

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ**  
**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОТКРЫТЫЙ  
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. А. ШОЛОХОВА**

**А. К. Тимонин, Л. В. Озерова**

**ОСНОВЫ  
ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ**

Москва 2002

## ВВЕДЕНИЕ

География растений — часть особой биологической дисциплины биогеографии, изучающая распределение таксонов и сообществ растений, или фитоценозов по Земле. Её становление связано с эпохой великих географических открытий и последовавшей за ней колонизацией европейцами обширных территорий далеко за пределами Европы. Это потребовало подробных описаний покорённых земель, в том числе и инвентаризации их растительного мира. Именно эта практическая потребность обусловила оформление в начале XIX века географии растений как самостоятельного раздела ботаники и её высокий престиж на всем протяжении этого столетия. Трудно назвать крупного ботаника того времени, который не участвовал бы в создании «Флор» разных регионов, а многие ботаники публиковали и специальные работы по географии растений.

В наше время положение биогеографии в целом и географии растений в частности значительно изменилось. По-прежнему выходят из печати сочинения по географии растений, этот предмет сохраняется в учебных планах университетов и институтов. Тем не менее, престиж её значительно снизился, и в восприятии подавляющего большинства биологов биогеография осталась как реликвия давно прошедшей эпохи, как сугубо дискурсивная дисциплина, лежащая далеко в стороне от путей развития современной биологии.

Однако подобное отношение к биогеографии есть ни что иное как результат массового заблуждения, вызванного мощной рекламной компанией генной инженерии, молекулярной систематики и близких к ним наук. Хотя инвентаризация ресурсов захваченных колоний уже не составляет первостепенную задачу современной науки, но инвентаризация биот разных регионов и выяснение деталей распространения разных видов отнюдь не потеряли своего значения. Они составляют основу для изучения биоразнообразия, мониторинга его состояния и разработки мер его охраны и

восстановления. Последнее становится всё более важной общечеловеческой задачей из-за недопустимо больших масштабов, которые приняло разрушительное антропогенное воздействие на природу. Поэтому инвентаризация биот, и в частности растений, разных регионов, в том числе и повторная, нисколько не теряет актуальности.

Только биогеография выявляет и корректно описывает различия биот разных территорий. Само по себе это различие кажется исключительно тривиальным, но его недооценка порой сильно подводит ученых, чему можно привести очень яркие примеры.

Ботаника как особая наука оформилась довольно поздно — примерно на рубеже XVII-XVIII веков. Интересно, что в то время она почти не требовала оснащения приборами и реактивами, а систематика и морфология вообще представляли собой осмысление увиденного невооружённым глазом. Казалось бы, столь скромно экипированная наука могла бы возникнуть значительно раньше, и логично было бы ожидать появления Линнея не в середине XVIII столетия, а где-то в Средние века или, на худой конец, в Каролингское предвозрождение, когда многие стороны жизни европейцев испытали мощный подъём.

В Средние века научными изысканиями занимались монахи. Они были людьми образованными, арифметику знали, при желании могли бы не хуже Линнея сосчитать тычинки в цветках разных растений и построить «половую систему» растений. Вот только такого желания у них не было, поскольку всё их внимание в ботанических штудиях занимала совершенно другая проблема. Дело в том, что Священное Писание, многие разделы которого представляют собой не богословские трактаты, а путевые заметки, исторические хроники и нечто вроде античной энциклопедии, содержит много упоминаний и описаний — надо признать, весьма невразумительных — растений, естественно, из числа тех, что окружали древних евреев. И вот поколения высокоучёных и добросовестных монахов столетиями пытались, разумеется тщетно, опознать библейские растения среди тех, что окружали их

монастыри где-нибудь на севере Германии<sup>1</sup>. Монахи прекрасно знали, что Святая земля находится где-то далеко за морем, они знали и с удовольствием записывали байки о чудесах заморских земель, но они не знали ботанической географии и когда приступали к серьёзным научным изысканиям, им и в голову не приходило, что в северной Европе могут расти не те растения, что населяют Палестину. В результате больше тысячи лет исследовательская деятельность была направлена на достижение ложной цели и не позволяла возникнуть науке ботанике.

Над такой зашоренностью мысли средневековых монахов можно было бы потешаться, если бы наши современники действовали разумнее. К сожалению, мышление исследователей прогрессировало не слишком сильно. В 70-е годы XX столетия многие биологи активно исследовали

<sup>1</sup> Справедливости ради следует заметить, что и среди палестинских растений лишь в исключительных случаях удаётся распознать те, что упомянуты в Библии.

