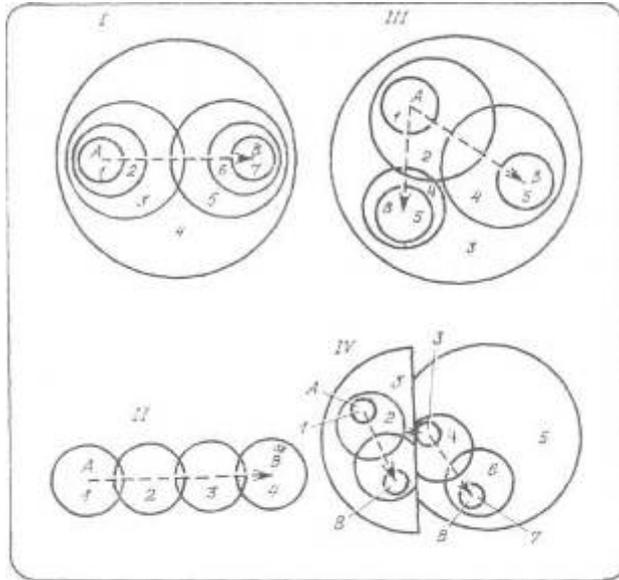


Рис. 6. Схема изменения циклов ареалов (по Ф. Дарлингтону):

I — расширение и сокращение ареала с перемещением; II — последовательная смена простых циклов с перемещением в одном направлении; III — расширение и сокращение ареала, заканчивающиеся при отсутствии непрерывности расселения; IV — расширение и сокращение ареала при преодолении преграды; 1—7 — стадии расселения; А — ареалы исходные; В — производные

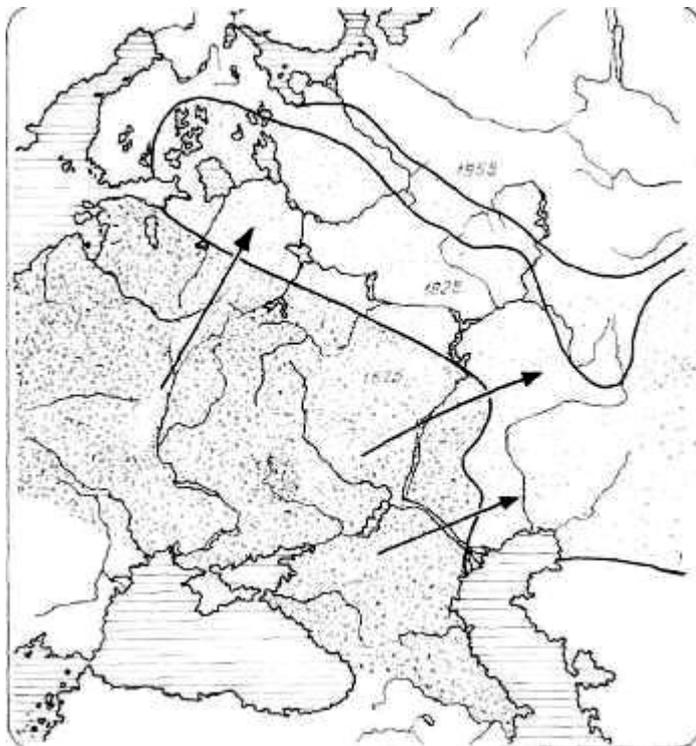


Рис. 7. Расселение зайца-русака (по И. К. Лопатину)

Бывают случаи столь быстрой экспансии организма, что ее можно проследить на протяжении относительно короткого времени. Например, быстрое расселение в Европе элодеи или зайца-русака фиксируется простым наблюдением и картографированием (рис. 7). Примеров столь быстро прогрессирующих ареалов достаточно

много.

Приведенные примеры касаются естественной динамики ареалов. Однако в обстановке экологического кризиса быстрая динамика (сокращение или расширение) ареала может быть и антропогенной, искусственной. Ее тоже приходится учитывать.

При любых темпах формирования непременно образуются границы ареала. Чем определяются границы ареала? Целой совокупностью факторов. Бывают физические границы, вызванные механической задержкой распространения организма. Например, многие из них не могут преодолеть горной цепи. Так, пальмы не встречаются севернее Гиндукуша, многие виды кактусов — восточнее Анд и т.п. Физическими границами служат также побережья акваторий, в связи с чем ареал таксона часто ограничивается каким-либо одним континентом (ехидна в Австралии, тюльпанное дерево в Северной Америке и т.п.) или островом. Поэтому островные флоры и фауны столь своеобразны по составу, о чем речь пойдет дальше. А бывают и климатические границы ареалов, связанные с экологическими ограничениями в горизонтальном (равнины) или высотном (горы) распространении организмов. На территории Беларуси нет механических препятствий и все границы ареалов растений климатические. Например, северные границы граба и ольхи серой, южная граница сплошного распространения ели обыкновенной (рис. 8) и т.д.



Рис. 8. Ареалы ели обыкновенной (1), граба обыкновенного (2), ольхи серой (3) и их островные местообитания на территории Беларуси. Границы ареалов—климатические (из книги «Растительный покров Белоруссии», 1969)

Климатические границы ареалов обычно расплывчаты. Но есть у них и другая особенность. Согласно климатогенно-ривалитатной теории В. С. Гельмана (1982), вид возле климатической границы обязан отличаться высокой жизнеспособностью. Проще говоря, климатические границы ареала как бы «охраняются» самыми сильными представителями вида. Заметим, что организмы реагируют не на климат вообще, а на конкретный климатический фактор.

Границы ареала — это всегда историческое явление, связанное с эволюцией организма или среды. А раз так, то некоторые границы ареалов никак не оправдываются современными условиями. Такие границы называются реликтовыми. Например, южная граница вне-тропических сосен не заходит южнее 43° северной широты (с. ш.). Сосны в естественных местообитаниях отсутствуют в Средней Азии, хотя при искусственных посадках успешно растут. Это связано с резким временным иссушением климата Средней Азии на рубеже голоцена. Последующее восстановление прежнего уровня увлажненности не помогло соснам вернуть прежние позиции, поскольку их местообитания уже были заняты другими породами.

#### ФОРМИРОВАНИЕ АРЕАЛОВ

Формирование ареалов легче рассмотреть при сравнении их родственных видов или рас (рис. 9). Мы обнаруживаем по крайней мере семь хронологических вариантов: I—совместный, или симпатричный, ареал (обе

расы вместе); II — частично налегающий; III — обособленный, или аллопатричный, когда обе расы живут врозь; IV—прерывистый, когда ареал прерывается другой расой; V — чересполосный; VI — отдельный с островным вкраплением и VII — островной. Каждый из перечисленных вариантов имеет свое происхождение, которое может быть сведено к двум способам.

Пантопное происхождение — образование расы на месте из исходной (анцестральной) формы (видообразование, распад материнского ареала и т.п.). Это чересполосный (V) и островной (VII) варианты, возможно—прерывистый (IV).

Миграционное происхождение: обособленный (III) и островной (VI) варианты. Их нельзя объяснить видообразовательными процессами.

Остальные варианты (I, II) по генезису могут подчиняться как пантопным, так и миграционным процессам. Как и всякая схема, приведенные примеры не охватывают всей сложности происхождения ареалов, они лишь иллюстрируют две возможные модели их генезиса.

Ареал в динамике испытывает несколько стадий: зарождение (функция исходной формы), развитие (толерантность организма) и угасание (функция изменившихся условий среды). Необходимо заметить, что обособившись систематически, зародившийся вид (в форме популяции, конечно) уже обладает ареалом, пусть даже точечным. Такую же точечную форму может иметь и угасающий ареал. Позже мы вернемся к анализу таких примеров, а пока отметим, что выявить происхождение точечного (или просто ограниченного по площади) ареала не так просто. Для этого иногда изучают так называемые центры ареалов. Их много. В ареалах видов различают центры возникновения (обычно палеометодами), современного распространения (геометрический) и обилия (место максимального обилия определенного вида). В ареале более крупных таксонов различают массовый центр возникновения — место сосредоточения наибольшего разнообразия видов в ареале рода (например, рис. 10). И, наконец, иногда обособляют так называемый Центр развития, или вторичный центр: вид попал в более благоприятные условия, чем прежде, и стал быстро прогрессировать (расширять ареал) из вторичного центра. Поэтому различают ареалы моноцентрические и полицентрические. У молодых ареалов центры обилия, массовый и возникновения территориально совпадают, у старых ареалов — нет. В выяснении возраста ареалов и заключается смысл различения его центров.

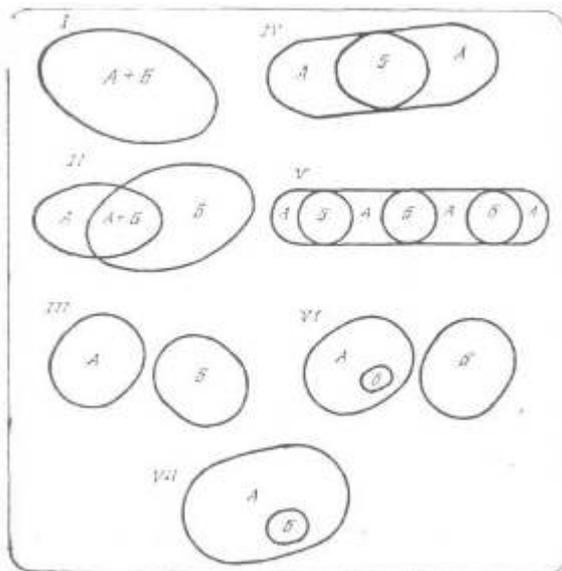


Рис. 9. Хорологические варианты ареалов близкородственных рас (по Е. В. Вульффу):

I — совместный; II — частично налегающий; III — обособленный; IV — прерывистый; V — чересполосный; VI — отдельный с островным вкраплением; VII — островной (вкрапление при отсутствии своего ареала)

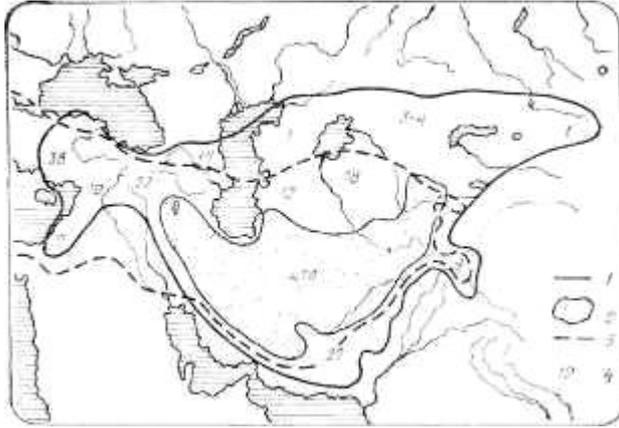


Рис. 10. Ареал рода кузиния (по К. Рехингеру, с исправлениями и дополнениями Ю. С. Григорьева):  
 1 — границы ареала; 2 — центр многообразия ареала; 3 — граница распространения средиземноморского режима осадков (по О. Е. Агаханянцу); 4 — число видов рода

### ТИПОЛОГИЯ АРЕАЛОВ

Типология ареалов одновременно и проста, и сложна. Проста она при классификации по очертаниям. Все без исключения ареалы разделяются на сплошные (непрерывные) и дизъюнктивные (разъединенные). Среди дизъюнктивных ареалов различают гомогенное (на разорванных ареалах те же виды) и гетерогенное (на разорванных участках ареала виды родственные, но разные) разъединение.

Причины дизъюнкций могут быть самыми разными, важно лишь не ошибиться в анализе. Очень часты так называемые климатические дизъюнкции. Так, ареал граба в Евразии — любопытный пример гетерогенной климатической дизъюнкции (рис. 11) В Западной Европе, на Ближнем Востоке и Кавказе обитает несколько видов граба. Восточнее они исчезают, а на Дальнем Востоке вновь появляются, но уже совсем другие виды. И, наконец, в Северной Америке мы встречаем третий участок разорванного ареала, на котором обитает американский красный граб. В Сибири, на большей части Средней и Центральной Азии, как и в западной части Северной Америки, граб отсутствует. Но ископаемые остатки свидетельствуют о былом, более широком распространении этого рода. Поэтому мы вправе предположить существование некогда единого ареала, распавшегося в результате континентализации климата.

Аналогичную картину дают дизъюнкции ареалов дуба, каштана, липы, голубой сороки и других таксонов.

К историческим относятся целый спектр дизъюнкций с самым разным генезисом. Межконтинентальные дизъюнкции часто объясняют механизмами глобальной тектоники. Такое объяснение наталкивается на хронологические затруднения: распад Лавразии и Гондваны начался задолго до появления современных видов, имеющих дизъюнктивные ареалы. Тем не менее разрыв ареалов исходных форм мог привести и к разрыву производных ареалов. И все же применять механизм континентального дрейфа для объяснения дизъюнкций ареалов следует с осторожностью. Межконтинентальные дизъюнкции можно объяснять и пульсирующими соединениями, вроде Берингийского или Малезийского, то возникавших, то вновь прерывавшихся, что приводило к межконтинентальным дизъюнкциям ареалов не только родов, но и видов (рис. 12).

К историческим относятся и ледниковые дизъюнкции. Платформенные оледенения плейстоцена привели к меридиональным северо-южным миграциям многих видов и к уничтожению промежуточных местообитаний. В итоге некогда единые ареалы ряда видов (шиверекия подольская, азалия понтийская, лук торчащий, василистник пахучий и др.) распались на участки, расположенные вблизи границы древнего ледника. К ледниковым следует отнести и дизъюнкцию ареала сосны: миграция сосны на юг и изоляция мигрантов в горах привели после отступления ледника к появлению изолированных ареалов молодых видов сосен в Крыму (сосна Станкевича), на Кавказе (сосна кавказская и др.) и в других горах. К ледниковым надо отнести и всю группу арктомонтанных (см. ниже) разъединений.

Причинами исторических дизъюнкций могут быть также горообразования, трансгрессии океана, изменения циркуляции тропосферы и др.

Существуют также биологические дизъюнкции (например, быстрые миграции) и антропогенные — перенос вида человеком (классический пример — расселение кроликов в Австралии).

При дизъюнкциях важно различать основной и отделенный ареал. Что первично, а что вторично? Иногда установить это несложно (собаки в Австралии — явно отделенная часть ареала), а иногда очень трудно (до сих пор дискутируется вопрос, где основная часть разорванного ареала кедрового стланика — в Сибири или на Аляске).

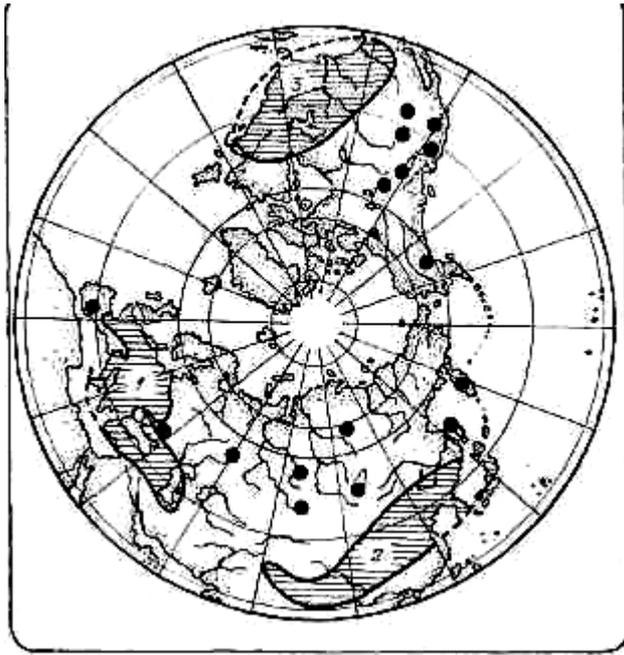


Рис. 11. Распространение рода граб как пример арктотретичной дизъюнкции (из В. Шафера):  
 1 — грабы березолистный и восточный; 2—грабы японский, сердцелистный, окруженный и др.; 3—граб красный. Черными кружками отмечены места нахождения ископаемых видов граба

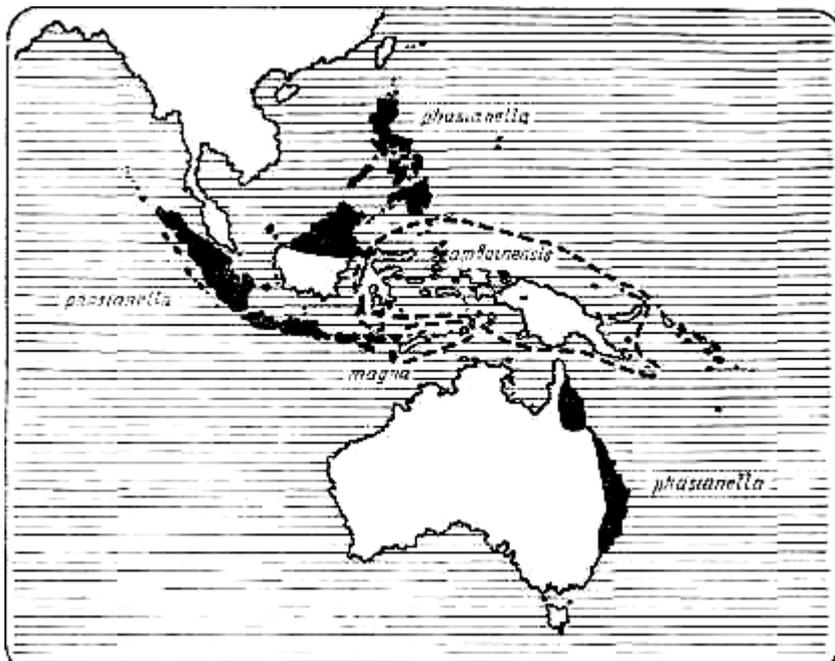


Рис. 12. Распространение голубей-кукушек — *Macropygia amboinensis* и *M. magna* (пунктирная граница ареала). Ареал *M. phasianella*—заливка черным. Пример дизъюнкции на пульсирующем островном соединении (по А. Кисту)

Примеров дизъюнкций очень много, их пытаются классифицировать. Приведем несколько таких примеров.

Евразийско-Североамериканское разъединение — сосны, клены, пихты, березы, ивы, смородина, грецкие орехи и т.д. — в Евразии и Северной Америке представлены разными видами. Происхождение дизъюнкций различное (Берингийский мост, опускание цепи островов Атлантики, разрыв исходных форм, быстрые миграции и пр.). Вариантом этого разъединения может служить североатлантическая дизъюнкция ареалов осои желтой, плауна и многих других видов.

Северо-Тихоокеанское разъединение — ареал тюльпанного дерева, части которого находятся в Китае (Янцзы) и в Северной Америке, ареал аллигаторов.

Пантропическое разъединение — части ареалов находятся в тропиках всех континентов (пальмы, бегониевые, ризофоровые, мимозовые, миртовые, диптерокарповые, корица, всего несколько сотен родов растений и десятки таксонов животных — обезьяны, попугаи, кукушки и др.).

Южно-Атлантическое разъединение — дерево путешественников на Мадагаскаре и в тропиках Центральной Америки.

Гондванское разъединение — части ареалов на материках, представляющих собой осколки древней Гондваны: полуобезьяны, узконосые обезьяны, некоторые виды ящеров, дерево адансония и др.

Биполярное разъединение (части ареала находятся в полярных районах северного и южного полушарий) — мятлики, вероники, сардины и др. Для наземных растений такая дизъюнкция оказалась возможной благодаря миграциям по Кордильерско-Андийской горной системе, а для рыб — вдоль холодных течений близ западных побережий обеих Америк.

Южно-Тихоокеанское разъединение (части ареалов находятся на островах Тихого океана и в Южной Америке) — ложный бук, некоторые вероники и араукарии, род периегтия и другие растения, сумчатые животные (Австралия и Южная Америка).

Азиатско-Австралийское разъединение (между Австралией и Юго-Восточной Азией) — ареал плодоядных голубей, некоторых птиц медососов, ареал эвкалиптов и т.п. Эта группа дизъюнкций связывается с пульсирующим островным мостом через Зондские острова и Малакку.

Арктомонанное разъединение — части ареала находятся в Арктике и в горах южных широт: камнеломка поникшая, ллойдия поздняя, василистник альпийский, ожика колосистая, белозобый дрозд (рис. 13) и др. Установлено, что дальние миграции между Арктикой и южными горными системами были возможны во время оледенений-межледниковий по горам Сибири, Урала.

Средиземноморские разъединения. Их много: между Европой и Африкой, западным и восточным Средиземноморьем, между островами Средиземного моря и т.п. (клены, шелковицы, орхидеи, дубы, жуки-скарabei, многие бабочки, клещи и др.).

При разъединениях в пределах сходных широт можно обособить группу циркумполярных ареалов — карликовые ивы, песец (рис. 14), белый медведь, ластроногие, лемминги и др. Можно выделить и циркумбореальные ареалы — олени, бурые медведи, волки, ели, пихты, береза, ястребиная сова (рис. 15) и др. Различают и космополитные ареалы, охватывающие большие участки суши. Это растения-убиквисты, способные к существованию почти в любых условиях (рдесты, тростник, плауны), и некоторые животные (крысы, мухи и др.).



Рис. 13. Арктомонантный ареал белозобого дрозда (по Г. Делаттину)

### ПОНЯТИЕ О РЕЛИКТАХ

Реликты — это виды (роды, семейства), сохранившиеся от прошлых эпох с другими ландшафтно-климатическими условиями. Поскольку каждый вид экологически толерантен, следует осознать, что в изменившихся условиях реликт может существовать не всюду, а лишь в убежищах (рефугиумах), где сохраняются условия, близкие к тем, которые были во время расцвета этого вида (и когда он еще не был реликтом).



Рис. 14. Циркумполярный ареал песка (по И. К. Лопатину)

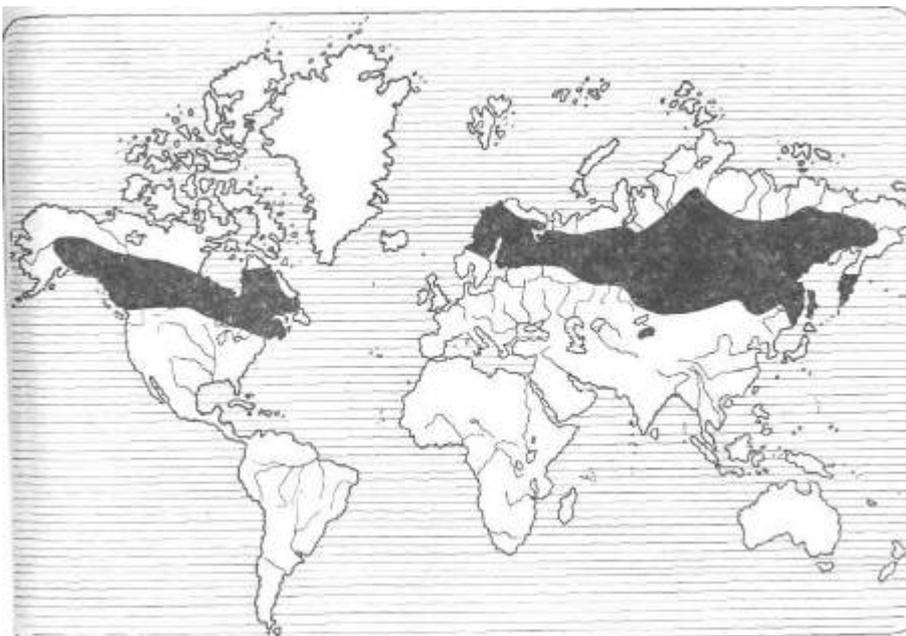


Рис. 15. Циркумбореальный ареал ястребиной совы (по И. К. Лопатину)

Каковы же критерии реликтовости? Их всего два: редкость вида (вообще таксона) и ограниченность его ареала, находящегося в стадии сокращения по естественным причинам (гинкго, секвойя и др.). Поэтому различают реликты и реликтовые ареалы. Последние или находятся в стадии сокращения, или просто не могут быть объяснены современными условиями. Например, мох сфагнум реликтом не является, он встречается очень широко. Но редкие местообитания сфагнума в степной зоне объясняются исключительно условиями прошлого (оледенения). То же относится и к точечному распространению тушканчика в низовьях Днепра или карликовой березы под Санкт-Петербургом.

Главное — это дисгармония реликта с современными условиями местообитания и сокращение ареала. Многие реликты и реликтовые ареалы признаются таковыми условно. Ареал грецкого ореха, например, за последние 25 млн лет находится в состоянии неуклонного сокращения, но сам грецкий орех — не редкость, и таким образом он потенциальный реликт, но пока еще не реликт.

Генезис реликтов может быть самым разным. Различают, например, формационные реликты: ареал занимает площадь изменившейся формации, сообщества. Так, проломник моховидный (сем. первоцветных) имеет точечный ареал на Западном Памире, обитает лишь на затененных влажных скалах, но сохраняет родство с проломниками, живущими сегодня на Гиссарском хребте и даже южнее Гиндукуша. Это явный формационный реликт: когда-то существовала обширная формация исходной формы проломника, формация исчезла, а реликт остался. Аналогично обстояло дело и с сосной Станкевича в Крыму, лиственницей Сукачева на Урале и др.

Геоморфологические реликты, приспособленные к одним условиям среды, оказались в других из-за изменений рельефа, очертаний суши и моря и т.п. Например, байкальский тюлень, оказавшийся отрезанным от основного ареала в результате изменений условий стока из озера, или каспийский тюлень. Или жимолость Ольги, обитающая на Памире на высоте до 4300 м, тогда как все родственники этого вида живут на высотах 1500—2000 м и ниже (итог горообразования).

Климатические реликты — наиболее частая категория: они находились в других климатических условиях, при изменении которых оказались в рефугиумах. Хорошо известны примеры с кистеперой рыбой латимерией (воды Индийского океана близ Юго-Восточной Африки), с гаттерией, гинкго двулопастным и многими другими реликтами.

Различают и псевдореликты (ложные реликты). Их еще называют реликтами-переселенцами: сам вид реликтовый, но обитает на молодом местообитании (вулканический остров, обнажившееся дно и т.п.).

Вопрос о возрасте реликтов, как и о любой абсолютной датировке, вызывает много трудностей. Поэтому принято указывать относительный возраст реликтов. Наиболее широко известны кайнозойские реликты, следовательно, временем раньше палеогена они не датируются, во всяком случае — растительные реликты. Принято различать две возрастные группы — третичные (т.е. дочетвертичные — по устаревшему названию палеоген-неогенового периода) и ледниковые (т.е. четвертичные) реликты. К третичным относят те, которые сохранились в местообитаниях-рефугиумах до-четвертичных времен. Это птерокария в Колхиде (раньше ареал простирался от Швейцарии до Саян), секвойи в Северной Америке (раньше был обширный ареал) и др. Ледниковые реликты имеют изолированные ареалы, возникшие в плейстоцене: некоторые виды кислицы в горах Средней Азии, борсальные сосны на Кавказе и т.п.

Представление о том, что все реликты консервативны, экологически неизменны, ошибочно: они экологически достаточно пластичны, иначе не сохранились бы до наших времен.

## ЭНДЕМИКИ И ЭНДЕМИЗМ

Эндемики — это виды (роды, семейства, любые таксоны), свойственные только данной территории. То есть ареал их ограничен именно этой территорией, не обязательно малой. Например, существуют эндемики Австралии, Южной Америки, но эндемики могут иметь и точечный ареал — в одном местообитании.

Формирование эндемизма возможно по двум моделям. Реликтовый эндемизм (его еще называют консервативным): вид сохраняется с геологически давних времен, когда условия для него были благоприятными, а ареал обширным. Следовательно, ареал реликтового эндемика находится в стадии сокращения, а сам таксон стал эндемичным именно из-за этого сокращения. Реликт уже стал эндемиком. Примеры реликтовых ареалов приводились выше. В отличие от реликтового молодой эндемизм (прогрессивный) связан с видообразованием: возникает популяция нового вида, ранее не существовавшего и поэтому занимающего ограниченный ареал. Молодой вид еще эндемик, но позже, распространившись, он может утратить свой эндемизм. Принципиальные различия между ареалами реликтового и молодого эндемиков иллюстрирует схема (рис. 16). И реликты, и эндемики имеют ограниченный ареал. Разница между ними состоит в том, что реликты обязательно утрачивают связь с современными видами, а молодые эндемики не утрачивают ее. Если бы не молодой эндемизм, различия между понятиями о реликтах и эндемиках не было бы.

Независимо от способа формирования эндемики всегда связаны с **изолятами**, иначе молодые эндемики широко расселились бы и перестали быть эндемиками. И консервативные эндемики при благоприятных обстоятельствах могли бы выйти из своих убежищ. Поэтому изоляция — неперемное условие существования и сохранения эндемизма. И чем дольше сохраняется изоляция, тем выше доля (процент от числа таксонов) эндемизма во флоре и фауне, тем своеобразнее биота. Не удивительно поэтому, что особенно велика доля эндемиков на островах, в высотных поясах гор, в климатических изолятах. Например, на территории Беларуси (и вообще на равнинах территории бывшего СССР) растительных эндемиков нет совсем, так как нет изолятов, и виды могут мигрировать вдоль тепловых поясов очень широко. Но в горах и на островах эндемизм высокий, и чем древнее изоляция, тем выше эндемизм: Кавказ — 25%, горы Средней Азии — 30, Япония — 37, Канарские острова — 45, Корсика — 58, Мадагаскар — 66, Новая Зеландия — 72, Австралия — 75, Гавайские острова — 82, о. Святой Елены — 97%. Это доля растительных эндемиков, но и с животным эндемизмом обстоит так же.

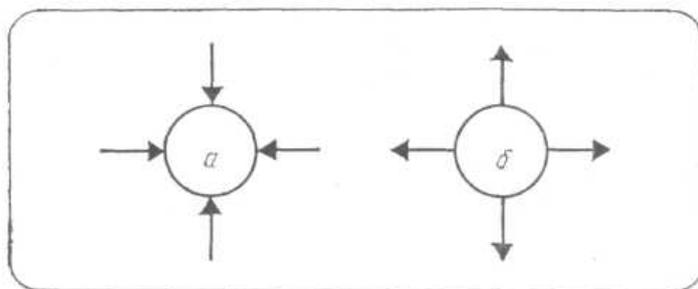


Рис. 16. Принципиальное различие между ареалами реликтового (а) и молодого (б) эндемика. Стрелки указывают состояние ареала, его сокращение (а) или расширение (б). В первом случае вид уже эндемик (а), в другом — еще эндемик (б)

Островной эндемизм — итог механической изоляции. Высотно-поясная изоляция в горах — уже экологическая: вид не может мигрировать ни вверх по склонам (слишком для него холодно), ни вниз (слишком сухо или жарко) и остается в пределах своего пояса. Чем выше доля эндемизма (в %) флоры или фауны в высотных поясах, тем строже экологическая изоляция. И, наоборот, в разных горах максимум эндемизма приходится на различные пояса (табл. 4). Там, где есть сплошной лесной пояс, максимум эндемизма приходится на субальпийский уровень; где лесной пояс не сплошной (экспозиционное размещение), эндемики концентрируются в средней части профиля, а во внутриконтинентальных горах в которых вообще нет лесного пояса, максимум эндемиков приходится на нижний пояс. В последнем случае изолятом является сама горная страна. Чем ниже доля эндемизма, тем меньше изолированность пояса, и тем вероятнее в его пределах миграционные процессы.

Табл. 4. Доля видового эндемизма растений в высотно-поясных системах гор Евразии, % (по О. Е. Агаханянцу)

Группы высотных поясов	Состояние лесного пояса и горные страны		
	сплошное (Альпы, Балканы, Северный Кавказ, горы Южной Сибири)	экспозиционное (Армения, Дагестан, горы Средней Азии, Южный Каракорум)	отсутствует (Западный Памир Северный Каракорум, Южный Тибет и др.)
Надлесные	2,7—14,5	0—0,7	2,0—4,0
Лесные или последлесные		1,1—15,0	—
Подлесные	0,1—2,0	0—2,0	5,0—7,0

Экологическая изоляция возможна и на равнинах. В пустыне Бетпак-Дала, например, механически никак не изолированной от окружающих пустынь, обитает эндемичный грызун — боялычная соня. Соня поселяется лишь в сообществах с определенным (и тоже эндемичным) видом кустарниковой солянки — боялыча. Узкое субтропическое влажное побережье Южной Африки, изолированное на севере от тропиков пустынями, имеет столь высокую долю растительного эндемизма (7 эндемичных семейств, 210 эндемичных родов), что рассматривается в ранге самостоятельного флористического царства (Капское царство). В Юго-Западной Австралии, тоже изолированной пустынями, отмечена самая высокая доля растительных эндемиков на единицу площади.

Различают и псевдоэндемики (ложные эндемики). Это виды, найденные в одном месте и в единственном экземпляре. Такой экземпляр может оказаться неустойчивым мутантом, уродом и т.п.

#### ПОНЯТИЕ О ВИКАРИЗМЕ

Викаризм в переводе означает замещение (вспомним викария в старых монастырях). В биогеографии **викаризм** — это замещение друг друга видами, образовавшимися из одного корня, т.е. родственными, развившимися самостоятельно в разных экологических условиях. Классический пример — викарный ряд лиственниц в Евразии: европейская — сибирская — Гмелина (даурская) — Каяндера — камчатская и так далее, и

каждая из них занимает свой ареал (рис. 17). Такой же ряд образуют сосны — бореальные, средиземноморские, гималайские, дальневосточные. Чаще наблюдаются викарные пары видов: береза извилистая и карликовая, галка обыкновенная и альпийская, тюлень каспийский и нерпа, медведь бурый и гималайский и т.д. Но вот белый медведь и бурый не составляют викарной пары, они произошли от разного корня и относятся к разным родам.

Различают межобластной (приведенные выше примеры) и внутриобластной викариизм, при котором викарные виды находятся в одной области, но в разных экологических условиях, например почвенных. В лесостепях друг с другом викарируют следующие растения:

На тяжелых почвах	На легких почвах
Тимьян Маршалла	Тимьян ползучий
Тонконог изящный	Тонконог серый
Гвоздика полевая	Гвоздика песчаная

В формировании викариизма тоже важна изоляция, обычно экологическая. Изолирующими факторами могут быть климат определенной континентальности, степень засоленности почв, их физические особенности, световые условия (например, на склонах разной экспозиции) и т.д. Верным признаком расщепления вида на викарные надо считать появление фенорас. По данным Г. Э. Шульца, 84 вида, общих для Средней Азии и бассейна р. Невы (все они эврихорные, с обширными ареалами), по времени зацветания разнятся до 90 дней. Ясно, что фенораса может стать зачатком нового вида.

Различают псевдовикариизм — замещение друг друга в разных условиях неродственными видами. Например, карликовые березы в Альпах и в Скандинавии, как выяснилось, неродственны между собой, а, следовательно, расцениваются как ложные викарианты.



Рис. 17. Ареалы викарирующих восточно-сибирских и дальневосточных видов лиственниц (л.) (по Е. Г. Боброву):

I — Каяндера; II — Гмелина; III — Рупрехта; IV — Ольги; V — камчатская (к — бывшее местонахождение этого вида на Камчатке); VI — японская. Арабскими цифрами отмечены районы интрогрессивной гибридизации: 1 — л. Каяндера\*камчатская; 2 — л. Гмелина\*камчатская; 3 — л. Гмелина\*камчатская\*Ольги

#### ЭЛЕМЕНТЫ ФЛОРЫ И ФАУНЫ

Рассматривая карты ареалов, мы часто обнаруживаем сходство конфигурации ареалов у различных организмов. В таком случае мы относим эти группы организмов к одному географическому элементу. Например, ареалы полярной ивы, песца, лемминга и полярной совы имеют сходные очертания в полярных широтах.

Они располагаются вокруг арктического полярного бассейна, поэтому и называются циркумполярными (см. рис. 14). Значит, организмы, имеющие такие ареалы, мы вправе отнести к арктическому географическому элементу. Соответственно могут быть следующие географические элементы: бореальный (см. рис. 15), арктомонтанный (см. рис. 13), атлантический, средиземноморский, центрально-азиатский, маньчжурский и десятки других (гирканский, сарматский, понтийский и др.). Таким образом, географический элемент — это часть флоры или фауны, отличающаяся общим распространением.

Исторический элемент — это часть флоры или фауны, сформировавшаяся в одно время. Например, ледниковый элемент, плиоценовый элемент и т.д.

Понятие об элементах флоры и фауны позволяет классифицировать ареалы по географическим (пространство) и историческим (время) признакам. В таких классификациях в первую очередь обособляются группы организмов, пришедших в то или иное место извне. Это миграционные элементы флоры и фауны, или аллохтон. В противоположность им различают группу организмов, возникших в том регионе, флору и фауну

которого мы изучаем. Это автохтонные элементы (автохтон). К ним относятся эндемики.

Рассмотрим географические элементы флоры Беларуси (по Н. В. Козловской и В. И. Парфенову): евразийский (включая евросибирский) — 38%; европейский (с евроазиатским) — 40; голарктический — 16; космополиты — 6%. Как видим, флора Беларуси сплошь миграционная, в ней отсутствуют эндемики, так как нет изолятов.

Иная картина ареалогического анализа флоры, например, Западного Памира (по О. Е. Агаханяну), где изолятов предостаточно: средиземноморский элемент — 9,9%; переднеазиатский — 24,2; центральноазиатский — 12,4; горносреднеазиатский — 34,6; аркто-монтанный — 1,6; эндемики — 8,5; космополиты и убикисты — 8,8%. В этом горном районе доля эндемиков весьма ощутима. Степень автохтонности флоры и фауны характеризуется процентной долей видового эндемизма.

### Глава 3. ФЛОРА И ФАУНА

#### ПОНЯТИЕ О ФЛОРЕ

Исторически сложившуюся совокупность растений и грибов, свойственных данной местности, называют ее флорой. В это определение необходимо внести поправки. При оценке флоры не учитывают культурные растения, интродуценты, растения закрытого грунта и явно заносные. Значит, во флору включается не вся совокупность растений и грибов, а лишь произвольно заселившиеся в процессе геологически длительного исторического развития территории.

Есть и другие ограничения. Например, при инвентаризации и анализе флоры учитываются только высшие, сосудистые растения. Раньше изучали вообще только высшие растения, но и до сих пор по низшим сведений меньше, чем по высшим, а это важно при статистической обработке материалов.

Имеется также понятие о естественной флоре (как и о фауне). Естественной называют флору, учтенную в естественных географических границах. Например, флора Беларуси в ее государственных границах не может считаться естественной, а флоры Полесья (депрессия) или Белорусской возвышенности — вполне естественные, поскольку учтены в природных границах. Однако это не исключает изучения и учета флор и в государственных, или административных, границах, например «Флора СССР» в 30 томах, «Флора БССР» в 5 томах, флоры разных стран, административных областей и т.п.

При изучении флоры учитывается несколько важных ее признаков.

Видовой состав. Полный перечень видов (относящихся к определенным родам и семействам), обитающих на данной территории, требует инвентаризации флоры. Это очень трудоемкая работа, она длится иной раз десятилетиями, и во многих странах до сих пор не выполнена. Но иногда флору нужно проанализировать срочно. Как же быть? А. И. Толмачев предложил для таких случаев метод конкретных флор (в отличие от сводной флоры всей территории). Суть метода — изучение флоры ограниченного по площади (100 км<sup>2</sup>), но представительного (хорошо выбранного) участка. Обычно на таком участке встречается до 95% численности сводной флоры, и этот состав видов уже можно анализировать.

Систематическая структура флоры. В первую очередь нас интересует общая численность таксонов (виды, роды, семейства). Она отражает богатство флор, которое возрастает от полярных областей к экватору, от равнин к горам, от сухих областей к влажным, от молодых территорий к древним. Приведем ряд округленных показателей видовой численности флор: о. Диксон — 110; Гренландия — 470; Сахалин — 800; Кызылкум — 900; Британские о-ва — 1300; Крым — 2400; США — 3000; Швейцария — 3400; Япония — 4900; Кавказ — 6000; горы Средней Азии — 7500; Филиппины — 10 000; Тропическая Африка — 13 000; СССР — 20 000; Бразилия — 40 000; Латинская Америка — 90 000. Однако в этом ряду приведены показатели без учета разницы в площадях. Богатство флоры лучше иллюстрирует показатель численности видов на 1000 км<sup>2</sup> территории. Тогда будет обеспечена сравнимость материалов.

При изучении систематической структуры флор рассчитывают также численность видов, приходящихся на каждое семейство. Она увеличивается от высоких широт к экватору: тундра — 8, Беларусь — 13, Мадагаскар — 39 видов. Это семейственный коэффициент. В том же направлении возрастает и родовой коэффициент, т.е. численность видов, приходящихся на каждый род: тундра — 2,5, Беларусь — 2,7, Мадагаскар — 5,7.

Важным показателем является порядок господствующих (т.е. насчитывающих наибольшее число видов) семейств во флоре. Обычно выделяют первые (по богатству) 5 или 10 семейств, редко — больше. Состав господствующих семейств зависит не от площади, а от генетической однородности флор. Порядковое место, занимаемое господствующими семействами, отражает типичность, самостоятельность флор (табл.5).

Табл. 5. Порядковое место, занимаемое во флорах господствующими семействами

Семейства	Флоры							
	Голарктика	Неотропиков	Палеотропиков	Австралии	Внетропической Евразии	Беларуси	пустынь Старого Света	Арктики
Сложноцветные	1	2	7	1	1	1	1	4
Злаковые	2	1	5	3	3	2	2	1
Зонтичные	3			5				
Бобовые	4	3	4		2		4	
Осоковые		7	6	4		3		3
Маревые							3	
Губоцветные					4			
Лютиковые				7				
Орхидные		4	1	6				
Крестоцветные						5		2

Как видим, набор господствующих семейств в отдаленных флорах (разные царства, например), совершенно различен. Различия отмечаются и между флорами областей, зон и т.п. (пустыни Старого Света, Арктика, Внетропическая Евразия, Беларусь).

Если на 10 господствующих семейств (а они в каждой области свои) приходится большая (в процентах) доля видов, то такая флора называется однобокой. Однобокость свойственна молодым флорам. Чем флора консервативнее, тем равномернее распределяются виды по семействам. Обычно однобокими бывают арктические и высокогорные молодые флоры, а равномерными — консервативные тропические. Так, в Арктике при наличии 500 видов доля их на 10 ведущих семейств составляет 75%, в Беларуси при 1460 видах — 50%, во Вьетнаме (7146 видов) — 31%.

Экологический анализ флоры. Учитывается соотношение жизненных форм во флорах. Жизненные формы (по К. Раункиеру) сведены для этой цели всего к пяти: Ф — фанерофиты (деревья); Х — хамефиты (кустарники и кустарнички); ГК — гемикриптофиты (многолетние травы); К — криптофиты (геофиты); Т — терофиты (однолетники). Необходимо знать, что существует много классификаций жизненных форм. В табл. 6 сведены показатели их доли во флорах разных зон.

Табл. 6. Спектр жизненных форм (по К. Раункиеру) во флорах зональных комплексов (по Р. Уиттекеру), для сравнения — в Беларуси (по Н. В. Козловской и В. И. Парфенову), с дополнениями и упрощениями, %

Зонобиомы	Жизненные формы				
	Ф	Х	ГК	К	Т
Тундровый	1	22	60	15	2
Таежный	24	28	32	17	1
Широколиственно-лесной	34	8	33	23	2
Субтропических лесов	65	17	2	5	10
Степной	1	12	63	10	14
Северных пустынь	1	58	14	—	27
Южных пустынь	1	4	16	6	73
Тропических пустынь	5	11	65	7	12
Саванн	9	1G	71	4	—
Тропических дождевых лесов	96	2	—	2	—
Глобальный спектр	46	9	26	6	13
Беларусь	2	6	72	18	2

Данные табл. 6 показывают, что в тундрах господствуют многолетние травы, в тропиках — деревья, в

пустынях — однолетние растения (эфемеры), а в глобальном спектре преобладают все же деревья. В таежных и широколиственных лесах жизненные формы распределены относительно равномерно, лишь однолетних растений крайне мало. Казалось бы, флора Беларуси по биологическим свойствам должна приближаться к флоре лесов умеренного пояса. Однако в действительности она ближе к флоре тундр: малая доля деревьев (2%), господство многолетних трав (72%). Причина в том, что территория Беларуси в геологическом масштабе времени совсем недавно освободилась из-под ледников (12—14 тыс. лет т. н.), и флора ее еще не успела бореализоваться (приобрести биологические характеристики лесной флоры). Можно сказать, что флора Беларуси биологически до сих пор арктизирована. Вообще биологический анализ флор может быть очень информативным.

Флорогенез. Это процесс объединения разнородных видов в единый сопряженный комплекс, который мы и называем флорой. Сложившаяся флора отличается закономерным соотношением систематических таксонов, экологических групп, географических и исторических элементов, доли эндемизма.

Флорогенез — это исторический и географический процесс одновременно. Он зависит от характера заселяемого пространства. Одно дело, если заселяется свободное пространство, тогда формируется аллохтонная флора (миграционный генезис). И другое дело, если преобразуется уже существующая флора. Вторжение извне (инвазии), вымирание части прежней флоры, обогащение ее новыми видами, видообразование (автохтон) — все это приводит к формированию совершенно новой флоры.

В каждой флоре различают миграционные, автохтонные элементы, реликты и древнее ядро (виды, оставшиеся от старого комплекса). Анализируя флору по всем этим (и другим) показателям, выявляют ее возраст и генеалогию.

Важнейшей составляющей флоро- и фауногенеза признается видообразование. Основным условием видообразования (а следовательно, и флоро-, фауногенеза) является географическая изоляция. Без изоляции организмы адаптируются к дифференцированной среде непрерывно и формообразование будет затруднено. В условиях изоляции (особенно на островах, но и в других типах изолятов) формообразование дает более стабильные результаты. И это касается не одного вида (популяции), а всей их совокупности. Поэтому именно в изолятах встречаются обособленные флористические (фаунистические) комплексы, возникшие в результате изолированного видообразования на месте. Это и есть автохтонный элемент флоры (или фауны).

## ПОНЯТИЕ О ФАУНЕ

Исторически сложившуюся совокупность видов животных, обитающих на данной территории, называют фауной. И это определение нуждается в поправках. При фаунистическом исследовании не учитывают виды закрытых помещений (зоопарки, живые уголки), интродуцированных и домашних животных. Сложная систематика животных привела к тому, что фауну изучают по систематическим группам узкие специалисты — систематики. Различают фауну животных (териофауна), птиц (орнитофауна), рыб (ихтиофауна), насекомых (энтомофауна) и т.п.

Из-за сложной систематики, подвижности самих объектов фауны обычно изучены слабее, чем флоры. Но и при фаунистических исследованиях необходимо фиксировать численность таксонов (что непросто, особенно при изучении насекомых), географические, исторические элементы, долю эндемизма в фаунах. При неполной изученности видового состава фаунисты часто ограничиваются указаниями доли эндемизма высокого ранга — семейства или родов. Например, в Палеарктике (внеэкваториальная часть Старого Света) отмечены два эндемичных семейства, в Австралии — 8 эндемичных семейств и 100 эндемичных родов, в Неотропиках (тропики Нового Света) — 43 эндемичных семейства и 78% всех родов и т.д.

Изучается и фауногенез, т.е. генеалогия различных систематических групп животных, аллохтонные и автохтонные элементы, эндемизм, реликтовость, экологические характеристики фаун и т.д. При указанных выше методических трудностях обычно учитывается фауна либо систематических единиц, либо узких районов или конкретных зон (отсюда — фауна тундр, фауна тропиков, орнитофауна Тибета и т.п.).

## ПОНЯТИЕ О БИОТЕ

Богатство фауны (или флоры) мы выражаем абсолютным (число таксонов) или относительным (число видов на единицу площади) числом. И флора, и фауна являются итогом длительной эволюции. Органическая эволюция — медленный и неравномерный процесс. На формирование одного вида уходит много тысячелетий, а иногда и миллионов лет. Темпы эволюции зависят от скорости видообразования, и эта скорость возрастает при быстрых сменах среды, ее дифференциации, обострении экологической обстановки, вызывающей новые адаптации, и т.д. Поэтому аридизация, горообразование, дифференциация ландшафтов приводят к росту темпов видообразования (одновременно и вымирания, элиминации), а следовательно, флоро-, фауногенеза и всей эволюции. Смена природных обстановок в четвертичный период и привела к особой активизации этих процессов.

Необходимо постоянно иметь в виду временной фактор эволюции и помнить, что протекает эволюция в геологическом (а не бытовом) масштабе времени. Поэтому и состав, и численность любой фауны (флоры) отражают больше условия прошлого, чем настоящего.

Табл. 7. Численность видов основных групп организмов биосферы

Растения и грибы		Животные	
<b>Низшие:</b>		Простейшие	15 000
Водоросли	25 000	Губки	5 000
Бактерии и грибы	100 000	Кишечнополостные	10 000
Лишайники	18 000	Черви	19 000
<b>Высшие:</b>		Моллюски	105 000
Моховидные	20 000	Членистоногие (без	
Плауновые	800	насекомых)	65000
Хвощевые	30	Насекомые	1 000 000
Папоротниковидные	6000	Хордовые и	
Голосеменные	600	позвоночные	50 000
Покрытосеменные	~300 000	Из них:	
<b>Всего</b>	~500 000	Млекопитающих	6 000
		Птиц	10 000
		Рыб	18 000
		Всего	~ 1500 000

Исторически сложившаяся совокупность растений, животных, грибов и бактерий, объединенных общей территорией, называют биотой. Все это можно выразить формулой: флора+фауна = биота.

Обзору биоты Земли посвящена отдельная глава. Здесь же есть смысл оценить ее общую численность.

Численность биоты специалисты уточняют до сих пор. Каждый год систематики описывают новые виды растений и животных. Поэтому попытки суммарно оценить численность флор и фаун планеты неизменно дают приблизительный и округленный результат (табл. 7). Можно встретить и несколько иные цифры, чем приведенные в табл. 7, в связи с несовершенством классификаций организмов, с разным пониманием объема вида, а главное — с неизученностью многих территорий.

Соотношение численности видов растений и животных сегодня оценивается как 1 : 2,5— 1 : 3,0. Это соотношение может измениться по мере дальнейшего изучения, но оно отражает современное состояние биоты Земли. Следует помнить, что в этом соотношении речь идет не о биомассе, а лишь о количестве видов.

Обращает на себя внимание абсолютное господство покрытосеменных во флоре планеты. Их в 500 раз больше, чем голосеменных. Вспомним, что до позднего мела и начала кайнозоя господство было у голосеменных. Очень много и видов грибов. Считается, что реальная их численность может оказаться вдвое больше. В видовом составе животных абсолютно господствуют насекомые — 1 млн видов. Некоторые специалисты считают, что неучтенных видов насекомых столько же, сколько известно сейчас, то есть еще 1 млн. Много также моллюсков.

#### РАЙОНИРОВАНИЕ БИОТЫ

Районирование — это одна из форм пространственного синтеза фактического материала. В процессе районирования на карте обособляются регионы, относительно однородные по признаку, положенному в основу такого обособления. Мы уже знаем, что биота — это совокупность флор и фаун. Однако нам также известно, что растения и животные по своим биологическим особенностям (эволюция, экология, способы перемещения в пространстве, пути формирования ареалов и т.п.) существенно отличаются друг от друга; различна и их систематика (разные таксоны). Поэтому флору и фауну чаще всего районировать разделяют.

Районирование предполагает систему таксономических единиц. Высшей таксономической единицей в биогеографии обычно признается царство. Это территория с более или менее сходной историей формирования биоты, с самым высоким рангом эндемизма (на уровне семейств и родов), высокой долей эндемиков, особым набором географических элементов флоры и фауны. Царства разделяют на области, для обособления которых учитывается эндемизм уже более низкого ранга. Снижая ранг эндемиков до видового, области делят на провинции, а последние — на округа и т.д.

Первую схему флористического районирования построил на указанных выше признаках А. Энглер. На суше он выделил четыре царства. В начале 20 в. Л. Дильс предложил схему, которой до сих пор пользуются биогеографы. В схеме шесть царств (правда, Л. Дильс называл их областями): Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Австралийское, Капское и Голантарктическое. В дальнейшем шло уточнение границ этих царств, дифференциация их на области и т.д. Например, в схеме Л. Дильса обособлено 26 областей (цит. по: Т. Н. Гордеева, О. С. Стрелкова, 1968), а в современной схеме А. Л. Тахтаджяна, включенной в учебники (А. Г. Воронов, 1987), царства делятся уже на 34 области (табл. 8; рис. 18). В. Шафер (1956) обособил еще седьмое царство — Средиземноморское, которое мы рассматриваем рангом ниже.

Табл. 8. Схема флористического районирования Земли по А. Л. Тахтаджяну (1978)

Царства		Подцарства		Области		Количество провинций
I. Голарктическое (3 подцарства, 9 областей, 63 провинции)	1	Бореальное	1	Циркумбореальная	15	
			2	Восточноазиатская	12	
			3	Атлантическо-Североамериканская	3	
			4	Скалистых гор	2	
	2	Древнесредиземноморское	5	Макаронезийская	4	
			6.	Средиземноморская	9	
			7	Сахаро-Аравийская	2	
			8	Ирано-Туранская	12	
	3	Мадреанское	9	Сонорская	4	
II. Палеотропическое (5 подцарств. 12 областей, 48 провинций)	1	Африканское	10	Гвинео-Конголезская	2	
			11	Судано-Замбезийская	8	
			12.	Карру-Намиба	3	
			13	Св.Елены и Вознесения	2	
	2	Мадагаскарское	14	Мадагаскарская	8	
	3	Индо-Малезийское	15	Индийская	4	
			16	Индокитайская	6	
			17	Малезийская	9	
			18	Фиджийская	2	
	4	Полинезийское	19	Полинезийская	2	
			20	Гавайская	1	
	5.	Новокаледонское	21.	Новокаледонская	1	
	III. Неотропическое (5 областей, 13 провинций)			22	Карибская	3
		23.	Гвианского нагорья	1		
		24	Амазонская	2		
		25	Бразильская	5		
		26	Андийская	2		
IV	Капское (1 область, 1 провинция)			27	Капская	1
V.	Австралийское (3 области, 6 провинций)			28	Северо-Восточно-Австралийская	4
				29	Юго-Западно-Австралийская	1
				30.	Центральноавстралийская	1
VI	Голантарктическое (4 области, 16 провинций)			31.	Хуан-Фернандес	1
				32	Чилийско-Патагонская	5
				33	Субантарктических островов	2
				34	Новозеландская	8
Итого 6				34		147

Вообще схем флористического районирования много. Сравнивая их между собой, обнаруживаем спорное положение некоторых территорий. Например, Новая Зеландия в схеме Л. Дильса относится к Палеотропическому царству, в схеме А. Л. Тахтаджяна — к Голантарктическому, а в схеме В. Шафера северный остров отнесен к одному царству, а южный — к другому. Столь же противоречиво оцениваются и другие территории. При существующем состоянии наших знаний это надо признать нормальным, и студента не должен смущать некоторый

разнобой в региональных схемах. Так, в схему А. Л. Тахтаджяна включен таксон подцарств, но не для всех царств, а лишь для двух (см. табл. 8).

Фаунистическое районирование впервые на современной основе было выполнено в прошлом веке и представлено схемами П. Склетера и А. Уоллеса. На основе этих схем строятся и современные схемы, в которых обособляются четыре царства («геи»): Арктогея, Палеогея, Неогея и Нотогея. Для животных изоляция юга Африки оказалась недостаточной, и Капское царство из фаунистической схемы исчезло. Исчезла и граница Голантарктического царства, поскольку по приантарктическим акваториям океанов происходит глубокое север-южное взаимопроникновение животных. Заметим, что в отдельных схемах (например, у В. Г. Гептнера) Антарктическое царство (область) все же выделяется. Вообще имеется множество модификаций фаунистического районирования мира (Ф. Дарлингтон, 1957; О. Л. Крыжановский, 1976; И. К. Лопатин, 1989 и др.). Иногда в ранге царств обособлялись Эфиопское, Мадагаскарское, Ориентальное и др.

Фаунистические схемы районирования всегда проще флористических, областей в них меньше. Это естественно, если учесть, что изолятов для животных меньше, чем для растений. И наконец, существуют схемы фаунистического районирования океанов, что исключается при районировании флор.

В схеме фаунистического районирования четыре царства делятся на 7 областей и 22 подобласти (рис. 19; табл. 9). К этой схеме необходимы пояснения. Во-первых, Антарктика не включается в схемы, а делится между другими царствами; во-вторых, в некоторых схемах Чилийско-Патагонская подобласть рассматривается в составе Нотогеи, а Арктическая, Канадская, Евросибирская и Папуасская не выделяются вообще. Причины такого разнобоя те же, что и при флористическом районировании. В некоторых схемах районирование сразу начинают с областей, минуя царства.

Возможно ли совмещение флористического и фаунистического районирования в одной схеме? Если помнить, что всякая схема отражает реальность лишь в общих чертах, можно построить и общую схему районирования. Такую схему флористико-фаунистического районирования суши предложил П. Д. Ярошенко (1975), обособив 9 областей, каждая из которых объединяет как флору, так и фауну. Схему биофилотических царств для суши построили также П. П. Второв и Н. Н. Дроздов (1978). В нее включено 9 царств, разделенных на 34 области. Такого рода совмещение вскрывает множество недостатков: нарушаются критерии обособления, сглаживается разница между царствами и более низкими таксонами, а главное, в таких схемах регионы всегда соответствуют больше флоре, чем фауне, или наоборот. Кроме того, фаунистическое районирование должно охватывать и акватории, что исключено в совмещенной схеме. Поэтому без потерь смысла и содержания построить удовлетворительную обобщенную биотическую схему районирования до сих пор никому не удалось. И здесь будут рассмотрены раздельно флористическая и фаунистическая схемы районирования суши и океанов.

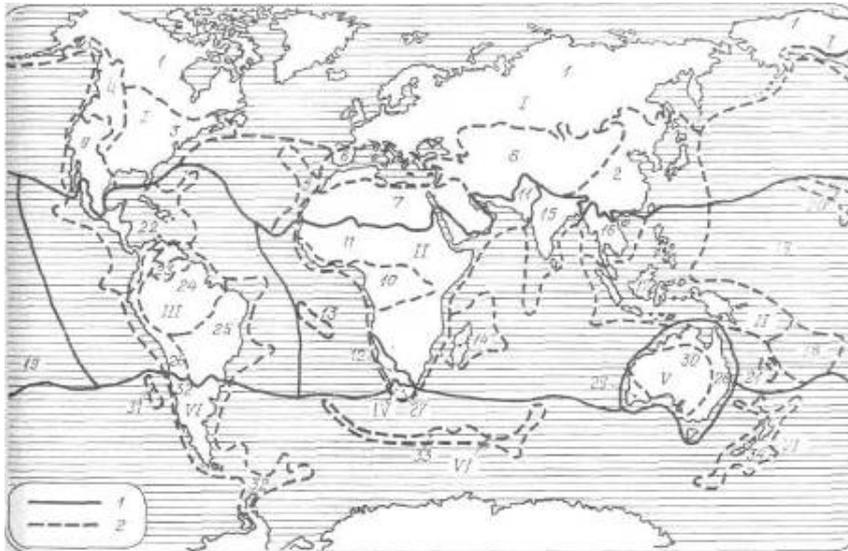


Рис. 18. Флористические регионы суши (по А. Л. Тахтаджяну):

I — Голарктическое царство. Области: 1 — Циркумбореальная; 2 — Восточноазиатская. 3 — Атлантическо-Североамериканская. 4 — Скалистых гор; 5 — Макаронезийская; 6 — Средиземноморская; 7 — Сахаро-Аравийская; 8 — Ирано-Туранская; 9 — Мадреанская.

II. Палеотропическое царство. Области: 10 — Гвинео-Конголезская; 11 — Судано-Замбезийская; 12 — Карру-Намиба; 13 — остров Св. Елены и Вознесения; 14 — Мадагаскарская; 15 — Индийская; 16 — Индокитайская; 17 — Малазийская; 18 — Фиджийская; 19 — Полинезийская; 20 — Гавайская; 21 — Новокаледонская.

III. Палеотропическое царство. Области. 22 — Карибская; 23 — Гвианского нагорья; 24 — Амазонская; 25 — Бразильская; 26 — Андийская.

IV. Капское царство. 27 — Капская область.

V. Австралийское царство. Области: 28 — Северо-Восточно-Австралийская; 29 — Юго-Западно-Австралийская; 30 — Центральноавстралийская.

VI. Голантарктическое царство. Области: 31 — Хуан-Фернандес; 32 — Чилинско-Патагонская; 33 — Субантарктических островов; 34 — Новозеландская. 1 — границы царств; 2 — границы областей.)

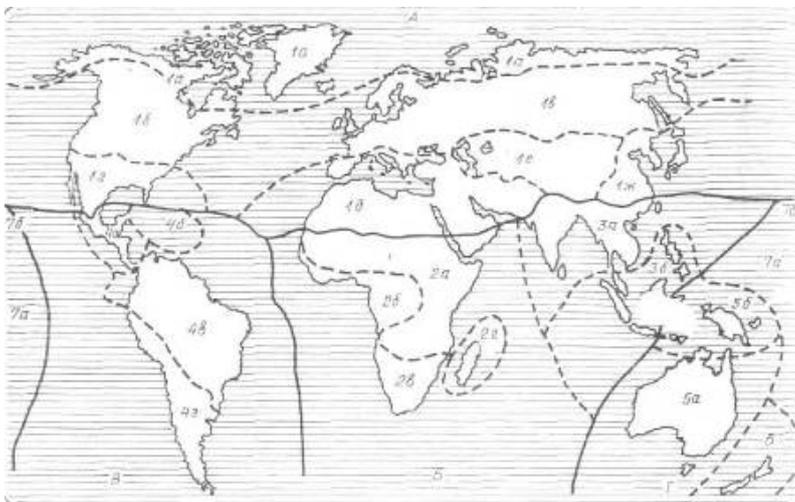


Рис. 19. Фаунистическое районирование суши:

А — Арктогея. 1 — Голарктическая область. Подобласти: 1а — Арктическая; 1б — Канадская; 1в — Евросибирская; 1г — Сонорская; 1д — Средиземноморская; 1е — Центральноазиатская; 1ж — Маньчжуро-Китайская.

Б — Палеогея. 2 — Эфиопская область. Подобласти; 2а — Восточноафриканская; 2б — Западноафриканская; 2в — Южноафриканская; 2г — Мадагаскарская. 3 — Восточная (Индо-Малайская) область. Подобласти: 3а — Индийская; 3б — Малайская.

В — Неогея. 4 — Неотропическая область. Подобласти: 4а — Центральноамериканская; 4б — Антильская; 4в — Бразильская; 4г — Чилийская.

Г — Нотогея. 5 — Австралийская область. Подобласти: 5а — Новоголландская; 5б — Папуасская; 6 — Новозеландская область; 7 — Полинезийская область. Подобласти: 7а — Полинезийская; 7б — Гавайская

Табл. 9. Фаунистическое районирование суши

Царства	Области		Подобласти	
А. Арктогея	1.	Голарктическая (иногда делят на Палеарктическую и Неоарктическую)	а)	Арктическая
			б)	Канадская
			в)	Евросибирская
			г)	Сонорская
			д)	Средиземноморская
			е)	Центральноазиатская
Б. Палеогея	2.	Эфиопская	а)	Восточноафриканская
			б)	Западноафриканская
			в)	Южноафриканская
			г)	Мадагаскарская
	3.	Индо-Малайская (или Восточная)	а)	Индийская
			б)	Малайская
В. Неогея	4.	Неотропическая	а)	Центральноамериканская
			б)	Антильская
			в)	Гвиано-Бразильская
			г)	Чилийско-Патагонская
Г. Нотогея	5.	Австралийская	а)	Новоголландская
			б)	Папуасская
	6.	Новозеландская	а)	Новозеландская
	7.	Полинезийская	а)	Полинезийская
			б)	Гавайская

## Глава 4. БИОТА ЗЕМНОГО ШАРА ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ

I. Голарктическое царство. Границы Голарктического царства (Голарктиса) в основном совпадают с северным тропиком при отклонениях, связанных с орографией материков (см. рис. 18). Короче, Голарктис — внетропическая часть Северного полушария. Это крупнейшее по площади царство с самым большим внутренним разнообразием флор, а следовательно, и с большим количеством областей (9). В схеме А. Л. Тахтаджяна отсутствует Арктическая область, так как автор считает арктическую флору частью флоры Циркумбореальной области. Но в ранге провинции арктическая флора обособлена.

На огромном пространстве Голарктиса области имеют различную степень изоляции, в полном соответствии с историей формирования флор. Важную роль в ней сыграли альпийский орогенез, платформенные и горные оледенения различного масштаба, термический максимум голоцена, формирование зонально-поясных систем, континентализация климата в плиоцен-плейстоцене, океанические трансгрессии и регрессии.

В формировании флор Голарктиса немалую роль сыграли флористические центры — островные флоры Дальнего Востока, Атлантики, Средиземного моря. Важной была также «сортировка» флор по ряду режимов увлажнения — бореальному, средиземноморскому, центральноазиатскому, муссонному. Роль местных изолятов во флорогенезе также велика.

В Голарктисе нет эндемичных семейств, но много эндемичных родов (шиверекия из крестоцветных, торелла и симфиолома из зонтичных, дюпонция из злаковых и др.) в основном в горах. Зато для царства характерны типичные семейства, не эндемичные, но создающие «лицо флоры»: ивовые, березовые, ореховые, гречишные, лютиковые, маревые, буковые, лавровые, магнолиевые, аралиевые, сосновые, кипарисовые и др. Ведущее семейство — сложноцветные.

A. Бореальное подцарство. 1. Циркумбореальная область, занимающая территорию зоны умеренных лесов и тундр Голарктиса (см. рис. 18), отличается флорой, сформированной под влиянием оледенений, аридизации климата, его континентализации на фоне альпийского орогенеза. Здесь не менее 45 эндемичных родов и очень много видовых эндемиков. Зонально-поясная и региональная структура природы привела к флористической пестроте.

Арктическая флора (около 1500 видов) с единственным эндемичным родом дюпонция (2 вида), несмотря на бедность, отличается сложным набором географических элементов: эндемичный (арктофила, многие маки, осоки и др.), циркумбореальный, аркто-монтанный (камнеломки, лисохвосты, ожика, ллойдия и др.), бореальный (черника, брусника) и др. Генезис арктической флоры обсуждается. Считается, что в ее формировании сыграла роль высокогорная флора, более древняя.

Евросибирская лесная флора, в окружении которой мы живем в Беларуси, насчитывает 19 эндемичных родов (преимущественно в горах). Здесь представлены бореальный (сосны, ели, лиственницы, пихты и др.), неморальный (дубы, бук, граб, каштан и др.), маньчжурский (береза каменная, чозения, ель аянская и др.) элементы флоры.

Кавказская и Эвксинская флоры (от Закавказья до Южной Болгарии) отличаются высоким эндемизмом: 5 эндемичных родов и не менее 20% эндемичных видов: рододендрон кавказский, дафна понтийская, сосна эльдарская и др. Обильны географические связи с флорами Передней Азии и бореальной.

Канадская флора отличается эндемичными видами, роды же преимущественно те же, что и в Евросибирской провинции. Для Канады эндемичны сосны Веймутова и Банкаса, ели ситхинская и белая, пихта бальзамическая, туга канадская, туя и др.

Восточноазиатская (или Японо-Китайская) область отличается своеобразной флорой: 14 эндемичных семейств, более 300 эндемичных родов. Всего здесь обитает не менее 20 тыс. видов растений. Это важный флористический центр. В пределах области различают маньчжурскую (кедр корейский, дуб монгольский, аралия, бархатное дерево и многие другие), китайскую (гледичия, орех маньчжурский, магнолии, бамбуки, камфарное дерево, гинкго, ликвидамбры и др.) и японскую флоры. Последняя, как островная, отличается богатым эндемизмом и обилием красивоцветущих растений (хризантемы, вишни, сливы, анемоны, глицинии и др.). Для японской флоры типичны криптомерии, магнолии, всеерные пальмы и другие древесные.

Атлантическо-Североамериканская область, включающая и прерии, имеет флору, сформированную на фоне оледенений плейстоцена и инвазий со стороны неотропиков. Обилие местных изолятов привело к высокому эндемизму: 1 семейство, 100 родов имасса видовых эндемиков, преимущественно реликтовых. Для области типичен богатейший набор древесных пород: тюльпанное дерево, магнолии, болотный кипарис, древовидная брусника, белая акация, черный грецкий орех, сахарный клен, местные виды дубов и др. В прериях обычны голубой бородач, ковыли, трава Грейама, флоксы, астры, подсолнечники, агавы, опунции. В схеме Л. Дильса (Т. Н. Гордеева, О. С. Стрелкова, 1968) прерии рассматриваются самостоятельно.

Область Скалистых гор богата горными изолятами. Здесь отмечено 1 эндемичное семейство и несколько десятков эндемичных родов: псевдотсуга, гигантская пихта, красная ольха и др.

Б. Древнесредиземноморское подцарство. 5. Макаронезийская область — островная. Соответственно богат эндемизм: 40 родов и 51% видов. Для этой флоры характерны драцена (драконово дерево), канарская сосна,

древовидный вереск и другие экзотические растения. Богата и культурная флора: бананы, кофе, ананасы, чай, табак, сахарный тростник. Макаронезийская флора отличается обширными и не всегда объяснимыми наукой географическими связями.

6. Средиземноморская область. Флора ее формировалась под влиянием летней засухи и теплой влажной зимы. Здесь множество видов ксерофитов. Обилие островов, полуостровов и горных изолятов определило богатейший эндемизм: до 150 родов и 50% видов. Широки географические связи с флорами — бореальной, переднеазиатской и африканской пустынной. Численность видов очень велика: на Балканах — более 6500, в Италии — 6000, в Крыму — 2400 видов.

Эндемичный элемент флоры — это лавр, платан, маслины, сосны черная и алеппская, инжир, самшит, падубы, ладанник и др. Много типичных средиземноморцев: фисташки, барбарисы, держидерево, фикусы, олеандры, карликовая пальма, грецкий орех, солянки, хвойники, лаванда, тимьяны, кедр ливанский и др. По периферии флора области разбавлена представителями смежных флор. Средиземноморье сыграло важную роль в формировании флоры Голарктика.

Сахаро-Аравийская область — промежуточная между Голарктиком и Палеотропиком. Флора пустынная, бедная, не более 1500 видов, из которых 20% эндемичны. В Сахаре на 1 км<sup>2</sup> приходится всего 3 — 10 видов, ближе к горам Атласа — до 20. Много видов, относящихся к средиземноморскому элементу. Из местных стоит отметить дум-пальму и пальму-феникс, акацию арабскую, тополь евфратский, древовидные молочаи, сикоморы и др. Интересны лишайник леканора, названный «манной небесной», и род ксеротия (из маревых).

Ирано-Туранская область охватывает Переднюю, Среднюю и Центральную Азию до Монголии и Тибета включительно. Необходимо пояснить, почему столь далекие от Средиземноморья территории отнесены к подцарству, названному Древнесредиземноморским. Это название дал еще М. Г. Попов (1927), отметивший единство флорогенеза во всей этой области под влиянием деградации океана Тетис и последующей аридизации и континентализации климата на фоне альпийского орогенеза. Эта область — центр именно пустынного, аридного и горного флорогенеза. Она экологически изолирована и от Палеотрописа, и от Бореального подцарства.

При обилии местных изолятов (горы) здесь отмечен богатый эндемизм флоры. В одних только республиках Средней Азии отмечено 62 эндемичных для территории бывшего СССР семейства, несколько сотен эндемичных родов. Видовой эндемизм области оценивается в 25—30%. Из эндемиков следует отметить железное дерево парротию, акантолимоны, эремурусы, унгернию, бонгардию и др. Типичны для этой области гранат, ферула, саксаул, многие полыни, кузиния (см. рис. 10), миндали (рис. 20), прангос, перовския и др. Отмечается и известная дефектность флоры: на большей части области нет дубов, ольхи, сосен и других широко распространенных родов. Причина усматривается в резкой аридизации территории в конце плейстоцена.

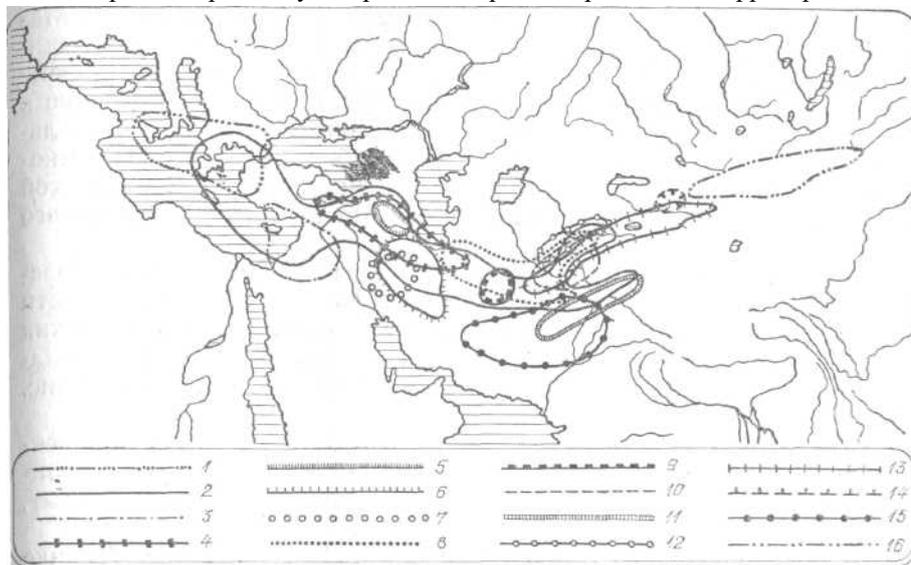


Рис. 20. Ареалы викарирующих видов миндаля (м.) — *Amygdalus* L. (по О. Е. Агаханяну):

1 — м. Уэбба; 2 — м. обыкновенный; 3 — м. Коржинского; 4 — м. Фенция; 5 — м. наприйский; 6 — м. Ханскнехта; 7 — м. волчий; 8 — м. колочейший; 9 — м. персидский; 10 — м. бухарский; 11 — м. Бровича; 12 — м. Петунникова; 13 — м. ильмолистный; 14 — м. Ледсбура; 15 — м. желтовато-белый; 16 — м. цветоносный

В. Мадреанское подцарство. 9. Мадреанская (или Сонорская) область (от названия гор Сьерра-Мадре) занимает юго-запад США и часть Мексиканского нагорья (см. рис. 18). Типичный горный изолят. Соответственно во флоре 4 эндемичных семейства, 10% эндемичных родов и 48% эндемичных видов. Именно для этой области характерен реликтовый гигантизм многих деревьев. Достаточно сказать, что мамонтово дерево (секвойядендрон), доледниковый реликт, еще в прошлом веке достигало 140 м высоты. Сейчас сохранился экземпляр высотой 83 м, с

расчетной массой 6100 т и диаметром ствола до 9 м. Кроме секвойи, огромных размеров достигают пихта Дугласа, гигантская туя, кипарисы. Имеются эндемики и нормальных размеров: желтая сосна, местные виды крушины и др. В области обитает множество кактусов, опунций и других суккулентов.

П. Палеотропическое царство. Это тропики Старого Света, за исключением Австралии. Здесь флора в каждой области формировалась относительно автономно, поскольку степень изолированности территорий различная. Так, пантропический элемент флоры (460 родов) свидетельствует о былых связях между тропиками Африки и Южной Америки; 30 млн лет назад сохранялась сухопутная связь между Африкой и Индостаном; 15 млн лет назад Мадагаскар еще был частью Африки, а Малайзия—частью Азии; 50 млн лет назад Цейлон отделился от Индостана и т.д. На фоне этих тектонических событий на флорогенез повлияло оледенение в Северном полушарии. Оно вызвало массовые миграции бореальных и средиземноморских видов на юг, гибель в связи с этим многих палеотропических растений, обеднение флоры тропической Африки (до 13—15 тыс. видов) и обогащение флоры Капского царства.

Важную роль сыграли сдвиги зональных границ во время оледенений и дегляциаций плейстоцена и голоцена, аридизация части Африки, альпийский орогенез. Поэтому состав географических элементов флоры Палеотрописа очень пестрый. Эта пестрота сказалась и на внутреннем районировании царства (см. табл. 8; рис. 18): 12 подобластей, 48 провинций.

Для Палеотрописа эндемичны диптерокарпики — мощные вечнозеленые деревья Азии (около 20 родов) и Африки (2 рода), пан-дановые (винтовая пальма), непентесовые (травы-мухоловы), раффлезиевые, банановые, многие пальмы.

А. Африканское подцарство. В тропической Африке отмечено по крайней мере 13 тыс. видов высших растений. Предполагается, что до плейстоцена их было в 2—3 раза больше (судя по сравнению с численностью флоры Неотропиков). В плейстоцене же массовые северо-южные трансэкваториальные миграции (из-за похолоданий) привели к обеднению флоры. Среди типичных для Африканских тропиков растений отметим пальмы рафию, кокосовую, сейшельскую, а также ливийский кофе, бананы, баобаб, папирус, лотос, вельвичию, алоэ, тритонию, намибийский молочай, древовидный вереск, анчар и многие другие. Из пантропических растений отметим дантонию, вечнозеленые акации, мимозы, парнолистники, из палеотропических—герберу, пальму-феникс, маслины.

На островах Святой Елены и Вознесения отмечены 4 эндемичных семейства, а видовой эндемизм — один из самых значительных в мире (97%). Из эндемичных родов можно назвать незитоту (из крушиновых), мелиссию (из пасленовых) и тримерис (из колокольчиковых). Несмотря на оригинальность, флора очень бедна: на о. Св. Елены всего 39 видов цветковых. Всего в Африканском полцарстве выделены 4 области (см. рис. 18; табл. 8).

Б. Мадагаскарское подцарство. В его пределах одна область — Мадагаскарская. Флора очень богата (около 7 тыс. видов, из них 89% эндемичны). Здесь необходимо отметить орхидею-ангрекум (цветок до 30 см), многие саговники, дерево путешественников, панданусы, сейшельскую пальму, латанию. Любопытно, что на плато встречаются некоторые голарктические растения — лютики, ситник и другие (следствие трансэкваториальных миграций в плейстоцене).

В. Индо-Малезийское подцарство. Представлено четырьмя областями, достаточно изолированными друг от друга. В тропиках Индии и Индокитая отмечено 36% ксерофитов африканского происхождения (вспомним смещение зональных границ). Всего там обитает не менее 25 тыс. видов цветковых растений. Среди них деревья — перечное, тиковое, коралловое, резиновое, сандаловое, бугенвиллея (лиана), куннингамия, пальмы — таллипоювая, финиковая, феникс, делеб и др.

В Малезии флора особенно богата — до 40 тыс. видов. К тому же это островная флора, на которую в разное время влияли соседние флоры. Эндемичны и характерны для Малезии деревья — расамалы, смоковница (инжир), каучуконосы (из фикусовых), не менее 300 видов пальм (кокосовые, саговые, кариоты, арека-бетель и др.), мускатный орех, гвоздичное дерево, коричное дерево, раффлезия (бесстебельный паразит с гигантским цветком — до 1,5 м) и др. Богат и набор культурных растений: рис, бананы, сахарный тростник, хлебное дерево, чайный куст, хлопчатник, индиго и др.

В Фиджийской области (а это несколько десятков островов) флора достаточно своеобразна: 1 эндемичное семейство и 15 эндемичных родов (дегенерия, пимия, гиллеспея и др.).

Г. Полинезийское подцарство. Представлено двумя областями — Полинезийской и Гавайской.

Полинезия охватывает тысячи островов Тихого океана. Флора их бедна (многие острова просто невелики по размерам), но оригинальна: несколько эндемичных семейств, множество эндемичных родов, а видовой эндемизм достигает 93%. Это таития, древовидные колокольчиковые и многие древовидные папоротники. Из культурных растений отметим тунговое дерево. Полностью отсутствуют голосеменные.

Тропики Гавайских островов отличаются особо оригинальной флорой: много эндемичных родов (диэллия, изодендрион, лабор-дия, цианея и многие другие) и до 97% эндемичных видов (около 2700). В то же время отсутствуют или бедно представлены многие распространенные тропические растения (хвойные, магнолиевые, лавровые).

Д. Новокаледонское подцарство. В его пределах лишь одна Новокаледонская область. Во флоре 6 эндемичных семейств и более 130 эндемичных родов. Среди них стоматоцерис, амбэрелла, тризема, оксера и др.

Характерны древние бессосудистые растения. Богаче всего представлены семейства орхидных, миртовых, молочайных, рутовых, аралиевых. Видовой эндемизм составляет более 90%.

III. Неотропическое царство. Территория царства включает тропическую часть Южной и всю Центральную Америку. Некоторая усложненность границ на континентах (см. рис. 18) связана с особенностями флоры на контакте с соседними царствами. В связи с изоляцией этой территории становится ясной роль Панамского перешейка и Кордильерско-Андийской горной системы в миграционной составляющей механизма флорогенеза.

Для оценки истории становления флоры важно помнить, что разрыв Неотрописа с Африкой произошел 135—140 млн лет тому назад, т.е. в юрско-меловое время, но сохранение «мостовых» связей через острова сохранялось еще в палеогене (50 млн лет т. н.). В итоге — 460 общих с Палеотрописом родов. Разрыв с Антарктидой произошел еще раньше — в триасе—юре (195—150 млн лет т. н.), но до миоцена сохранялись связи через острова. Оформление высокогорного миграционного пути по Кордильерам и Андам датируется примерно ранним плиоценом (12 млн лет т. н.). Примерно в это же время оформилось Мексиканское нагорье, ставшее важным вторичным флористическим центром Неотрописа. Немалую флорогенетическую роль сыграли также изоляты Антильских и Багамских островов.

Несмотря на многообразие географических элементов, свидетельствующих о связях флоры Неотрописа с соседними флорами, эндемизм достаточно высок: не менее 25 эндемичных семейств (маркгравиевые, кокаиновые, брунеллиевые и др.) и огромное число эндемичных родов и видов. Отличительными (эндемичными и характерными) представителями неотропической флоры признаются ананасовые (бромелиевые), канновые (крупные цветки опыляются птицами колибри), кактусы (огромное количество форм), пальмы — маврикиева, фителерас, коперникова, 36 видов кокосовых. Почти все пальмы утилизируются. Из них добывают саго, воск, сок для вина, делают канаты, гамаки и т.п.

Эндемичны 25 видов декоративной этталии. Естественные каучуконосы — гевея и кастиллоа — были когда-то стратегическим сырьем, и за них шла борьба, вплоть до военных конфликтов. Надо отметить также мальпигиевые лианы, орхидеи, из которых добывают ванилин, бразильский «виноград» марциарию, ароидные травы (филодендрон, антуриум — до 500 видов), стрихнинное дерево, парагвайский чай «мате» (в действительности это не чай, а падуб, содержащий танины), плавающую викторию королевскую, кустарник церрадос и многие другие. Довольно мало голосеменных (араукария, саговники, хвойниковые и др.). Но в пределах царства много пантропических растений: миртовые, молочайные, пальма-рафия, бамбуковые.

Перечисленный состав отличительных групп растений свойствен области Гвианского нагорья, Амазонской и Бразильской областям.

Карибская флора объединяет Центральную Америку и острова Карибского моря. Этой территории свойственны многие экзотичные растения: равенала (дерево путешественников), красное дерево, каучуковые деревья, крапивные, мимозовые, миртовые, лавровые, железное дерево («хукеро»), кипарисы и др. Из культурной флоры отметим сахарный тростник, ананасы, какао, земляной орех, дынное дерево, табак.

На Мексиканском нагорье растут эндемичные юкки, агавы, авокадо, цилиндрические кактусы — цереусы (некоторые высотой до 22 м), яйцевидные мамиллярии, шаровидные эхинокактусы. Много также опунций и других суккулентов.

Андийская флора оригинальна. В горных изолятах растут хинное дерево, эспелечи, бальза (очень легкая древесина), кока, азолярии. В этой же области (о. Чилоэ) — родина картофеля.

Чтобы закончить с тропическими флорами, приведем флористические различия между Палеотрописом и Неотрописом.

#### Основные эндемичные и характерные семейства и группы растений

Палеотропики	Неотропики
Вельвичиевые	Бромелиевые (ананасы)
Раффлезиевые	Кактусы
Непентесовые мухоловы	Ароидные травы
Папирус	Канновые
Древесные молочаи	Маркгравиевые эпифиты
Баобабы	Кокаиновые
Имбирные	Хинное дерево
Панданусовые	Какао
Банановые	Агавы
Анчар	Бальза

IV. Капское царство. Это самое маленькое по площади флористическое царство, поэтому оно не делится на области и провинции. Располагается на самом юге Африки (см. рис. 18). Это изолят: с трех сторон — океан, на севере — пустыни, отделяющие Капское царство от флоры Палеотрописа. На небольшой территории

царства обитает 7000 видов (вместе с пустынями 12 000), относящихся более чем к 700 родам.

В этом узком изоляте сформировалась настолько самобытная флора, что его стали рассматривать в ранге царства. Длительная изоляция была нарушена лишь в плейстоцене, когда оледенения в Северном полушарии вызвали северо-южные трансэкваториальные миграции, обогатившие капскую флору тропическими и голарктическими видами.

Капское царство — выдающийся флористический центр: 7 эндемичных семейств, 210 эндемичных родов (плюс 280 родов имеют своим центром это царство), колоссальный видовой эндемизм. Эндемичны серебряное, носороговое, железное, желтое деревья, капский остролист, дерево «слоновая нога», дикие арбузы, рестионовые травы, многие древовидные папоротники, дикая смоковница. Кроме того, Капское царство — это мировой центр декоративных растений. Отсюда родом пеларгониевые, клиффортии (розоцветные), амариллисы, 161 вид ирисов, орхидеи, аспарагусы и др.

V. Австралийское царство. Рассматривается в границах Австралийского континента и о. Тасмания. От Антарктиды Австралия предположительно отделилась в палеогене (45 млн лет т. к.), от Азии отделение шло постепенно в течение всего кайнозоя по мере становления или пульсирующего разрушения островов Малайзии. Давность изоляции обеспечила самобытность флоры Австралийского царства. Флорогенез протекал на фоне постепенного смещения Австралии к северу, в тропики. На этом пути преобразовалось древнее ядро голантарктической (ныне почти вымершей) флоры, происходила аридизация центра и юга континента. Соответственно в течение кайнозоя шла ксерофилизация растительного покрова в условиях изоляции, и с эоцена (40 млн лет т. н.) там существуют пустыни, а с миоцена (15 млн лет т. н.) Австралия попадает под влияние мигрантов из Азии.

Обмен флорами и фаунами между Австралией и тропической Азией был очень сложным из-за географической пестроты Малайского архипелага и исторической неустойчивости этого островного моста. В данном процессе играли роль и дрейф Индостана к северу вплоть до столкновения его с Лавразией 55 млн лет тому назад, и пульсирующий режим появляющихся и исчезающих островов самого архипелага, и указанный выше дрейф Австралии и Новой Гвинеи. Начиная с миоцена все это вызывало сложный режим миграций и пеструю картину расселения организмов. В прошлом веке А. Уоллес провел границу, разделяющую территории с преимущественным господством либо палеотропической, либо австралийской фауны. Эту границу назвали линией Уоллеса. Оказалось, что линия Уоллеса разделяет и флоры. Это доказывают целые группы малезийских растений (из магнолиевых, филлокладусов, протейных, бамбуковых, из корифоидных пальм и др.), викарирующих с видами из Индокитая, Индостана или Австралии и Новой Гвинеи.