присущий некоторым цветковым растениям  $C_4$ -фотосинтез в сравнении с наиболее обычным  $C_3$ -фотосинтезом. Манипулировали они, как это принято в так называемой экспериментальной биологии, с растениями немногих модельных видов. Выяснив физико-химические детали фотосинтеза, исследователи пришли к выводу, что  $C_4$ -фотосинтез возник из  $C_3$ -фотосинтеза, и, естественно, попытались понять причины такого эволюционного преобразования. Для этого они обратили внимание на экологические особенности исследуемых растений. Так случилось, что изученные виды с  $C_4$ -фотосинтезом происходили из мест с засушливым климатом, а виды с  $C_3$ -фотосинтезом — из мест с более гумидным климатом. Не мудрствуя лукаво, биологи провозгласили, что  $C_4$ -фотосинтез есть адаптация к аридным условиям. И хотя они наверняка прослушали курс географии растений, когда были студентами, им и в голову не пришло проверить, каков процент  $C_4$ -видов во флорах аридных территорий и каковы ареалы высших таксонов, содержащих  $C_4$ -виды. Эти, по существу ботанико-географические, данные хаотически

накапливались в конце минувшего века и до сих пор явно неполны. Однако уже из таких неполных, зачастую случайно полученных данных о распространении C<sub>4</sub>-видов растений и их участии во флорах и растительности разных регионов стало ясно, что нужно искать более убедительное объяснение появлению C<sub>4</sub>-фотосинтеза.

Вообще в рассуждениях на эволюционные темы давно укоренилась порочная традиция игнорировать географический и уже — биогеографический фон, на котором разворачивались все реальные эволюционные события. Попытка «положить» макроэволюционные процессы на географическую карту, предпринятая С. В. Мейеном и В. В. Жерихиным, сразу же выявила интересные закономерности, не замечаемые ранее, и поставила ряд вопросов, которых просто-напросто не существовало в проблематике теории эволюции и на которые биологам ещё предстоит найти ответы.

Этот краткий экскурс в сферы возможного приложения ботанической географии убеждает, как мы надеемся, в том, что данная дисциплина вовсе не представляет собой сохранившийся по недосмотру пережиток прошлого; это — вполне актуальная дисциплина, требующая серьезного к себе отношения и способная взамен удержать исследователя от поспешных опрометчивых выводов и потери времени на решение ложных проблем, а также поставить перед ним новые действительно животрепещущие научные проблемы.

Географию растений традиционно подразделяют на экологическую и историческую. Первая призвана объяснить особенности размещения на Земле растений актуальными причинами (главным образом, особенностями климата). Вторая сосредоточена на выяснении исторического формирования картины современного размещения растений. Такое разграничение нам кажется излишним. Действительно, современное распространение растений зависит не только от условий окружающей их среды, но и от экологических свойств самого растения, которые, очевидно, сложились в предыдущие исторические эпохи в тех местах, где тогда это растение обитало. Кроме того, размещение современных растений зависит от места их возникновения и имевшихся в прошлом воз-

возможностей для расселения. Поэтому современное размещение растений, представляющее собой всего лишь конечное (но не окончательное!) состояние их предшествующих расселений и вымираний, строго говоря, невозможно понять без обращения к истории их ареалов. В то же время и историческое развитие ареалов нельзя считать полностью понятым без реконструкции экологических обстановок, что можно сделать не иначе как по аналогии с современными экологическими обстановками, в которых существуют те же или сходные виды (принцип актуализма, на котором зиждется вся палеонтология). Поэтому более логично, на наш взгляд, различать географию отдельных таксонов, географию совокупностей несоподчинённых таксонов, населяющих отдельные регионы (= флор), и географию комплексов взаимодействующих растений разных видов (= фитоценозов).

## **1. АРЕАЛ ТАКСОНА**

### **1.1. Ареал вида**

#### *1.1.1. Понятие об ареале, способы описания ареалов*

Любой вид растений может существовать лишь в той мере, в какой составляющие его особи находят в окружающей среде необходимые им условия для нормального отправления жизнедеятельности и эффективного размножения, полностью компенсирующего естественную и неизбежную смертность организмов. Природные условия на Земле неоднородны, причём диапазон изменений основных факторов среды столь велик, что за всё время существования на планете растительной жизни так и не возник такой вид, который был бы способен существовать при всех встречающихся на Земле сочетаниях факторов внешней среды. Поэтому каждый вид растений (как, впрочем, и животных, грибов и бактерий) заселяет не всю поверхность нашей планеты, а только определённую её часть. Такая территория, заселённая особями какого-либо вида, называется **ареалом** этого вида.