В пределах царства отмечен ряд эндемичных семейств (давидсониевые, брунониевые и др.), 570 эндемичных родов (эремофилла, каллитрикс, дарвиния и др.). Многие роды политипны, т.е. представлены большим числом видов, например акаций 837 видов, эвкалиптов 342, банксий (протейные) 50, казуаринов до 40 видов и т.п. Соответственно акации, эвкалипты, банксии, грэвиллеи — ведущие роды во флоре. Многие из них полностью представлены эндемичными видами, другие — эндемичны в большинстве видов. Эвкалипты представлены как деревьями (встречались экземпляры до 100 м высоты и 10 м в диаметре), так и кустарниками. Они отличаются быстрым ростом, дают ценные смолы, камедь. Казуарины — это безлистные деревья из наиболее примитивных цветковых. Характерны также ксанторрея (лилейные) — травяное дерево, шерстяное дерево с веретенообразным стволом и др. Эндемичны трава кенгуру (высотой до 6 м), злак спинифекс, бархатный цветок, рестионовые травы, напоминающие наши осоки, и др.

Эндемизм Австралийской флоры неравномерен. Если общий видовой эндемизм составляет 75%, то в юго-западной субтропической Австралии, изолированной пустынями, 82% видовых эндемиков (максимальное в мире количество на единицу площади), в центре, в пустынях, до 90% видов эндемичны, а на юго-востоке континента, связанного Австралийскими Кордильерами с Палеотрописом, всего 7%. Соответственно выделяются три области: Северо-Восточная, Юго-Западная и Центральновостралийская (пустынная), которую иногда называют Эремея.

VI. Голантарктическое царство. Его граница весьма прихотливо отделяет на юге земного шара Антарктиду, внутротропическую часть Южной Америки (Огненная Земля, Патагония), холодные острова к северу от Антарктиды и Новую Зеландию от лежащих к северу царств (см. рис. 18). Следовательно, территория царства разрознена, отдельные участки ее разделены океаническими пространствами, а зональное положение царства — от южных полярных широт до субтропиков. В схеме Л. Дильса Новая Зеландия отнесена к Палеотропису.

Островная и экологическая изоляция привела к достаточно высокому эндемизму флоры. Здесь фиксируется 10 эндемичных семейств (часто монотипных) и множество эндемичных родов. Разъединенность территории царства привела к местному эндемизму, что и послужило основой для выделения четырех областей.

На островах Хуан-Фернандес (к западу от внутротропической Южной Америки) отмечено одно вымирающее эндемичное семейство (лакторидиевые) и более 20 эндемичных родов: лакторис, куминия, робинзония и др. Эндемичны и 70% видов (их всего около 200).

Чилийско-Патагонская флора (куда включается и флора Земли Грейама в Антарктиде, Огненной Земли, Фолклендских, Оркнейских, Южно-Сандвичевых островов и островов Южная Георгия; см. рис. 18) имеет 7 эндемичных семейств и много родовых эндемиков. Среди них антарктический бук, кристария (мальвовые), фиуройя (хвойные), чилийская трава («гупера»), эскалонии, лобелии, азореллы и др. Много эндемичных мхов.

Флора субантарктических островов (Кергелен, Тристан-да-Кунья и др.; см. рис. 18) очень бедна (всего до 25 видов на группу островов), но оригинальна: отмечены два эндемичных монотипных рода (принглея и лиаллия) и множество видовых эндемиков (дикая капуста, некоторые лютики, мятлики, унциния и др.).

Новая Зеландия как флористическая область довольно сложна. В ее пределах выделено 8 провинций. Всего же на островах обитает 1900 видов цветковых. Давняя изоляция привела к формированию самобытной флоры: 45 эндемичных родов (папоротник диксония, лилейное дерево кордалина, фуксии, филлокладусы с плоскими ветвями, древовидные вероники, древовидные сложноцветные, много эндемичных зонтичных). До 40% папоротников и 100% хвойных тоже эндемичны. Общий видовой эндемизм — 78%.

Завершая раздел о флористическом районировании Земли, отметим дробление царств с севера на юг: одно Голантарктическое, два тропических и три царства в Южном полушарии (Австралийское, Капское, Голантарктическое). Это связано с очертаниями суши Земли и с ростом физических изолятов к югу. Необходимо также подчеркнуть, что современная флора Земли сформировалась в кайнозое. Отмечается и направленность флорогенеза: от примитивных к эволюционно более продвинутым и совершенным, от однообразных флор к разнообразным. Это функция дифференциации среды на планете. Источниками хронологической пестроты флор Земли признаются изменения среды, сохранение древних форм (реликтовость) и видообразование (молодой эндемизм) в изолятах, миграции.

## ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

I. Арктогея. Это царство представлено единственной фаунистической областью — Голарктической. В некоторых схемах она делится на Палеарктическую и Неарктическую. В фаунистической схеме Голарктика рассматривается тоже как внетропическая часть Северного полушария (см. рис. 19, А). На этой огромной территории при разнообразии зональных и региональных условий, при разных исторических судьбах участков суши наблюдается зоогеографическая пестрота. В схеме она отражена значительным, количеством подобластей, в которых фауны различны не только по составу, но и по генетическому возрасту. Для Голарктики в целом из млекопитающих характерны бобры, кроты, тушканчики и др., из птиц — эндемичные для области тетеревиные, гагары, чистиковые и др., из рыб — осетровые, щуковые, лососевые, колюшковые и многие другие. Полностью или частично отсутствуют обезьяны и попугаи. На границах между областями существует достаточно разбавленный состав фаун.

Рассмотрим подобласти Голантарктической области Арктогеи.

Арктическая подобласть расположена в полярных и приполярных широтах (см. рис. 19, 1а). Ей свойственны холодостойкие животные с циркумполярными ареалами, часто образующие викарные пары и ряды между Евразией и Северной Америкой. Довольно мало в подобласти оседлых видов. Из млекопитающих характерны лемминги, песцы, мускусный овцебык (Канадская Арктика, но интродуцирован и на Таймыре), северный олень, белый медведь, ластоногие (моржи, тюлени, лахтаки и др.), из птиц — преимущественно водоплавающие чайки, утки, гуси, топорики, тупики и многие другие, на суше — тундровые куропатки, полярные совы, пуночки (арктические воробьи), ястребы и др.

Многообразен мир арктических насекомых, но особую группу составляют насекомые-кровососы, известные под собирательным термином гнус: комары, слепни, мокрецы и др. Иногда под влиянием гнуса животные совершают летом дальние миграции на север или в горы (например, северный олень). (Рыбы этой подобласти будут рассмотрены при обзоре районирования океанов.)

Для Евросибирской подобласти (см. рис. 19, 1в) характерен викаризм между видами равнин и гор или между разными частями континента. Для подобласти типичны из млекопитающих — бобр, бурундук, лесной лемминг, лось, белка-летяга, зубр, бурый медведь, россомаха, горностай, ласка, из птиц — тетерева, глухари, совы, рябчики, многие водоплавающие.

В формировании фауны Канадской подобласти (см. рис. 19, 1б) существенную роль сыграло Берингийское соединение с его пульсирующим режимом. Благодаря ему многочисленны примеры видового викаризма с Евразией. Для подобласти эндемичны и типичны американский благородный олень вапити, серый и бурый (гризли) медведи, пума, мускусная крыса, ондатра (у нас она — лишь интродуцент), древесный дикобраз, енот, барсук, скунс-вонючка и многие виды, общие с видами Евросибирской подобласти, — лось, рысь, россомаха и др. Из птиц интересны эндемичные клесты, трехпалый дятел, голубая сойка и многие другие.

Сонорская подобласть (рис. 19, 1г) отличается необычным разнообразием животного населения. Отметим лишь эндемичных: виргинский олень, вилорогая антилопа, сумчатая крыса (опоссум), много кротов. Из рептилий эндемичны игуаны, ядозуб, гремучие змеи. В качестве иммигранта из Неотропиков хорошо вспомнить броненосца.

Средиземноморская подобласть (рис. 19, 1д) включает не только Средиземноморье, но и часть Сахары, положение которой в схемах, районирования всегда было промежуточным. Запомним, что ранг Средиземноморья в фаунистическом районировании (подобласть) и флористическом (вплоть до царства) весьма различается. В четвертичное время многие ареалы животных Средиземноморья испытали дизъюнкции, сложными были процессы миграции, острова и горы способствовали формированию изолятов.

Средиземноморье отличается бедностью млекопитающих. Их всего 30 видов (вспомним, что это

территория древнейшей цивилизации с огромным и давним антропогенным прессом на среду). Для подобласти типичны гиены, шакалы, верблюды, антилопы, мангусты, баран-муфлон, реликтовые макаки. Отсутствие бурого медведя может служить индикатором северных границ подобласти. Из рептилий характерны гадюки, ящерицы-агамы. Обитают в Средиземноморье и протей.

Центральноазиатская подобласть (рис. 19, 1е) в некоторых региональных схемах называется Азиатской пустынной. Фауна сформировалась путем адаптации либо к равнинным условиям, и тогда мы встречаем поразительные примеры засухоустойчивости и жаростойкости видов, либо к горным. В последнем случае ареалы резко сужаются. Из млекопитающих типичны яки, джейран, дикобразы, сурки, тушканчики и другие грызуны, шакалы, снежный барс (ирбис), горный баран (архар), горные козлы, лошадь Пржевальского, дикие ослы (куланы), верблюды, местные виды медведя. Из птиц характерны горная индейка (улар), индийский гусь, каменная куропатка (кеклик), индийский скворец майна, грифы. Довольно много рептилий: змеи (кобра, гюрза, щитомордник, эфа, степные удавы), ящерицы (варан, агамы и др.). Из членистоногих следует отметить пауков (фаланги, каракурт и др.), скорпионов и многочисленных насекомых (бабочки, жуки, муравьи, москиты и др.).

Маньчжуро-Корейская подобласть (рис. 19, /ж) имеет фауну, отличающуюся широкими географическими связями с тропиками, Евросибирской подобластью и Центральной Азией. При экологической обособленности здесь довольно много эндемиков: уссурийский тигр, красный волк, безыглый еж, енотовидная собака, гималайский медведь, панда и др.

Из птиц типичны фазаны, мандаринки (утки), попугаи, из рептилий — мягкотелая черепаха трионикс, многочисленные виды змей и ящериц.

II. Палеогей. Это царство ограничено тропиками Старого Света (см. рис. 19, Б). Для него типичны человекообразные обезьяны, слоны, жирафы, носороги, гиппопотамы, попугаи, кукушки, крокодилы и др. Положение царства на разных материках при обилии архипелагов и отдельных островов обеспечивает различную степень изоляции, а следовательно, и эндемизма. Это и послужило основой для обособления областей и подобластей. Областей две — Эфиопская и Индо-Малайская (которую в ряде схем именуют Восточной или Ориентальной).

1. Эфиопская область. Расположена в Африке к югу от Сахары (см. рис. 19, 2). Отметим изолирующую роль пустынь Африки, препятствующих прямому контакту между фаунами тропиков и Голарктика. Однако такой обмен имел место раньше, при миграции зональных границ. Для области эндемичны настоящие лемуры, гиены, трубкозубы, жирафы, гиппопотамы, некоторые антилопы, африканский слон, из обезьян — шимпанзе и горилла. Из рептилий типичны вараны, агамы, тупорылый крокодил, питон, гадюки, из птиц — дрофы, грифы, птица-секретарь и др. Рассмотрим подобласти Эфиопской области.

Восточноафриканская подобласть (рис. 19,2а) совпадает с ареалом саванн. Для нее характерен горный эндемизм амфибий и насекомых. Наблюдается викаризм между видами гилей и саванн. Фауна генетически лесная, но современные адаптации типично саванновые: при сезонном дефиците воды животные либо держатся возле водоемов, либо быстроноги. Эндемичны для подобласти павиан, три рода антилоп, львы, пятнистые гиены, кафрский буйвол, страусы, голуби, цесарки, африканский слон, жираф, носорог, зебры.

Западноафриканская подобласть (рис. 19,2б) совпадает в целом с ареалом влажных тропических лесов. Для подобласти характерны карликовый бегемот, лесной жираф (окапи), шимпанзе, горилла, кистеухая свинья. Из птиц отметим серого попугая, многочисленные виды голубей, из рептилий — тупорылого крокодила.

Южноафриканскую подобласть (рис. 19, 2в) не следует путать с Капским царством в схеме флористического районирования. Она значительно шире и включает все пустынно-злаковниковые и кустарниковые пространства юга Африки. Для подобласти эндемичны золотой крот, квагги, некоторые виды дроф, в прибрежных водах — кистеперая рыба латимерия. Типичны свойственные соседней подобласти львы и носороги, а на севере — слоны.

Мадагаскарская подобласть (рис. 19, 2г) благодаря островному положению и давней изоляции отличается богатым эндемизмом. Прежде всего это царство лемурув, их здесь 36 видов. Кроме них, эндемичны и типичны щетинистые ежи, водяная свинья, воробьи-ванги, местные виды попугаев и куропаток, хамелеоны, гекконы, черепахи. На Мадагаскаре нет ядовитых змей, крыс, жаб и лягушек и очень мало пресноводных рыб.

2. Индо - Малайская, или Восточная, область (рис. 19, 3). Во время климатических флуктуации позднего плиоцена и плейстоцена северная граница саванн Африки сдвигалась на север, что открывало возможности для фаунистического обмена с Индо-Малайской областью. Поэтому в пределах последней так много родовой общности с фауной Эфиопской области: слон (но индийский), человекообразные обезьяны (но орангутаны и гиббоны), удавы, крокодилы и др. Юго-восточную границу области составляет линия Уоллеса между Калимантаном и Сулавеси. Для области характерны три самостоятельных семейства млекопитающих — долгопяты и тупайи (из полуобезьян), шерстокрылы (летающие насекомоядные). Типичны для области олень-замбар, буйволы, белки, обезьяны, вампиры, крокодил-гавиал, древесные стрижи. Континентальная и островная части области формируют две подобласти.

В Индийской подобласти (рис. 19, 3а) эндемичны четырехрогая и винторогая антилопы, змеи-шипохвосты, гавиал, большеголовые черепахи. Обычны слоны, гиббоны, носороги, павлины, тигры, толстый лори, индийский буйвол.

Малайская подобласть (рис. 19, 3б) отличается островной, а следовательно, и более самобытной фауной. В ее составе встречаются эндемичные тропические белки, пальмовые куницы, орангутан, обезьяна-носач, макаки, свиньи (дикие), тапир, бык-бантенг, оленек, райская птица, сорные куры, птица-носорог и др. Иногда значительную часть этой подобласти называют землей Уоллеса, принимая во внимание разбавленность фауны новогвинейскими видами.

В некоторых схемах районирования Восточную область разделяют не на две, а на три подобласти, что следует учитывать, и не смущаться этим вполне допустимым расхождением.

III. Неогейя. Царство Неогейя рассматривается в границах тропиков Нового Света с включением всей Южной и Центральной Америки и Карибских островов. Южная граница отсутствует (см. рис. 19, В). В составе царства выделена единственная фаунистическая область — Неотропическая.

Отметим викаризм некоторых групп животных Южной Америки и Африки. Это свидетельствует о давнем (мезозойском) контакте между континентами. О том же свидетельствует и Бразильско-Мадагаскарская дизъюнкция ареала некоторых черепах. Важную роль в формировании фауны сыграли миграции с севера: из 29 семейств млекопитающих 22 общих с семействами Северной Америки. Максимум связей с севером, по-видимому, пришелся на плио-плейстоцен. В четвертичное время в Неотрописе исчезли копытные.

Царство имеет ряд фаунистических особенностей. Здесь сохранилось множество примитивных млекопитающих, как плацентарных, так и сумчатых. Для области эндемичны и типичны сумчатые крысы (опоссум), муравьеды, броненосцы, ленивцы, цепкохвостые дикобразы, летучие мыши-вампиры и листоносы, морские свинки, нутрии, шиншиллы, золотые зайцы. Сюда же относятся плосконосые обезьяны (капуцины, ревуны), паукообразные обезьяны. Из кошачьих отметим ягуара и американского льва — пуму. Типичны для фауны кустовая собака, гривистый волк, очковый медведь, енот. Из птиц характерны страус-нанду, солнечные цапли, туканы, попугаи, колибри (их до 500 видов), кондор. Много рептилий: удавы, жара-рака, анаконда, игуаны, гремучие змеи, из крокодилов — аллигаторы и эндемичные кайманы. В составе фауны много жаб, но мало лягушек. Из рыб отметим электрического угря и пиранию.

В Неотрописе обособлено четыре подобласти.

Центральноамериканская (рис. 19, 4а) — переходная к Голарктису. В ее пределах обычны тапиры, колибри, саламандры, игуана-василиск, но нет некоторых типичных неотропических представителей фауны — обезьян-игрунгов, солнечных цапель и др.

Антильская подобласть (рис. 19, 4б) отличается бедной островной фауной. Здесь нет копытных, обезьян, сумчатых, хищных. Обычны золотые зайцы, щелезубы, летучие мыши, кукушки, колибри, удавы, жарараки, крокодилы, галапагосские черепахи.

Гвиано-Бразильская (или Бразильская) подобласть (рис. 19, 4в), включающая и Анды, наиболее характерна для области. Здесь обычны водосвинки, сумчатые крысы, тапир, ягуар, муравьед, колибри, туканы, солнечные цапли, броненосцы, удавы, эндемичная анаконда.

Чилийско-Патагонская (или Чилийская) подобласть (рис. 19, 4г) в некоторых схемах районирования рассматривается в границах царства Нотогея. Для данной подобласти типичны ламы, очковый медведь, пума, шиншилла, кондор, бесхвостая амфибия ринодерма и др.

IV. Нотогея. Внутренне очень пестрое, но по особенностям фауны совершенно удивительное царство. Здесь мало плацентарных млекопитающих и много сумчатых, кроме того, обитают примитивные однопроходные (кюачные). Фауна в целом аутохтонна. Северная граница царства проходит по линии Уоллеса, разделяющей Большие Зондские острова по составу фаун на палеотропическую и австралийскую части (см. рис. 19, Г). В царство входят три области — Австралийская, Новозеландская и Полинезийская.

1. Австралийская область. Для нее эндемична группа яйцекладущих млекопитающих — ехидна, проехидна, утконос. Обитают в Австралии также многочисленные сумчатые: кенгуру (много видов), белки, крот, волк, коала, сумчатый дьявол и др. Из плацентарных отметим собаку динго, летучих мышей и просто мышей, из птиц — попугаев, голубей, эму, райских птиц, казуаров, диких кур. Многообразен мир рептилий: молох, заднеог, плащенос, крокодил, питон, ужи. Из амфибий отметим плоскоголовую жабу, из рыб — баррамунду и двоякодышащего рогозуба. В составе области различают две подобласти.

Новоголландская подобласть (рис. 19, 5а) — самая характерная для Нотогеи. Здесь обитают 8 семейств сумчатых, однопроходные, динго, бобровая мышь, коала, тасманийский дьявол, черные лебеди, черный и белый какаду, птица-лира, эму, королевские альбатросы, гекконы, ядовитые змеи и многие другие.

Папуасскую подобласть (рис. 19, 5б) еще называют Новогвинейской, но в некоторых схемах районирования ее не выделяют. Для нее типичны древесные кенгуру, проехидна, сумчатый барсук, казуары, венценосный голубь, гекконы, много видов лягушек.

2. Новозеландская область. Отличается своеобразной островной фауной (рис. 19, 6). Там нет млекопитающих (кроме маорийской крысы и двух видов летучих мышей), поэтому много нелетающих птиц: киви (эта птица помещена даже на гербе Новой Зеландии), совиный попугай, петушок-такахе, моа (встречалась до середины 19 в.), на юге — пингвины. На островах много птиц: синицы, скворцы, мухоловки, кукабарры, бакланы. Совсем нет змей, крокодилов, сухопутных черепах, зато обитают эндемичная гаттерия (из клювоголовых) и хвостатая лягушка.

На подобласти Новая Зеландия не разделяется. Обратим внимание на положение этих островов в схемах районирования: по фауне они относятся к Нотогее, по флоре — или к Палеотропическому (Л. Дильс), или к Голантарктическому (А. Тахтаджян) царству.

3. Полинезийская область. Включает острова Тихого океана (рис. 19, 7) со своеобразной фауной. Это обедненный вариант индомалайской и австралийской фаун, в составе которых много бродячих видов. Для области типичны крысы, мыши, дикие свиньи, летучие мыши, огромное разнообразие птиц (до 100 родов), агамы, игуаны, мелкие удавы. Совсем нет на островах пресноводных рыб.

Выделяются две подобласти: Полинезийская, для которой характерно то, что свойственно всей области, и Гавайская. Последней свойствен ряд неотропических и новогвинейских форм. Типичны гавайская крыса, болотная сова, медососы, 40 видов гавайских птиц-цветочниц и огромное систематическое разнообразие улиток (до 300 видов). В этих подобластях довольно много заносных видов.

### ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ МИРОВОГО ОКЕАНА

Для схемы зоогеографического районирования Мирового океана характерны расплывчатость границ и сложности разделения акваторий. Учитывая такие особенности животного мира океана, как широкое распространение животных вдоль траекторий морских течений, разноглубинность многих систематических групп, в схеме не может быть много областей. Их всего шесть, выделенных по зональному признаку: две области приполярные (арктическая и антарктическая), две бореальные и две тропические (рис. 21; табл. 10).

Для Арктической экваториальной области характерны гренландский кит, тюлени (несколько видов), моржи, лах-таки, белухи, нарвалы. Из рыб типичны муксун, голец, омуль, чир, навага, чавыча и др. Из птиц следует отметить чаек.

Бореоатлантическая экваториальная область характеризуется бедностью млекопитающих (гренландский тюлень), обилием птиц (чайки, кайры, гагарки, топорики) и особенно рыб и других представителей морской фауны (треска, камбала, кефаль, омары, креветки, лангусты).

Табл. 10. Зоогеографическое районирование Мирового океана

Термические пояса	Акваториальные области	
Полярный Умеренный Тропический Полярный	Бореоатлантическая Тропикоатлантическая	Арктическая Бореопацифическая Тропикоиндопацифическая Антарктическая

Бореопацифическая область отличается обилием видов китов (японский, серый, финвал). Отметим морского котика, дельфинов, морскую выдру. Типичны кета, горбуша, лососевые. Когда-то было много сельди и васаи. Типичны крабы.

Тропикоатлантическая и Тропикоиндопацифическая области имеют множество общих представителей фауны. Это кашалоты (зубатые киты), сирены, морские черепахи, меч-рыба, скаты, акулы, планктонные фораминиферы и др. Для Атлантики характерны морские львы, ламантин, гигантские скаты, еж-рыба, песчаные акулы, летучие рыбы. Для Тихого океана типичны галапагосский котик, дюгони, гигантский альбатрос, морские змеи, пальмовый краб, кораллы, коралловые рыбы, двухметровый червь палоло.

Антарктическая экваториальная область достаточно богата. Там обитают южный и карликовый киты, южный котик, местные тюлени (морской слон, морской леопард), пингвины, колючая акула, рыбы — нототения, морской окунь и др.

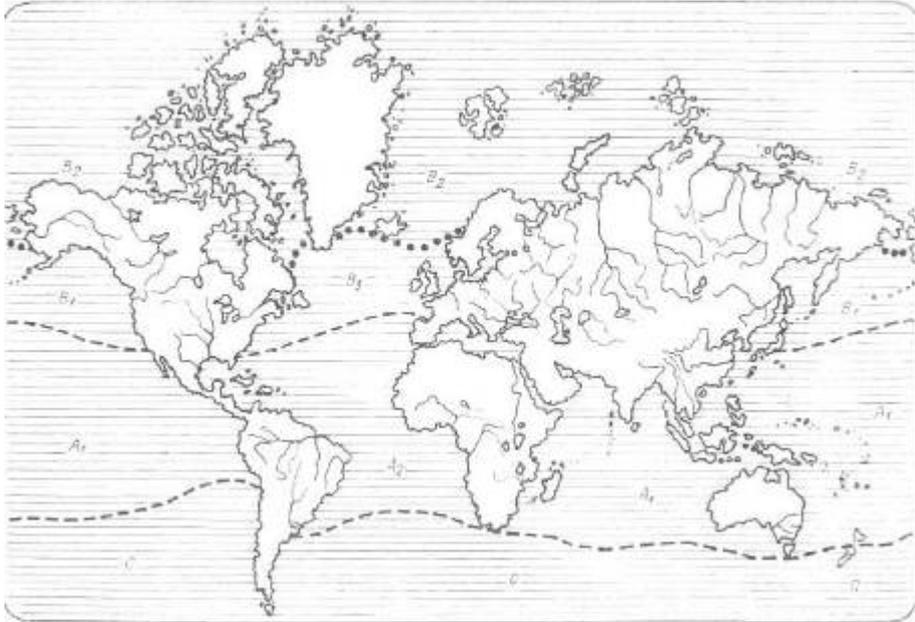


Рис. 21. Фаунистическое расчленение пелагиали Мирового океана (по И. К. Лопатину) :

А — Тропический регион: А1 — Индопацифическая область; А2 — Тропикоатлантическая область. В — Бореальный регион: В1 — Бореопацифическая область; В2 — Арктическая область; В3 — Бореоатлантическая область; С — Антарктическая область

## Глава 5. ОСНОВЫ БИОЦЕНОЛОГИИ

### КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

В начале 20 в. стали различать понятия «флора» и «растительность», а в 1912 г. Г. Ф. Морозов, создав учение о лесе, уже конкретно писал о строении лесного фитоценоза. В 1921 г. И. К. Пачоский издал «Основы фитосоциологии». В этой книге не только раскрывалось понятие о фитоценозе, но и излагалась идея о его формировании — фитоценогенезе. С 1931 г. в отечественной науке принят термин «фитоценоз» как синоним понятия «растительное сообщество».

Дальнейшее развитие науки привело к уточнениям. Фитоценоз стали рассматривать как некое подвижное равновесие между растениями в сообществе и между фитоценозом и средой обитания (труды А. А. Еленкина, А. П. Ильинского, Л. Г. Раменского). Американские ученые установили, что фитоценоз испытывает изменения во времени. Эти изменения назвали сукцессиями. Появилось понятие климакса, или коренного сообщества, означающее относительно стабильное, равновесное с существующей средой состояние растительности.

Фитоценологию — науку о растительном сообществе — часто стали называть также геоботаникой.

Математизация и экологизация фитоценологии, разработка разных методов изучения растительных сообществ привели к обособлению различных геоботанических школ (труды Е. Варминга, Й. Браун-Бланке, Э. Рюбеля, Л. Дильса, В. Б. Сочавы, Г. Вальтера, скандинавских ученых), каждая из них отличалась своим подходом к изучению фитоценозов, набором предпочтительных методов, своими принципами классификации растительности. Развилось и геоботаническое картографирование (труды В. Б. Сочавы, И. Д. Юркевича, В. С. Гельтмана и др.).

Развитие экологического направления в зоогеографии (начиная с трудов А. Н. Северцова в 19 в.) привело к появлению понятия биотоп. Это участок земной поверхности (или акватории) с относительно однородными условиями среды, занимаемый биоценозом. Биоценоз — это биологическое население биотопа, т.е. растительное сообщество + животное сообщество (= зооценоз) + среда (биотоп). Выделить зооценоз из биоценоза можно только для удобства исследования, поскольку зооценоз находится в границах фитоценоза и в теснейшем с ним единстве. Тем не менее существует самостоятельный набор специальных методов изучения зооценоза как части целого. Развитию экологической зоогеографии способствовали труды В. Гессе, В. Г. Гептнера, Н. А. Бобринского, Л. А. Зенкевича, Й. И. Пузанова, А. Г. Воронова, Ф. Дарлингтона, Ю. Одума, Р. Дажо, О. Л. Крыжановского, Л. М. Суцени, Ю. И. Чернова, И. К. Лопатина и многих других. Некоторое развитие получило и зоогеографическое картографирование (труды Н. В. Тупиковой).

Единство биоценоза со средой в границах фитоценоза В. Н. Сукачев в 40-х годах назвал биогеоценозом. В его пределах происходит обмен веществом и энергией между компонентами, и в этом смысле биогеоценоз является уже наземной экосистемой.

## ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О БИОЦЕНОЗЕ

Определения. В биоценозе функционально доминирует фитоценоз, или растительное сообщество. Фитоценоз — это форма совместного обитания растительных организмов, которая занимает определенное пространство и отличается взаимодействием растений друг с другом и окружающей средой (биотопом) в процессе исторического развития территории. В этом определении содержатся все признаки фитоценоза.

Площадь фитоценоза должна быть такой, чтобы сообщество могло воздействовать на микроклимат и создавать свою фитосреду. Такая фитосреда создается растительностью. Поэтому поросль крапивы под забором, например, несмотря на остальные признаки фитоценоза, не имеет достаточной для создания фитосреды площади, и фитоценозом считаться не может, как и три сосны среди безлесного участка. Признано, что размер участка, обеспечивающий создание фитосреды, должен быть не менее 100 м<sup>2</sup> (и сколько угодно больше).

История становления — обязательный признак фитоценоза. Например, достаточно большое поле картофеля, хотя и создает свою фитосреду, и отвечает другим признакам фитоценоза, таковым не считается по той причине, что на будущий год на этом месте может оказаться поле капусты или другой культуры. Отсутствует историческая преемственность. Но фитоценотическими методами такое поле можно изучать. Этим занимается наука агрофитоценология.

Взаимозависимость компонентов, их функциональная связь (см. рис. 1, 22) означают, что фитоценоз должен быть природной системой, и вне такой связи нет и фитоценоза. Далеко друг от друга растущие и никак между собой не связанные растения где-нибудь в полярных пустынях или на подвижной осыпи в горах фитоценоза не составляют. Но и в таких случаях необходима проверка: взаимосвязи могут быть не прямыми и очень сложными, не бросающимися в глаза.

Закономерный набор видов — тоже важный признак фитоценоза: состав входящих в него растений должен быть итогом самопроизвольного заселения, и любой искусственный подсев (или вырубка) лишает указанный набор видов важного признака фитоценоза.

Структура обязательно должна быть присуща фитоценозу. Имеются в виду особенности морфологического строения сообщества (горизонтальное строение, вертикальная неоднородность — ярусность и т.п.). Без сложившейся структуры нет и признаков взаимосвязи компонентов, а следовательно, и самого фитоценоза.

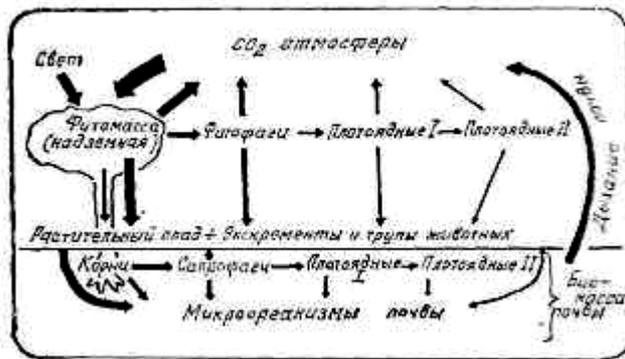


Рис. 22. Схема функциональных связей, пищевых цепей и круговорота углерода, протекающего параллельно с процессом превращения энергии, в лесной экосистеме (по Г. Вальтеру)

Приведенное выше определение фитоценоза может звучать и иначе: не «форма совместного обитания», а участок растительного покрова, организация растений, сообитание растений и т.п. Все это — синонимы фитоценоза. Наука, изучающая растительные сообщества, называется фитоценологией или геоботаникой.

Совокупность фитоценозов какого-либо района называют его растительностью. После этого определения становится ясной разница между понятиями «флора» и «растительность»: флора — это совокупность видов (и других систематических единиц) растений, а растительность — это совокупность фитоценозов, растительных сообществ.

Синморфология. Это строение фитоценозов (приставка «син» означает «вместе»). Этот самостоятельный раздел фитоценологии изучает структуру растительных сообществ и касается прежде всего их границ. Поскольку мы говорили о пространстве, занятом фитоценозом, то по смыслу должны быть и границы этого пространства, иначе невозможно составить карту растительности. Границы редко бывают линейными, резкими, чаще они мозаичные или размытые, поскольку сообщества обычно постепенно переходят одно в другое. Такой постепенный, непрерывный переход одних фитоценозов в другие называют континуумом. Континуум всегда наблюдается при постепенном изменении условий, перепаде их значений по какому-либо ряду (высота над уровнем моря, географическая широта, положение грунтовых вод, их засоленность и т.п.). Такой перепад называют градиентом. Распределение популяций растений по градиенту создает экотоны — переходные зоны между фитоценозами вдоль градиента.

Все это можно изучать не только морфологически, но и математически. Математическое упорядочение континуума называют ординацией. Ясно, что, признав континуум, нельзя признать сами границы фитоценоза. Поэтому любая природная граница должна или обосновываться математически (ординация), или восприниматься морфологически в нужном масштабе. Например, размытая континуальная граница леса воспринимается с самолета как мозаичная или линейная, т.е. она морфологически различима.

Синморфология изучает и горизонтальное сложение фитоценозов. Различают открытые (когда не вся поверхность участка покрыта растительностью) и закрытые (полностью заросшие) фитоценозы. При взгляде на фитоценоз сверху видно, однородно ли он сложен в горизонтальном плане. Неоднородное сложение называют групповым. Групповая структура обычно выражена пятнами, группами или микроценозами и так далее, а однородная может быть диффузной, слитной и т.п.

Причины неоднородного горизонтального сложения фитоценозов самые разные: мозаичность экотопа, конкуренция между видами, возрастные изменения растений, антропогенные вмешательства и т.п.

Пространственно и экологически обособленную часть сообщества называют синузией. Возможны возрастные, пространственные, сезонные синузии (например, синузия эфемеров и др.). Важно помнить, что синузия — это часть фитоценоза, подчиненная целому.

Важным числовым показателем горизонтальной структуры фитоценоза считается проективное покрытие, т.е. полнота покрытия поверхности растительностью (или всей, или ярусом, или отдельным видом). Эта величина в процентах определяется с помощью трансект. Другой показатель — встречаемость видов в сообществе — тоже выражен в процентах от числа исследованных площадок. Виды, встречающиеся не менее чем на 80—90% площадок, называют константными.

Существует и вертикальное сложение фитоценоза. Надземная или подземная часть фитоценоза, сложенная близкими по высоте (глубине корней) растениями, относящимися к одной жизненной форме, называют ярусом. Очевидно, что каждый надземный ярус имеет и подземное продолжение в виде уходящих на разную глубину корней. Совокупность надземного и подземного ярусов называют ступенью. Чаще мы изучаем надземную ярусность. Ярусы принято отсчитывать сверху вниз, т.е. первым ярусом является самый высокий. Ярусность может быть четкой и размытой. При изучении ярусов учитывают их порядковый номер, высоту, полноту (процент покрытия) и состав. Необходимо помнить, что в один ярус входят растения только одной жизненной формы.

Табл. 11. Шкала обилия особей в фитоценозе

Проективное покрытие, %	Шкала		Обозначения
	О. Друде	10- балльная	
-	un		1 Одно растение
0,2	so1		2 Единично
0,8	sp1		3 Очень редко
1,0	sp2		4 Редко
4,0	cop1		5 Часто
20,0	cop2		6 Очень часто
30,0	cop3		7 Обильно
50,0	soc1		8 Дает фон
90,0	soc2		9 То же, остальные в нижнем ярусе
100,0	soc3		10 Чистое сообщество

Обилие особей в фитоценозе определяют различными методами. Лучше всего подсчитать модельные растения на единицу площади. Но это хорошо для деревьев, сложнее для кустарников и практически неприменимо для травяного покрова, учитывая, что число проростков на 1 м<sup>2</sup> может достигать 12 тыс. Поэтому чаще всего обилие особей оценивают баллами. Каждый вид в сообществе имеет свое (видовое) проективное покрытие в процентах. Исходя из этого показателя строится шкала обилия. В отечественной геоботанике чаще всего используют шкалы О. Друде и десятибалльную. Они легко переводятся одна в другую (табл. 11).

Существуют и другие шкалы (5-, 6-, 7-балльные и др.). Цена (математическая выраженность) каждого балла зависит от размеров растения.

Популяции растений, господствующие в сообществе по фитомассе или проективному покрытию, называют доминантами. Если вид доминирует только по обилию, но не по фитомассе, его называют эдификатором (т.е. строитель), так как он контролирует режим отношений в сообществе, но не создает фитосреды. Таким образом, эдификатор — это частный случай доминанта. Например, эфемеры весеннего леса — эдификаторы, но не доминанты, а лесобразующие породы — доминанты. Далек не все растения могут быть эдификаторами. Во флоре территории бывшего СССР примерно 20 тыс. видов, из них, по данным Б. А. Быкова, лишь около 1200 видов-эдификаторов. Если в сообществе доминируют 2—3 вида, их называют кондоминантами. Присутствующие, но не доминирующие в сообществе виды — это ассектаторы (постоянные спутники).

Производительность фитоценозов. В растительном сообществе происходит обмен веществом и энергией в самых разных формах. В результате фотосинтеза и других обменных процессов (см. рис. 1, 22) сообщество накапливает фитомассу. Она может быть живой и мертвой, надземной и подземной, кормовой, хозяйственной, многолетней, однолетней и т.д. Часть фитомассы составляет ее ежегодный прирост. Мертвую часть фитомассы называют опад. Фитомасса — это часть биомассы (фитомасса + зоомасса + опад).

Фитомассу определяют довольно сложными методами: делают укосы на трансектах разной площади во многих повторностях, отмывают корневые системы послойно в монолитах почвы, взвешивают все в сыром, а затем и в воздушно-сухом состоянии, пересчитывают итоги по разным группам травостоя и по фракциям корней в граммах на квадратный метр, килограммах, центнерах или тоннах сухого органического вещества на 1 га. В лесоведении используют и объемные меры (кубический метр), в специальных исследованиях — энергетические (килокалории и др.). Особенно хорошо составлена и унифицирована методика определения фитомассы (и всей биомассы) для Международной биологической программы (МБП). Эта методика обеспечила сравнимость данных, полученных в разных странах.

Фитомасса — показатель интенсивности круговорота веществ в сообществе, потоков в нем энергии. Фитомассу называют первичной продукцией сообщества (экосистемы). Накопление запаса фитомассы зависит от внешних условий, в перечень которых включаются осадки и температуры, обеспечивающие зонально-региональное размещение на карте показателей первичной продукции. От внешних условий зависит и соотношение показателей надземной и подземной фитомассы. Чем труднее условия (чем суше и холоднее), тем большая доля фитомассы уходит под землю. Это наблюдается как на равнинах, так и в горах (рис. 23). Лишь в лесах земного шара надземная фитомасса выше подземной. Прирост фитомассы зависит от возраста многолетников (особенно деревьев) и интенсивности фотосинтеза, дыхания и других биологических функций растений.

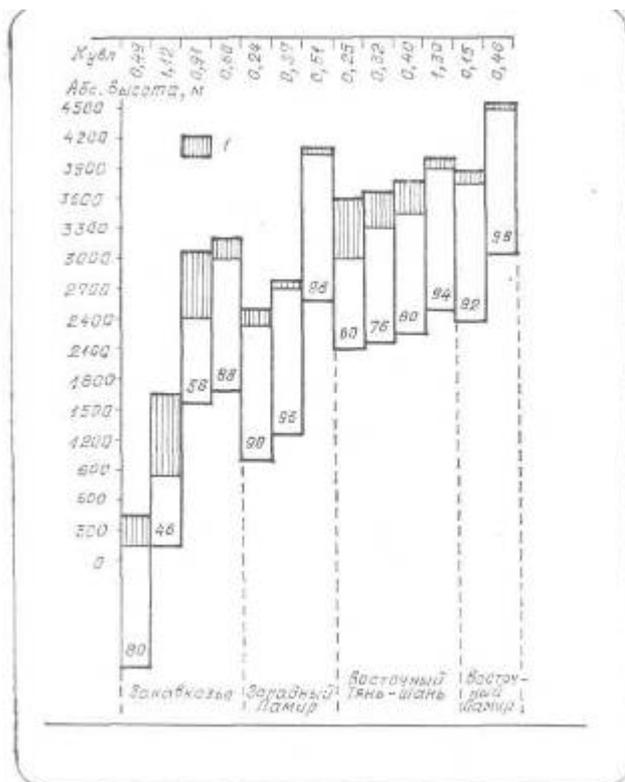


Рис. 23. Зависимость доли подземной фитомассы в горах (%) от внешних условий (для подземной фитомассы показана цифрами, надземной — штриховкой (1), значения коэффициента увлажнения — Кувл — по В. Мезенцеву). По О. Е. Агаханянцу

Фитомасса в пределах экосистемы подвергается дальнейшей переработке с помощью животного населения — фитофагов, зоофагов (плотоядные разного порядка) и сапрофагов вместе с микроорганизмами (редуценты). Формируются сложные пищевые цепи, обеспечивающие нормальный круговорот веществ в растительном сообществе — биоценозе, биогеоценозе, экосистеме (см. рис. 1).

Фенофазы. Каждый вид в растительном сообществе обладает индивидуальной реакцией на смены сезонов года. В экваториальных дождевых лесах, где сезонность как явление природы отсутствует, такая реакция может быть и не выражена. Тогда на одном растении можно видеть и цветы, и плоды, и бутоны одновременно. Во всех других зонах сезонные явления выражены достаточно резко: влажный — сухой, холодный — теплый сезоны. И

растения в сообществах реагируют на эти смены фазами вегетации, цветения, плодоношения и т.д. Их называют фенологическими фазами или фенофазами.

Фенофазы обязательно фиксируются при изучении растительных сообществ и обозначаются знаками. В отечественной геоботанике приняты следующие знаки (здесь приведены лишь основные):

— всходы	+	— плодоношение
— вегетация	#	— семена (плоды) осыпались
— бутонизация	⊥	— растение засохло
— цветение	≡	— растение замерзло
— отцветание	=	— вторичная вегетация

В дальнейшем, отметив сроки фенофаз, для всего сообщества строят феноспектры. Наука, изучающая сезонные изменения растений и животных, называется фенологией. Линии, соединяющие на карте точки, в которых одновременно проявляется какая-либо фенофаза, называются изофенами. Карты изофен очень важны для работников сельского хозяйства, с их помощью возможно прогнозирование урожайности, определение оптимальных сроков сенокоса и других сельскохозяйственных работ.

Динамика фитоценоза. Постоянные изменения флористического состава и структуры сообщества называются сукцессиями (в переводе с латинского — преемственность). Различают сукцессии, вызванные внутренними (автогенная) или внешними (аллогенная) причинами, а внешние делят на природные и антропогенные. Существуют сложные классификации сукцессии. Автогенные сукцессии связаны с постепенным изменением самой растительности, ее плотности в процессе зарастания участка и формирования самого фитоценоза. Обычно этот процесс во времени измеряется десятилетиями. Аллогенные естественные сукцессии, связанные с эволюцией экотопа, внешней среды, делятся столетиями и даже тысячелетиями (это палеогеографический процесс). Например, 20 тыс. лет тому назад на месте нынешних лесов окрестностей Минска господствовали тундростепи, а через сотни лет, при дальнейшем развитии парникового эффекта Земли, могут оказаться широколиственные леса.

Антропогенные сукцессии, связанные с вмешательством человека (распашка, выпас, рубка леса, мелиорация, удобрения, загрязнения и т.д.), протекают быстрее, чем природные. В связи с кризисом среды их изучение приобретает особый практический интерес. Относительно стабильное состояние растительности, возникающее в результате естественных сукцессии, — климакс. Это равновесное состояние растительности со средой. Фитоценозы, находящиеся в таком состоянии, называют коренными, а неустойчивые по состоянию сообщества — серийными (например, стадии зарастания поймы, песков и др.). Стадии сукцессии серийных сообществ являются сериями, которые выстраиваются в ряды серий, т.е. последовательные этапы изменения.

Через сукцессии проходит и долгопериодичная динамика сообществ, их эволюция, протекающая в геологическом масштабе времени. Обособление сообществ в процессе эволюции происходит довольно сложными путями. Древние сообщества через некоторое эволюционное время существенно меняются. Поскольку каждый вид реагирует на изменения среды автономно, в соответствии со своей аутоэкологией, происходит перегруппировка видов по новым градиентам среды: одни виды вымирают (элиминация), другие разделяются на два и более вида (дивергенция), третьи переходят в другие сообщества, четвертые эволюционируют параллельно с экологически близкими видами и т.д. В итоге меняются состав, структура и количество сообществ, располагающихся уже по другому градиенту среды, часто созданному новыми сообществами.

Классификация фитоценозов. Растительные сообщества могут иметь самый разный ранг, разную таксономию, т.е. систему соподчиненности. Такая система всегда условна в том смысле, что необходимо заранее оговорить, что принимать за исходный таксон, за исходную неделимую единицу классификации. В разных геоботанических школах приняты разные фундаментальные единицы растительного покрова (их называют синтаксонами). В отечественной геоботанике такой единицей признана растительная ассоциация. Это совокупность сходных микроценозов однородного состава с тождественными ступенями, приуроченная к определенному ландшафту или ряду тождественных ландшафтов. Совокупность ассоциаций с теми же доминантами называют формацией. Объединение формаций одного рода — это уже группа формаций. Совокупность групп формаций одного теплового пояса (или другого физико-географического подразделения) — это класс формаций. Классы формаций сходного признака объединяются в подтип растительности. Высший таксон растительного покрова — тип растительности. Это зонально, поясно или регионально (фациально) распространенная совокупность классов формаций одной жизненной формы.

Приведем два примера классификации по такой системе (табл. 12).

Типы растительности неравноценны. Одни формируют свою зону I (леса, саванны, степи и т.д.) — это зональные типы растительности. Другие никогда не формируют своей зоны, но присутствуют во всех зонах (луга, болота). Их называют азональными. Третьи тоже своей зоны не формируют, но присутствуют не во всех, а лишь в отдельных зонах: солончаковая растительность, тугаи и т.п. Эти типы растительности принято называть интразональными. Есть и такие типы растительности, которые, формируя свою зону, находятся в пределах смежной, «чужой» зоны. Их называют экстразональными. Например, Бузулукский бор среди степей, степи в

котловинах среди тайги Южной Сибири, участок саванны среди влажного тропического леса и т.д.

Табл. 12. Пример таксономической классификации зонального и азонального рядов растительных сообществ Беларуси

Таксоны	Ряды	
	зональный	азональный
Типы растительности	лес	луг
Подтипы растительности	хвойные леса	пойменные луга
Классы формаций	хвойные леса умеренного пояса	пойменные луга умеренного пояса
Группы формаций	ельники	полевичники
формации	ельники европейские	полевичники белые
Ассоциации	ельник европейский беломошный на морене Центральной Беларуси	полевичник белый разнотравный в пойме Днепра

Примечание. Левая часть таблицы — классификация лесной растительности, правая — луговой.

Следует иметь в виду, что термин «тип леса» в лесоводческих классификациях вовсе не означает высший синтаксон, это всего лишь «лесная ассоциация». И уж вовсе никакого отношения к фитоценологии не имеет термин «тип пастбища».

В горах растительность формирует высотные пояса. Некоторые из них сложены такими оригинальными типами растительности, которые на равнинах не встречаются (альпийские луга, нагорные ксерофиты и др.)- Их называют поясными типами растительности. Если же тип растительности встречается и на равнинах, и в горах в виде высотного пояса (леса, степи, тундры), его называют зонально-поясным.

Разумеется, классифицировать растительность можно и другими методами, скажем, по флористическому составу (Й. Браун-Бланке), а можно и вообще вместо классификации разбить континуум на отрезки. В таком случае необходимо применить математический аппарат, а классификацию заменить ординацией.

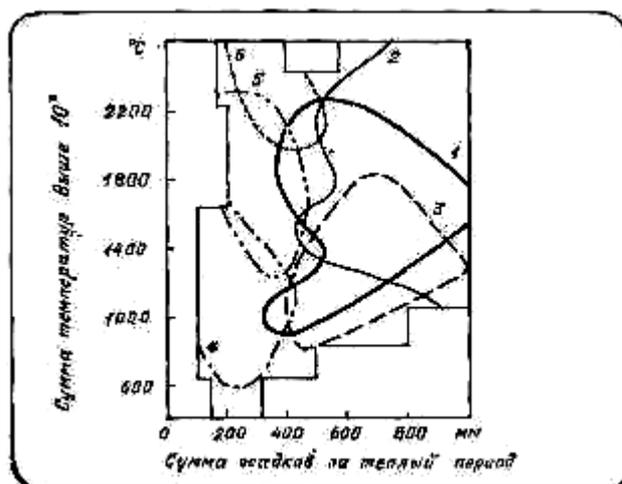


Рис. 24. Области доминирования основных лесобразующих пород в гидротермическом пространстве boreальных и неморальных лесов Евразии (по Ю. Г. Пузаченко и В. С. Скулкину):

1 — ель; 2 — пихта; 3 — кедр; 4 — лиственница; 5 — сосна; 6 — дуб

Она возможна в разных ординатных «пространствах» — гидротермическом, почвенном, высотно-влажностном и т.п. (рис. 24).

Номенклатура фитоценозов. На Земле имеется огромное количество (никто не подсчитывал из-за отсутствия единой классификации) синтаксонов. Их нужно как-то называть. Способов существует множество. Среди геоботаников мира принята латинская номенклатура синтаксонов (ранг обозначается разными окончаниями названия доминантов и кондоминантов в соответствии с латинской грамматикой). Есть и более простой способ — соединение знаком «+» доминантов и кондоминантов. Например, сосна обыкновенная + ель европейская + папоротник-орляк. А можно именовать и по восходящему ряду: орляково-еловый сосняк обыкновенный. Главное — соблюдать логику номенклатуры, называть сообщества только по растениям и только в порядке синтаксонов.

Например, совершенно неприемлемо такое название, как «песчово-моховая тундра» или «черепашово-мятликовый полынник туранский».

Описание фитоценоза. Описание выполняется по определенной схеме, что облегчает последующую обработку материала.

Подробности методики описания см. в книге «Методика полевых физико-географических исследований» (М., 1972). Здесь же отметим, что в схему (бланк) описания фитоценоза включаются самые разные сведения о сообществе (название, географическое положение, положение в ландшафте, рельеф, почва, характер увлажнения, проективное покрытие, ярусность, фитомасса, список видов с указанием облива, высоты растений, фенофазы и т.п.). При научных исследованиях названия ассоциаций и самих растений приводятся на латинском языке, что обеспечивает возможность прочтения специалистом любой национальности.

Целый комплекс методов существует и для картографирования растительности, для аэрофотографирования или космического ее зондирования. Это особый раздел геоботаники, здесь мы его касаться не будем.

Животные в сообществе. Взаимосвязанная группа животных, сопряженная с растительным сообществом и всем биотопом, называется зооценозом. Напомним, что отделить зооценоз от фитоценоза практически невозможно. Поэтому зооценоз рассматривается в границах фитоценоза, а сам по себе выделяется лишь в связи с особыми методами изучения животного населения. Рассматривать эти методы здесь нет возможности (см.: Методика полевых физико-географических исследований. М., 1972). Отметим лишь, что среди них имеются и метод пробных площадок (трансект), и методы маркировки животных и приманок, и методы сигнальных имплантаций и многие другие. Иные и единицы количественного учета: чаще обходятся тремя баллами — мало, много, обильно. Количественный же учет ведется по группам животных — фитофаги, зоофаги, полифаги. Более совершенен метод количественного учета рыб: их подсчитывают по мере прохождения через створ.

При изучении зооценоза учитывают сезонную динамику животных, отношения их групп к горизонтальным и вертикальным элементам фитоценоза, т.е. ярусность (по вертикальному расположению гнезд, нор, лежек и т.п.), трансформацию животными сообщества, участие их в функционировании биоценоза. Изучают также аутоэкологию и этологию (поведенческие оценки) животных. Обязательно учитывают и зоомассу, включая опад (трупы, экскременты и т.п.). В состав животного населения должны включаться и микроорганизмы, формирующие микробоценозы, но о них мы знаем пока недостаточно.

Биоценоз. Упрощая изложенный материал, можно представить объем понятий двумя формулами:

Фитоценоз+зооценоз+микробоценоз = биоценоз;

Биоценоз+среда (биотоп; = биогеоценоз.

Таким образом, биоценоз (термин существует с 1887 г.) — это сообщество организмов, связанных прямо или косвенно друг с другом взаимоотношениями в пределах биотопа. Биоценоз — это органическая составляющая биогеоценоза (термин существует с 1942 г.).

В пределах биоценоза (и биогеоценоза) происходит обмен веществом и энергией, т.е. биогенный их круговорот. Более обобщенно этот процесс называют метаболизмом. По участию в обмене веществом и энергией организмы делятся на три группы:

продуценты (автотрофные организмы), производящие в результате фотосинтеза органическое вещество из неорганического (это зеленые растения);

консументы, потребляющие в пищу органику, т.е. продуцентов, растения (фитофаги) и других животных (зоофаги, хищники);

редуценты — восстановители, питающиеся разлагающимися остатками организмов (опадом) и минерализующие их, т.е. превращающие в усвояемое продуцентами состояние.

Таким образом, круг замкнулся. Реальное проявление биогенного круговорота в биоценозе отражено на рис. 1, 22.

Биоценоз — это составная часть биосферы. В свою очередь биоценоз разделяется на более мелкие, подчиненные единицы — коп-сорции, т.е. намечается известная иерархия: консорции→биоценозы→биосфера.

Консорция — это основная ячейка трансформации энергии в биоценозе. Она включает отдельную особь или популяцию растения (продуцента) и популяции видов, связанных с растением пищевыми цепями (т.е. консументы, редуценты, паразиты, эпифиты и др.). Такие связи называют трофическими. Например, сосна обыкновенная (центральная ячейка консорции) объединяет пищевыми цепями 30 видов грибов, 32 вида лишайников и мхов, 38 видов насекомых, 1 вид птиц, всего примерно 100 видов. Связи в консорции могут быть не только трофические, но и топические, пространственные (гнездование, лежки и т.п.).

Разделение организмов на функциональные группы (продуценты, консументы, редуценты) требует количественных оценок. Ясно, что биоценоз, как и вся биосфера (и мы с вами), существует за счет продуцентов, составляющих пищу для всей системы. Чтобы система (биосфера, экосистема, биогеоценоз) могла существовать, масса еды должна быть во много раз больше массы едоков, т.е. массы консументов и редуцентов. Учет биомассы по МБП подтвердил это: более 98% биомассы приходится на продуценты (зеленые растения), а около 2% — на консументы и редуценты. Это по биосфере в целом, причем такое соотношение характерно для современного состояния биосферы. В прошлом, когда фитомасса имела еще большую долю в этом балансе и было ее много в

абсолютных показателях (например, в палеозое, мезозое, палеогене), ее излишки депонировались в виде каменного угля, нефти и других углеводородных ископаемых.

Биогеоценоз (термин В. Н. Сукачева) существует в границах растительной ассоциации. Следовательно, это небольшая по площади единица. В понятие биогеоценоза входят биоценоз и сопутствующие ему элементы биотопа, среды, в которой существует биоценоз (климат, воды, почвы и т.д., по не рельеф, который на небольшом пространстве биогеоценоза не учитывается). Биогеоценоз — это наземная единица. В более широком смысле, если учесть и акватории, сообщество организмов (биоценоз) со средой их обитания называют экосистемой (термин А. Тенсли, 1935). Если биогеоценоз рассматривается в границах растительной ассоциации, то экосистема — понятие безразмерное: можно говорить, например, об экосистеме конкретного болота и об экосистеме Каспийского моря и т.п.

Вся совокупность биоценозов какой-либо зоны, региона и так далее называется биомом (термин Ф. Клементса, 1916). Различают биомы зон, гор, районов, акваторий и т.д. Соотношение этих понятий с понятиями биоценологии отражено на рис. 25. Классификации биомов предлагались разные. Р. Уиттекер включил в свою классификацию 32 биома, из них 22 наземных, Г. Вальтер — 10 различных биомов, включая оробиомы (горные), Ю. Одум — 11 типов биомов. В отечественной биогеографии особенно популярна схема Г. Вальтера (1982).

Г. Вальтер обособляет на Земле гидробиомы (которые не рассматривает), оробиомы (биомы гор) и зонобиомы (см. рис. 25). На равнинах Г. Вальтер выделяет 9 зонобиомов — от влажных экваториальных лесов до арктических и антарктических тундр. За пределами схемы обособляются также зонакотоны — переходные зоны, или подзоны (лесотундра, лесостепь и т.п.). Оробиомы рассматриваются вплоть до биомов отдельных высотных поясов. Таким образом, складывается стройная схема, отражающая реальную хорологию биомов.

Схему Г. Вальтера часто подвергают изменениям, упрощениям, уточнениям в деталях и т.д. (Л. Г. Воронов и др., 1985), и студент должен это учитывать.

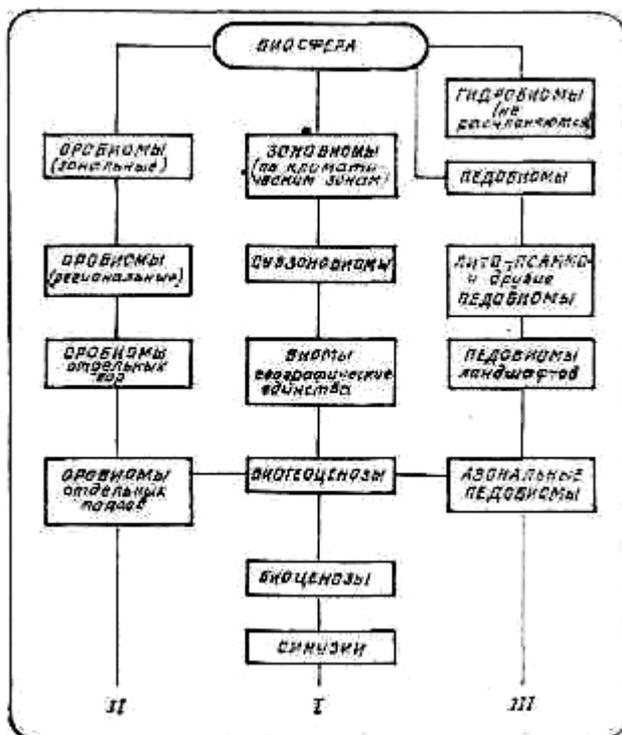


Рис. 25. Таксономическая схема расчленения биосферы (по Г. Вальтеру, 1962, с изменениями и упрощениями):

I — главный климатический ряд; II — вторичный горный ряд; III — вторичный эдафический ряд

## Глава 6. БИОМЫ ЗЕМЛИ

### ХОРОЛОГИЯ БИОМОВ

Трехмерность хорологии биомов. Обратимся вновь к климатическим картам-схемам, приведенным в гл. 1. На карте температур июля (см. рис. 3) изотермы в целом сменяют друг друга от экватора к полюсам. Это проявление температурной поясности: можно в разных термических диапазонах выделить экваториальный пояс, а затем по обе стороны от него субэкваториальные, умеренные и так далее, вплоть до арктического (антарктического). Изотермы января не приводятся из-за экономии места, но они также подчинены термической поясности, только с другими значениями и субмеридиональной их ориентировкой и концентричностью в континентальных областях. Температурная поясность — это физическая основа широтной зональности. Таким образом, первая ось, вдоль которой изменяется состав биомов, — от экватора к полюсам, и вдоль этой оси (термического градиента) реализуется зональность.

Зональные смены касаются не только радиационных характеристик и температур, но и испаряемости, продолжительности вегетационного периода, положения вечной мерзлоты, грунтовых вод и почв.

Карта осадков (см. рис. 4) помогает обнаружить нарушение строгой зональности: асимметрию в распределении осадков, субмеридиональное (Северная Америка, например) или концентрическое (Австралия) размещение контуров и т.д. Это связано с рельефом, континентальностью климата. Здесь мы уже обнаруживаем изменения не столько от экватора к полюсам, сколько от окраин к центру континентов. Вдоль этой оси реализуется другая закономерность, которую называют региональностью (или провинциальностью). Не будь этой закономерности, изотермы на нашей шарообразной планете шли бы строго по параллелям, чего на самом деле (см. рис. 3) не происходит. Обратимся к реальной карте растительных зон Земли (рис. 26). Как видим, на ней также хорошо прослеживаются обе закономерности — зональность и региональность.

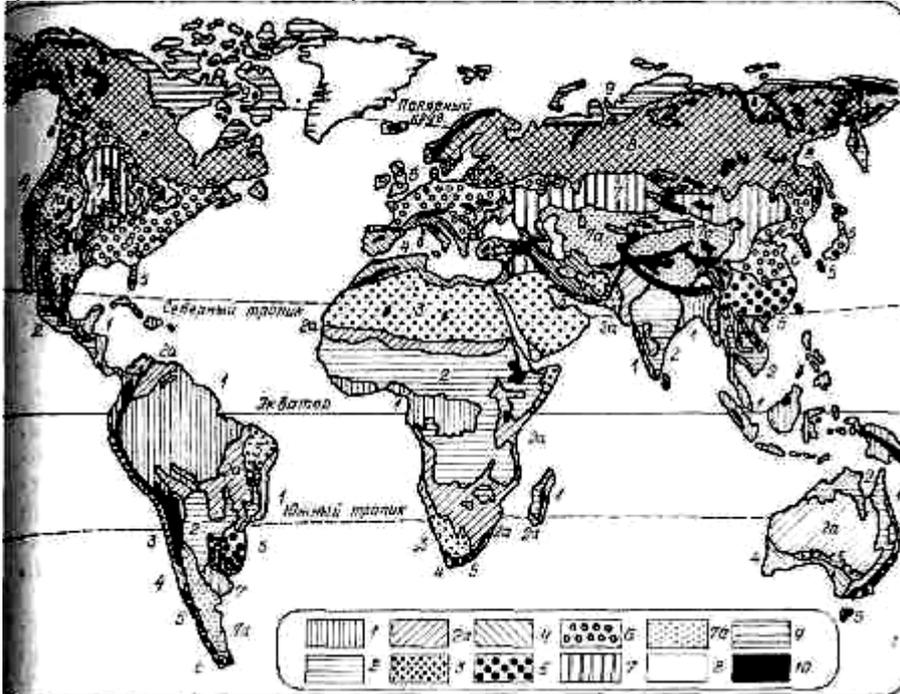


Рис. 26. Схема растительных зон и зонобиомов суши (по Г. Вальтеру):

1 — вечнозеленые тропические дождевые леса низменностей и горных склонов (леса пояса туманов); 2 — тропические полувечнозеленые и листопадные леса и саванны; 2а — субзонобиом *swiix* лесов, естественных саванн и зарослей колючих кустарников, частично злаковники зоны тропиков и субтропиков; 3 — тропические и субтропические полупустыни и пустыни, простирающиеся в сторону полюсов только до 30—35° северной и южной широты; 4 — жестко листовая растительность с зимними дождями, включая аридные области с зимними дождями; 5 — вечнозеленые лиственные леса умеренно теплой зоны или зон с постоянно влажным прохладным климатом; 6 — летнезеленые лиственные леса (неморальная зона); 7 — злаков-ним! умеренно! зоны (степи, прерии, пампа); 7а — субзонобиом полупустынь и пустынь с холодной зимой, в Тибете — холодная горная пустыня; 8 — бореальная зона хвойных лесов Северного полушария; 9 — арктическая зона тундры Северного полушария (антарктические тундры не нанесены), 10 — горы с различными поясами (оробиомами)

Третья ось изменений направлена снизу вверх в горах. На каждые 100 м подъема среднегодовые температуры падают на 0,5 — 1,0 °С. Эта величина называется аэротермическим градиентом. Вдоль этого градиента реализуется высотная поясность. Реальные изменения термических показателей могут непосредственно влиять на растения (табл. 13) и животных, на экосистемы в целом. Все эти закономерности хорошо известны

студентам по курсу «Общего землеведения», в связи с чем подробно освещать их здесь нет необходимости.

**Зонобиомы.** Каждый типологический выдел карты растительных зон (см. рис. 26) представляет собой самостоятельный зонобиом (или субзонобиом). По Г. Вальтеру, их 9. Десятый выдел отведен оробиомам. Следовательно, на рис. 26 отражены не просто растительные зоны, а основные зонобиомы суши, поскольку с растительностью тесно связан и животный мир. Соотношение зонобиомов, педобиомов и типов растительности приведено в табл. 14.

Таким образом, зонобиом понимается как совокупность экосистем крупнейшего ранга с единым зональным климатом. Зонобиомы занимают или всю зону целиком, или часть ее, обусловленную уже региональными особенностями (осадки, континентальность климата). Зонобиомы формируются не на всем пространстве зоны, а лишь на плоских водораздельных и приводораздельных участках, где увлажнение атмосферное, смыв и намыв почв ослаблены, а влияние грунтовых вод почти или совсем не сказывается на биоме. Такие участки по инициативе Г. Н. Высоцкого (1927) называются плакорными (от греч. «плакос» — плоскость, равнина).

Таксономическое деление зонобиомов приведено на рис. 25. Сами же биомы могут считаться синонимами наземной экосистемы.

Границы зонобиомов определяются многими физико-географическими и биологическими показателями (их мы рассмотрим по каждой зоне отдельно). Эти показатели суммарно лучше всего представить спектром жизненных форм (см. табл. 6). Каждой зоне (подзоне) свойствен свой спектр, что позволяет отделить один зонобиом от другого.

Зонобиомы внутренне неоднородны. Северная часть должна отличаться от южной. Мы привыкли называть их подзонами. По классификации Г. Вальтера, это субзонобиомы. Между зонобиомами, как указывалось, располагаются зоноэкотоны—переходные полосы. Наличие зоноэкотонов, азональных, интразональных и экстразональных типов растительности усиливает пространственную пестроту зонобиомов суши. Необходимо заметить, что экотоны не обязательно могут быть зональными. Это и переход от луга к болоту, от леса через опушку к поляне и т.д. То есть существует ранговость, иерархия и экотонов.

**Оробиомы.** Это биомы гор. Они располагаются вдоль вертикальной оси — по высотному (и термическому) градиенту в горах. Эта закономерность, как указывалось, называется высотной поясностью. На низшей таксономической ступени находятся биомы отдельных высотных поясов. Поскольку и зональность, и высотная поясность связаны с температурным градиентом, можно было бы ожидать, что последовательность снизу вверх (и содержание оробиомов) должна повторять последовательность с юга на север (и содержание зонобиомов). В действительности это происходит редко. Во-первых, существуют такие типы растительности (биомы), которые встречаются только в горах, а на равнинах отсутствуют (нагорные ксерофиты, холодные сухие пустыни, пуна, тола, колючетравья и т.п.). Во-вторых, в массивных горных странах существуют (по отношению к влажным воздушным массам) внешние (навстречные) и внутренние (подветренные) хребты, на которых набор поясов различен. В-третьих, на склонах разной экспозиции могут быть поясно представлены различные биомы. В-четвертых, горные системы имеют свою историю становления типов растительности; в-пятых, в горах создается своя специфическая среда, не похожая на зональную, и т.д. В итоге полного соответствия между зональностью и высотной поясностью обычно не наблюдается.

Табл. 13. Высотные изменения климатических показателей, вызывающие стрессы у растений в Альпах (по В. Лархеру)

Абсолютная высота, м	Средние температуры самого холодного месяца, С	Средний дневной максимум температур самого холодного	Абсолютный минимум температур самого холодного месяца	Среднее количество дней с температурой воздуха <0 °С	Среднее количество дней с температурой почвы на глубине 10 см	Количество дней со снежным покровом
500	—3,0	—2,0	—26,8	77	58	70
1000	—4,0	— 1,0	—27,5	110	72	127
1500	—4,5	— 1,0	—	185	96	167
2000	—7,0	— 4,0	—28,8	178	145	214
2500	— 10,0	—6,0	—29,7	220		280
3000	—12,5	— 10,0	—36,6	278		354
3500	— 15,0		—36,9			

Табл. 14. Зонобиомы, педобиомы и зональные типы растительности по Г. Вальтеру (с изменениями и упрощениями)

Номера зональных биомов	Зонобиомы (зональные биоклиматы)	Педобиомы (зональные почвы)	Зональные типы растительности (выделены на рис. 26)
I	Экваториальный гумидный с дневной ритмикой	Ферралитные	1. Вечнозеленые тропические дождевые леса без сезонной изменчивости
II	Тропический гумидный и аридный с летними дождями	Красноземы	2. Тропические листопадные леса и саванны
III	Субтропический аридный пустынный	Сероземы	3. Тропические и субтропические пустыни
IV	Летне-сухой и зимне-влажный аридно-гумидный	Средиземноморские коричневые	4. Жестколистные леса и кустарники
V	Теплоумеренный океанический гумидный	Желтоземы или красные подзолы	5. Теплоумеренные вечнозеленые лиственные леса
VI	Типично умеренный с коротким морозным периодом (неморальный)	Лесные коричневые и серые почвы	6. Летнезеленые зимнепокоящиеся лиственные леса (неморальные)
VII	Умеренный аридный с холодной зимой, континентальный	От черноземов до сероземов	7. Злаковники умеренной зоны (степи, прерии, пампа)
			7а. Пустыни умеренного пояса
VIII	Холодно-умеренный с прохладным летом (бореальный)	Подзолы, мерзлотно-таежные	8. Бореальные хвойные леса (тайга)
IX	Арктический и антарктический полярный	Тундровые почвы	9. Тундровая растительность (безлесная)

Состав и высотное положение поясов в горах зависят от нескольких факторов. В первую очередь от положения горной системы в координатах широтных зон. Эта зависимость может быть прямой: чем ближе к экватору горная система, тем сложнее набор высотных поясов. Кроме того, отмечается зависимость от степени континентальности климата, а следовательно, от положения гор на окраинах или в глубине континента. В этом ряду (от окраин к центру континентов) можно обособить три класса поясности: океанический (лесной пояс начинается снизу), континентальный (лесной пояс располагается в средней части горного профиля) и ультраконтинентальный (лесного пояса вообще нет).

В соответствии с таким положением лесного пояса на высотном профиле различаются подлесные и надлесные пояса. Насыщенность их сообществами зависит от положения горной системы в зонально-региональном ряду. Подлесные пояса могут быть пустынными (Копетдаг, Анды), эфемеровыми (Западный Тянь-Шань), степными (горы Южной Сибири) и так далее, а надлесные — луговыми (Альпы, Западное Закавказье), горно-тундровыми (Северный Урал), гольцовыми (горы Забайкалья), горно-степными (Туркестанский хребет), горно-пустынными (Тибет, Памир) и др. Состав и высотное положение оробиомов зависят и от аридности климата: чем суше (а также теплее и континентальнее) климат, тем больше сдвинуты вверх границы высотных поясов. Эта зависимость приводит к асимметрии поясности: внешние горы (обращенные в сторону влагоносных воздушных масс) с гумидным климатом могут иметь совершенно иной набор поясов, чем внутренние (аридные). В таком случае на пути влажных воздушных масс должен находиться некий климатораздел (ороклиматический рубеж).

Асимметрия поясности проявляется и на склонах разной экспозиции (северные — южные, например), а следовательно, разного уровня прогрева, испаряемости и т.д. Поясная асимметрия способствует лучшей экологической изоляции популяций: на разных склонах одного хребта могут появиться фенорасы (фенологические расы) одного вида (или альбиносные его расы). Изоляции популяций способствуют и границы высотных поясов, в связи с чем в горах наблюдаются проявления поясного викаризма: генетически близкие виды замещают друг друга по высотному профилю на разных высотах. В результате поясной изоляции в горах эндемизм всегда выше, чем на прилегающих равнинах.

Заметим, что при аридном континентальном климате границы между высотными поясами более размыты, мозаичны, чем при гумидном. В связи с этим аридные горы более «прозрачны», проницаемы для эврихорных видов. В гумидных условиях почти линейные границы поясов способствуют более строгой изоляции оробиомов.

В специальной и учебной литературе можно встретить термины «альпийский» и «субальпийский»

применительно к высотным поясам гор, имеющих совершенно иную, чем в Альпах, поясную структуру. В таких случаях эти термины должны расцениваться, как синонимы слов «высокогорный» и «надлесный».

Порядок обзора биомов земного шара зависит от традиции. Во многих зарубежных университетах принято начинать обзор с тропических биомов, а затем переходить к субтропическим, умеренным и субполярным. В таком случае изложение курса идет от сложного к более простому. Нумерация зообиомов по Г. Вальтеру в табл. 14 и на рис. 26 иллюстрирует именно этот порядок изложения. В отечественной традиции, в значительной мере продиктованной дидактическим каноном «от простого к сложному», принят обратный порядок: от субарктических биомов к тропическим. Такой порядок соблюден и в учебниках по физической географии. Поэтому целесообразно такое же изложение и в этом пособии.

## 1. ЗОНА ТУНДР

**Общая характеристика.** Тундра (в переводе с финского — безлесное голое место) — это безлесный зооном с узким слоем жизни, господством на плакоре экосистем, в которых ведущую роль играют жизненные формы мхов, лишайников, стелющихся или низкорослых кустарников и кустарничков, включая находящиеся с ними в функциональной связи животные организмы.

Тундры занимают самое северное положение на материках и островах Северного полушария (см. рис. 26). В южных полярных широтах формируются аналоги тундр, но там из-за сложных очертаний материков и разного их широтного положения тундры единой зоны не формируют и находятся преимущественно на островах. По этой причине южные аналоги тундр на рис. 26 не нанесены.

Севернее тундр располагаются лишь полярные пустыни. Их принадлежность к биомам оспаривается из-за крайней неразвитости, и здесь они рассматриваются очень кратко. Южнее тундр идет подзона (зооэктон) лесотундр. В связи с таким расположением зоны возникает вопрос о ее южной границе. Она совпадает с некоторыми климатическими показателями (годовая изотерма  $0^{\circ}$  или июльская изотерма  $10^{\circ}\text{C}$ ). Однако имеется и биологическая граница. Это наличие древесной растительности на плакоре, т.е. на водоразделах. Появление на плакоре неассоциированных деревьев означает переход к зооэктону лесотундр, а появление лесных сообществ означает уже зооном бореальных лесов. Естественно, что в разных субарктических секторах северную границу лесной зоны (а следовательно, и южную границу тундры) формируют разные породы. В Скандинавском секторе — береза бородавчатая, на севере Восточной Европы — ель европейская, в Западной Сибири — лиственница сибирская, в остальной части Сибири и Дальнего Востока — лиственница Гмелина (даурская), на Камчатке — береза Эрмана, в Северной Америке — ель Мериана.

Экосистемы тундр развиваются в довольно трудных условиях. Климат суров: низкие температуры, короткий вегетационный период, продолжительная зима, малое количество осадков (см. рис. 4, 27), выпадающих преимущественно в твердом виде, сильные ветры, маломощный и жесткий, ледянистый по консистенции снеговой покров. Среди внешних факторов необходимо упомянуть полярные день и ночь, требующие особых адаптации организмов, высокую долю ультрафиолетовой (УФ) радиации.

Все почвы тундр формируются на вечной мерзлоте. Зональный тип почв — тундровые глеевые, связанные с переувлажнением почвенного слоя (слабая испаряемость, невозможность глубокой фильтрации при мерзлоте), слабой аэрацией, закисными процессами. Эти почвы слабо насыщены органикой, маломощны (протаивание мерзлоты летом всего 30—150 см) и малопродуктивны. Часты полигональные примитивные почвы и грунты, формирующиеся в условиях снежной коррозии и морозной трещиноватости. На супесях протаивание мерзлоты идет несколько глубже. При избыточном застойном увлажнении в замкнутых понижениях происходит торфонакопление и формируются гидроморфные торфяно-болотные почвы, очень распространенные в тундрах. Пестрота почвенного покрова усиливается из-за засоления приморской полосы. Рельеф в тундрах обычно равнинный, но останцовые (остаточные) горы, проявления термокарста (просадки при неравномерном протаивании мерзлоты) и мерзлотное вспучивание создают некоторое геоморфологическое разнообразие. Плоские понижения летом заполняются водой, поэтому в тундрах всегда много мелководных озер, хотя встречаются и крупные, ванны которых имеют тектонический генезис.

Безлесие — отличительная зональная черта тундр. Его причины с давних пор были предметом научной дискуссии. Безлесие тундр связывали с низкими температурами, близко залегающей вечной мерзлотой, сильными ветрами (следовательно, высокой транспирацией) и т.д. Высокий расход влаги на транспирацию при слабом усвоении холодной воды корнями приводит у высокоствольных растений к физиологической сухости. Деревья гибнут от дефицита влаги, тогда как у низких растений проводящий аппарат справляется с подачей воды (хотя ксероморфов наблюдается почти у всех тундровых растений). В числе причин безлесия и водного дисбаланса называют и бедность азотного питания. Следовательно, многие ксероморфные черты объясняются пейноморфозом. При недостатке азота у растений нарушается воднорегуляторный механизм, что и приводит к гибели деревьев.

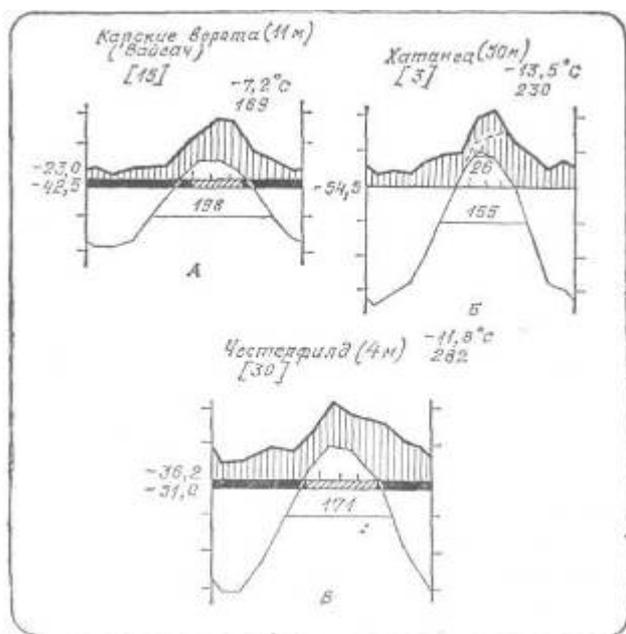


Рис. 27. Климатограммы, иллюстрирующие биоклимат тундр островов Северного Ледовитого океана (А), севера Средней Сибири (Б) и севера Северной Америки (В). А — биоклимат типичных тундр; Б, В — биоклимат южных тундр

При указанных внешних условиях экология тундровых организмов весьма специфична. Начать нужно с адаптации к низким температурам и краткости теплого сезона. Среди растений абсолютно господствуют травы-многолетники (см. табл. 6). Для них характерны яркие цветки, слабое семенное возобновление, многочисленные формы вегетативного размножения (часто весьма изощренные), приземистость, стелющиеся и розеточные формы (защита от снежной коррозии), каротинизация пигментов (необходимость отражения излишней УФ-радиации), черты ксероморфо-за и всегда удивительная холодостойкость. Тундровые растения способны выдерживать очень низкие температуры. Экологический стресс у них наступает при охлаждении надземной части до  $-50^{\circ}\text{C}$  (В. Лархер), они способны выдерживать значительные перепады температур (табл. 15). Среди адаптации растений к короткому вегетационному периоду надо упомянуть подснежную вегетацию и живорождение (продуцирование луковичек вместо семян).

Характерно индивидуальное долголетие тундровых растений: ива арктическая живет до 200 лет, новосиверсия ледяная — 140 лет, куропаточья трава (дриада) и багульник — до 100 лет, береза карликовая — 80 лет и т.д. Это тоже адаптивная черта: долголетие позволяет «дождаться» благоприятного сезона для генеративного размножения, без которого растению грозит вырождение.

Табл. 15. Температура отдельных частей новосиверсии ледяной в тени и на солнце 12 июля в 11 ч, температура воздуха в тени  $15,5^{\circ}\text{C}$  (по Б. А. Тихомирову)

Части растений	Температура, $^{\circ}\text{C}$		Градиент температуры, $^{\circ}\text{C}$
	в тени	на солнце	
Цветок	11,7	14,8	3,1
Стебель	16,8	19,4	2,6
Листья розеточные	10,5	18,0	7,5
Корень	3,9	3,9	0,0

Слой жизни (слой, объединяющий в сообществе все надземные и подземные ярусы) в тундрах очень узкий, обычно в пределах 1 м.

Утонченные адаптации тундровых растений и суровая среда заставили задуматься о происхождении тундр. Такие адаптации требуют длительной эволюции, но мы знаем, что тундры существуют с плейстоцена, в современных зональных границах они восстановились всего 10—12 тыс. лет тому назад. Противоречие частично разрешается гипотезой о высокогорном генезисе тундровой флоры. Признается также важная роль бореальной флоры (хвойные леса) арктомонтанного элемента, флор окраинно-ледниковых степей, частично даже доледниковых флор. Следовательно, наблюдаемые сегодня адаптации тундровых растений выработались задолго до оформления самой зоны тундр.

Среди животных также характерны адаптации к низким температурам: обильная шерсть, подшерсток, пух птиц, жировой слой, низкое значение отношения поверхности тела к его объему (правило Бергмана), укрытие под снегом, норы только в песчаных грунтах, на которых мерзлота протаивает глубже, и т.д. Холод препятствует жизни в тундре холоднокровных наземных животных (амфибии, рептилии). Их почти нет. Адаптации к бедности кормов для фитофагов часто проявляются в миграциях. Характерны сезонные миграции (гуси, прилетающие в

тундру на время линьки, и другие водоплавающие птицы), кочевки «поперек» зоны (олени, уходящие летом от кровососов на Крайний Север), пищевые дальние миграции (лемминги, полярные совы и др.).

Важен экологический ряд приморских адаптации. Например, гнездование приморских, питающихся рыбой птиц на недоступных для наземных хищников скалах. Или жизнь ластоногих на льдинах либо возле прогрызенных прорубей, круглогодично активный образ жизни белого медведя в прибрежной зоне или во льдах океана и т.д. Этот ряд адаптации никак нельзя связать с высокогорьями, он целиком обязан приокеаническому образу жизни и типу питания.

По типу питания тундровые животные могут быть разделены на фитофагов и хищников. К всеядным (полифаги) условно можно отнести белого медведя. Господствуют же фитофаги: водоплавающая птица, лемминги, олени, овцебык, зайцы и т.д. Они служат пищей для разного рода хищных птиц и млекопитающих — зоофагов. Важную роль в экосистемах играют бактерии, черви, насекомые и другие членистоногие, обитающие в отмершей органической массе. Они служат пищей для других организмов. Характер пищевых цепей и энергетических потоков в наземных экосистемах тундр отражает схема на рис. 28. Эта схема могла быть еще сложнее при включении в нее водных экосистем (пищевая цепь: рыба→хищные птицы и млекопитающие→кровососы или рыба→ластоногие→белый медведь→кровососы и т.д.).

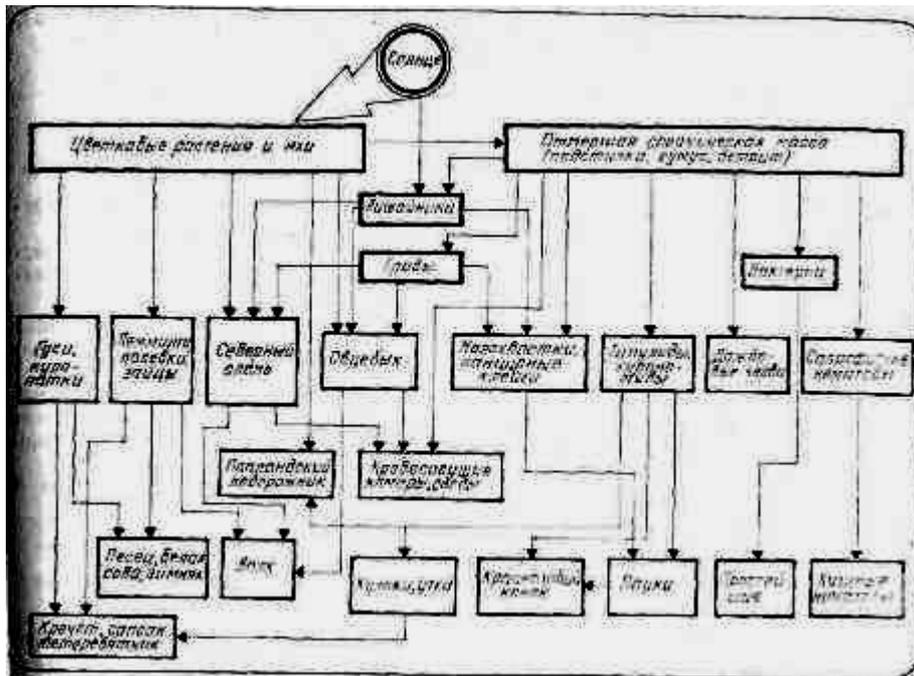


Рис. 28. Основные пищевые цепи и потоки энергии в наземных экосистемах тундры (по А. Г. Воронову и др.)

По градиенту тепла с севера на юг происходят постепенные изменения состава и структуры тундровых биомов. К югу нарастает роль сначала кустарников, а затем, при переходе к лесной зоне, и деревьев. Это обстоятельство позволяет разделить зону на подзоны. Одно из таких делений отражено в табл. 16. В других схемах лесотундра включается в состав зоны тундр, в третьих, полярные пустыни вообще не выделяются и не рассматриваются в ранге подзоны, в четвертых — полосы называют подзонами и т.д. Но последовательность смен растительности табл. 16 отражает по объективным растительным признакам. Для наших целей вполне достаточно рассмотреть биомы тундр с лесотундрами, указав на существование полярных пустынь.

Полярные пустыни — это еще не сложившийся зонобиом, это начальная стадия зарастания полигональных грунтов. При зарастании сначала (на Крайнем Севере) появляются лишайники, а южнее — отдельные представители разнотравья. Мхов нет (это диагностический признак). Нет и сообществ, не сложилась еще их структура. Отсутствуют оседлые животные, нет насекомых-кровососов, зато вдоль скалистых берегов океана встречаются птичьи базары.

Арктические тундры — это уже настоящий зонобиом с равнотравно-моховым покровом, хотя и несомкнутым.

Табл. 16. Зональное деление растительности Арктики (по В. Д. Александровой, с изменениями, дополнениями и указанием диагностических признаков обособления)

Зоны	Подзоны	Полосы
------	---------	--------

Полярные пустыни		Северная — отсутствие мхов, фрагменты лишайниковых тундр Южная — отсутствие мхов, фрагменты каменистых разнотравных тундр
Тундры	Арктические тундры — пятнистые и полигональные разнотравные	Северная — сомкнутость неполная Южная — сомкнутость почти полная
	Субарктические тундры — рост роли кустарников, появление деревьев в долинах рек	Северная — разнотравно-моховые тундры с примесью кустарников Средняя — типичная: кустарниковые тундры Южная — появление деревьев в долинах рек
Лесотундры	Типичные: появление деревьев на водоразделах	

Несомкнутость считается диагностическим признаком подзоны. На севере ее проективное покрытие составляет 40% и постепенно нарастает к югу до 95%. Кустарников нет и почти нет сфагновых мхов.

Господствуют пятнистая и полигональная тундры. Формирование пятнистых тундр требует пояснений. При мерзлотном вспучивании формируются бугры с линзами льда внутри. Снежная коррозия как бы срезает дернину с такого бугра, и суглинистая глеевая почва оголяется. Образуется незаросшее пятно. Оно может увеличиваться при всплывании почв, излиянии их на дернину. Пятнистые тундры — особенность именно этой подзоны.

Основу растительности составляют лишайники и зеленые мхи, с которыми ассоциируется разнотравье — куропаточья трава (дриада), новосиверсия, незабудки, полярный мак, камнеломки. Приобретают заметную роль также осоки и злаки (лисохвост альпийский, щучка альпийская и др.). К югу появляются полярная ива, костяника, морошка, брусника, багульник. Все это складывается в пестрые ассоциации. В замкнутых западинах встречаются болотистые пушицевые и осоковые тундры, обычно кочкарные. По окраинам таких тундр обычны торфяные бугры. Их называют по-разному: булгуняхи, байджеерахи — в каждой местности по-своему. Это проявление термокарста. Болотистые тундры могут иметь и мочажинную структуру. Мочажины зоогенны. Лемминги проделывают в травостоях ходы, сгрызая траву. При постоянном росте резцов лемминги вынуждены постоянно что-то грызть, чтобы сточить их. Если уклон местности слабый, сгрызенное леммингами сено сносится вниз и откладывается валками поперек склона. Постепенно сено полуразлагается, и формируются торфяные мочажины.

Кстати, лемминговые ходы иногда служат начальной стадией образования морозобойных трещин, и в итоге может сформироваться полигональная структура.

Арктическая тундра малоярусна, обычно вертикальная структура ограничивается злаково-разнотравным (или пушицево-осоковым) и моховым ярусами. Слой жизни сжат иногда до 20—30 см, поэтому тундра легко просматривается до горизонта. Фон ее вовсе не зеленый, а скорее цвета «хаки». Это результат каротинизации пигментов, вызванной переизбытком УФ-радиации. На этом тусклом фоне летом выделяются очень яркие цветы, привлекающие насекомых-опылителей.

Издали видны тундровые куропатки, имеющие белое оперение. Поскольку лемминги и куропатки составляют основу питания мелких хищников, тут же находятся белые полярные совы, в рацион которых входят также воробьи-пуночки, детеныши песцов и другая живность. Чем больше леммингов, тем больше сов и песцов. Крупных животных обычно нет. Изредка встречаются северные олени, да вдоль морского побережья попадают белые медведи, связанные пищевой цепью с рыбой и ластоногими, а не с растительностью. Тут же на побережье обитает множество птиц: чайки, кайры, бургомистры (черные чайки) и др. Все они питаются рыбой и гнездятся у океана, часто формируя птичьи базары.

В течение 3—5 недель арктическая тундра в фенологическом смысле живет очень интенсивно. И все это очень быстро сменяется относительным покоем при наступивших холодах. Уже в августе начинаются заморозки, бывают и снегопады, а затем короткая осень переходит в длинную зиму с полярной ночью.

Типичные тундры — это кустарниковые тундры. Над моховым и злаково-разнотравным ярусами формируется ярус кустарников. В сообществах появляются березы — карликовая, растопыренная, Миддендорфа, ивы — стелющаяся, лапландская, круглолистная и другие, андромеда, багульник, в Приберингийских тундрах — кедровый и ольховый стланник, много кустарничков (брусника, черника, клюква, голубика, шикша, морошка и др.).

Кустарниковые тундры обычно располагаются в глубине континента, где ветры слабее, суммы осадков повыше и средние температуры лета достигают 10 °С. Мерзлота протаивает до 150 см. Чем южнее, тем теплее, тем важнее роль кустарников в растительных сообществах. Иногда кустарниковый ярус бывает сплошным, корни кустарников густо пронизывают моховой покров, как бы связывая его, местами формируется настоящая дернина. Характерны в сообществах и грибы, причем их привязанности сохраняются, и подберезовик растет именно под

кустарниковыми березами, а иногда и над ними, если береза стелющаяся. В избытке появляются сфагновые мхи, которых не было в предыдущей подзоне. Иногда, особенно на щебнистых местах, моховой ярус заменяется лишайниковым (Ямальские, Гыданские, Анабарские, Аляскинские, Лабрадорские тундры). Травостой становится богаче, появляются горцы, кислицы, щавель, валерьяна, анемоны, мытники, Кассиопея, а на олуговелых участках — лютики, лапчатки, осоки, калужницы, луговые злаки.

Южная полоса подзоны — это южные тундры, или северные лесотундры. В долинах рек мерзлота протаивает так глубоко, что в укрытых от ветра местообитаниях появляются леса. Но деревья не выходят на плакор, водоразделы остаются безлесными. Важную роль в появлении лесов именно в долинах играет относительно теплая вода, текущая с юга и создающая более теплый долинный микроклимат.

В типичных тундрах меняется и животное население. Исчезают приморские птицы, белый медведь (хотя время от времени и забредает туда), больше становится леммингов (их несколько видов, викарирующих друг с другом: норвежский, обский, копытный и др.), полярных сов, песца, летом появляется волк. В Канаде с кустарниковыми тундрами связаны овцебык и мускусный бык. Кстати, овцебык в последнее время интродуцирован в Таймырских тундрах. Много северных оленей, хотя единственное дикое стадо их сохранилось тоже на Таймыре. Стадо кочует от гор Путорана до Северной Земли. Характерны для подзоны также горностай и ласка. Очень плотное население водоплавающих птиц: гуси, малые лебеди, казарки, ржанки, кулики — все связано с пресными водами. Обычно они проводят в тундре только лето, а осенью улетают в южные широты. При обилии птиц-фитофагов много и хищников — сокол-сапсан, кречет и др. Видовым, а когда-то и численным богатством отличаются пресноводные рыбы, которые часто служат предметом экспорта (что и истощило их запасы): сёмга, голец, омуль, хариус, сиг, чир, навага. И наоборот, беден в систематическом смысле, но обилен мир беспозвоночных: черви, членистоногие (клещи, комары, мокрецы, оводы), бабочки.

Взаимосвязи между растениями, животными и средой в кустарниковых тундрах довольно наглядно иллюстрирует рис. 28. Зимуют в тундрах лишь лемминги, песцы и полярные совы, остальные на зиму откочевывают или улетают на юг. Некоторые (белая куропатка, северный олень, ласка, горностай и др.) одинаково свойственны как тундре, так и таежной зоне.

Максимальное воздействие на растительный покров оказывают лемминги. Один лемминг за год съедает или сгрызает до 50 кг фитомассы. Когда популяция лемминга возрастает чрезмерно, животные начинают миграцию огромным потоком, насчитывающим десятки миллионов экземпляров. Вдоль траектории такой миграции растительность изрядно повреждена. Северный олень оказывает меньшее воздействие на растительность, да и осталось его сравнительно мало. В евразийской тундре вместе с одомашненными плотность популяции оленей в конце 60-х годов составляла от 40 до 73 голов на 100 км<sup>2</sup>. Сейчас плотность, конечно, меньше. Поскольку олень питается ягелем (лишайник *Cladonia rangiferina*), отрастающим очень медленно, ягельники быстро истощаются, и олени вынужденно кочуют. Существует мнение, что поскольку олени скусывают молодые побеги деревьев, лес проникает из тайги на север медленнее, чем мог бы, а иногда и вовсе не проникает, местами даже отступает к югу. В целом же наблюдается противоположная динамика — идет бореализация тундры. На травостой оказывает влияние и водоплавающая птица, особенно гуси. Возле озер они изрядно стравливают растительность.

При бедности энтомофауны, особенно опыляющих насекомых, подавляющая часть растений тундр ветроопыляема. Но яркие венчики цветков — это несомненная адаптация: насекомые как бы «приглашаются» к цветку.

Лесотундры начинаются там, где деревья выходят на плакор, на водоразделы. В этой подзоне (зоноэктоне) сосуществуют два плакорных (зональных) типа растительности — тундровый и лесной. Переход от одного к другому постепенный. Сначала на плакоре появляются отдельные деревья, низкие, кривые, с флаговой формой кроны. Южнее они сливаются в островные сообщества, еще южнее появляется размытая, мозаичная, но уже сплошная граница хвойного леса. Иногда проводится еще экономическая граница леса, южнее которой возможна деловая рубка леса. Подзона лесотундры не сплошная. Там, где тундра соприкасается с горами таежной зоны, происходит резкий переход от равнинных тундр к горной тайге (Северо-Восточная Сибирь, Корякский полуостров, Аляска).

Переходный характер (эктон) лесотундр проявляется в том, что разреженный древесный ярус просто накладывается на тундровый. Даже южнее, где формируются уже самостоятельные таежные сообщества, в нижних ярусах еще долго присутствуют тундровые виды (например, в Карелии ельники с ярусом карликовой березы).

Лесотундра теплее тундры: средняя температура июля до 12 °С, больше выпадает осадков (до 450 мм/год), глубже протаивает мерзлота. Рост тепла к югу определяет весь характер биоты зоноэктона лесотундр. Лесные сообщества с редколесьями занимают в середине подзоны 30% площадей, тундровый комплекс — 10%, а 60% площади приходится на аazonальные болота и луга. При таком соотношении назвать лесотундры самостоятельной зоной (зонобиомом) трудно.

В лесотундрах уже проявляется многоярусность сообществ. Обогащается и состав древесных пород. Помимо берез и ив, в сложении биоценозов участвуют ели, лиственницы, ольха, кедр, чозения и др. Древесный ярус всегда разрежен, зато кустарниковый выражен очень четко и представлен богатым набором видов.

По сравнению с тундровым существенно меняется и состав животного населения: больше таежных видов (бурый медведь, россомаха, ласка), уменьшаются популяции песца, полярной совы, водоплавающей птицы.

Окончательно исчезают приокеанические птицы и животные. Возрастает роль гнуса.

Оробиомы. Примерно 25% площади зоны тундр (вместе с лесотундрами) занято горами. Высотно-поясной спектр гор тундровой зоны предельно примитивен. Поясная колонка начинается внизу либо с равнинной тундры, и тогда она на склонах переходит в горную тундру, а в верхних ярусах гор — в гольцы (начальные стадии зарастания рухляка), либо с лесотундры или северной тайги, и тогда горные тундры по верхним ярусам хребтов выдвигаются далеко к югу от границы тундровой зоны (по Уралу, горам Северо-Восточной Сибири, Дальнего Востока и Аляски). Встречаются горные тундры и далеко от границ зоны в качестве пояса-изолята в Скалистых горах Аляски, в горах Сибири и Урала.

Поскольку гольцы нельзя считать сформировавшимся биомом, рассмотрим единственный оробиом этой зоны — горные тундры. Сообщества горных тундр сложены в основном типичными тундровыми и арктомонтанными видами. Сукцессии растительности приводят к поэтапному зарастанию обломочного материала гор. По данным П. Л. Горчаковского, в высокогорьях Урала, например, зарастание начинается накипными лишайниками с редким участием сосудистых растений (куропаточья трава, овсяница), продолжается листоватыми и кустистыми лишайниками, потом кустарниками и мхом (зеленые мхи, куропаточья трава, багульник, черника). Этот покров в ходе сукцессии переходит в кустарниково-моховые (с карликовыми березами и ивами) и травяно-моховые (осоки, ситники, копеечники и др.) горные тундры. Как видим, эти сукцессии напоминают равнинные тундровые. В других горных районах меняется лишь состав травяного и кустарникового ярусов: вместо карликовой березы появляются другие ее виды, а также кедровый стланик, ольховник, чозения и т.п. По-видимому, аналогичные сукцессии наблюдаются и в южных аналогах горных тундр архипелага Огненная Земля, только представлены они другими эдификаторами.

Биомасса. В тундрах и лесотундрах биомасса нарастает с севера на юг, от подзоны к подзоне довольно резко. Приведем средние величины: в арктической тундре фитомасса составляет 5 т/га, в кустарниковой — 25 т/га (70—75%—корни), в лесотундре — 40—45 т/га (22% — корни). Как видим, в лесотундре соотношение надземной и подземной частей фитомассы почти лесное. Прирост очень низок: в тундрах за год (за вычетом опада) прирастает зеленой массы всего 0,05—0,1 т/га, в лесотундрах — до 0,3 т/га. Это данные по отечественным тундрам. В Канадской тундре эти показатели несколько выше из-за меньшей континентальности климата. Вообще же показатели фитомассы очень изменчивы в пространстве и времени, что следует иметь в виду, оценивая приведенные цифры.

В подстилке тундр омертвевает большое количество азота, отсюда — азотное голодание и пейноморфоз растений. Зоомасса составляет незначительные величины, мало сказывающиеся на балансе органического вещества экосистем. По последним данным, в травяно-кустарниково-моховой тундре зоомасса составляет всего 0,012 т/га.

Биологические ресурсы. Реально фитомасса тундр используется под пастбища. По состоянию на 1984 г. в тундрах и лесотундрах СССР имелось около 1 млн диких оленей, вдвое больше домашних, а общая площадь оленьих пастбищ оценивалась в 327 млн га с общей емкостью 2 280 тыс. голов. Следовательно, кормовые ресурсы тундр Евразии практически исчерпаны. Лесные ресурсы отсутствуют: леса в лесотундрах малопродуктивны и плохо возобновляются (лиственница за 300 лет достигает высоты всего 8—12 м), поэтому расценивать их как ресурс древесины нельзя, тем более что в функционировании экосистем древесный ярус играет важную роль. Запас пищевых растений в пределах зообиома значителен. Урожайность (на 1 га) составляет: брусники — 1 т, черники — 0,4, моршки — 0,8, голубики — 0,6, грибов — до 0,07 т. В Канаде и Финляндии, пользуясь агротехникой, в лесотундрах выращивают клюкву, приносящую огромный доход.

В качестве животного ресурса высокую оценку получила пушнина. Ее добывали регулярно, начиная с 15—17 вв. Высоко ценится она и сегодня. Мех песца, горноста, соболя, а в Канадских тундрах и лесотундрах — норки и ондатры очень высокого качества. Поэтому некоторые пушные звери интродуцируются в новые тундровые районы. В 1974 г. у северных охотников России было закуплено более 4,6 млн шкурок пушных зверей.

Северный олень используется почти полностью. У него вкусное мясо (возможно производство до 40 тыс. ц в год), из его шкур шьют теплую одежду, его рога (панты) применяют в медицине для получения тонизирующего средства. Шерсть и мясо овцебыка обладают высокими потребительскими качествами. Сам овцебык связан с кустарниковыми тундрами Канады. Его поголовье оценивается в 34 тыс. С 1974 г. овцебыка интродуцировали на Таймыре, и в 1983 г. там уже жило 110 животных.

Промысловые птицы расцениваются как охотничий ресурс. Считается, что в тундрах и лесотундрах только в границах бывшего СССР их не менее 25 млн. К сожалению, интенсивный нерегулируемый промысел привел к обеднению орнитофауны: в тундре исчезли лебеди, в 5 раз сократилась численность гусей и уток.

Богаты рыбные ресурсы рек, озер и шельфовых акваторий Арктики. В водах шельфов идет промысел многих ластоногих, но эта группа животных к зообиому тундр имеет лишь косвенное отношение.

Экосистемы тундр и лесотундр. Их называют хрупкими. Это связано с малым количеством вещества и энергии, вовлекаемых в круговорот, — на 1—3 порядка меньше, чем в более южных зонах (В. Крючков). Отсюда нарушение функций и деформация даже при слабых антропогенных воздействиях, низкая толерантность экосистем, их низкие восстановительные способности.

В то же время промышленное освоение Севера приводит к физическим деформациям, к химическому и

тепловому загрязнению экосистем и гибели ряда видов и целых сообществ. Поэтому острой необходимостью становится выработка экологически грамотной стратегии освоения Севера. Она должна включать не только создание охраняемых территорий, но и пересмотр целого ряда технологий, охрану почв, вечной мерзлоты и т.д. Между тем охраняемых территорий пока мало. В тундровой и лесотундровой части нашей страны функционируют всего два заповедника — Кандалакшский и Таймырский. По подсчетам специалистов, в тундрах и лесотундрах Евразии и Северной Америки нужно создать не менее 14 только биосферных заповедников, не говоря уже о других.

## 2. ЗОНОБИОМ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

Общая характеристика. Леса — это экосистемы с господством древесной жизненной формы. Во внетропическую группу попадают леса умеренного пояса. Экологически они неравноценны. Выделяются хвойные (таежные) леса, растущие при холодно-умеренном климате. Их называют бореальными. Обособлены и летнезеленые зимнепокоящиеся лиственные леса, обитающие в условиях типично умеренного климата с коротким морозным периодом. Это неморальные леса. Обе экологические группы лесов относятся к разным зонобиомам (см. табл. 14; рис. 26). Здесь мы рассмотрим бореальные леса земного шара. В отечественной литературе их иногда называют таежными (см. рис. 26). Они занимают обширные пространства Северной Америки и Евразии с холодно-умеренным климатом, подзолистыми почвами и абсолютным господством хвойных (зимнезеленые и летнезеленые) древесных пород. Между хвойными и широколиственными лесами располагается экотон смешанных лесов, в которых содоминируют как хвойные, так и широколиственные породы. Этот экотон мы рассмотрим в составе бореальных лесов.

Генезис биоты бореальных лесов А. И. Толмачев связывал с неогеновыми поясными темнохвойными лесами гор высокой Азии и Сибири. В позднем плейстоцене при похолодании климата эти поясные леса спустились на равнины и быстро заняли обширные пространства Сибири и части Русской равнины, где из-за континентализации климата сократилась роль широколиственных пород. Имеются и другие гипотезы, дополняющие изложенную. В Западной Европе немалую роль сыграли также хвойные доледниковые леса, распространившиеся в плейстоцене (межледниковья) на восток вместе с широколиственными породами. В голоцене происходила миграция северной границы тайги: она сдвигалась к северу или к югу иногда на 300 км, а в горах — вверх или вниз на 150—200 м.

Относительная молодость умеренно-лесной зоны сказалась на ее флоре. Она относительно бедна. Так, в СССР (в границах 1990 г.) зона умеренно-лесная занимает более 51 % территории, тогда как ее флора насчитывает всего 2890 видов, т.е. 14,5 % общей численности флоры СССР.

Биоклимат этого зонобиома хорошо проиллюстрирован климатограммами В—Е (рис. 29). Как видим, ареалу бореальных лесов свойственны длительный морозный период, иногда очень низкие зимние температуры, разная степень континентальности (от океанического до ультраконтинентального) климата и широкий диапазон сумм годовых осадков, обычно в пределах 400—900 мм. Важная особенность климата — прохладное лето. Термические условия в пределах зонобиома меняются и с юга на север: становится холоднее, снижается испаряемость, ниже сомкнутость древесного яруса вплоть до его исчезновения в тундрах, пульсирующе изменяется сомкнутость напочвенного покрова (мхи, лишайники), абсолютно господствующего в тундрах (рис. 30).

В том же направлении меняется и соотношение темнохвойных (ель, кедр, пихта) и светлохвойных (сосна, лиственница) пород: роль светлохвойных к югу, как правило, нарастает. Отсюда принятое в отечественной геоботанике деление хвойных лесов на северную, среднюю и южную тайгу (см. рис. 30). Их часто рассматривают в ранге подзон. Для зарубежных хвойных лесов такое деление не принято.

От температур и осадков зависит не только плотность ярусов, но и их состав. Ординация лесов в гидротермическом пространстве показана на рис. 24.

Почвы бореальных лесов, преимущественно подзолы, связаны с промывным режимом. Однако огромная часть зоны при вечной мерзлоте лишена такого режима и там образуются мерзлотно-таежные почвы, а при достаточно высоком увлажнении — дерново-подзолистые почвы, господствующие на территории Беларуси и Западной Сибири. В регионах с депрессионной структурой при грунтовым увлажнении происходит заболачивание, и в гидроморфном ряду представлены торфяно-болотные почвы (Западная Сибирь, Мещера, Полесье). Наконец следует отметить пойменно-луговые гидроморфные почвы, всегда находящиеся в неплакорных условиях.

Структура биома. В бореальных лесах господствуют деревья, кустарники, стланиковые формы, многолетние травы, папоротники, мхи и лишайники. На деревья приходится около 20 %, на кустарники — 37 % видов.

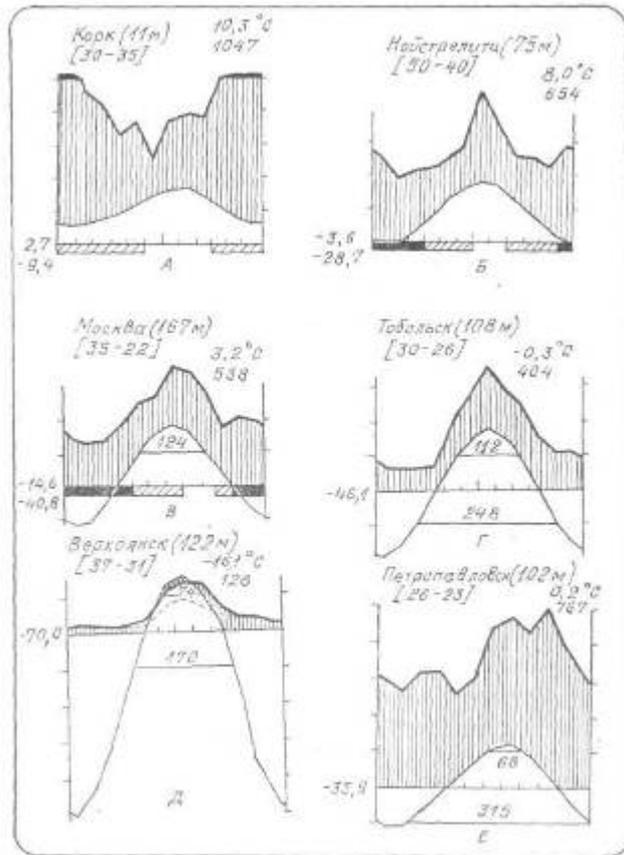


Рис. 29. Климатограммы, иллюстрирующие биоклимат умеренной лесной зоны: Л — приокеанические широколиственные леса Западной Ирландии (неморальная зона); Б — Широколиственные умеренно-континентальные леса Северной Германии (неморальная зона); В — смешанные умеренно-континентальные леса России (экотон умеренных смешанных лесов); Г — таежные континентальные леса Сибири (бореальная зона); Д — таежные ультра-Континентальные леса Северо-Восточной Сибири (бореальная зона); Е — таежные и смешанные приокеанические леса Дальнего Востока (бореальная зона)

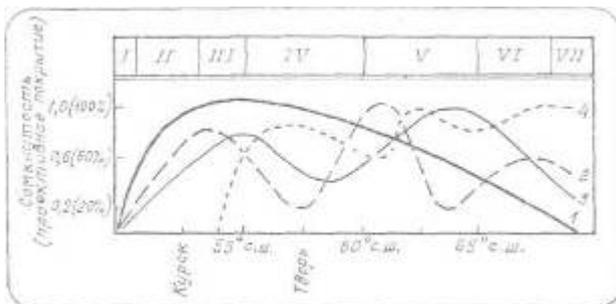


Рис. 30. Изменение сомкнутости ярусов лесной растительности европейской части России в меридиональном разрезе по 35° в. д. (по Ю. Г. Пузаченко и В. С. Скулкину, с дополнениями):

1 — древесный ярус; 2 — кустарниковый ярус; 3 — травяно-бугарничковый ярус; 4 — напочвенный покров. Зонабиомы и субзонабиомы: / — лесостепи; // — широколиственные леса, /// — хвойно-широколиственные леса; IV — южная тайга; V — средняя тайга; VI — северная тайга; VII — тундра

Господство древесной жизненной формы совершенно меняет не только облик, но и экологию зонабиома. Отметим многоярусность лесных сообществ, подавление верхними ярусами нижних, расширение слоя жизни до 25 м и более, усложнение консорциев в экосистемах, усложнение горизонтальной их структуры, резкое возрастание (по сравнению с лесотундрой) фитомассы (до 150 т/га), 60 % которой законсервировано в одревесневших тканях, возможность гнездования и устройства лежек на деревьях, на земле и под землей. Лесная экосистема активно создает свой микроклимат (или фитоклимат): поглощает до 80 % солнечной радиации так, что до нижних ярусов доходит иногда всего 2 %. И наоборот, отражение солнечной радиации (альбедо) в бореальных лесах заметно меньше, чем в тундрах (всего 10—12 %).

Довольно сложно в умеренных лесах идут и обменные биохимические процессы. Аккумуляция и движение кальция, например, происходят в результате сложнейших процессов ассимиляции, разложения, вымывания, поглощения и т.д. Соответственно лес представляет собой сложную функционально целостную экосистему, объединенную пищевыми цепями и круговоротом вещества и энергии (см. рис. 22).

Состав биоты бореальных лесов существенно варьирует не только от континента к континенту, но и от региона к региону. Лесообразующие породы реагируют на суммы температур, континентальность климата и на другие показатели, характеризующие биотоп.

В Северной Америке бореальные леса формируют секвойя, тсуга, туя, ели американская и ситхинская, пихты бальзамическая, белая и Дугласа, сосны желтая, Веймутова и Банкаса, можжевельник болотный и виргинский, лиственница американская, кипарис аляскинский и многие другие.

В Европе основные лесообразователи — ель европейская, лиственница европейская, сосны обыкновенная, горная, черная, алеппская, тисс, пихта белая, можжевельник казацкий и др. Европейские хвойные леса не принято называть тайгой, за исключением карельских и печорских лесов, сложенных, кроме европейских, и таежными породами. Всюду характерна примесь мелколиственных пород — березы и осины.

В Сибири главные лесообразующие породы — лиственницы сибирская и Гмелина (даурская), ель сибирская, сосны обыкновенная и кедровая (кедр сибирский), пихта сибирская. Леса из этих именно пород принято называть тайгой, в которой важную роль играют также можжевельники и кедровый стланик. В примеси всегда береза и осина; на вырубках и гарях береза иногда приобретает доминантную роль.

На Дальнем Востоке среди лесообразователей, кроме лиственниц Гмелина и камчатской (см. рис. 17), важны ель аянская, пихта курильская и кедровый стланик. Велика роль и берез.

Лесообразующие породы часто заходят в смежные регионы или подзоны, например таежные породы на север Европы или широколиственные породы на юг бореальной подзоны. Всюду в бореальных лесах важную роль играют многочисленные кустарники: лещина, бересклет, крушина, малина, ежевика, смородина, жимолость и многие другие. От характера биотопа зависит и участие в экосистемах трав, мхов, лишайников. При снижении температур растет доля лишайников в напочвенном покрове, при росте температур обильнее в нижнем ярусе представлены травы и кустарники, возрастает и примесь широколиственных пород; при заболачивании в напочвенном покрове возрастает роль сфагновых мхов и т.д. Все это создает усложненную фитоценологическую картину конкретных биомов бореального леса.

Характерны региональные особенности бореальных лесов. Западносибирская тайга, сложенная пятью лесообразователями (лиственница сибирская, пихта сибирская, ель сибирская, сосна обыкновенная и кедр сибирский) сильно заболочена даже на водоразделах. Такая тайга труднопроходима, ее называют урманной. Среднесибирская тайга, в которой доминирует лиственница Гмелина (даурская) с периферийной корневой системой, наоборот, редкостойна и мало заболочена. Для Камчатской тайги характерна обильная примесь берез, тополей, рододендрона, для Приморской — примесь амурского винограда, леспедецы, бархатного дерева и других маньчжурских видов. Сильно развито и залужение открытых участков.

Европейские бореальные леса, сложенные сосной обыкновенной, елями европейской и финской, отличаются обилием примесей в древесном ярусе (рябина, клен, ольха, липа и др.) и богатством кустарникового яруса. Эти леса могут быть сильно заболочены. Типы болот самые различные — от бугристых в лесотундре через Скандинавско-Карельские островные грядово-мочажинные болота «аапа», верховые болота к смешанным и низинным. Чем южнее, тем большую роль в заболачивании играет рельеф.

Во внетропической Евразии бореальные леса абсолютно господствуют. В СССР на 1981 г. они занимали 78% лесопокрытой площади (а с мелколиственными 95%). С тех пор эта доля вряд ли серьезно изменилась. В Норвегии под бореальными лесами занято 69% территории, в Польше—83, в Швеции — 85% (А. Д. Букштынов и др., 1981).

**Оробиомы.** В пределах зообиома бореальных лесов оробиомы представлены в основном горными лесами. Горная тайга чаще всего расположена южнее зональной границы равнинной тайги (см. рис. 26) и отличается появлением в сообществах некоторых специфических горных видов, хотя древостой обычно сформированы теми же, что и в равнинной тайге, лесообразователями. Выше границы леса при влажном океаническом климате располагаются пояса стлаников (Дальний Восток, Аляска, Альпы и др.) и горных лугов (Кавказ, Альпы, Апалачи, Скалистые горы Северной Америки и др.). Луговой пояс может существовать и при континентальном климате (Алтай, Саяны, Урал). При резко континентальном климате луга замещаются горными тундрами или гольцами.

**Педобиомы.** Для бореальных и смешанных лесов характерны олуговение пойм и широкое заболачивание. И пойменные луга, и болота — азональные типы растительности, связанные с гидроморфными почвами, что и позволяет рассматривать их как педобиомы. Луга представлены травостоями из многолетних мезофитов, среди которых эдификаторами являются лисохвосты, тимофеевки, мятлики, овсяницы, полевицы, костры, пырей, осоки и многочисленные двудольные (люцерна, чина, клевер и др.). Пойменные луга часто закустарены и засорены рудеральным разнотравьем. Болота умеренного пояса — это сообщества многолетних травянистых психрофитов, гигрофитов и мезофитов, формирующиеся при застойном увлажнении на торфянистых почвах. Различают верховые, низинные и переходные (смешанные) болота, в зависимости от источника и механизма переувлажнения.

Способы образования болот отражены на рис. 31. В качестве эдификаторов на болотах отмечаются осоки, пушица, вейники, камыши, тростник, а главное — разнообразные мхи (зеленые, сфагнум). Осушение болот в программах мелиорации земель дает немалые агротехнические выгоды (повышение урожайности), но при сплошном воздействии, как показывает опыт мелиорации болот Белорусского Полесья, может приводить к долгосрочным отрицательным результатам.

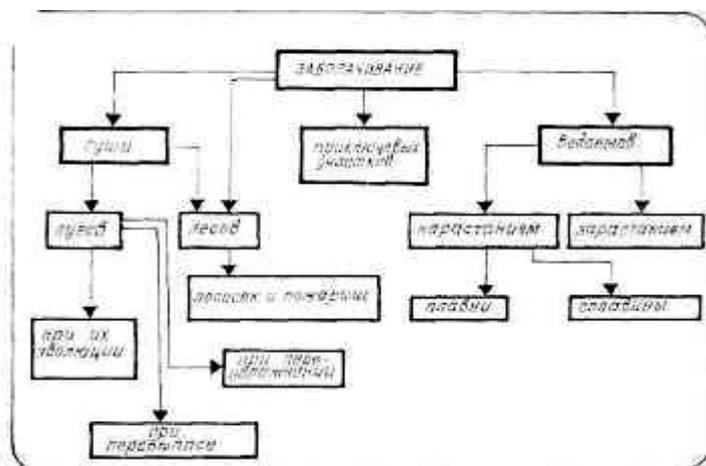


Рис. 31. Принципиальная схема заболачивания

Олугование и заболачивание свойственны не только бореальным лесам, но и неморальным (широколиственным), хотя и в меньшем масштабе.

**Зонокотон смешанных лесов.** Топография смешанных лесов зависит от ареалогии широколиственных пород: они не выносят континентального климата, но, обладая разной толерантностью к низким температурам, заходят довольно далеко на север. Так, в Европейской России они доходят до устья Невы, на Дальнем Востоке — до севера Приамурья, в Северной Америке заходят севернее Великих озер. Поскольку все это бореальные территории, то на них формируется смешанный состав древостоев — и хвойных, и широколиственных (разумеется, с примесью мелколиственных).

В Европейской России подзона смешанных лесов быстро сужается к востоку (в связи с нарастанием континентальных черт климата), за Урал не заходит, и вновь появляется лишь на юге Дальнего Востока. Там рядом с таежными «марями» (лесами из даурской лиственницы по сфагновому ковру) встречаются заросли липы в смеси с хвойными и примесью винограда амурского, аралии, чубушника (жасмина) и других деревьев и кустарников. В смешанных лесах Канады наряду с многочисленными елями (серая, Энгельмана), пихтами, лиственницами, соснами древостой формируют также осина, тополя (например, тополь бальзамический), березы и многочисленные кустарники (рододендрон канадский, сливы, голтиерин и др.). На Тихоокеанском побережье Северной Америки, теплом и влажном, формируются уникальные леса из древесных гигантов — ложной тсуги (дугласии) высотой до 70 м, белой западной сосны, гигантской туи (высотой до 45 м), пихты любимой, западного «гемлока» (тсуга разнолиственная) с примесью голтиерии, эхинопанакса, тополей.

Смешанные леса занимают немалые пространства также на юге Скандинавии. Состав широколиственных пород там, разумеется, чисто европейский (дуб черешчатый, клены).

Смешению хвойных и широколиственных пород способствует океанический или умеренно континентальный гумидный климат с теплым летом, с непродолжительными и умеренными морозами.

Почвы смешанных лесов мозаичны: под бореальными лесами они относятся к подзолистому ряду, под широколиственными — к серым лесным почвам или их аналогам, под смешанными древостоями морфология почв может склоняться к тому или иному типу. Мозаичность усиливается в связи с разной физикой грунтов и топографией болот и лугов.

Леса Беларуси относятся к экотону смешанных лесов. Рассмотрим их подробнее. Постепенность перехода от бореальных лесов к широколиственным сказалась в обособлении на территории республики трех полос, которые принято называть подзонами (в действительности, поскольку смешанные леса сами принадлежат к экотону — подзоне, эти полосы представляют собой лишь части подзоны). На севере преобладают дубово-темнохвойные леса (из ели европейской и дуба черешчатого), в средней части республики господствуют грабово-дубово-темнохвойные, на юге — широколиственно-сосновые леса (см. рис. 8). Каждой полосе («подзоне») свойственна своя доля площадей под разными формациями (табл. 17).

По данным табл. 17, доля еловых, березовых и осиновых лесов уменьшается к югу, а нарастает в том же направлении доля сосновых, дубовых, ясеневых, грабовых и черноольховых лесов. Как видим, линейную границу, отделяющую смешанные леса от бореальных и широколиственных, провести невозможно. Мы имеем дело с

континуумом, который характерен для любого экотона. В верхнем ярусе Прибалтийско-Белорусских лесов господствует сосна обыкновенная с примесью ели европейской, берез и осины. Во втором ярусе преобладает дуб черешчатый с липами и кленами. Южнее в древесный ярус входят граб, часто — дуб с ясенем, а во второй ярус — клены и вязы. Состав нижнего яруса зависит от экологических условий, очень пестрых.

Табл. 17. Участие разных формаций в составе лесов Беларуси по подзонам, % к площади подзоны (по В. С. Гельтману)

Подзоны с севера на юг	Сосновые	Еловые	Дубовые	Ясеновые	Грабовые	Березовые	Осиновые	Черно-ольховые	Серо-ольховые
Дубово-темнохвойные леса	51,7	17,0	1,5	0,2	—	18,3	4,1	5,1	2,1
Грабово-дубово-темнохвойные леса	62,9	8,7	3,3	0,2	0,3	13,6	1,9	9,1	—
Широколиственно-сосновые леса	60,2	0,8	8,1	0,3	0,4	16,2	1,1	12,9	—

Геоботаническая статистика по Беларуси отражена в табл. 18. Следует отметить, что в смешанных лесах республики хвойных все же вдвое больше, чем лиственных (более 67 % лесопокрытой площади).

Табл. 18. Площадь под типами растительности Беларуси (по И. Д. Юркевичу и В. С. Гельтману)

Типы растительности	Единицы измерения	
	тыс. кв. км	%
Леса:	71,6	34,5
из них хвойные	48,2	23,2
Луга	35,7	17,2
Болота	25,7	12,4
Культурные земли	74,6	35,9

**Животное население.** В пределах зообиома бореальных лесов мало членистоногих в почвенном ярусе экосистем, но множество насекомых в коре и под корой живых и отмерших деревьев. Плотность заселения поверхностных животных невелика. Это благородные олени, лоси, косули, медведи, волки, зайцы, бобры, рысь, лисы, реуница, норка, колонок, соболь, ласка, белка, белка-летяга, россомаха. В Сибирской тайге отмечаются также олень-марал, кабарга, бурундук, даурский еж. Богат состав пресноводных рыб: омуль, бычки, голомянки, лосось, кета, горбуша, чавыча, красная, семга, кижуч. В лесах Канады многие крупные животные представлены особыми видами — американский лось, олень-карибу, лесной бизон и др.

Южнее, в смешанных лесах, представлены зубр, бобр, бурундуки. Из птиц типичны тетерева, глухари, рябчики, кулики, клесты, дрозды, дятлы, совы, синицы, и многие другие, включая широко распространенных воробьев, сорок, ворон. Много наземных насекомых: муравьи, мухи, оводы, слепни, мокрецы, комары и пр. Встречаются клещи. Из бабочек интересны шелкопряды и словая огневка. Рептилий и амфибий мало; ящерицы, гадюки, лягушки, живородящая жаба.

В бореальных лесах Северной Америки обычны многочисленные виды зайцев, дикие кролики, северный и белохвостый олени, олень-вапити, медведь-гризли, рысь, пума, енот, канадский бобр, ондатра. Родовой состав птиц тот же, что и в тайге Евразии, есть и эндемики, но в обмене веществом и энергией таежных экосистем они большой роли не играют.

На отдельных видах прослежена динамика расселения. Схема на рис. 7 показывает расселение зайца-русака в Восточной Европе-за 100 лет (1825—1925) северо-восточная граница ареала этого вида, протянувшаяся от Пскова до Самары и устья Волги, сдвинулась на северо-восток и восток до верховьев Северной Двины и низовьев Камы, а еще через 30 лет ареал захватил весь бассейн Северной Двины, почти весь бассейн Камы, дошел до верховьев Урала и даже до северных берегов Аральского моря. Такая динамика, по-видимому, объясняется уменьшением лесных площадей, заметным сдвигом океанического климата в глубь континента: как раз с этим периодом совпадает рост уровня Каспийского моря, что связывают с усилением циклональной деятельности в бассейнах Волги и Урала.

Цепи питания и обменные процессы в лесных экосистемах мы рассмотрим в разделе о неморальных лесах (рис. 32). Здесь отметим лишь сложность пищевых цепей, охватывающих все ярусы и экологические ниши, обилие консорциев в каждой экосистеме.

**Биомасса.** Суммарная фитомасса в пределах северной тайги колеблется от 50 до 150 т/га, в средней тайге и смешанных лесах — от 150 до 400 т/га. Ежегодный прирост фитомассы — 40—80 ц/га (не тонн!), в смешанных лесах — 80—100 ц/га. Существенны колебания прироста в зависимости от степени континентальности климата. Например, среднетаежные леса Западной Сибири имеют ежегодный прирост фитомассы около 50 ц/га, тогда как в Приморье или в Канаде—80—100 ц/га. Прирост фитомассы зависит и от сумм годовых осадков (табл. 19).

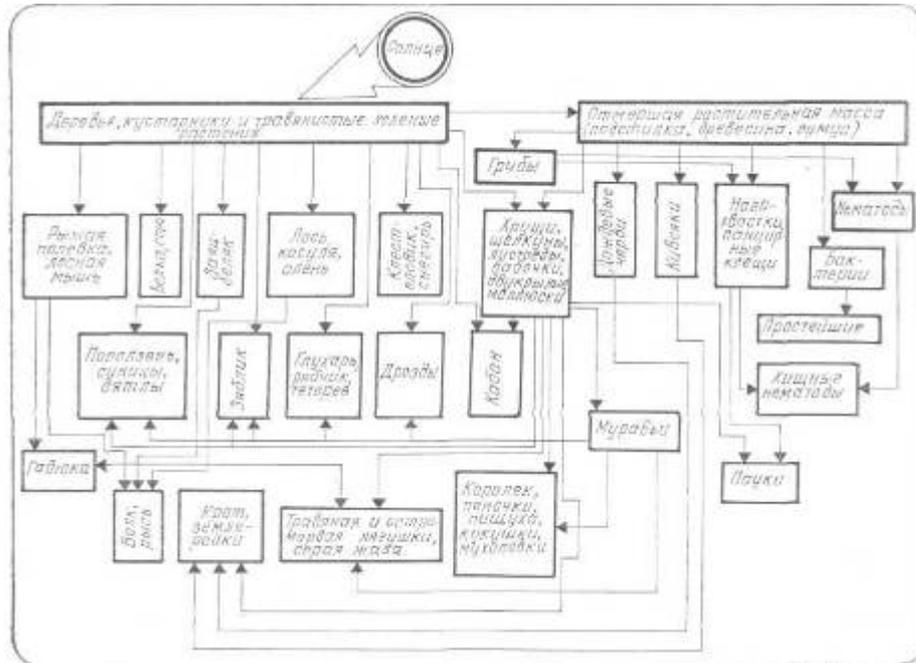


Рис. 32. Основные пищевые цепи и потоки энергии в экосистемах смешанных и широколиственных лесов (по А. Г. Воронову и др.)

Табл. 19. Прирост древесины смешанного леса (сухой вес) в зависимости от осадков и площади листьев (по А. А. Молчанову)

Показатели	Осадки за год, мм						
	301	361	488	530	594	605	среднее
Масса листьев в растущем состоянии, т/га	9,0	9,0	9,4	10,8	11,2	12,7	10,3
Площадь листьев, тыс. м <sup>2</sup>	55,5	55,6	58,0	66,6	70,0	75,2	
Текущий прирост, т/га:							
стволовой древесины	6,0	9,3	10,4	11,2	12,9	13,5	10,2
ветвей	1,3	2,1	2,2	2,7	2,9	3,1	2,3
корней	0,8	1,2	1,3	1,5	1,6	1,8	1,3
Итого	8,1	12,6	13,9	15,4	17,4	18,4	13,8
Прирост от общей массы древесины, %	58,0	91,5	99,8	111,8	122,5	133,3	100,0

**Биологические ресурсы.** Начинать оценку лесных ресурсов принято с древесины. В пределах бореальных лесов Евразии запас древесины оценивается в 62 млрд м<sup>3</sup>. Сюда следует добавить и запас древесины мелколиственных пород (10 млрд м<sup>3</sup>). В Канаде запас древесины по всему зообиому бореальных лесов составляет 24 млрд м<sup>3</sup>, в США — около 13 млрд м<sup>3</sup>. Однако не следует упускать из вида и такие биоресурсы, как грибы, ягоды (клюква, например, в бореальных лесах Северной Америки приносит большой доход и идет на экспорт),

лекарственные растения, дичь, пушнину и т.п. К сожалению, статистика по этим биоресурсам разрознена и неполна.

Оробиомы. Распределение их по высотному профилю на большей части зонобиома подчиняется океанической схеме. Поясная колонка начинается с лесов, близких к зональным (Урал, Дальний Восток, Северная Америка). В горах Сибири поясность континентальная: в нижней части идут степи, считающиеся экстразональными. В надлесном ярусе гор последовательно сменяют друг друга снизу вверх горная лесотундра и тундра, местами — гольцы. Во влажных условиях — луга (Алтай, Дальний Восток, Канада), в резко континентальных — горные лесостепи (Тува).

### 3. ЗОНОБИОМ НЕМОРАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

Общая характеристика. Неморальными называют широколиственные леса умеренного пояса. В отечественной биогеографии их рассматривают в ранге подзоны, в зарубежной — в качестве самостоятельного зонобиома. Широколиственные леса распространены в Европе до Урала, на Дальнем Востоке, в США и на юго-востоке Канады (см. рис. 26, 6). В СССР (границы 1990 г.) они занимают всего 5% лесопокрытой площади. К этому следует добавить, что неморальные оробиомы имеются на Кавказе, в Гималаях, Турции, Альпах, на Балканах и в южной части Анд.

Неморальные леса сопряжены с районами океанического и умеренно континентального климата: теплое влажное лето, не очень холодная, относительно непродолжительная зима, отсутствие сильных морозов, достаточно высокий уровень осадков (см. рис. 29, А, Б). Разные широколиственные породы неодинаково реагируют на экологические факторы. Дуб черешчатый, например, обитает в относительно широком диапазоне показателей влажности почв (не выносит заболачивания) и их механического состава (не выносит песков). Другие породы более прихотливы: рябина не выносит переувлажненных почв, а черная ольха — сухих и т.д.

Структурно неморальные леса значительно сложнее бореальных. Они многоярусны: в наших дубравах насчитывается до 8, в дубравах США — до 12 ярусов. Богаты и травостой этих лесов, хотя в североамериканских неморальных лесах травостой бывает несколько подавлен верхними ярусами. Да и сам древесный ярус выше, чем в бореальных лесах: до 30 м и более. Моховые варианты, столь частые в бореальных лесах, здесь редки, а лишайниковые и вовсе отсутствуют. Набор жизненных форм вообще иной, чем в бореальных лесах. Некоторое уменьшение осадков по сравнению с предыдущим зонобиомом и характер подстилки (листовая) снижают или вовсе устраняют промывной режим почв, в связи с чем подзолы в этом зонобиоме сменяются серыми лесными почвами.

На границах с другими зонобиомами по высотному градиенту широколиственные леса изреживаются, превращаются в редколесья, а по термическому градиенту смешиваются с древостоями другой экологии (хвойными бореальными или субтропическими).

Неморальные леса отличаются большой активностью обменных процессов. Достаточно сказать, что на одном дереве взрослого дуба насчитывается до 25 тыс. листьев, не меньше их и у бука, и у других широколиственных пород. Соответственно очень высоки темпы ассимиляции и накопления органики. Суммарная ассимиляция древесного яруса исчисляется более чем двумя десятками тонн в год, а прирост древесины составляет около 10 т/год (см. табл. 19). Максимальная продуктивность деревьев отмечается в возрасте 35—40 лет, но остается достаточно высокой до 80 лет.

Лесообразующие породы сугубо региональны. В Западной Европе это бук, каштан, дубы летний, пушистый, скальный и другие, граб, клены (более 25 видов), шелковица, вязы, ясени и др. В Восточной Европе — дуб черешчатый, липа, граб, бук, черная и серая ольха, клены, вяз, ясень. На Дальнем Востоке дуб монгольский, клен укурунду, ясень маньчжурский, вяз приморский, гледичия, маньчжурский орех и многие другие породы. В Северной Америке — множество видов дуба (каштановый, алый и др.), вяза, клена (в том числе гикори), есть также тюльпанное дерево, несколько видов ореха, акации, гледичии, айланты и пр.

На границах с другими зонобиомами в неморальных лесах появляются бореальные породы или виды из степного зонобиома, или субтропические породы.

Животное население неморальных лесов имеет следующие особенности: рекордное в умеренном поясе обилие беспозвоночных (особенно в подстилке), рептилий и амфибий, сравните тью большую плотность наземных животных (зубры, бизоны, олени, косули, кабаны, волки, зайцы, барсук, ежи, дикобраз), множество птиц. Численность и функциональная роль таежных видов резко сокращается (например, бурого медведя). Консортивные (пищевые) связи в экосистемах этого зонобиома многообразны: от продуцентов потоки энергии идут к млекопитающим и птицам-фитофагам, от них — к хищникам, к которым сходятся потоки энергии и от подстилки, древесины через беспозвоночных (см. рис. 32).

Биомасса. В неморальных лесах биомасса в среднем составляет 120 ц/га в год, а суммарная фитомасса (надземная и подземная) доходит до 400 т/га и более, т.е. по меньшей мере вдвое выше, чем в бореальных экосистемах (см. табл. 19).

Биологические ресурсы. В неморальных экосистемах в валовом измерении биологические ресурсы скромнее, чем в бореальных лесах. На широколиственные породы в СССР в 1981 г. приходилось, например, всего 2,5 млрд м<sup>3</sup> запасов древесины, что составляет чуть больше 3% общих запасов. В неморальных лесах США эта

доля больше — до 40%, зато поделочное качество древесины широколиственных пород значительно выше. Богаче и охотничьи ресурсы, правда, всюду сильно истощившиеся.

Оробиомы. В пределах зонобиома неморальных лесов оробиомы заметно скромнее по набору типов поясности (отсутствует континентальный класс), но сложнее по строению. Над широколиственными лесами обычны пояса смешанных, затем горных хвойных лесов, в надлесных поясах Северного полушария господствуют луговые, а Южного — криволесные и луговые типы оробиомов. Имеются различия и между оробиомами регионов с летним и зимним максимумом осадков. При зимнем максимуме осадков, например, в неморальной зоне Западной Европы дубовые, буковые, грабовые леса сменяются вверх по склонам сосновыми, еловыми, лиственными лесами, а те — можжевельниковыми. Выше границы леса идут сообщества стлаников и лугов. При летнем максимуме осадков, например, на севере Японии, снизу вверх сменяются следующие пояса: сначала леса дубовые, буковые, вязовые, кленовые, пихтовые, лиственничные, из аянской ели с бамбуком в подлеске, выше 800 м — елово-пихтовая тайга с бамбуком, выше 2000 м — каменноберезовые леса, ольховое криволесье, заросли рододендрона, а вершины заняты горными тундрами с пятнами лугов.

Приведем для сравнения состав высотных поясов Аппалачских гор (снизу вверх), где максимум осадков тоже приходится на лето. Нижний пояс состоит из листопадных лесов (дубовых, каштановых, из тюльпанного дерева), перевитых лианами субтропической природы (виноград, например). В пределах пояса смешанных лесов обычны заросли сахарного клена, желтой березы, тсуги канадской и Каролинской, многих видов пихт и сосен с примесью буков и грабов. В поясе хвойных лесов сообщества формируют туя западная, ель Мериана и красная, пихта бальзамическая. Выше границы леса идут заросли рододендрона и ольхи, сменяющиеся лугами.

#### 4, 5. ЗОНОБИОМЫ СУБТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСОВ

Субтропические леса и кустарники. Согласно классификации Г. Вальтера, субтропические леса и кустарники объединяют два самостоятельных зонобиома (см. табл. 14): жестколистные леса и кустарники стран со средиземноморским климатом (IV) и тепло-смеренные вечнозеленые лиственные леса стран с муссонным климатом (V). На карте (см. рис. 26) они обозначены соответственно индексами 4 и 5. Это действительно разные зонобиомы. Их объединяет лишь субтропическая термоэкология: зимняя вегетация и обилие вечнозеленых растений. Все остальное различается.

Климат. Средиземноморским принято называть субтропический климат с влажной теплой (обычно вегетационной) зимой и жарким сухим летом. При таком климате летом наблюдается дефицит увлажнения и соответственно господствуют ксероморфные виды (опадание листвы, редукция листьев в колючки, гляцевая жесткая листва и т.п.). Леса и кустарники такой экологии растут не только в Средиземноморье, но и на Тихоокеанском побережье США, на юге Чили, в Юго-Западной Австралии, т.е. практически на всех континентах, кроме Азии (см. рис. 26). При таком географическом разбросе естественно обилие местных вариантов зарослей со своими названиями.

Муссонным называют климат, при котором именно летом в вегетационный период наблюдается максимум осадков, приносимых с океана муссонами, но и зимой сохраняется в основном гумидный режим. Никакого дефицита увлажнения при таком биоклимате не наблюдается (исключение — низовья р. Инд, где между летними муссонами отмечается биологическая засуха). В теплоумеренном поясе субтропиков муссонных областей растут в основном вечнозеленые леса из мезофитных деревьев, роль же кустарников резко снижена. Такие леса мы встречаем в Японии, Китае, Юго-Восточной Австралии, Южной Африке, Южной и Северной Америке, т.е. тоже на всех континентах, кроме Европы (см. рис. 26).

Различия между средиземноморским и муссонным климатом показаны на климатограммах В и Д (см. рис. 5). Характеристику биомов субтропических лесов приведем отдельно для того и другого биоклимата.

Зонобиом средиземноморских лесов и кустарников (см. рис. 26, зонобиом 4; табл. 14, IV). Характеризуется растениями-доминантами, приспособленными к летней засухе (ксероморфоз, эфемеризация растений, суккулентность и пр.). Типично флористическое богатство зонобиома: не менее 6 тыс. видов, в том числе 400 видов деревьев и кустарников. Хвойные и лиственные породы растут в паритете (т.е. в равных долях). Биоценозы на плакоре отличаются ксерофилизацией всех ярусов.

Среди деревьев-эдикаторов обычны как вечнозеленые, так и с опадающей листвой. Вечнозеленые заросли создают лавр, дубы средиземноморский и пробковый, олеандры, некоторые фиштышки, сосны, можжевельники, дрок, мирты, кипарисы, ливанский кедр, пихты, розмарин, маслины, древовидный вереск, лаванда и др. К вечнозеленым относятся и средиземноморские хвойные леса из белой пихты, кедров, ели оморийской и др. Леса и кустарники с опадающей листвой формируют платаны, инжир, бук, граб, многие местные дубы, лавровишня, падуб, виноград, каменная липа, фиштышка и др.

Различают много типов средиземноморских зарослей. Среди них широко распространен маквис (= макки) — многовидовые заросли вечнозеленых кустарников высотой 1,5—4,0 м (раkitник, фиштышка, непорочное дерево, маслина, ладанник, мирты), обычно колючих, ксероморфных. Часты вторичные маквисы, формирующиеся после сведения лесов. Они встречаются всюду в Средиземноморье. Одновидовые такие же заросли называют ложным маквисом (Балканы, Турция). Гарига — это сообщества низкорослых (0,5—1,0 м) вечнозеленых кустарников, распространенных от Франции до Палестины — дуб кермековый, тимьян, асфоделии,

молочай, мирты, карликовые пальмы.

Шибляк — это вторичные после сведения лесов заросли кустарников с опадающей листвой. Доминируют держидерево, дубы, сирень, бобовник и др. Этот тип растительности обычен на Балканах. Фригана, строго говоря, не лесной тип растительности. Она сложена ксерофитными кустарниками и растениями-подушками на месте сведения маквиса или леса. Эдификаторы (лаванда, тимьян, шалфей, тениста, терновник и др.) обычны в Западном Средиземноморье. Все перечисленные выше типы зарослей развиты на коричневых лесных почвах или красноземах (терра росса).

Экологически довольно близка к средиземноморским лесам и кустарникам растительность Южной Африки. Зимы там обычно холодные, пасмурные (хотя и без заметных морозов), лето жаркое -и солнечное. Но особенно хороша весна с буйным цветением растений (вспомним, что это центр многообразия декоративной флоры). Сообщества формируют преимущественно травянистые виды, на дюнах — кустарники (протейные, вересковые и др.), на побережье много зарослей листопадных деревьев, суккулентов. Много хвойных. Почти все сообщества заметно опустынены деятельностью зайцев, завезенных первыми мореплавателями, а также чрезмерным выпасом и рекреационными нагрузками.

Американские вечнозеленые субтропические кустарниковые заросли часто называют чапараль. Это сообщества кустистых дубов, вереска, ирги, ладанника, слив, опунций, акаций, хвойников, пар-кинсонии и других эдификаторов. Чапараль — аналог маквиса, но другого состава эдификаторов. В Чили различают также маторраль — переходный тип от субтропических к тропическим зарослям. Там растут сатурея, галопаппус и др. Характерно, что средиземноморский (по экологии) тип субтропических экосистем — эти не столько леса, сколько именно кустарниковые заросли.

Настоящие леса встречаются в виде оробиемов, горных поясов, где летняя засуха не так остра, а земледелие не повсеместно. Примером таких лесов служат притихоокеанские леса США, сложенные гигантами растительного мира. Среди них секвойя гигантская. Экземпляр такого дерева под названием «Генерал Шерман» (штат Невада) имеет высоту 83 м и массу 6100 т. Помимо секвойи гигантской, имеются и другие, крупные по размерам лесообразователи (см. гл. 4).

В средиземноморских лесах и кустарниках отсутствуют крупные животные, что естественно при земледельческой цивилизации и обилии труднопроходимых зарослей. Зато много членистоногих — жуки, пауки, скорпионы и др. Много змей, ящериц, амфибий, птиц (фазаны, куропатки и др.), грызунов (слепыши, серые хомяки, полевки, зайцы). Встречаются лани, благородные олени (изрядно истребленные). Соответственно много хищников: гиена, шакал, волк, лисица. Почти все виды — ксерофилы. Из рептилий отметим ящеричную змею, множество полозов, ящериц. Характерна высокая плотность заселения экосистем животными.

Пищевые цепи в экосистемах складываются от зеленых растений и подстилки к фитофагам (позвоночные и беспозвоночные), от них — к хищникам (млекопитающие, птицы). Консортивные связи очень сложны, а самих консорций в экосистемах множество.

Биомасса (суммарная) колеблется в диапазоне 150—400 т/га и даже больше. Прирост фитомассы в разных типах зарослей неодинаков: в гариге—100 ц/га в год, в шибляке и маквисе — 200—240 ц/га. Но эти показатели год от года сильно меняются, в зависимости от состояния минимум-фактора (увлажненность). Чем выше в горы, тем меньше годовичная изменчивость продуктивности биомов.

Зонобиом муссонных субтропических лесов (см. рис. 26, зонобиом 5; табл. 14, V). В типичном виде представлен в Китае, Японии, на юге Кореи. На других континентах встречаются экологические аналоги этих лесов. Минимум-фактором там является уже не увлажненность (ее при муссонном режиме осадков, как правило, достаточно), а тепло. Поэтому формируются экоклинны по температурному градиенту с юга на север, а в горах — снизу вверх.

Господствуют многоярусные, сложного состава летнезеленые леса. Экологически доминируют мезофиты-макротермы, физиономически — широколиственные и мягколиственные или хвойные, в основном вечнозеленые леса из криптомерии, туи, филодендрона, камелий и др. Но много пород и с опадающей листвой. В верхнем ярусе там обычны каштан, птерокария, буки, ольха, лиственница японская, глицинии, клены, дубы, много бамбука, винограда.

Для животного населения зонобиома характерно обилие древесных видов: медведь-панда, обезьяны, белки. Много хищных (красный волк, лисы, енотовидная собака, тигры), копытных (кабаны, короткорогий козел, олень). Много птиц и насекомых. Живут там и самые северные обезьяны в мире — японские макаки, питающиеся в горах плодами и листьями, а на побережье океана — крабами. Консортивные связи в этих лесах изучены слабо.

Биомасса в лесах муссонного типа существенно выше, чем в средиземноморских зарослях: суммарная — более 400 т/га, прирост — более 240 ц/га в год.

На востоке Австралии существует аналог муссонных лесов, сложенных гигантскими эвкалиптами, акациями, терминалией, падубом, колючими витганидиями и др. В сухих субтропических лесах Австралии формируются так называемые «леса без тени», где разреженные древостой образуют ксерофитные эвкалипты и споролобус. На севере Новой Зеландии субтропические леса сложены подокарпусами, лаурелией, агатисом. Травостой в австралийских лесах ксерофилизированы (бородач и ковыли доминируют). При дальнейшей ксерофилизации эти заросли получают название скребы. Животное население скребов — кролики, кенгуру, динго,

коала и др. Данных о пищевых цепях в скребах недостаточно.

Оробиомы. В субтропических лесах средиземноморского и муссонного режимов увлажнения оробиомы тоже различаются между собой. В горах Средиземноморья обычны океанические высотно-поясные спектры. Снизу вверх сменяют друг друга вечнозеленые и листопадные леса и кустарники (доминируют лавры, олеандры, каркас, фисташки, дубы, буки), мелколиственные (вплоть до березовых), хвойные (из сосен, елей, можжевельников, лиственниц). Выше границы леса обычны высокотравные луга, кустарниковые заросли (из можжевельников, тенисты, вересков) и ковровые травостой.

Содержание этих высотных поясов от региона к региону может существенно меняться. Например, на Канарских островах нижний пояс складывается в виде суккулентной полупустыни, над которой начинается пояс лавровых и вересковых зарослей. На о. Тенериф над лавровым поясом идут горные леса из Канарской сосны, а на заветренных склонах встречаются фрагменты пояса горных полупустынь (2600—3000 м), над которыми пояс холодных пустынь.

В горах с муссонным теплоумеренным климатом (Восточная Азия) поясная колонка начинается с лесов из криптомерии, туи, кипарисов, сосен с примесью дубов и с подлеском из падуба, мирта, тунга, бамбука. Выше идут леса из сосен, вечнозеленых лавровых, гинкго, бука. Над ними (выше 1700—2000 м) появляются пихтовые леса с примесью тсуги, кленов, яблонь. Выше границы леса (3000—3600 м) идут заросли рододендронов и луга.

Как видим, муссонные горные леса и по составу, и по структуре заметно богаче горных лесов со средиземноморским режимом осадков.

## 6. ЗОНОБИОМ ЗЛАКОВНИКОВ (СТЕПИ, ПРЕРИИ, ПАМПАСЫ)

Общая характеристика. Злаковники — это безлесные сообщества многолетних ксерофитных трав. В Евразии это степи, в Северной Америке — прерии, в Южной Америке — пампасы. В Австралии устоявшихся названий злаковники не имеют. Территориальная разобщенность злаковников связана с минимум-фактором увлажнения. Водный дефицит летом обусловлен географически (асимметрия распределения осадков, барический рельеф и т.п.), как свидетельствует карта на рис. 4. Именно резкость водного дефицита вызывает региональные различия.

По данным учета 1983 г., площадь злаковников мира составляет около 3 млрд га: в Северной Америке — 354 млн га, в Южной Америке — 443, в зарубежной Азии — 537, в СССР (в границах 1990 г.) — 374, в Западной Европе — 87, в Африке — 798, в Океании — 485 млн га.

В степях (рис. 33, А) осадков выпадает 350—450 мм в год, в прериях — до 800, в пампасах — 600 мм в год. Как видим, не так уж и мало. Но дело в том, что во всех этих биомеях наблюдается засуха, период с обостренным водным дефицитом. От широтного положения зависит испаряемость, а положение это разное: степи целиком находятся в умеренном поясе, прерии — в умеренном и субтропическом, пампасы — целиком в субтропиках. Соответственно и выраженность засухи разная.

Топография злаковников сугубо региональна. Степи Евразии вытянуты в виде зоны с запада на восток. В Сибири встречаются степи в межгорных котловинах, но это скорее оробиомы, а не экстразональные зонобиомы. Прерии вытянуты в меридиональном направлении и занимают середину материка Северной Америки, где сильнее выражена континентальность климата. Положение пампы на Атлантическом побережье Южной Америки связано с особенностями местной циркуляции, как и патагонских степей. Иногда к зонобиому злаковников относят и пустыни умеренного пояса (табл. 14), довольно часто — полупустыни. Все эти расхождения связаны с недостатками классификации биомов.

Под злаковниками формируются богато гумусированные черноземы и темно-каштановые почвы.

Безлесие зонобиомы вызвано не только засухой. Дело в том, что в злаковниках (см. рис. 26, 7) леса на плакоре нет, а во внеплакорных условиях (овраги, балки, дно речных долин и пр.) лес растет. Безлесие на плакорах связывают в основном с конкуренцией трав. Травостой формирует мощную дернину, препятствующую прорастанию семян деревьев. А если дерево и прорастает, то вступают в силу такие ограничители, как дефицит влаги, засоленность почвенных растворов, ветры-суховеи и т.п. Безлесие, впрочем, не исключает обитания на плакоре кустарниковой жизненной формы.

Относительно генезиса злаковников единой точки зрения не выработано. Ясно лишь, что это относительно молодой ландшафтный тип растительности, флора которого частично унаследована от флоры палеоперерий неогена, а частично — от лесной флоры межледниковий.

Само же появление зонального степного ландшафта связывают с ледниковым периодом, с окраинно-ледниковыми водоразделами, слабо увлажнявшимися осадками в условиях стационарного антициклона над ледником. Это модель генезиса криоксерофитных молодых перигляциальных зональных степей.

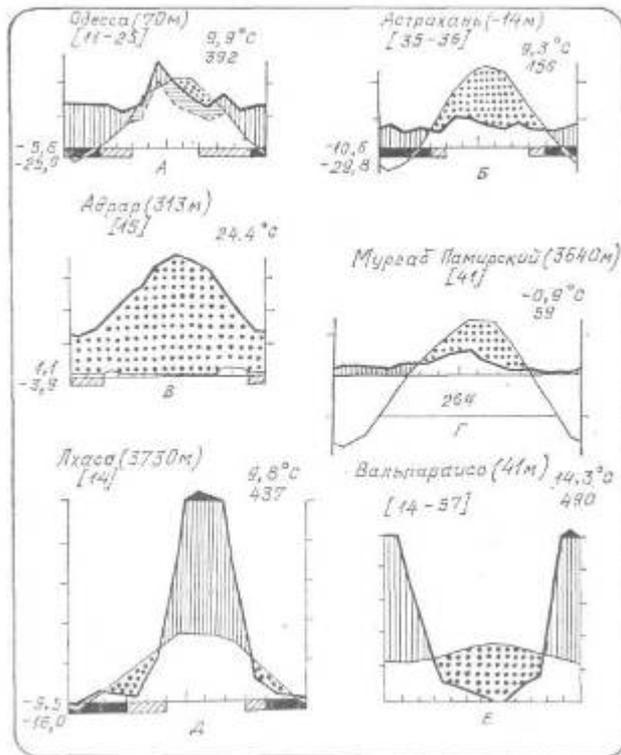


Рис. 33. Климатограммы, иллюстрирующие биоклиматы аридных биомов (по Г. Вальтеру):

А — европейских степей; В — европейских полупустынь; В—субтропических пустынь Алжира; Г — высокогорных пустынь Памира; Д — высокогорных пустынь Южного Тибета с муссонным климатом; Е — тропических пустынь Чили

Существует и другая гипотеза, в соответствии с которой первичными были все же доледниковые травостой, развивавшиеся в теплых и сухих условиях. С наступлением похолоданий в плейстоцене эти термоксерофитные степи, вынужденно адаптируясь к холоду, частично трансформировались в криоксерофитные перигляциальные (в эпохи оледенений) и в современные зональные (в межледниково-вья и голоцене). Согласно этой модели, современные зональные степи скорее термоксерофитны, чем криоксерофитны, и не так молоды, как следует из первой гипотезы.

Важным в формировании злаковников считают фактор выпаса (не домашнего скота, появившегося относительно недавно, а крупных стад диких копытных). Выпас вызвал у растений соответствующие системы защиты от полного поедания: накопление кремния, одревеснение тканей, аккумуляция фенолов и другие, направленные на превращение растений в неподаваемые полностью или частично. Тем не менее, большинство злаковников морфогенетически приспособлено к выпасу, они обладают высокой отавностью (способностью к вторичному отрастанию), устойчивостью к вытаптыванию и т.п.

Ценозообразователи в зонобиоме злаковников тоже разные. В степях на плакоре господствуют ковыли, типчак степной, овес степной, пырей, мятлик степной, тимофеевка степная, тонконог, костры, а также двудольные травы — шалфей, тимьян, полыни, солянки, ромашки, горичвет, котесвник и многие другие. В прериях сообщества тоже формируются в основном злаками: трава Грейама, бизонья трава, бородач, аристида, тонконог, пырей, ковыли, костры. Но обильны и двудольные, в том числе высокотравные: астры, флоксы, подсолнухи, фиалки, рудбеккии, юкки, опунции, кактусы и пр. В пампасах травостой заметно беднее. В них участвуют аристида, перловик, ковыли, осоки, ячмени, люцерна, вербена, портулак и т.п. В степях Патагонии обычны мятлики, типчак, ковыли, астромерии, табак, хвойники.

В неплакорных условиях зонобиомы встречаются богатые по составу и сложные по строению широколиственные леса — дубравы, бучины, грабины, кленовники, ясенники и многие другие. Вдоль рек формируются ивняки, тополевики, заросли лоха, тростника, камыша, тускароры и т.п.

Все разнообразие травостоев в злаковниках укладывается в несколько жизненных форм. По соотношению злаков, двудольных трав и полукустарников степи и прерии делятся на подзоны. Подзона северных луговых степей Евразии лучше выражена в венгерских пуштах, степях Украины и Европейской России. Для подзоны типичны обилие двудольных трав в паритете со злаками (среди которых много корневищных и мало дерновинных) и примесь кустарников. Луговые степи часто называют красочными из-за частой смены аспектов: от ранней весны к поздней осени степь до 11 раз меняет облик в связи со сменой фенологических фаз. Луговые степи имеют отчетливо ярусное строение травостоев. В верхнем ярусе русских степей (высотой до 100 см) отмечены коровяк,

зопник, хризантемы, тысячелистник. Во второй ярус (до 70 см) попадают ковыли, в третий (высотой до 40 см) — типчак, шалфей, фиалки, анемоны, душистый колосок, зверобой, чабрец и др. Иногда отмечается и напочвенный покров. Продуктивность фитомассы луговых степей — до 110 ц/га в год.

Восточные луговые прерии Северной Америки отличаются богатейшими травостоями, сильной задернованностью и погодичной изменчивостью феноритмов (засухи). Восточнее 100° западной долготы на Великих равнинах располагаются высокотравные прерии, которые экологически можно сопоставить с луговыми степями Евразии. Травостои в них формируют бородачи, ковыли, вейники, канареечник, астрагалы, флоксы, фиалки, анемоны, традесканции. Продуктивность прерий — до 200 ц/га.

Подзона южных типичных степей Евразии распространена от Украины до Маньчжурии. Там мало двудольных трав, господствуют дерновинные злаки (в связи с чем растительность этой подзоны часто называют ковыльными степями). Значительно больше эфемеров, а кустарников меньше. На юге подзона опустынивается: появляется много полукустарников (полыни) и травянистых солянок. Типичные степи реже меняют аспект (до трех раз в сезон). Иногда смена аспекта связана с антропогенными воздействиями, например с перевыпасом, что вызывает смену доминирующих сообществ.

Западные злаковые прерии низкотравны (аналог типичных степей Евразии), отличаются неустойчивой феноритмикой (бывают сильные засухи). Травостои состоят преимущественно из злаков (ковыли, бизонья трава, трава Грейама) с примесью горной лилии, дикого лука, полыни, осок, тонконога, а на юге — с примесью опунции, кактусов и юкки. Вегетационный период короче, а засуха продолжительнее, чем в высокотравной прерии. Продуктивность злаковых прерий 140 ц/га в год.

Пампасы на подзоны не подразделяются. Для них типичны плотные, но не сложные по структуре осоково-злаковые травостои, обилие подушечных растений и крайне низкая продуктивность фитомассы — всего 10—15 ц/га. Пампасы — хорошие пастбища, но в связи с перевыпасом появляются многие заносные виды (ячмень, плевел, фенхель, желтая люцерна и др.).

В ограниченных по площади злаковниках Австралии преобладают злаковые травостои из бородача, спинифекса, перловника, дантонии, травы Митчелла и др. Эти злаковники опустынены примесью солянок и прутняка. Много и кустарниковых форм, и низких деревьев (казуарины, эвкалипты, акации). Продуктивность фитомассы очень низка — 10 ц/га.

Все злаковники земного шара, особенно в луговых подзонах, сильно распаханы.

Животное население зообиома злаковников характеризуется обилием грызунов, множеством землероев, рептилий, хищных птиц и млекопитающих, большой долей ксерофилов. В степях обычны сурки, хомячки, суслики, заяц-толай, сайгак, кулан, волк, лиса-корсак, шакал, из птиц — дрофа, степной орел. Для прерий характерны бизоны, олень-вапити, американский олень, вилорогая антилопа, олень «гуанако», койот, луговая собака, земляная белка, из птиц — журавли, цесарки и др. В пампасах встречаются пампасный олень, грызуны, многочисленные змеи и ящерицы, много муравьев.

В связи с сельскохозяйственным освоением животный мир злаковников обедняется. Особенно заметно снижается обилие крупных животных (бизоны, олени).

Пищевые цепи в экосистемах злаковников можно представить на примере степей (рис. 34). Несмотря на относительную простоту ярусного строения степных экосистем, консортивные связи в них, как видим, довольно сложные. В основном они базируются на двух блоках — на продуцентах (зеленые растения) и отмершей биомассе. Связь между блоками реализуется на уровне насекомых.

Биомасса зообиома охарактеризована выше. Здесь уместно лишь отметить явное преобладание подземной фитомассы, что и обеспечивает высокую гумусированность почв злаковников.

Биологические ресурсы. В почвах зообиома злаковников аккумулируется преимущественно большая масса гумуса. По данным В. А. Ковды, в черноземах степей в метровом слое содержится до 550 т/га гумуса. Он аккумулирует огромную энергию — до 360 ккал/см<sup>2</sup> в год. Почвы степей и прерий — это основа зернового хозяйства во внутритропической части мира. Отметим также кормовые (выпас) и охотничьи ресурсы злаковников.

Оробиомы. В первую очередь представлены множеством вариантов горных степей в поясной схеме аридных гор. При этом, чем выше показатели аридности и континентальности, тем выше располагается горно-степной пояс. Характерно также остепнение смежных высотных поясов (рис. 35). Состав горных степей несколько отличается от равнинных участием в травостоях горных эндемиков видового ранга, хотя родовая принадлежность та же, что и в зообиоме. Много в горных степях и производных (вторичных) сообществ — колючетравий и пахучего разнотравья (тимьян, шалфей).

К оробиомам следует отнести и экстразональные котловинные степи Сибири.

Поясная колонка гор степной зоны (и ее аналогов) начинается со злаковников, над которыми формируются лесные и надлесные высотные пояса, т.е. поясность в этих горах всегда относится к континентальному классу.

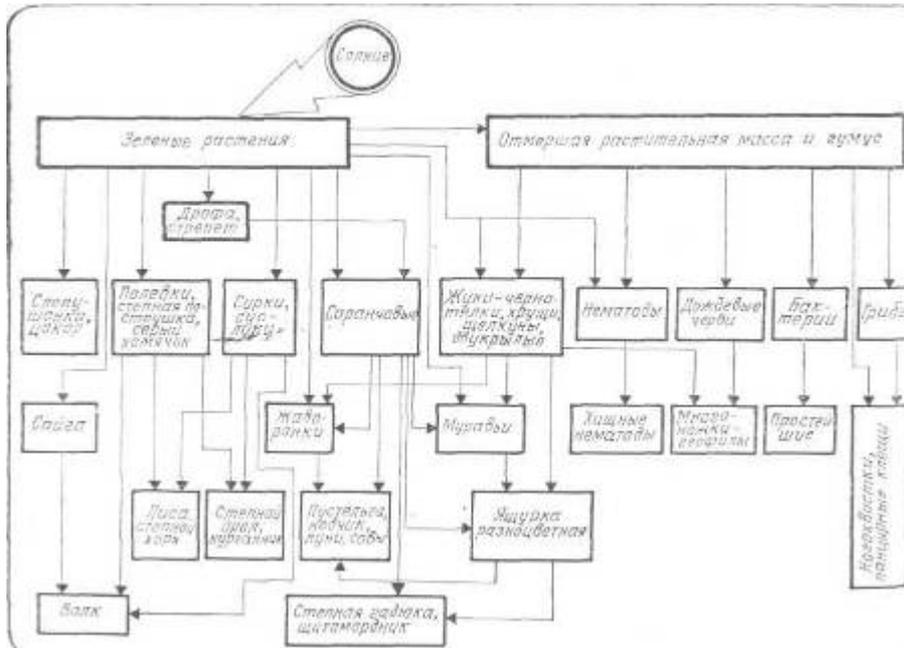


Рис. 34. Пищевые цепи и потоки энергии в экосистемах степей умеренного пояса (по А. Г. Воронову и др.)

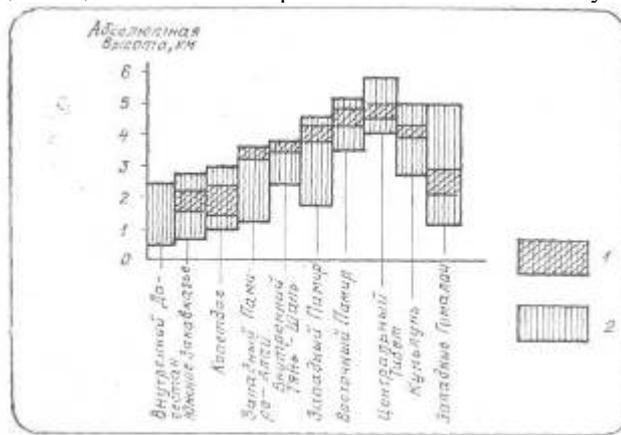


Рис. 35. Высотное положение горно-степного пояса в горах Евразии (по О. Е. Агаханянцу): 1 — пояс горных степей; 2 — высотный диапазон остепнения

### 7. ЗОНОБИОМЫ ПУСТЫНЬ

Общая характеристика. Пустыни как зонобиомы трудно поддаются определению на основе биологических признаков. К числу таких признаков относили полукустарниковую жизненную форму как господствующую в растительном покрове, но выяснилось, что в разных экологических типах пустынь эта жизненная форма не всегда господствует. Считалось, что в пустынях организация живого не достигает экосистемного уровня, но это была ошибка: в пустынях отлично функционируют экосистемы. Были и другие биологические критерии (отсутствие длительно вегетирующих трав, несомкнутость растительного покрова, господство в экосистемах настоящих ксерофитов и др.), но все они не были исчерпывающими.

Пришлось обратиться к физико-географическим признакам (сухость, жара, высокая испаряемость и др.). С помощью формул, отражающих отношение осадков к испаряемости, удалось рассчитать степень аридности (засушливости) территорий и разделить их на ультрааридные, аридные и полуаридные (рис. 36). Если сопоставить карту аридности П. Мейджса (см. рис. 36) с картой зонобиомов Г. Вальтера (см. рис. 26), то будет видно, что с полуаридными территориями совпадают степи и полупустыни, с аридными и ультрааридными — пустыни.

Заметим также, что аридные области встречаются во всех тепловых поясах, кроме арктического, и даже в высокогорьях (Тибет, Памир и др.). Следовательно, пустынными могут быть как зонобиомы, так и оробиомы. Хорошо согласуется с картой П. Мейджса и схема на рис. 26.

Таким образом, в биогеографическом смысле пустыни — это экосистемы, функционирующие на плакоре в условиях семиаридного, аридного и ультрааридного биоклимата. На рис. 33 показаны особенности биоклиматов зонозотона полупустынь (Б) и зонобиома субтропических пустынь (В). Биоклиматы пустынь отличаются

высокими температурами и длительностью биологической засухи (в Алжире она практически круглогодичная при средних температурах более 24 °С). Климатограммы горных пустынь (рис. 33, Г, Д) показывают, что это холодные пустыни с длительным периодом отрицательных температур и низкой (иногда ниже 100 мм) суммой годовых осадков.

Всего на земном шаре равнины разной степени аридности занимают 33,6% площади суши, в том числе ультрааридные— 4, аридных— 15, семиаридных (полуаридных) — 14,6%. В границах СССР 1990 г. аридные равнины составляли 6,2 млн км<sup>2</sup>, т.е. 28% территории, или 0,7% площади суши земного шара. Из них пустыни занимали 2,4 млн км<sup>2</sup>, из которых 2,1 млн км<sup>2</sup> пришлось на азиатскую часть страны.

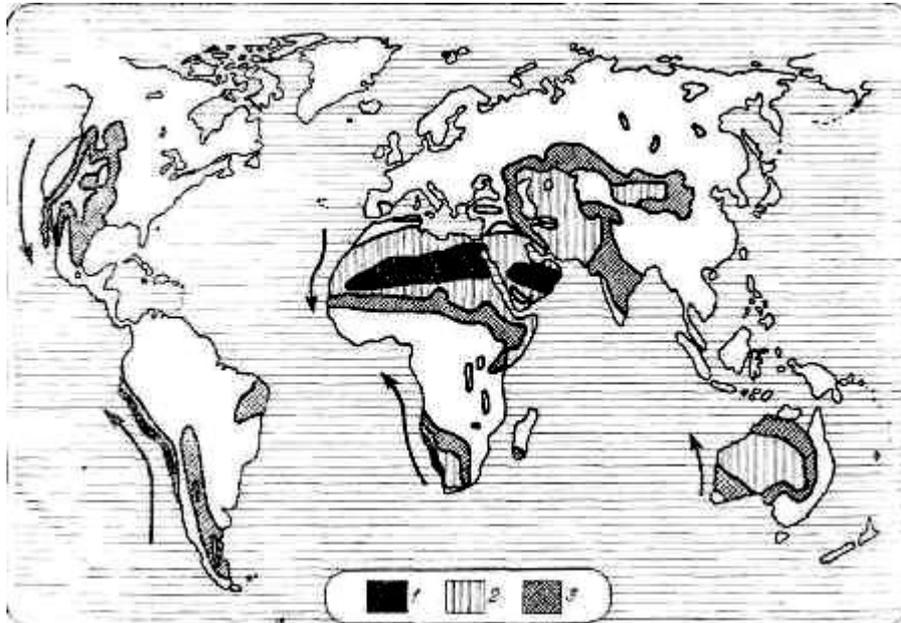


Рис. 36. Размещение сверхаридных (1), аридных (2) и полуаридных (3) областей на земном шаре (по П. Мейджсу). Стрелками обозначены холодные морские течения

Эта статистика (данные П. Мейджса, М. П. Петрова, К. К. Маркова и др.) показывает, что не менее чем на трети площади равнин Земли экосистемы испытывают водный дефицит разной остроты. Если же к этому добавить высокогорные пустыни, то доля эта возрастет еще больше.

Сопоставляя между собой две карты-схемы (см. рис. 26, 36), обнаруживаем, что пустыни располагаются как внутри материков, так и на берегах океанов. В последнем случае аридность климата связывается с холодными течениями (см. рис. 36). Все пустынные зообиомы располагаются в широтном диапазоне 15—46° северной широты и 10—32° южной широты.

Границы пустынной зоны размыты, мозаичны, что и обеспечивает существование зооэктона полупустынь.

**Генезис** пустынь остается предметом для дискуссий. Ясно лишь, что обширные территории с обостренным дефицитом воды появились в кайнозое, и все адаптации организмов к аридному биоклимату продолжались десятки миллионов лет. Современные пустыни зональны и соответствуют в своем распространении современной климатической обстановке (см. рис. 26, 36). Следовательно, нет оснований считать, что пустыни целиком порождены деятельностью человека (такая точка зрения иногда высказывается).

Вместе с тем существуют и современные процессы опустынивания. Они могут быть естественными (колебания климата и погоды, выпас диких животных, пожары и т.п.) и антропогенными (плохая агротехника, рубка деревьев в саваннах, неудачная мелиорация, перевыпас). Довольно ярко процессы опустынивания выражены в Судане, окрестностях Иерусалима и Нью-Мехико, в дельте Тигра и Евфрата, в горах Загрос (Иран), в Сахеле (Африка), Раджастане (Индия), на западе Египта, на Среднем Западе США, в Австралии, на юге Средней Азии и даже в Испании (окрестности Сарагосы). По данным ООН, ежегодно в мире из земельного баланса выпадает до 70 тыс. км<sup>2</sup> продуктивных земель из-за опустынивания (В. М. Чупахин, 1990). Изредка наблюдаются и демутации, т.е. «распустынивание», возврат от антропогенных пустынь к прежнему состоянию. Это происходит благодаря посадкам деревьев, поливам, закреплению песков и т.п.

Отличительными экологическими особенностями зообиома пустынь надо признать адаптацию растений к засухе (ксероморфоз, эфемеризация или суккулентность), к высоким температурам, к засоленности почв (галофилизация) или сыпучести грунтов (псаммофитизация). Соответственны адаптации и у животных. Те, которые испытывают постоянную потребность в воде, концентрируются возле водоемов, в неплакорных условиях. Настоящие пустынные животные вообще довольствуются метаболической водой (т.е. водой, выработанной в

результате обмена веществ самим организмом). Среди животных пустынь мало моллюсков, амфибий.

Биота пустынь — это итог жесткого отбора организмов к специфической среде, результат адаптации как на уровне организмов (глубокие корневые системы, особая пигментация насекомых, выносливость к длительному обезвоживанию, ночной образ жизни животных, летняя спячка части из них, запасы жира, частая всеядность, способность животных к быстрому передвижению и т.п.), так и на уровне биоценозов: сжатость «зоны жизни» по вертикали, обилие жизненных форм, разреженность сообществ, их малоярусность, медленная возобновляемость и низкая продуктивность фитомассы, уход большей ее части под землю, формирование подземных стаций животных и т.п.

При постепенном переходе от степей к пустыням через полупустыни полезно вспомнить отличия степей от пустынь (табл. 20).

Очевидно, что пустыни, расположенные в разных тепловых поясах, не могут быть экологически равноценными. Учитывая режим выпадения осадков и положение в тепловых зонах, Э. Н. Благовещенский (1969) установил, что от этих показателей зависят характер господствующих жизненных форм и экологический тип пустыни. Всего выделены четыре таких типа (табл. 21): умеренные пустыни с равномерным в течение года выпадением осадков; субтропические пустыни с максимумом осадков в холодное время года (средиземноморский климат); тропические пустыни с равномерными осадками и с максимумом осадков в теплое время года.

Расчетные площади под умеренными, субтропическими и тропическими пустынями для всех континентов помещены в табл. 22. Эти данные относятся только к самим пустыням без переходных экотонов.

По данным планиметрии (М. П. Петров, 1973), доля площадей под пустынями (от общей площади) в Европе составляет 1%, Южной Америке — 8, Северной Америке — 10, в Индии — 11, Северной Африке — 40, Средней Азии и Казахстане — 50, в Австралии — 49, в Пакистане — 88, в Аравии — 95%. Приведенные показатели существенно дополняют данные табл. 23, в которой для пустынь разного гидротермического и эдафического типа приведены основные доминанты растительного покрова.

По Г. Вальтеру, умеренные пустыни обособляются в один зонобиом со злаковниками (см. табл. 14, VII; рис. 26, 7а), а субтропические и тропические пустыни рассматриваются как самостоятельный зонобиом (см. табл. 14, III; рис. 26, 3). 3 других работах обособляются два класса пустынь — тропические и внетропические.

Экологические типы пустынь. Рассмотрим экологические типы пустынь в соответствии с классификацией Э. Н. Благовещенского (см. табл. 21).

Табл. 20. Главные отличия пустынь от степей

Степи	Пустыни
Монотипность (принадлежность к одному тепловому поясу)	Гетеротипность (принадлежность к нескольким тепловым поясам)
Эдафическая монотонность	Эдафическая пестрота
Ксерофитизм широкого диапазона	Ксерофитизм узкого высокого диапазона
Слабые проявления галофитизма	Сильные проявления галофитизма
Господство длительно вегетирующих трав	Ограниченность длительно вегетирующих трав
Отсутствие древесных форм	Наличие своеобразных древесных форм
Узкий биологический спектр	Широкий биологический спектр
Обычная сомкнутость постоянных ярусов	Обычная разреженность постоянных ярусов
Лучшая зональная выраженность	Лучшая региональная выраженность
Флора молодая	Флора древняя

Табл. 21. Зависимость жизненных форм (ЖФ) растений от гидротермического режима равнинных пустынь (по Э. Н. Благовещенскому)

Тепловые пояса	Равномерное выпадение осадков районы	ЖФ	Максимум осадков			
			в холодное время года		в теплое время года	
			районы	ЖФ	районы	ЖФ
Умеренный	Северные пустыни СССР, Алашань, Такла-Макан, Невада, Колорадо	Полукустарники				
Субтропический			Южные пустыни СССР, Иран, Ближний Восток, Северная Африка	Эфемеры, эфемероиды, полукустарники, деревья		
Тропический	Центральная Сахара, Намиб, Атакама	Кустарники, деревья, суккуленты			Южная Сахара, Мексика, Тар, Аравия, Австралия	Суккуленты, склерофильные травы, деревья

Табл. 22. Площадь пустынь земного шара (по М. П. Петрову), млн км<sup>2</sup>

Пояса	Континенты				
	Евразия	Африка	Австралия	Северная Америка	Южная Америка
Умеренный	5,9	-	-	0,6	0,5
Субтропический	4,7	1,1	0,2	0,9	0,5
Тропический	3,7	8,9	3,2	0,4	0,8

Пустыни умеренного пояса с равномерным выпадением осадков в течение года (см. табл. 21, 23). Отечественные геоботаники называют их северными пустынями. Этот тип пустынь отличается отсутствием влажного сезона, а поэтому особенно низкой продуктивностью экосистем (20—40 ц/га в год), обилием быстроногих (сайгаки, куланы, лошадь Пржевальского) или мигрирующих животных. На глинистых грунтах преобладают полынные и солянковые сообщества, на щебнистых — солянковые, а в Северной Америке — суккулентные; на песках — кустарники (саксаул, джугун, пескодрев, хвойники).

От пустынь умеренного пояса близок переход к зоноэкотону полупустынь, а от них — к зонобиому степей. Почвы преимущественно серо-бурые пустынные с солонцовым засолением (просаливание всей толщи почв).

Субтропические пустыни в отечественной литературе называют южными (см. табл. 21). Климат этих пустынь отличается средиземноморской ритмикой: теплая зима (это влажный сезон) и жаркое сухое лето. Отсюда сезонность всего ритма жизни биома (обилие эфемеров и эфемероидов), множество оседлых животных (грызуны), относительно высокая продуктивность экосистем (40—80 ц/га в год). На лёссовых и глинистых почвах (сероземы, серо-бурые) господствуют эфемеры и эфемероиды (маки, луковичный мятлик, песчаные и другие виды осоки, тюльпаны, бонгардии и многие другие), на песках — кустарники, деревья (саксаул) и тоже эфемероиды, на засоленных почвах — солянки, в Северной Африке — кактусы, опунции.

Табл. 23. Доминанты растительного покрова для разных гидротермических и эдафических типов пустынь Земли

Термические типы пустынь	Грунты	Осадки		
		равномерные	с максимумом в холодное в теплое время года	
Внетропические	Глинистые	Полыни	Эфемеры	—
	Щебнистые	Суккуленты	Солянки	—
	Песчаные	Кустарники, полыни	Кустарники, деревья, эфемероиды	—
	Солончаковые	Солянки	Древовидные солянки	—
Тропические	Лёссовые	Эфемеры, эфемероиды	Эфемеры, геофиты	—
	Глинистые	Лишайники		Опунции
	Щебнистые	Баобаб, молочай, протей, вельвичия, лишайники		Солянки, лишайники
	Песчаные	Аристида, пырей, дигитария, дикое просо, акации, унаби, пальмы, прутняк		Суккуленты, баобабы
	Солончаковые	Франкения, солянки, тамариск	—	Суккуленты, солянки
	Лёссовые			Эфемеры, геофиты, финиковая пальма, тебейская роза, иерихонская роза

Из животных фитофагов отметим верблюда, джигетая, грызунов, из хищных млекопитающих — тигра (обитает лишь в приречных лесах — тугаях Азии), гиену, гепарда, шакала. Много рептилий (змеи, черепахи, ящерицы-вараны) и хищных птиц.

Консортивные связи на примере песчаных пустынь Каракумов показаны на рис. 37. Как видим, потоки энергии по пищевым цепям в пустынях весьма сложные.

Рассмотренный экологический тип пустынь достаточно древний. Пустыни Соноры (Мексика, Юго-Запад США) существуют, по крайней мере, с эоцена, Евразийские пустыни еще раньше — с начала деградации океана Тетис, т.е. с палеоцена.

Тропические пустыни с равномерным режимом выпадения осадков (см. табл. 21, 23)—самая низкопродуктивная экологическая группа пустынь с наиболее подавленными жизненными процессами. В Атакаме выпадает не более 25 мм/год осадков, и то в виде туманов.

Немногим выше увлажнение и в других пустынях этой группы. На песках растут пырей, аристида, дикое просо, прутняк. Сообщества их крайне примитивны, разрежены. В оазисах (т.е. в неплакорных условиях) сообщества формируют пальмы, унаби, акации. На щебнистых грунтах плакора встречаются баобаб, древовидный молочай, протей, в Намибии — вельвичия. На засоленных почвах формируют сообщества солянки и франкения, а на глинистых участках — только лишайники. Продуктивность фитомассы около 10 ц/га.

При такой бедности растительного мира упрощены пищевые цепи: травостои — грызуны — шакалы и гиены да немного хищных птиц.

Тропические пустыни с влажным сезоном: Южная Сахара, Мексика, Австралия, север Чили (см. рис. 33, Е) и территория с муссонным режимом выпадения осадков (Тар, Аравия). В сообществах характерны суккуленты, склерофильные травы, по встречаются и деревья (например, бобовые прозописы). Этому типу пустынь свойственна сезонность функционирования экосистем. В частности, продуктивность от сухого к влажному сезону колеблется от 30 до 200 ц/га.

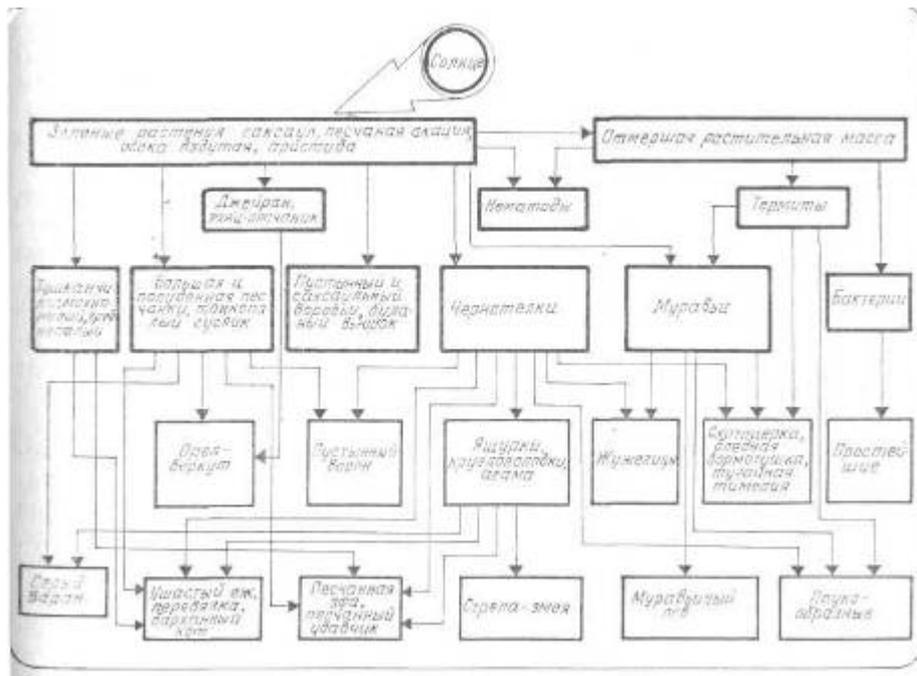


Рис 37. Пищевые цепи и потоки энергии в экосистеме песчаной пустыни Каракумы (по А. Г. Воронову и др.)

Обилие эфемеров и геофитов — тоже отражение сезонности осадков. В мексиканских пустынях много суккулентных сообществ, в африканских обычны баобабы, акации, опунции. Довольно богата растительность в оазисах. На щебнистых участках ценозы формируют солянки и лишайники. В пустынях Австралии растут сухая казуарина, голубой кустарник, спенифекс, и на этом растительном фоне живут кролики, зайцы и мелкие кенгуру. В Африке много быстроногих животных (антилопы, гепард), насекомых (термиты и пр.).

Оробиомы. Уже упоминались высокогорные пустыни (Тибет, Памир, Внутренний Тянь-Шань, Тибести, Куньлунь). Все они расположены за горными экранами, препятствующими поступлению осадков, режим которых различен (см. рис. 33, Г, Д). Из-за холода и сухости биота крайне обеднена: разреженные полынные, терескенники, солянковы сообщества в состоянии прокормить или грызунов (сурки, суслики и др.), или адаптированных к этим условиям выносливых (яки) и быстроногих (горный баран, горный козел и др.) животных.

Помимо высокогорных пустынь, среди оробиомов пустынной зоны надо отметить нагорные ксерофиты (сообщества из колючих растений — акантолимонов, астрагалов, песчанок, нутов, копеечников и пр.), горные степи (колочетравные, разнотравно-томилляровые, дерновинно-злаковые). В долинах рек и озерных котловин обычны пятна лугов из осок, кобрезий и низкотравья. Верхние ярусы гор заняты сообществами криофитов (доминируют эдельвейсы, крупки, бескильницы, остролодочки и пр.).

Следует отметить и некоторые региональные варианты пустынных оробиомов. Например, пустыни Анатолии связаны с межгорными котловинами; так называемые «чеченские степи» — разновидность североафриканских эфемеровых пустынь; «гумусовые пустыни» Месопотамии — это, строго говоря, не пустыни, они развиты на латеритных почвах типа terra rossa, а пустыни Гоби считают пустынями лишь у нас, в Монголии их относят к степям.

## 8. ЗОНОБИОМЫ САВАНН

Общая характеристика. Саванны — это тропический зонобиом с господством травянистой (иногда суккулентной) жизненной формы с участием в экосистемах деревьев (или кустарников) и с ярко выраженной сезонной ритмикой развития. Как зонобиом саванны распространены в субэкваториальном поясе всех материков (см. рис. 26). Они как бы окаймляют вечнозеленые тропические леса с заветренной стороны. При разной степени участия деревьев в сложении сообществ следует помнить, что саванны — это все-таки травянистый или кустарниковый тип экосистем. Деревья в них всегда играют подчиненную роль. Бывают вообще травянистые саванны.

Климатограмма (см. рис. 38, А) иллюстрирует биоклимат сухих саванн на примере Сомали. Высокие среднегодовые температуры и пульсирующая биологическая засуха типичны для этого зонобиома.

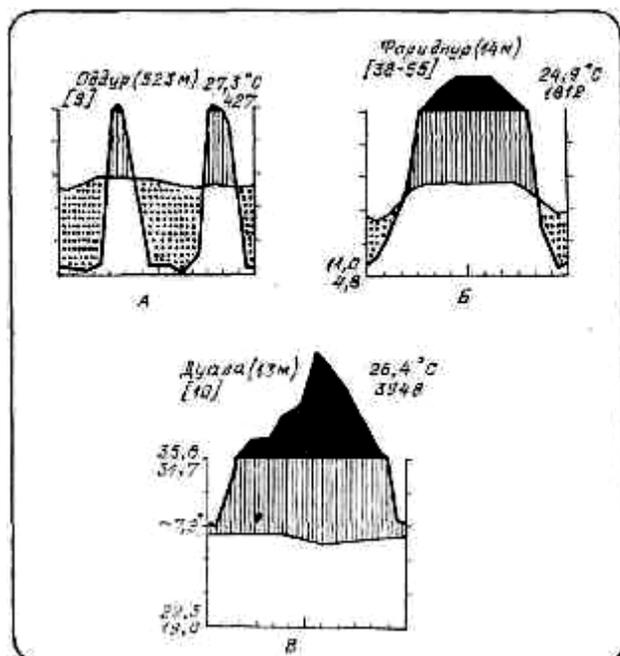


Рис. 38. Климатограммы, иллюстрирующие биоклимат (по Г. Вальтеру):

А - саванн Сомали. Б — летнезеленых муссонных тропических лесов Индостана; В — вечнозеленых влажных тропических лесов (гилей) Африки (Камерун)

Но следует иметь в виду, что климатические показатели в разных саваннах сильно колеблются, например суммы осадков могут варьировать от 500 до 1500 мм/год.

Для саванн характерны ксероморфоз трав и деревьев, иногда — запасы влаги в тканях стволов, мощная корневая система и толстая кора деревьев, предохраняющая стволы от травяных пожаров в сухой сезон.

Среди животного населения саванн преобладают крупные виды — слоны, гиппопотамы, жирафы, львы, зебры, буйволы, антилопы, носороги, гепарды, обезьяны-бабуины и др. Все они или быстроногие травоядные, или массивные листоеды, или хищники. Обычны также гиены, зайцы, гиеновые собаки, из птиц — цесарки, страусы, просоеды и др. Господствуют ксерофилы. Много термитов, саранчи и других насекомых. Проблемы водопоя и добывания пищи в сухой сезон придают животному миру саванн миграционную подвижность.

**Биомы.** Саванны иногда трудно отделить от тропических листопадных лесов, с одной стороны, и тропических пустынь — с другой. Состояние биомов зависит от многих обстоятельств. Во-первых, от сезона: во влажный сезон саванна может быть похожа на тропическое редколесье, а в сухой — скорее на пустыню. Во-вторых, от погодичной изменчивости метеорологических показателей. И, наконец, от типа саванн. Это уже стабильный признак, связанный с серией переходов от тропических лесов к пустыням. Различают влажные, сухие и колючие саванны (см. рис. 26, 2а).

Влажные саванны — это зеленые в сезон дождей высокотравья с редкостойными невысокими деревьями-пирофитами. Под этими саваннами развиты мощные и плодородные красные почвы латеритного ряда. Сухие саванны — это крупнозлаковые сообщества с групповым ярусом мезофитных листопадных деревьев. Этому зонобиому свойственны красно-бурые почвы. Колючие саванны более аридные. Это разреженные склероморфные травостои с примесью низкорослых колючих деревьев и кустарников (или суккулентов) на серо-коричневых почвах (см. рис. 26). По нарастающей сухости меняется и ярусное строение саванн, высота деревьев и травостоев. Все эти особенности объясняют обилие экотонных, переходных состояний экосистем.

По генезису различают климатические (т.е. коренные, находящиеся в равновесном с современным климатом состоянии), вторичные (на местах пожаров, распашек, вырубок летнезеленых тропических лесов) и эдафические (на почвах, не пригодных для тропических лесов,— пески, почвы с близкими водоупорами, каменистые грунты и т.п.) саванны.

**Зонобиомы саванн.** Существенны региональные различия внутри зонобиомы саванн.

В африканских саваннах господствуют сообщества из жестких злаков, часто одного вида: слоновая трава, аристида, бородач, дикое просо, жардения, императа. Среди древесных пород обычны акации, терминалии, парнолистники, баобабы, гардении, сикоморы, древовидный молочай, адансония, пальма-дум, борассовые пальмы, прозопис, альбиция, куссония. Много также кустарников и кактусовидных молочаев. Именно для африканских саванн характерны перечисленные выше животные и птицы.

Сезонные циклы в африканских саваннах выражены очень резко. В начале влажного сезона отмечаются рост трав, образование стеблей и листьев, накопление в них питательных веществ, начинается обильное цветение.

Крупные травоядные животные рассредоточиваются по большим площадям пастбищ, наблюдается взрывной рост многих популяций мелких млекопитающих и птиц, термиты начинают свой брачный полет. К концу влажного сезона число видов съедобных растений южнее Сахары доходит до 200 на 1 км<sup>2</sup>, корни растений достигают максимальных размеров, обильно созревают плоды, молодняк крупных травоядных прячется в растительном покрове и часто гибнет от хищников.

В сухой сезон травы засыхают (остаются лишь суккуленты), листья деревьев опадают, в зелени снижается содержание питательных веществ. Число видов съедобных растений уменьшается до 140 на 1 км<sup>2</sup>. Пасущиеся животные сосредоточиваются около воды, к концу сухого сезона возрастает их падеж от истощения. Мелкие млекопитающие часто впадают в спячку.

От количества осадков зависит вся биомасса, в том числе зоомасса. При среднегодовой сумме осадков до 500 мм зоомасса крупных травоядных в сухих саваннах Африки достигает 5 т на 1 км<sup>2</sup>, при годовых осадках до 1000 мм—8—10 т, а при сумме дождей 1000—1500 мм/год она может превысить 20 т на 1 км<sup>2</sup>. В саваннах Кении с сентября по март максимальные значения зоомассы составляют популяции слона, жирафа, зебры, антилопы-гну, буйвола. Каждый вид дает до 90—100 кг/км<sup>2</sup>. С апреля по август максимальные показатели зоомассы составляют 15—50 кг/км<sup>2</sup> для каждого вида, преимущественно за счет популяций сернобыка, газелей и импалы.

Считают (Р. Фоули, 1990), что адаптация приматов к сезонным циклам африканских саванн была важным механизмом эволюции человека как биологического вида. Не удивительно, что важнейшие находки поздних ископаемых гоминид сделаны именно в саваннах Африки (Олдовой, Летоли, Кабве, Ндуту, Омо и др.).

В Южной Америке саванны называют другими терминами. В Венесуэле это льянос — парковые ландшафты бассейна Ориноко. По травостою (слоновая трава, перловник, бородач и др.) разбросано пальмовое редколесье. Иногда вместо пальм или наряду с ними растут фикусы, плюмерии и ропала (из протейных). В Бразилии различают также кампосы. Они бывают двух типов — кампос-лимпос (травяные саванны из злаков, осоковых, сложноцветных) между Амазонкой и Ла-Платой и кампос-серрадос (кустарниковые и древесные саванны). Кроны в них почти смыкаются, но сохраняется и травостой. Собственно, кампос-серрадос — это кустарник из семейства бобовых, и по этому кустарнику назван весь подтип саванн. На северо-востоке Бразилии различают также каатингу — типичные колючие сухие саванны-редколесья с участием бутылочного дерева (каваниллезия), колючих кактусов, каучуконосных кустарников, ванильного дерева, бромелий, молочаев, опунций, маниоки. Обедненные кактусовые саванны в Мексике называют мескитос.

Несколько особняком среди саванн Южной Америки находятся экосистемы равнин и плато Гран-Чако. Они занимают промежуточное положение между типами саванн и тропического леса. С одной стороны, там обычны леса из деревьев кебрачо (красное и белое кебрачо — это деревья из разных семейств с тяжелой древесиной, богатой таннидами), а с другой — кампосы (заросли кустарников — мимозы, прозопис, парнолистник, бумелия и кактусов), пальмовые рощи, заросли чаньяра (деревце из рода горлея).

Животный мир саванн Южной Америки крайне беден. Встречаются рептилии, птицы, броненосцы, муравьеды.

В саваннах Южной Азии по ксерофитному травостою разбросаны деревья и кустарники — прозописы, борассовые пальмы. Среди животного населения выделяются четырехрогая и другие крупные антилопы, азиатский лев, шакалы, гиены, много птиц.

Эти саванны часто определяют как пустыни, что отражает промежуточное положение их в экотоне от тропических лесов к пустыням.

В саваннах Австралии обычны сообщества вечнозеленых эвкалиптов, акаций, казуаринов, древовидных лилейных, ксанторей (травяное дерево), многочисленных видов кустарников. Из животных отметим серого и рыжего кенгуру, кроликов, собаку динго, сумчатого муравьеда.

Функционирование саванновых экосистем иллюстрирует схема, построенная для саванн Африки (рис. 39). Как видим, пищевые цепи базируются на зеленых растениях и опаде, причем смыкаются эти два блока через насекомых-фитофагов и муравьев. Обращает на себя внимание огромная роль хищных млекопитающих, птиц, рептилий, земноводных, насекомых и червей.

Биомасса саванн тоже крайне изменчива в пространстве и времени. Запасы ее колеблются от 50 до 150 т/га сухого вещества. Прирост варьирует от 80 до 500 ц/га в год, но бывают значения и выше (до 10% величины запаса) и ниже (в колючих саваннах). Запасы зоомассы на два порядка меньше, чем фитомассы.

Оробиомы. В пределах внутренне неоднородной зоны саванн оробиомы еще более пестры. Каждой горной системе присущи свои оробиомы в разных наборах высотных поясов. Характерны оробиомы, развивающиеся в условиях сезонного дефицита увлажнения, а по высотному профилю наблюдается все большее вытеснение тропических видов голарктическими или голантарктическими.

При муссонном климате (на примере южного склона Гималаев) снизу вверх тропические редколесья и саванны (из пальм, шореи, бамбука) сменяются сначала вечнозелеными горными лесами (из каштана, шимы и др.), затем листопадными (дубовыми, кленовыми, выше — березовыми, ольховыми, сливовыми, рябиновыми) и хвойными (пихтовыми, сосновыми, еловыми, можжевельновыми). Выше границы леса обычны несомкнутые сообщества из стелющихся (рододендровники) и подушечных (астрагалы, песчанки и др.) форм. Местами встречаются луга.

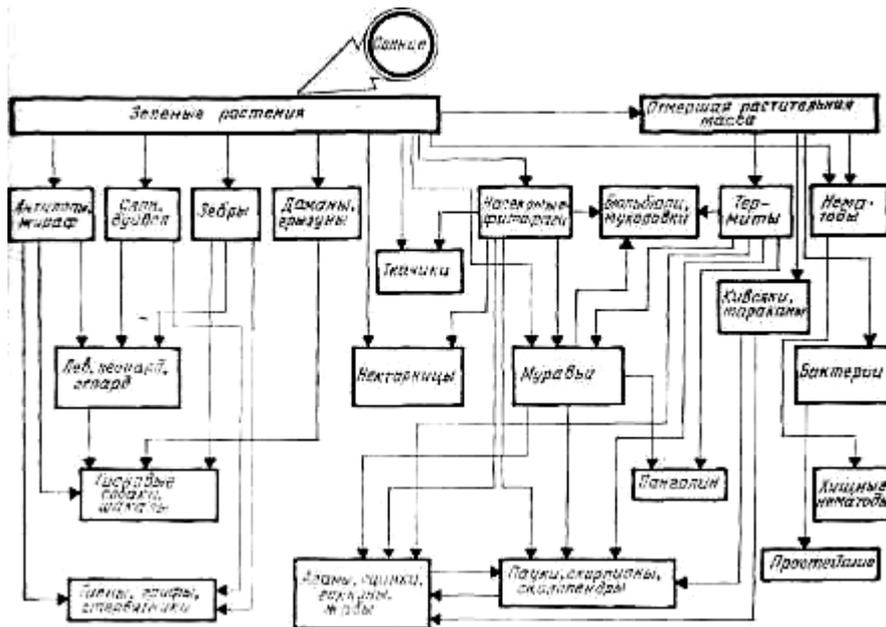


Рис. 39. Пищевые цепи и потоки энергии в экосистеме саванн (по А. Г. Воронову и др.)

При пассатном климате (на примере Венесуэльских Анд) снизу вверх идет нарастание (слой облаков), а затем снова снижение общей увлажненности. Соответственно снизу вверх льяносы сменяются листопадными лесами, которые постепенно переходят в пышные горные дождевые леса (из хинного дерева, подокарпусов, бальзы и др.), выше которых расположен пояс парамо (с) с ксероморфной несомкнутой растительностью: доминируют эспедации, полилеписы (покрытые кроной из опушенных листьев), кальцеолярии и др. Верхние пояса в зависимости от увлажненности представлены сначала оробиемом пуны. При осадках 400—1000 мм в год там формируются разреженные сообщества из короткостебельных и подушечных растений — азореллы, горцы, фиалки, лизипомы. Но общий фон образуют все же дернистые злаки — типчак прямолиственный (трава «иру-ичу»), вейники, ковыли. По сути, пуна — это высокогорная степь или полупустыня. Но в ней встречаются и редкие низкорослые деревья — микромерии, лепидофиллумы, пуния и др. При сумме осадков ниже 400 мм в год формируется подобие холодной пустыни, которую там называют «сухая пуна» или «тола».

Тип растительности назван по кустарнику «тола» — вечнозеленому, из семейства сложноцветных. Наряду с ним сообщества формируют; лорикария, вернерия, абротанелла и другие криофиты. Сообщества несомкнуты, почвы часто засолены, покрыты лишайниками. Поскольку тола формируется на высотах 3000—4500 м, ясно, что температуры там низкие и тропическая природа в этом оробиеме мало сказывается. Встречаются возле родников и луга из местных мезофитов.

В горах Африки выше пояса саванн формируются кустарниковые заросли из анчара, цератонии, жасминов, фисташки, а в высокогорьях ценозообразователями являются крестовник Джонстона, верески, иротия, лобелия, аденокарпус и другие эндемичные растения.

## 9. ЗОНОБИОМ ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСОВ

**Общая характеристика.** Тропические леса занимают приэкваториальное и субэкваториальное положение на всех континентах земного шара, кроме Европы и Антарктиды. Зона этих лесов асимметрична. Экваториальные и тропические леса сопряжены с территориями, получающими обильные осадки. Поэтому зона выражена с той стороны континентов, откуда воздушные массы приносят осадки: в Южной Америке — с востока, в Африке — с запада, в Азии — с юга, в Австралии — с востока, со стороны Тихого океана (см. рис. 26).

Существуют два зонобиота тропических лесов. Вечнозеленые экваториальные тропические леса с суточным ритмом увлажнения называют по-разному — дебри, гилей, леса пояса туманов и др. Распространение гилей показано на рис. 26. Другой зонобиот — это тропические леса с опадающей листвой и сезонным ритмом развития. Их еще называют листопадными и полувечнозелеными, поскольку в пределах этого зонобиота наблюдается относительно сухой сезон, в течение которого деревья сбрасывают листву, правда не все породы. Распространение этого зонобиота показано на рис. 26,2.

Как видим, эти леса занимают субэкваториальное положение в зональной системе. Оба зонобиота тропические. Чтобы различать их в тексте, условимся называть первый зонобиот гилеями, а второй — сезонными (или листопадными) тропическими лесами. Именно от последних и начинается экотон (переход) к саваннам (см. рис. 26, 2а).

При деловой оценке тропических лесов используют понятия «замкнутые леса» (т.е. сомкнутые,

многоярусные, почти лишенные травяного яруса), «открытые леса» (смешанные тропические леса с непрерывным травяным ярусом при относительно разреженном лесном пологе) и «перелог» (сочетания стадий возобновления, демутации древесных пород после рубок, пожаров и т.п.).

По данным ЮНЕП (Экологическая комиссия ООН), состояние тропических лесов развивающихся стран в 1980 г. оценивалось следующим образом (округленно): замкнутые леса (1201 млн га) составляют 40,29% лесного фонда; открытые леса (734 млн га) — 24,64; лесной перелог (409 млн га) — 13,74; кустарники (624 млн га)—20,94; плантации (12 млн га)—0,39% лесного фонда. Как видим, степень земледельческого освоения зонобиома пока ничтожно мала, но обширные площади перелогов свидетельствуют об интенсивной эксплуатации лесных ресурсов. Распределение тропических лесов по континентам отражено в табл. 24.

Табл. 24. Мировое распределение тропических лесов (млн га) по состоянию на 1980 г., по данным ЮНЕП (округлено)

Регион	Замкнутые леса		Открытые леса		Все леса	
	площадь, млн га	% к общей площади	площадь, млн га	% к общей площади	площадь, млн га	% к общей площади
Африка	216,6	18,1	486,5	66,2	703,1	36,3
Америка	678,6	56,5	217,0	29,6	895,6	46,3
Азия	305,5	25,4	30,9	4,2	336,4	17,4

По происхождению гилей и сезонные тропические леса — самые древние зонобиомы па суше. Их исходные сообщества появились в условиях влажного тропического климата, и с тех пор эти условия в экваториальном поясе мало изменились, лишь усилилась сезонность и расширилась за счет вечнозеленых доля листопадных лесов. Покрытосеменные, составляющие основу этих лесов, появились еще в меловое время. Последующая аридизация климата планеты, его охлаждение привели к сужению этой зоны, обеднению ее флористического состава и обособлению зонобиома сезонных тропических лесов. Несколько упростились и структура экосистем тропического леса.

Климатические условия развития тропических лесов самые благоприятные для растений. В течение круглого года отмечаются высокие температуры, в гилеях — круглогодичное обильное увлажнение, в сезонных лесах — относительно сухой период, но он не доходит до уровня водного дефицита. Годовые суммы осадков редко бывают ниже 1000 мм, обычно же варьируют в пределах 1500—4000 мм, а количество дней с осадками достигает 250. Климатограммы (см. рис. 38) иллюстрируют характер биоклимата листопадного тропического леса (Б) и гилей (В): среднегодовая температура 25—26 °С, колебания температур в течение суток около 7 °, среднесуточный минимум температур в листопадных лесах 11—15°, в гилеях 22—23 °С, абсолютный минимум температур всегда положительный. Годовые суммы осадков бывают и втрое более высокими, чем указано для средних значений. В гилеях дожди выпадают практически ежедневно.

Почвы при указанных климатических параметрах имеют ряд отличительных особенностей. Во-первых, отмечается необычайно мощная кора выветривания в тропиках, иногда более 20 м толщины.

Во-вторых, удивительно быстро идут в почвах биохимические процессы. В-третьих, продукты выветривания, как правило, остаются на месте своего образования, даже на крутых склонах, и вымывание отмечается лишь на вырубках, и то слабое. Зато при использовании земель под плантации почвенный покров быстро, за 5—10 лет, смывается до материнской породы.

Характерно также почти полное отсутствие подстилки: опад мгновенно разлагается грибами, частично — термитами. Генетические горизонты морфологически выражены слабо, почвы сильно выщелочены, реакция их кислая (рН 5,3—4,6). Господствующие типы почв в гилеях — ферралитные красные, под листопадными лесами — красноземы. Оба типа относятся к латеритному ряду почвообразования. Почвы эти очень плодородны: обычно содержится 2,5—4,0% органики (сравнительно невысокое, учитывая обилие фитомассы, но надо учесть растворимый характер тропического гумуса, его вымывание и очень быстрое разложение). В гидроморфном ряду редко формируются торфяные почвы, так как торф мгновенно разлагается, зато много различных глеевых красноцветов, а под манграми — галоморфных. Цвет тропических почв колеблется от оранжево-коричневых до пурпурно-коричневых и блекло-лиловых, в зависимости от химизма. Мощность почвенного слоя 250 см и более. Преобладают грязевые болота.

Экология организмов и сообществ. В этих зонобиомах в растительном покрове преобладают гидро- и гигрофиты. Господствует древесная жизненная форма. Только в Индонезии насчитывается более 2 тыс. видов деревьев, в лесах Берега Слоновой кости — до 600 видов деревьев, в Амазонии на 1 га отмечено до 400 деревьев, относящихся к 87 видам. По данным П. Ричардса (1961), в смешанном тропическом дождевом лесу на площади 1,5 га в Азии (Саравак) насчитывается 228 экземпляров деревьев, в Южной Америке (Гвиана) — 952, в Африке (Нигерия) — 660. Ничего подобного мы не встречаем ни в одном зонобиоме.

Интересно и то, что все это обычно очень крупные деревья. Средняя высота верхнего яруса в этих лесах 40 м, но бывают деревья и много выше. Зарегистрированы просто рекордные размеры некоторых деревьев. Деревья

рода кумпассия на Калимантане и в Малакке достигали 81—84 м высоты, представители рода агатис на Новой Зеландии — 75 м при окружности ствола 23 м, эвкалипты в Австралии достигали 107 м (регистрация 1935 г.) и т.п. Естественно, что и темпы роста таких деревьев должны быть высокими, в соответствии с климатическими и биологическими возможностями. Например, альбиция желтая на Яве за 6 лет достигла высоты 25 м, а за 10 лет — 35 м, гигантский бамбук давал прирост до 57 см в день (при среднем значении 23 см в день).

Высоким деревьям трудно удерживаться в топкой почве, и поэтому часто развиваются или так называемые досковидные корни, которые подобно контрфорсам, как стабилизаторы, удерживают ствол, или корни-подпорки, растущие параллельно стволу из нижних побегов. Да и плотность древостоев (особенно в гилеях) позволяет деревьям удерживаться в вертикальном положении. Часто деревья так и умирают «стоя».

Отсутствие сезонных смен в гилеях приводит к тому, что деревья, не формируют годичных колец, в листопадных же тропических лесах годичные кольца у деревьев образуются. Растения в тропиках не испытывают фенологических фаз: на одном растении можно видеть одновременно и бутоны, и цветы, и плоды. Некоторые растения (опунции, геофилла, многие птерокарпусы) цветут и плодоносят без перерыва круглый год или с очень коротким перерывом, вызванным сильными дождями, замедляющими цветение.

Сообщества в тропических лесах, особенно в гилеях, очень многоярусны. В одном лесу можно насчитать до 22 ярусов. И хотя часть их условна, очевидно, что в таких условиях минимум-фактором является свет. Через все эти ярусы до поверхности земли доходит всего 0,7% солнечного света, падающего на кроны верхнего яруса. Отсюда борьба за свет, выработка жизненных форм, способствующих этой борьбе. Например, лианы, достигающие суммарной длины 300 м, эпифиты — травы, поселяющиеся не на земле, где темно, а в развилках сучьев, расщелинах, в коре деревьев и так далее, т.е. ближе к свету. Недостаток света вызывает и так называемую макрофилию, т.е. формирование очень крупных листьев. Часто они растут не только на сучьях, но и на стволе (каулифлория), добавляя тем самым растению дополнительную фотосинтезирующую поверхность. Довольно обычна игетероф и л и я, т.е. разнолистность: на одном дереве верхние листья, обжигаемые солнцем, могут быть жесткими, мелкими, ксероморфными, а внутри кроны крупными, мягкими, мезоморфными. И вообще из-за светового дефицита листья в гилеях не могут располагаться слишком низко. Путем многочисленных наблюдений подсчитано, что если высота деревьев достигает, например, 50 м, то самые низкие листья располагаются на высоте 35 м и, следовательно, вся «мощность» кроны достигает всего 15 м, а ниже 35 м почти все обезлиствлено. По той же причине светового дефицита в гилеях практически не развит травяной ярус, он появляется лишь в изреженных листопадных тропических лесах.

Почти совсем нет в тропических лесах однолетних растений: в условиях круглогодичной вегетации они не имели бы никаких преимуществ. То же относится и к геофитам.

В сообществах тропических лесов характерно видовое обилие: в каждой ассоциации насчитывают до 200—300 видов, из которых примерно треть приходится на деревья. Среди них особое место занимают пальмы. В тропиках земного шара зарегистрировано 2800 видов пальм. Они экологически специализированы: одни успешно растут в гилеях, другие — в сезонных тропических лесах. Есть среди них и морозоустойчивые виды (чилийская винная и южноамериканская железная пальмы, веерные пальмы и др.). Гибкие стволы и глубокие корни делают некоторые пальмы (кокосовая и др.) устойчивыми к ураганным ветрам на морских побережьях. У пальм используют не только плоды (финики, кокос), но и стебли (древесина), листья (для покрытия жилищ), из волокон плетут веревки, гамаки, циновки, ткнут материал для одежды.

В экотопе тропических лесов всегда не хватает азотной пищи. Это второй минимум-фактор. Отсюда обилие насекомоядных растений (например, непентесовые травы-мухоловы). Много и растений-сапрофитов: упавшее дерево разлагается до трухи за несколько дней. Характерны многочисленные проявления паразитизма (вспомним раффлезию, живущую на корнях деревьев в Палеотропиках).

Тропические леса растут и на неплакорных местообитаниях. Так, на берегах океанов, полупогруженные в соленую воду формируются мангры — заросли галофитных гигрофитов, перевитые лианами, а в долинах рек обычны так называемые галерейные леса, особенно пышные, образующие гной раз своего рода зеленый тоннель, в котором течет река.

В вечнозеленых тропических лесах не бывает крупных животных: в густых труднопроходимых зарослях они не выдерживают конкуренции с мелкими видами. Преобладают животные, ведущие древесный образ жизни. Все животные испытывают в гилеях суточную активность: одни ведут дневной, другие — ночной образ жизни. Характерно огромное количество беспозвоночных — всевозможных кровососов (например, пиявки), клещей, муравьев, термитов, комаров, москитов и др. Последние являются переносчиками тропических форм малярии. Велика численность видов червей, и в зоомассе они занимают важное место. Из млекопитающих много обезьян, из птиц — масса цветочниц (вроде колибри, питающихся нектаром цветков), попугаев, хищных видов. Обильно представлены рептилии и земноводные.

Экосистемы тропических лесов. Базисную роль в пищевой пирамиде играют не только зеленые растения-продуценты, но и отмершая фитомасса (опад) и грибы. На рис. 40 показаны пищевые цепи и потоки энергии в экосистеме влажного тропического леса Южной Америки. Как видим, эта многоярусная схема отражает сложные взаимоотношения между продуцентами, фитофагами, зоофагами и редуцентами. Существенны региональные различия в зообиомах тропических лесов.

В Африке гилей формируют древовидные папоротники, панданусы, пальмы, бромелии, дерево путешественников (Мадагаскар), многочисленные деревья из бобовых и сложноцветных, мимозы и другие породы. В числе эдификаторов имеются и ценные породы, служащие предметом экспорта: хайя, гуарея, хлорофора, терминалия, окотея и др. Дождевые тропические леса занимают в Африке около 200 млн га. Встречаются и мангры, их площадь оценивается в 6 млн га. Там растут ризофора, авиценния и другие деревья и лианы. В листопадных лесах Африки доминируют пальмы, древовидный вереск, земляничное дерево, ракитник, ладанник, древовидные папоротники, плющи и др. В отличие от гилей и мангров в листопадных лесах мало эпифитов. На скалистых местах растет кустарник эритрофлеум (из бобовых), из него добывают сердечный яд. Встречается и несколько видов растения-тонизатора коки.

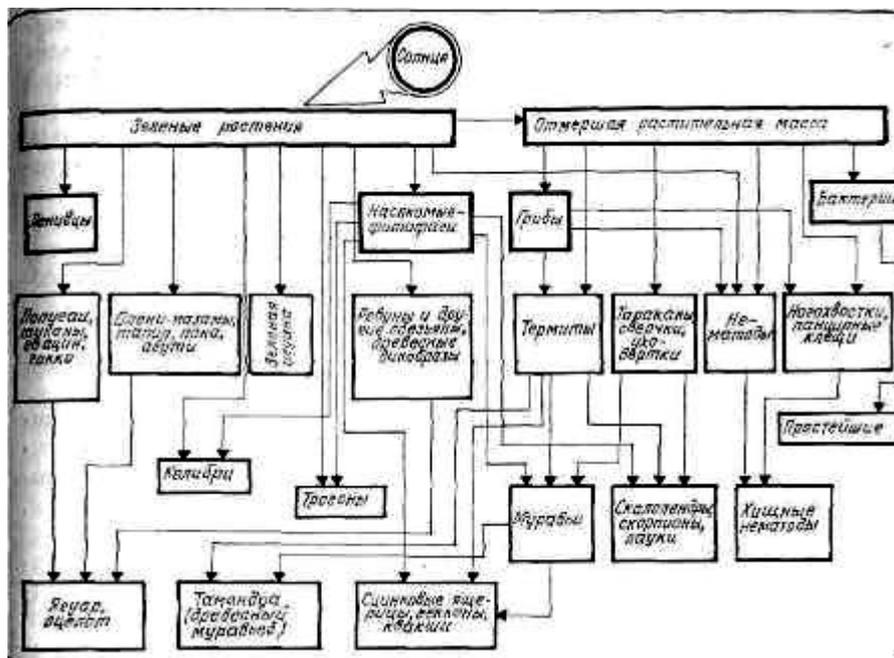


Рис. 40. Пищевые цепи и потоки энергии в экосистеме влажного тропического леса Южной Америки (по А. Г. Воронову и др.)

Среди животного населения отметим многочисленных обезьян (мартышки, колобусы, из человекообразных — гориллы и шимпанзе), грызунов (крысы, мыши, дикобразы), птиц (птицы-носороги, дятлы, попугаи, голуби, много куриных, масса хищных птиц), хищных млекопитающих, рептилий, земноводных. Наземный образ жизни ведут карликовый бегемот, антилопа-бонго, местные виды диких свиней, муравьед-панголин и др.

В Южной Америке гилей имеют несколько разновидностей. Весьма экзотичны затопляемые гилей, в которых труднопроходимые заросли формируют фикусы, астрокарии, гевея (каучуконос), атталейя, пальмы, шоколадное дерево, цейба, лианы из доброго десятка семейств. На воде живет гидрофит виктория королевская. Эта гилей сильно заболочена. Именно с ней связаны многие водные и околоводные животные: крокодилы, рыбы-пираньи, электрический угорь и др. Незатопляемая гилей занимает плакорные пространства. Собственно зональной можно признать именно ее. В незатопляемых гилейях лесообразователями считаются дерево путешественников (равенала), монстера, молочное дерево, бертолетия, американский орех, саговники, индиго, пальмы, гевеи, кастиллоа (местное название «каучо», откуда и пошло название конечного продукта — каучука), из хвойных — араукария — главный лесообразователь этой группы тропических лесов. Много полезных дикорастущих или культивируемых растений: гевея, бразильский орех (бертолетия), пальма-астрокария (дает волокно), индигофера (дает краситель индиго), копаифера (из нее получают ценный копайский бальзам). Существуют и так называемые кустарниковые гилей, в которых сообщества образуют древовидная брусника, мирты, кустарниковый шалфей. От этих гилей начинается экоклин (постепенный переход) к льяносам.

Различают также горную андийскую гилей несколько обедненного состава по сравнению с равнинными типами. Среди лесообразователей здесь стоит отметить хинное дерево, бальзу, коку, диксонию, каринарию, цедреллу, молочное дерево, брунею, многие пальмы и лианы.

На плантациях выращивают рис, кукурузу (маис), табак, бананы, хлопчатник, сахарный тростник, ананасы.

Среди животного населения незатопляемых гилей Южной Америки отметим обилие птиц (колибри, кукушки, попугаи, туканы, голуби), обезьян (среди них нет человекообразных и вообще узконосых), змей (удав боа, анаконда), жаб, лягушек, летучих мышей. Все они тесно взаимодействуют с растительным миром.

В гилеях Южной Азии ведущими лесообразователями являются расамалы, пальмы, деревья из семейства диптерокарповых, цедрелла, мангифера, стеркулия и др. Много лиан, эпифитов. Там же растет паразит раффлезия. В листопадных тропических лесах характерны смешанные заросли, в которых паритетно обитают пальмы, терминалии, альбиции, древовидные папоротники, акации, сандаловое дерево, птерокарии и другие породы. Но встречаются и мономинантные леса — тиковые, акациевые, бутеевые. Характерен саловый лес (из шореи). В Сиаме встречаются хвойные леса из тропических вечнозеленых сосен.

Многие породы дают ценные продукты (манго, корицу, чай, гвоздику), каучук, ценные смолы и древесину. Расчистка леса под плантации и вырубки привели к быстрой деградации лесов Южной Азии: высокорослые густые дождевые леса превратились на многих площадях в низкорослые и разреженные, а листопадные леса — в саванны (Индия, плато Индокитая и др.).

Животное население азиатских гилей очень богато. Начнем с человекообразных (орангутан) и других обезьян — гиббонов, лангуров и пр. Для Индии, где господствуют листопадные леса, обычны и крупные млекопитающие — слон индийский, носорог, бык-батенг, местные виды оленей (замбар, серау и др.), куланы, гепарды, азиатский лев, много видов антилоп, тигр бенгальский. Перечислить огромное видовое разнообразие грызунов и мелких хищников просто невозможно. Богат набор птиц — кукушки, павлин, фазан, многочисленны птицы-нектарницы, орлы, ястребы, соколы. Масса рептилий, в том числе ядовитых змей. Встречаются крупные вараны. Очень многообразна фауна беспозвоночных — червей, пиявок, насекомых, пауков и др. В гилеях Бенгалии и Индокитая водятся особые виды макак, обезьяны-бабуины, лангуры, гульман (священная обезьяна), леопарды, карликовый оленёк, антилопа-гарна, белки пальмовые, медведь-губач. Из 25 тыс. известных в мире видов и подвидов птиц в тропиках Южной Азии насчитывается 24 тыс., из них 500 видов — перелетные с севера. Стоит отметить ядовитых и других змей, а также крокодила, являющегося своего рода санитаром пресных вод. В Индонезии живут длиннохвостые макаки, летучие мыши, вараны, дикий кабан — бабирусса, олени местных видов, гекконы. Довольно беден набор птиц.

Австралийские тропические леса занимают узкую полосу на Тихоокеанском побережье и севере континента. В гилеях сообщества формируют пальмы, древовидный перец, фикусы, бананы, цедреллы, элеокарпусы, агатисы. Все это перевито лианами (сассапариль, жасмины, ломонос). Доминируют в сообществах эвкалипты (94% общей лесной площади), они же чаще всего являются и эдификаторами. Особое место занимает араукария: леса с ее господством покрывают около 1 млн га на севере континента. В Новой Гвинее много ценных древесных пород — подокарпусы, дакридиумы, панданусы, пальмы. На севере Новой Зеландии обычны дакридиумы и три вида подокарпусов. Лесная площадь Австралии и Тасмании — 47,6 млн га, Новой Зеландии — 6,5 млн га, Новой Гвинее — около 33 млн га.

К югу наблюдается постепенный переход к так называемой субтропической гилее. Это экотон на границе с сезонными тропическими лесами. Из фоновых растений, помимо эвкалиптов и акаций, отметим редкое красное дерево и ксанторею.

Для австралийских гилей характерна частая заболоченность, а также региональная их пестрота. Состав и структура гилей зависят от увлажнения, рельефа, физических свойств почв и других факторов.

Из животного населения тропических лесов стоит упомянуть древесных кенгуру, сумчатых кускусов, интересные коалы. Масса грызунов.

**Биомасса.** В тропических лесах биомасса достигает 400 т/га и выше. Прирост существенно меняется в зависимости от характера экосистем и региональных особенностей природы. В гилеях Африки этот показатель составляет 300–500 ц/га в год, в листопадных лесах континента — 380 ц/га. В незатопляемых гилеях Южной и Центральной Америки прирост равен 400, а в горной Андийской гилее — около 100 ц/га. В гилеях Южной Азии прирост не превышает 380 ц/га в год, а в листопадных лесах этих стран он колеблется от 150—200 (тиковые леса Индии) до 320 ц/га (смешанные леса). В настоящих гилеях Австралии этот показатель варьирует от 100 до 500 ц/га.

По подсчетам Г. Вальтера, до 75% фитомассы тропического леса теряется в связи с затратами на дыхание (в лесах умеренного пояса этот показатель не превышает 43%). И если брутто-продукция составляет, например, 525 ц/га, а потери на дыхание 391 ц/га, то нетто-продукция составит всего 134 ц/га в год.

**Оробиомы.** В горах тропической зоны на абсолютных высотах 1000—2500 м различают так называемые леса пояса туманов, соответствующего высоте облачного слоя. С высотой период биологической засухи (если он вообще выражен), сокращается, а потом и вовсе не наблюдается. В связи с хорошим дренажем в горах уменьшается заболоченность сообществ, снижаются температуры. Выше слоя облаков снижается увлажненность, и листопадные леса сменяются или хвойными, или подокарпусовыми. Верхняя граница леса многопланова: тропические виды начинают терять господство при падении минимальных температур почв в корнеобитаемом слое ниже 15 °С, а вообще древесные формы постепенно исчезают, начиная с рубежа, где минимальные температуры почвы падают ниже 7—8 °С.

Выше по склонам леса сменяются кустарниковыми сообществами или из стелющихся жизненных форм либо формируются оробиомы, близкие к парамос в Андах. Эту ступень принято называть «субальпийской», хотя термин никак не отражает состава экосистем. Выше этой ступени, в зависимости от увлажнения, могут формироваться или луга, или более ксероморфные пуна, тола, сообщества нагорных ксерофитов и т.д.

При большом пространственном разбросе гор состав оробиомов и набор высотных поясов от региона к

региону существенно меняется. Рассмотрим три характерных высотных профиля.

В горах Центральной Америки до высоты 800 м растут тропические листопадные леса из акаций, бурсеры, цедреллы, свитении и других пород. Выше, до 1500 м, обычны сухие саваны, далее (до 2500 м) следует пояс хвойных лесов из ели тонкохвойной, монтезумы яйцеплодной с примесью кипарисов. Выше, до высоты 3500 м, идет пояс сырых среднегорных лесов, сложенных дубом костариканским, можжевельниками, елями, будлейей, эскалонией, пихтой гватемальской. Выше этого пояса распространены редкостные заросли из ели Хартвига и кустарников.

В экваториальных Андах до высоты 1400 м растут обычные экваториальные леса, выше которых (до 2800 м) формируется пояс лесов с хинным деревом (до 40 видов), древовидными папоротниками, бамбуками, восковой пальмой. Об изолированности оробиома свидетельствуют орнитологические данные: из 230 видов птиц этого пояса 109 видов эндемичны. Выше, до 3600 м, следует пояс высокогорного хвойного леса из подокарпусов, а выше 3600 м — оробиомы парамос, пуны и толы, рассмотренные ранее.

В горах Новой Гвинеи до высоты 300 м растут обычные тропические дождевые леса. Выше (до 1600 м) сформирован лес предгорий сложного состава. Среди лесобразосателей отметим фикусы, альстонии, вечнозеленые дубы, цедреллу, альбицию, элеокарпусы, древовидные папоротники, архидендрон. Далее, до высоты 2200 м, сформирован пояс среднегорного леса из араукарий, вечнозеленых дубов, подокарпусов и других пород. В диапазоне 2200—3300 м во всех горах Новой Гвинеи и Малайзии распространен пояс моховых лесов. Это горные дождевые леса из деревьев с подавленным ростом, искривленных, высотой не более 6 м — подокарпусов, древесных папоротников с примесью бамбука.

Выше 3300 м идут высокогорные леса, в которых господствуют хвойные породы, — декридиум, подокарпусы, филокладусы. Выше 3600 м фрагментарно выражен пояс злаковников, болот и низкорослых кустарников. Иногда этот пояс называют «горной саванной».

Экологическое состояние. Из 16 млн км<sup>2</sup> тропических лесов к 1975 г. осталось лишь 9,3 млн км<sup>2</sup>. К концу 20 в. ожидается сокращение их площади: в Южной и Центральной Америке на 37%, в Юго-Восточной Азии — на 38, в Африке — на 52, в Индии и на Цейлоне — на 63%. На Филиппинах и в Малайзии ожидается почти полное разрушение тропических лесов. За час на земном шаре вырубается в среднем 30 га тропического леса.

О масштабах лесозаготовок в тропических лесах развивающихся стран, по данным ЮНЕП, свидетельствуют показатели табл. 25.

Табл. 25. Оценка площадей тропических лесов, подвергнутых лесозаготовке в 1985 г., тыс. га

Регионы	Широко - лиственные	Хвойные	Всего
Тропическая Африка	635	4	639
Тропическая Америка	1960	43	2003
Тропическая Азия	1741	14	1755
Итого	4336	61	4397

Если в 1961 г. в Азии производилось пиловочника 10 млн м<sup>3</sup>, в тропической Африке — 22 млн, в Африке — 32 млн м<sup>3</sup>, то в 1979 г. эти величины составили соответственно 16, 44 и 82 млн м<sup>3</sup>. Кроме того, в тропических странах ежегодно заготавливают только одних дров 1,1 млрд м<sup>3</sup>.

Однако причины разрушения зообиома не только в лесозаготовках, обезлесивание связано также с гражданским и дорожным строительством, расчисткой площадей под плантации. Ежегодный темп обезлесивания зообиома в 1980 г. составляет 0,58% общей площади, т.е. при сохранении этих темпов через 175 лет можно ожидать полного исчезновения тропических лесов.

Учитывая огромную роль тропических лесов в воспроизводстве кислорода атмосферы, их сохранение вырастает в общепланетарную экологическую проблему.

## Глава 7. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ГЛОБАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ

Изложенный в предыдущих главах материал свидетельствует о многообразной биоте и сложных по структуре биомах земного шара. Это характерные черты современного состояния биосферы. Соответственно обеднение биоты и упрощение биомов ставят под угрозу деградации саму биосферу как суперсистему через серию переходов ко все менее продуктивному ее состоянию.

В то же время пресс на биосферу возрастает. Растет человеческая популяция. Округляя данные, отметим, что за последние 50 лет население земного шара увеличилось в 2,5 раза, причем основной прирост популяции шел за счет развивающихся стран (табл. 26).

Вспомним пессимистические прогнозы Т. Мальтуса. В течение десятилетий они подвергались резкой критике как антинаучные и реакционные. Это стало своего рода традицией. Расчеты Мальтуса действительно были не очень корректны с современной точки зрения, его предположения по выходу из положения и вовсе неприемлемы, но общий прогноз, как видим, подтверждается: «демографический взрыв» налицо.

Табл. 26. Динамика населения основных регионов мира, млрд (округлено)

Регионы	Годы						
	1970	1980	1985	1986	1987	1990	2000, прогноз
Экономически развитые страны	1,05	1,14	1,17	1,18	1,19	1,21	1,27
Развивающиеся регионы	2,64	3,29	3,64	3,71	3,80	4,04	4,85
Весь мир	3,69	4,43	4,81	4,89	4,99	5,25	6,12

Разумеется, приведенные в табл. 26 данные сами по себе еще не отражают уровня пресса человеческой популяции на природную среду, они показывают лишь относительную перенаселенность слаборазвитых регионов и общий экспоненциальный (ускоряющийся) рост народонаселения. Ни первая и вторая мировые войны, ни СПИД никак не сказались на кривой роста народонаселения мира. Но поскольку этот рост идет на фоне развития индустриальной цивилизации, а в экономически развитых странах складывается так называемое «общество потребления», воздействие человека на природу практически пропорционально численности населения. В итоге — три хорошо известных в наше время следствия: истощение ресурсов, загрязнение среды обитания и деградация биоты и биомов биосферы. Что касается природных ресурсов, отметим лишь те, которые имеют отношение к биосфере.

Начнем с лесов. По данным ЮНЕП (1982), все земли мира имеют следующую структуру: леса занимают 31,3% площади суши, постоянные пастбища — 23,8, пашни — 11,1, другие земли — 33,8%, т.е. леса занимают реально менее трети поверхности суши, и эта доля, к сожалению, сокращается. В гл. 6 приведены данные о деградации тропических лесов. Здесь целесообразно привести (округленно) лесную статистику по всему земному шару (табл. 27).

Как видим, в тропических лесах Центральной и Южной Америки реальная лесопокрытая площадь составляет чуть более половины площади лесной зоны, в Африке — всего четверть. Зато тропические леса, включая азиатские и австралийские, обеспечивают более половины всего запаса древесины Земли. Если же пересчитать запас древесины на душу населения, то окажется, что в развитых странах он составит 142 м<sup>3</sup>, а в неразвитых — всего 57 м<sup>3</sup> (средний душевой запас древесины на Земле равен 76 м<sup>3</sup>). Налицо диспропорция: максимум древесины дают лесные ресурсы неразвитых стран, а максимум ее душевого потребления приходится на жителей развитых стран. Это результат неравномерного роста человеческой популяции.

Регионы	Лесная зона		Лесопокрытая площадь		Запас древесины, млрд м <sup>3</sup>
	млн га	%	млн га	%	
СССР (в границах 1990г.)	1131	31	780	21	80
Европа (без СССР)	140	3	140	3	16
Северная Америка	730	15	470	10	60
Австралия	96	2	70	1	4
Южная и Центральная Америка	1030	22	550	12	94
Африка	753	16	189	4	39
Азия (без СССР)	520	11	361	8	37
Всего	4400	100	2560	59	330

Чем выше культура лесного хозяйства, тем ближе показатели площади лесной зоны и лесопокрытой площади. По данным табл. 27, совпадение отмечается только для Западной Европы. Минимален этот показатель для Африки, где лесопокрытая площадь почти вчетверо ниже площади лесной зоны.

СССР (в границах 1990 г.) стоит на первом месте в мире по лесным площадям, но лишь на втором месте по запасам древесины. В этом случае сказывается более низкая производительность бореальных и неморальных лесов по сравнению с субтропическими и тропическими. За последние два века площадь лесов планеты сократилась вдвое. Особенно быстро идет сокращение площади тропических лесов, целиком расположенных в неразвитых странах, торгующих ресурсами.

Справедливости ради отметим, что охрана лесов и лесопосадки может привести и к росту лесистости. За последние 15 лет лесистость территории несколько возросла в Испании, Югославии, Финляндии, Польше и в

Германии.

Благополучной может считаться динамика средней урожайности зерновых на планете. Благодаря «зеленой революции» (селекция и внедрение высокоурожайных сортов) и росту агротехники, средний урожай за последние 40 лет вырос вдвое (с 1,25 до 2,50 т/га). Но динамика народонаселения (рост в 2,5 раза) обгоняет рост урожая, что при неравномерности его распределения по регионам мира приводит к голоду в целом ряде стран. Это процесс социальный, но он иллюстрирует сложные проблемы, встающие перед чрезмерно разросшейся (переросшей возможности «площади питания») популяцией консументов (в данном случае — человеческой).

Кроме того, исчерпываются земельные ресурсы. Пригодные под пашню земли (всего 10% общей площади) практически распаханы, и дальнейшее освоение почв потребует нарастающих капиталовложений. Быстрый прирост населения приводит к снижению душевой доли возделываемых земель. Сегодня она сократилась на четверть и составляет всего 0,31 га на человека. Росту урожайности способствует орошаемое земледелие. Сегодня в мире орошено около 280 млн га (18% площади всех пахотнопригодных земель). Однако чрезмерное их расширение до исчерпания водных ресурсов ряда бассейнов приводит иногда к экологическим катастрофам гигантского масштаба (вспомним Приаралье, Балхаш и другие примеры).

Опустынивание территорий происходит не только из-за ограниченности водных ресурсов, к нему приводят также перевыпас, рубка лесов в саваннах, техногенные степные пожары и прочие антропогенные нарушения структуры биомов. Согласно прогнозам, к 2000 г. доля пустынных земель возрастет на 20% по сравнению с современным уровнем. Не следует путать современное антропогенное опустынивание с общим процессом аридизации суши, протекающим в геологическом масштабе времени.

Сокращению земельных ресурсов могут способствовать и неудачные оросительные или осушительные мелиорации. Пример последних хорошо известен по Беларуси, где осушение земель Полесья велось без учета реальной пестроты экосистем, а отсюда — обеднение и деградация их. Неудачные оросительные мелиорации известны в Алжире, Башкирии, Средней Азии, на юге Украины.

Рыбные ресурсы тоже сокращаются. Ежегодно в мире добывается 70 млн т рыбы (60 млн т в морях и 10 млн т в пресных водах). Поскольку основное поголовье промысловых рыб сосредоточено в шельфовых акваториях, площадь которых ограничена, уже в 60-х годах национальный суверенитет стран был распространен на 200-мильную зону шельфа. Это замедлило, но не устранило исчерпание промыслового поголовья рыб. Сокращается и поголовье морского зверя, например китов. Процессу оскудения водных пищевых ресурсов противопоставлено искусственное разведение рыбы, моллюсков и т.п. По-видимому, практике этих подводных питомников принадлежит будущее.

Загрязнение экосистем в связи с ядерными катастрофами, промышленными выбросами, сточными водами, злоупотреблением пестицидами и удобрениями (перечень способов загрязнения очень велик), а также нарушениями поверхности (шахты, отвалы, открытая добыча полезных ископаемых, градостроительство и т.п.) приводят ко многим тяжким экологическим последствиям, из которых отметим исчезновение многих видов растений и животных, т.е. обеднение биоты.

Наиболее загрязненными регионами и акваториями планеты признаны атолл Моруроа, ареал катастрофы Чернобыля, Великие озера Северной Америки, Мексиканский залив, восточная часть Средиземного моря, Балтийское море, бухты городов-гигантов (Нью-Йорк, Бостон, Рио-де-Жакейро, Финский залив у Санкт-Петербурга). Но и в других регионах, насыщенных индустрией с низкой культурой производства, загрязнения активно влияют на экосистемы. Например, по наблюдениям 1985—1989 гг. Норильский горно-металлургический комбинат при переработке руды выбрасывал в воздух около 30 тыс. т металлургической пыли и окислов тяжелых металлов и 2300 тыс. т сернистого ангидрида. Наибольшая концентрация загрязнителей в растениях зафиксирована в радиусе 7—50 км от эпицентра выброса, но воздействие сернистого ангидрида прослежено в радиусе до 150 км (Т. М. Власова, 1990). При этом изменялась структура растительных сообществ, а при высокой концентрации загрязнений растения полностью отмирали. Поскольку комбинат расположен в пределах зооэкотона лесотундр, отличающихся экологической хрупкостью, загрязняющая деструкция экосистем может оказаться необратимой. А теперь попробуем мысленно умножить результат на количество подобных комбинатов.

Процесс обеднения биоты связан не только с прямым уничтожением видов (охота, неумеренный промысел и т.п.), но и преимущественно с деформацией экосистем человеком. При этом они становятся непригодными для обитания тех или иных видов. Масштабы обеднения биоты достаточно велики. В табл. 28 приведены количественные показатели исчезновения позвоночных животных. Цифры в таблице как будто бы и невелики. Но учитывая неповторимость каждого вида, его функциональную связь со множеством других организмов в экосистемах, указанные в табл. 28 потери надо признать невосполнимыми и очень опасными для биосферы. Тем более, что к нашему времени показатели потерь возросли.

Исчезновение видов — постепенный процесс. Он начинается с изменения экотопа (осушение, орошение, засоление, обезлесение и т.п.). Затем следуют изменение численности видов в сообществах, замена одних видов другими, изменение структуры экосистем и т.д., и в конечном счете происходят настолько значительные сукцессии, что мы имеем дело уже с другой экосистемой, а некоторые виды из первичной экосистемы или исчезают вовсе, или сохраняются лишь в соседних экосистемах, до которых еще не дошел процесс деградации. При этом вторичные экосистемы всегда менее продуктивны, чем первичные.

Т а б л. 28. Количество видов и подвидов позвоночных животных (во всем мире), уже исчезнувших или находящихся под угрозой исчезновения (по Р. Л. Смитю)

Группы животных	Виды и подвиды		
	уже исчезнувшие	находящиеся в критическом состоянии	исчезающие или редкие
Рептилии	28	34	152
Амфибии	—	6	34
Птицы	130	66	346
Млекопитающие	68	73	292
Рыбы	—	6	79

Антропогенные сукцессии особенно заметны на растительном покрове. По данным В. П. Парфенова, Г. А. Ким и Г. Ф. Раковского (1985), в Беларуси в результате антропогенной деятельности лесистость с 1887 по 1917 г. упала с 41,4% до 22%, и лишь к 1985 г. была восстановлена до 31%. На территории республики в естественном состоянии сохранилось лишь около трети площадей болот и чуть более трети лугов. За 100 лет из состава флоры Беларуси выпало 50 видов растений, многие виды сократили свой ареал. В результате осушительных мелиораций на болотах и лугах республики видовая насыщенность снизилась более чем на четверть, на отдельных участках с 1972 по 1977 г. исчезло до 37 видов. Однако это не значит, что виды погибли (элиминировали). Они исчезли пока лишь с мелиорированных массивов, что обеднило сообщества и ослабило эволюционные позиции исчезающих видов. Приведенные примеры показывают стадии деградации экосистем и начальные фазы процесса, ведущего к гибели видов или самих сообществ.

Гибель видов или стадии этого процесса регистрируют Красные книги, издающиеся по разным регионам. Особенно важен перечень видов, находящихся в опасности. В Красную книгу СССР включено около 700 видов сосудистых растений, 94 вида и подвида млекопитающих, 80 видов птиц, 9 видов рыб, 37 видов рептилий. С территории Беларуси за последние 100 лет исчезло 50 видов сосудистых растений (борец высокий, костенец волосовидный, шпажник болотный, ятрышник шлемоносный, прострел крупный, зверобой изящный и др.). В Красную книгу СССР включено 85 видов растений Беларуси. К включению во второе издание Красной книги рекомендовано уже 156 видов (около 10% видового состава республики). В разных формах охраны на территории Беларуси нуждается около 300 видов растений (Редкие и исчезающие виды растений Белоруссии и Литвы. Мн., 1987). Сейчас еще трудно оценить последствия Чернобыльской катастрофы для биоты Украины, Беларуси и европейской части России, но, несомненно, они проявятся самым отрицательным образом (быстрые мутации, элиминация и т.п.).

Сохранению генофонда служат всевозможные типы охраняемых территорий — заповедники, заказники, памятники природы, резерваты, национальные природные парки. Всего в мире насчитывается около 40 тыс. всевозможных охраняемых территорий, в том числе более 2600 заповедников (на территории СССР — 160, в Беларуси — всего 2) общей площадью более 4 млн км<sup>2</sup> (3% суши), 2300 национальных парков. В СССР (в границах 1990 г.) насчитывается 3011 заказников площадью 48 млн га, из них 1383 — зоологических, 756 — ботанических, 198 — ландшафтных. Таким образом, охраной генофонда занято более 2300 заказников общей площадью 46,2 млн га. Много это или мало? Оценка зависит от того, насколько эти заказники отражают интересы самой биоты. Имеется и множество ведомственных или неучтенных в приведенной статистике охраняемых территорий. Сведения о наиболее важных из них в мире можно получить из справочников (В. А. Борисов и др., 1985; А. М. Шалыбков, К. В. Сторчевой, 1985 и др.).

Существует еще одна форма охраняемых территорий — заповедно-охотничье хозяйство. При частной собственности на землю хозяева озабочены поддержанием охотничьего потенциала угодья, и сама заповедность обеспечивается неприкосновенностью частного землевладения по закону. В условиях государственного землевладения заповедно-охотничьи хозяйства заняты не столько сохранением генофонда, сколько эксплуатацией его частью населения, относящейся к социальной элите. Перепрофилирование заповедно-охотничьих хозяйств в режим заповедников способствовал бы расширению заповедной сети без создания дополнительных и дорогостоящих структур. В Беларуси это относится к знаменитой Беловежской пушце.

Из социальных программ, ориентированных на сохранение природы и рациональное природопользование, особо следует выделить программы экологического воспитания. Замечено, что чем меньше территория страны, чем выше ее общая культура (а это широкое понятие, включающее и чувство ответственности граждан, и их правовую осведомленность), тем лучше обстоят дела с сохранением природы, бережнее сохраняются традиции разумного природопользования. Это общая тенденция, имеется и немало исключений. Однако очевидно, что в наиболее крупных странах (Китай, Индия, Бразилия и др.) и территориях (СССР) экологическая обстановка и

сохранность экосистем далеки от идеальных. В то же время жесткое экологическое законодательство при общей высокой правовой культуре населения может дать немало положительных экологических результатов и в крупных по площади странах (США, Канада, Австралия).

И все же спасти природу от антропогенного пресса одним законодательством невозможно. На первый план выступает именно воспитательный фактор. Он включает целую систему мер на всех уровнях воспитания и образования — от дошкольных учреждений до вузов и средств массовой информации. Это правдивая экологическая информация, разъяснительная работа, экологическое обучение и пропаганда, меры экологического принуждения, повышение технологической культуры, разработка экологических «заповедей», финансовые штрафные санкции, о которых должен знать каждый гражданин. Но даже в совокупности все это может быть эффективным лишь тогда, когда экологическое воспитание перейдет на семейный уровень, когда экологическая культура и экологическая нравственность будут прививаться из поколения в поколение в семьях и станут столь же необходимы, как общая грамотность, правила личной гигиены и каноны общественной морали. Поэтому роль учителя, воспитателя, родителей на всех этапах общественного развития останется ведущей.

## ЛИТЕРАТУРА

### ОСНОВНАЯ

- Воронов А. Г. Биogeография с основами экологии. М., 1987.  
Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Мяло Е. Г. Биogeография мира. М., 1985.  
Леме Ж. Основы биogeографии. М., 1976.  
Лопатин И. К. Зоogeография. Мн., 1989.  
Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974.

### ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

- Агаханянц О. Е. Ботаническая география СССР. Мн., 1986.  
Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982.  
Второе П. П., Дроздов Н. Н. Биogeография. М., 1978.  
Курнишкова Т. В., Петров В. В. География растений с основами ботаники. М., 1987.  
Растительный мир Земли: В 2 т. / Под ред. Ф. Фукарека. М., 1982.  
Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978.  
Хржановский В. Г., Викторов С. В., Литвак П. П., Родионов В. С. Ботаническая география с основами экологии растений. М., 1986.  
Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. Этологические очерки о природе и человеке. М., 1988.  
Эттенборо Д. Живая Земля. М., 1988.

### РЕКОМЕНДУЕМАЯ УЧИТЕЛЮ

- Биосфера: Биogeографические очерки. М., 1988.  
Борисов В. А., Белоусова Л. С., Винокуров А. А. Охраняемые природные территории мира. М., 1985.  
Бородин А. М., Калущкий К. К., Правдин Л. Ф. Тропические леса. М., 1982.  
Браун Л. Африка. М., 1976.  
Букштынов А. Д., Грошев Б. И., Крылов Г. В. Леса. М., 1981.  
Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л., 1987.  
Вавилов Н. И. Пять континентов. Л., 1987.  
Власова Т. М. Экологические и экономические аспекты охраны и рационального использования охотничьих животных и растительных пищевых ресурсов Сибири. Шушенское, 1990.  
Войткевич Г. В., Вронский В. А. Основы учения о биосфере. М., 1989.  
Гельтман В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Ми., 1982.  
Голубец М. А. Актуальные вопросы экологии. Киев, 1982.  
Гордеева Т. И., Стрелкова О. С. Практический курс географии растений. М., 1968.  
Даждо Р. Основы экологии. М., 1976.  
Дарлингтон Ф. Зоogeография. М., 1966.  
Дорст Ж. Южная и Центральная Америка. М., 1977.  
Дрѐ Ф. Экология. М., 1976.  
Еник Я. Иллюстрированная энциклопедия лесов. Прага, 1987.  
Заповедники СССР. М., 1983.  
Зедлаг У. Животный мир Земли. М., 1975.  
Карри-Линдал К. Европа. М., 1981.  
Кемп П., Армс К. Введение в биологию. М., 1988.  
Козловская Н. В., Парфенов В. И. Хорология флоры Белоруссии. Мл., 1972.  
Крючков В. В. Север на грани тысячелетий. М., 1987.  
Культиасов И. М. Растительность аридных областей СССР: В 2 ч. М., 1977. Ч. 1. Растительность пустынь. 1977. Ч. 2. Растительность степей. 1981.  
Культиасов И. М. Экология растений. М., 1982.  
Лархер В. Экология растений. М., 1978.  
Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974.  
Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М., 1971.  
Наумов Г. В. Краткая история биogeографии. М., 1969.  
Наше общее будущее / Докл. Междунар. комиссии по окружающей среде и развитию (МКОСР). М., 1989.  
Нейл У. География жизни. М., 1973.  
Никитин Д. П., Новиков Ю. В. Окружающая среда и человек. М., 1980.  
Одум Ю. Экология: В 2 т. М., 1986.  
Пфедфер П. Азия. М., 1982.  
Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981.  
Растительный покров Белоруссии. Мн., 1969.

- Редкие и исчезающие виды растений Белоруссии и Литвы. Мн., 1987.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М., 1979.
- Ричардс П. Тропические дождевые леса. М., 1961.
- Сандерсон И. Северная Америка. М., 1979.
- Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989.
- Соколов С. Я., Связева О. А. География древесных растений СССР. М.; Л., 1965.
- Сосновский И. П. Редкие и исчезающие животные. М., 1987.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977.
- Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев, 1988.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.
- Уминьский Т. Животные и континенты. М., 1974.
- Фоули Р. Еще один неповторимый вид. М., 1990.
- Чупахин В. М. Региональная экологическая схема борьбы с опустыниванием. Л., 1990.
- Шалыбков А. М., Сторчевой К. В. Природные заказники. М., 1985.
- Шафер В. Основы общей географии растений. М., 1956.
- Banagescu P., Boscaiu N. Biogeographie. Jena, 1978.
- Bramer H. Geographische Zonen der Erde. Gotha, 1982.
- Die Entwicklungsgeschichte der Erde. Leipzig, 1981.
- Hendt M., Jьger E., Marcinek J. Allgemeine Klima-, Hydro- und Vegetationsgeographie. Gotha; Leipzig, 1978.
- Walter H. Vegetation und Klimazonen. Stuttgart, 1984.
- Walter H., Breckle S.-W. Okologie der Erde. Bd. 1—4. Stuttgart, 1983—1991.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Австралийская область 48, 49, 54  
Автохтон 39, 42, 43  
Агрофитоценология 68  
Аллохтон 39, 42  
Амазонская область 56  
Анемохоры 13  
Ареал(ы) 21, 25, 26, 30  
— дизъюнктивные 28  
— естественные 21  
— животных 22, 28  
— зарождение 27  
— космополитные 32  
— миграционное происхождение 26  
— моноцентрические 28  
— пантопное происхождение 26  
— полицентрические 28  
— прогрессирующие 23  
— регрессирующие 23  
— реликтовые 26  
— сплошные 28  
— циркумбореальные 32  
— циркумполярные 32, 39  
Ареалогия 21  
Арктическая подобласть 60  
Арктогея 48, 49, 60  
Асимметрия поясности 81  
Ассектаторы 71  
Ассоциация растительности 74  
Атлантическо-Североамериканская область 46 51  
Аутоэкология 9, 12, 21, 77  
Африканское подцарство 46, 54  
Безлесие степей 113  
— тундр 87  
Биогеоценоз 7, 68, 77, 78, 79  
Биоклимат 16, 96  
Биомасса 72, 94, 104, 107, ПО, 111, 116, 128, 137  
Биомы 79, 80, 83, 126, 139  
Биосфера 6, 78, 79  
Биота 16, 43—45, 99, 119, 139  
Биотоп 67  
Биоценоз 7, 67, 68, 77, 78  
Биоценология 67  
Болота 100  
Бореальное подцарство 46, 50  
Бразильская область 56  
Вечная мерзлота 86  
Видовой состав 40  
Видообразование 42  
Виды константные 70  
— стенохорные 11, 22  
— эврихорные 11, 22, 84  
Викаризм 37  
— внутриобластной 37  
— межобластной 37  
— поясной 84  
Восточноазиатская область 46, 51  
Встречаемость видов 70  
Галофилнизация 119  
Гарига 109  
Гвинео-Конголезская область 46  
Генезис бореальных лесов 96  
— гилей 131  
— злаковников 113  
— пустынь 119  
— реликтов 34  
— саванн 126  
— тундр 88  
Гемикриптофиты 41  
Геоботаника 67, 69  
Географические элементы 3S  
Геохронология 9  
Геоэкология 6  
Гетерофилия 133  
Гидробиомы 79  
Гилей(я) 130, 136  
— андийская 136  
— замкнутые 130  
— затопляемые 135  
— кустарниковые 136  
— незатопляемые 135  
— открытые 130  
— сезонные 130  
— субтропическая 137  
Гнус 60, 93  
Голарктическая область 48—50  
Гольцы 94, 100  
Гомеостаз 7  
Градиент 70, 89  
— аэротермический 81, 82, 83, 106  
Границы ареала 25, 26  
— климатические 26  
— реликтовые 34  
— физические 25  
— зонобиомов 82  
— леса 93  
— сообществ 69

- фитоценозов 69
- формаций 75
- Демутация 119
- Дивергенция 74
- Дизъюнкции антропогенные 30
  - биологические 30
  - исторические 29
  - климатические 28
  - ледниковые 29
  - межконтинентальные 29
- Динамика фитоценоза 73
- Доминанты 71
- Древнее ядро флоры 42
- Древнесредиземноморское подцарство 16, 51
- Животные сообщества 77, 88, 91, VI, Ij: >.  
103, 107, ПО, 111, 115, 126, уль. W
- Жизненные формы 12, 98, 121
- Загрязнение экосистем 142
- Заказники lit
- Закон гомологических рядов 24
  - минимума 11
- Заповедники 96, 144
- Земля Уоллеса 63
- Злаковники 112, 115
- Зон. I тундр 85
- Зонобиомы 42, 80, 81, 83, 85, 105, 108, ПО,  
112, 117, 125, 130
- Зонозхотоны 80, 82, 85, 101
- Зоомасса 72, 77, 94
- Зоофаги 77, 88
- Зооценоз 67, 77
- Илолятыг 35
  - местные 35
- Изоляция географическая 43
  - механическая 36
  - экологическая 36, 37
- Изофены 73
- Инвазии 42
- Инвентаризация флоры 40
- Индо Малайская (Восточная) область 48,  
49, 63
- Индо-Малезийское подцарство 46, B\
- Ирано-Туранская область 46, 52
- Исторические элементы 39
- История биогеографии 18—20
- Ихтиофауна 43
- Каатинга 128
- Кампосы 127
- Картографирование геоботаническое 67
  - зоогеографическое 68
- Каулифлория 133
- Классификация фитоценозов 74
- Класс поясности континентальный 8\*
  - океанический 84
  - ультраконтинентальный 84
  - формаций 75
- Климакс 67, 74
- Климат муссонный 108, 128
  - пассатный 129
  - средиземноморский 108
- Кондоминанты 71
- Конкуренция 10
- Консорции 7, 78
- Консументы 18, 78
- Континуум 69, 103
- Космополитизм 22
- Красноземы 132
- Криофиты 124
- Криптофиты 41
- Ксероморфоз 87, 119
- Ксерофилы 126
- Ксерофиты 124
  - нагорные 124, 138
- Леса 95, I И
  - Беларуси 102
  - бореальные 96, 99, 100, 101, ПО
  - галерейные 134
  - горные 100
  - моховые 138
  - неморальные 96, 101, 105
  - пояса туманов 137, 138
  - смешанные 101, 102
  - средиземноморские 108, 109
  - субтропические 108
  - муссонные ПО, 111
  - таежные 96
  - тропические 55, 130, И1
  - Гавайских островов 55
- Лесотундры 85, 93
  - северные 92
- Лианы 133
- Линия Уоллеса 58, 63, 64
- Луга горные 100
  - поименные 100
- Льяносы 127
- Мадагаскарская область 54
- Мадагаскарское подцарство 46, 54
- Мадранская (Сонорская) область B6

- Мадреанское подцарство 46, 53  
 Макаронезийская область 46, 51  
 Маквис 109  
 — вторичный 109  
 — ложный 109  
 Макрофилия 133  
 Мангры 134  
 Маньчжуро-Корейская подобласть Ы  
 Мари 101  
 Маторраль ПО  
 Мескитос 128  
 Метаболизм 78  
 Метод(ы) исследования 6  
 — климатограмм 15  
 — конкретных флор 40  
 Миграционные элементы 39  
 Миграция животных 88, 92  
 Микробоценозы 77  
 Мочажины 90  
 Надлесные пояса 36, 84  
 Неогей 48, 49, 63  
 Неотропическая область 48, 49, 63  
 Новозеландская область 48, 49, 55, 65  
 Новокаледонское подцарство 46, 55  
 Номенклатура фитоценозов 76  
 Нотогея 48, 49, 64  
 Обилие особей 71  
 Однобокость флор 41  
 Опад 72, 77, 131  
 Описание фитоценоза 76  
 Опустынивание 119, 142  
 Ординация 70, 76  
 Орнитофауна 43  
 Оробиомы 80—83, 93, 100, 105, 107, ПО, 111, 116, 124, 128, 137  
 Основы биогеографии  
 — биологические у  
 — географические 14  
 — исторические 16  
 Палеогей 48, 49, 62  
 Пампасы 112—115  
 Пантропический элемент флоры 53  
 Парамо(с) 129, 138  
 Педобномы 79, 83, 100  
 Пейноморфоз 87, 94  
 Пищевые цепи 73, 78, 89, 104, НО, 115, 123, 128, 129, 134,  
 Плакор 82, 92  
 Подзолы 98  
 Подзоны 82, 89, 102, 114, 115  
 Подлесные пояса 36, 81-  
 Подтип растительности 75  
 Полинезийская область 46, 48, 49, 55, 65  
 Полинезийское подцарство 46, 55  
 Полифаги 77, 88  
 Полупустыни 117, 118, 119  
 Почвы дерново-подзолистые 98  
 — мерзлотно-таежные 98  
 — поименно-луговые гидроморфные 98  
 — серые лесные 102, 106  
 — темно-каштановые 113  
 — торфяно-болотные 86, 98  
 — тундровые глеевые 86  
 — ферралитные красные 132  
 Поясность высотная 75, 81  
 Правило Бергмана 88  
 Прерии 112—115  
 — луговые 114  
 Прирост фитомассы 72  
 Продуценты 78  
 Проективное покрытие 70, 90  
 Происхождение тундр 88  
 Псаммофитизация 119  
 Псевдовикаризм 38  
 Псевдореликты (ложные реликты) 34  
 Псевдоэндемики (ложные эндемики) 37  
 Псилофиты 16  
 Пуна 83, 129, 138  
 Пустыни 117, 118, 120  
 — высокогорные 124  
 — гумусовые 125  
 — полярные 85, 89, 90  
 — субтропические 120, 122  
 — тропические 120, 123, 124  
 — умеренного пояса 120, 121  
 — южные 122  
 Размеры ареала 22, 23  
 Разъединение(я) ареалов 31  
 — Азиатско-Австралийское 31  
 — арктомонтанное 31  
 — биполярное 31  
 — гетерогенные 28  
 — гомогенные 28  
 — Евразийско-Североамериканское 31  
 — пантропическое 31  
 — Северо-Тихоокеанское 31  
 — циркумполярное 32  
 — Южно-Атлантическое 31

- Южно-Тихоокеанское 31
- Районирование биоты 45
- зоогеографическое 65
- фаунистическое 47, 48
- флористическое 45, 46, 50
- Растительное сообщество 67
- Растительность 67, 69
- Региональность 20, 80, 100
- Редуценты 78
- Реликты 32, 34, 53, 60
  - геоморфологические 34
  - климатические 34
  - ледниковые 35
  - переселенцы 34
  - третичные 35
  - формационные 34
- Ресурсы биологические 94, 95, 105, 107, Ш 142
  - земельные 141
  - рыбные 142
- Рефугиумы 32
- Родовой коэффициент 40
- Саванны 125—128
  - влажные 126
  - вторичные 126
  - горные 139
  - климатические 126
  - колючие 126
  - сухие 126
  - эдафические 126
- Сахаро-Аравийская область 46, 52
- Связи топические 78
  - трофические 78
- Семейственный коэффициент 40
- Синморфология 69
- Синтаксоны 74
- Синузии 70
- Синэкология 12
- Системы 6, 7, 12
- Скребы 111
- Снежная коррозия 86
- Сонорская подобласть 48, 49, 61
- Средиземноморская область 46, 52
- Стенохорные организмы 11, 22
- Степи 112, 120
  - горные 116, 124
  - ковыльные 115
  - красочные 114
  - луговые 114
  - северные 114
  - Патагонские 113, 114
  - «чеченские» 124
  - южные типичные 115
- Стланики 100
- Структура фитоценоза 69, 98
- Ступень 70
- Субзонобиомы 81, 82
- Судано-Замбезийская область 46
- Суккулентность 119
- Сукцессии 67, 74, 143
  - автогенные 74
  - аллогенные 74
  - антропогенные 74, 143
- Тайга северная 97
  - средняя 97
  - урманная 100
  - южная 97
- Таксономия 6, 74
- Теория систем 6
  - стрессов 11. 21
- Териофауна 43
- Терофиты 41
- Территории охраняемые 144
- Типология ареалов 28
- Типы дизъюнкций 28—31
- Тип (ы) растительности 75, 93
  - азональные 75, 82
  - зонально-поясные 76
  - зональные 75, 83
  - интразональные 75, 82
  - поясные 75
  - экстразональные 75, 82
- Тола 83, 129, 138
- Толерантность 10, 11, 27
- Тугаи 123
- Тундра (ы) 85, 90
  - арктические 89, 90, 91
  - болотистые 90
  - бореальные 90
  - горные 94, 100
  - кустарниковые 91
  - осоковые 90
  - пятнистые 90
  - типичные 91
  - южные 92
- Угасание ареала 27
- Фанерофиты 41
- Фауна 43
  - австралийская 64

- акваториальная антарктическая 67
- арктическая 65
- бореоатлантическая 65
- бореопацифическая 66
- тропикоатлантическая 66
- тропикоиндопацифическая 66
- антильская 64
- арктическая 60, 61
- восточноафриканская 62
- гавайская 65
- гвиано-бразильская 64
- евросибирская 60
- западноафриканская 62
- индийская 63
- канадская 60
- мадагаскарская 62
- малайская 63
- маньчжуро-корейская 61
- новоголландская 64
- новозеландская 65, 111
- папуасская 64
- сонорская 61
- средиземноморская 61, 110
- центральноазиатская G1
- центральноамериканская 64
- чилийско-патагонская 64
- южноафриканская 62
- Фауногенез 43
- Фенология 73
- Фенораса(ы) 38, 84
- Фсноспектры 73
- Фенофазы 73 «
- Фиджийская область 46, 55
- Физиологическая сухость 87
- Фитомасса 71, 72, 73, 94, 137
- Фитосреда 68
- Фитофаги 77, 88
- Фитоценогенез 67
- Фитоценоз(ы) 67, 68, 73, 74
  - закрытые 70
  - коренные 74
  - открытые 70
  - серийные 74
- Фитоценология 67, 69
- Флора 39, 67, 69
  - австралийская 58
  - амазонская 56
  - андийская 56
  - арктическая 50
  - гавайская 55
  - Гвианского нагорья 56
  - евросибирская 51
  - естественная 40
  - индийская 55
  - ирано-туранская 52
  - кавказская 51
  - канадская 51
  - карибская 56
  - китайская 51
  - мадагаскарская 54
  - мадреанская 53
  - макаронезийская 51, 52
  - малезийская 55
  - маньчжурская 51
  - мексиканская 56
  - новозеландская 59, 111
  - новокаледонская 55
  - островов Хуан-Фернандес 59
  - полинезийская 55
  - полтавская 17
  - Сахаро-аравийская 52
  - систематическая структура 40
  - Скалистых гор 51
  - средиземноморская 52
  - субантарктических островов 59
  - тургайская 17, 18
  - чилийско-патагонская 59
  - эвксинская 51
  - японская 51
- Флорогенез 42, 59
- Формация 75
- Фригана 109
- Хамефиты 41
- Холодостойкость 87
- Хорология 5
  - биомов 80
- Царство(а) 45, 46
  - Австралийское 46, 57, 59
  - Голантарктическое 46, 58, 59
  - Голарктическое 46, 50
  - Капское 37, 46, 54, 57, 59
  - Неотропическое 46, 55
  - Палеотропическое 46; 53
- Центры ареалов 27, 28
- Циркумбореальная область 46, 50
- Чапараль 109
- Черноземы 113
- Численность биоты 44

Шибляк 109  
Широтная зональность 80  
Шкала обилия 71  
Эволюционизм 7  
Эврнхорные организмы 11, 22  
Эдификаторы 71, 109  
Экологическая нравственность 115  
Экологические типы пустынь 121—124  
Экологический анализ флоры 41  
Экологическое воспитание 145  
— законодательство 145  
Экология глобальная (геоэкология) 6, 139  
Экономическая граница леса 93  
Экосистемные исследования 21  
Экосистемы 12, 79, 85, 95, 134, 143  
Экотоны 70, 93, 96, 126, 130  
Экотоп 70, 134, 143  
Элиминация 74  
Эмерджентность 7  
Эндемизм 22, 35, 36, 58  
— молодой (прогрессивный) 35, 60  
— островной 36  
— реликтовый 35  
Эндемики 35, 54, 55, 57, 59  
Энтомофауна 43  
Эпифиты 133  
Эремея 58  
Этология 77  
Эфсмеризация 119  
Эфемеры 41, 121  
Эфиопская область 48, 49, 62  
Ярусность 77  
Ярусы 70

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В БИОГЕОГРАФИЮ	5
Место в системе наук	5
Объекты изучения	5
Методы исследования	6
Методологические основы	6
Краткая история развития биогеографии	18
Глава 2. АРЕАЛОГИЯ	21
Основные понятия	21
Формирование ареалов	26
Типология ареалов	28
Понятие о реликтах	32
Эндемики и эндемизм	35
Понятие о викаризме	37
Элементы флоры и фауны	38
Глава 3. ФЛОРА И ФАУНА	39
Понятие о флоре	39
Понятие о фауне	43
Понятие о биоте	43
Районирование биоты	45
Глава 4. БИОТА ЗЕМНОГО ШАРА	50
Флористическое районирование суши	50
Фаунистическое районирование	60
Зоогеографическое районирование Мирового океана	65
Глава 5. ОСНОВЫ БИОЦЕНОЛОГИИ	67
Краткая история развития	67
Представление о биоценозе	68
Глава 6. БИОМЫ ЗЕМЛИ	80
Хорология биомов	80
1. Зона тундр	85
2. Зонобиом бореальных лесов	96
3. Зонобиом неморальных лесов	105
4, 5. Зонобиомы субтропических лесов	108
6. Зонобиом злаковников (степи, прерии, пампасы)	112
7. Зонобиомы пустынь	117
8. Зонобиомы саванн	125
9. Зонобиом тропических лесов	130
Глава 7. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ГЛОБАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ	139
Литература	146
Предметный указатель	148