Поскольку ареал представляет собой участок суши или акватории, заселённый организмами определённого вида, то наиболее полное и точное его

описание мы получаем путём отображения его на географической карте. В географии растений приняты два способа изображения ареалов — точечный (рис. 1) и контурный (рис. 2). В зависимости от принятого способа изображения в научном обиходе нередко даже сами ареалы называют контурными или, соответственно, точечными. Однако делать этого не следует, потому что данные термины означают не какие-то свойства самих ареалов, а в сущности субъективно принимаемые исследователем приемы их изображения, и один и тот же ареал может быть представлен как в точечном, так и в контурном виде (рис. 3).

В основе обоих способов представления ареала лежит точечный метод картографирования. Он заключается в нанесении на карту отдельных местонахождений растений интересующего исследователя вида. При этом при контурном изображении ареала основное внимание уделяют тем местонахождениям, которые позволяют оконтурить ареал, то есть нанести на карту его границу, соединив сплошной линией краевые местонахождения. Оба способа имеют как достоинства, так и недостатки.

Точечное изображение позволяет наиболее полно и точно представить

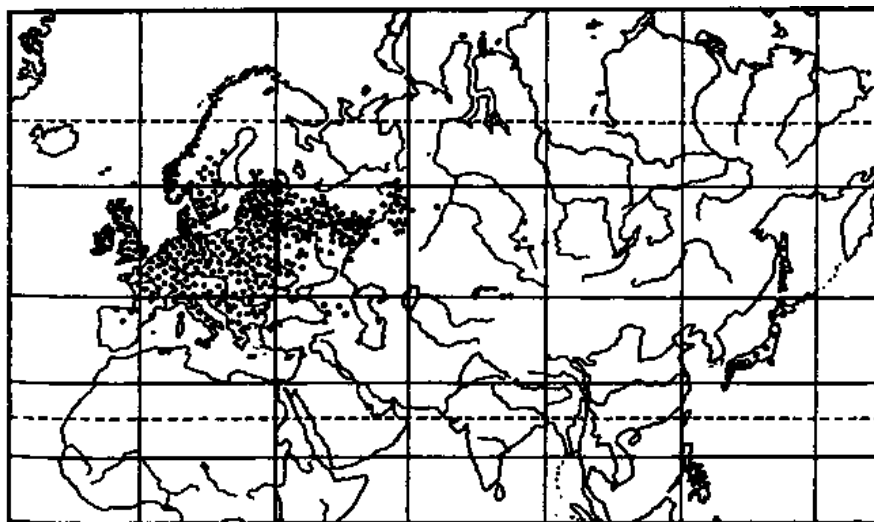


Рис. 1. Точечное изображение ареала душистого ясенника *Asperula odorata* (по Meusel, 1943).

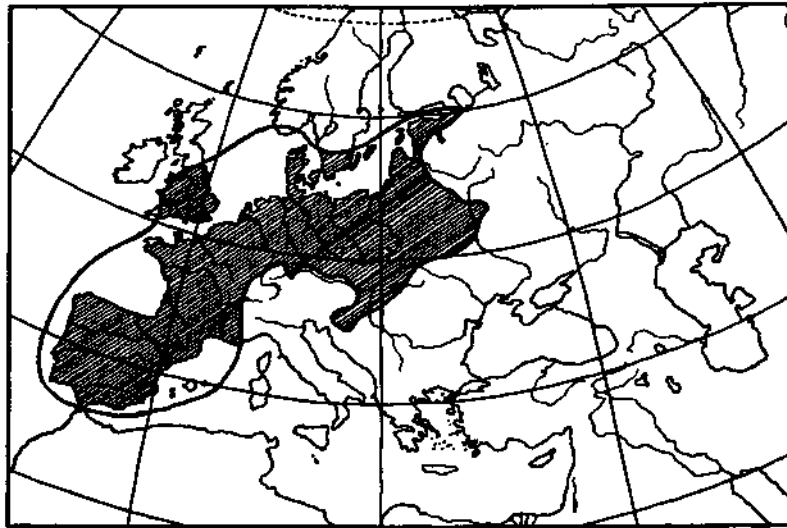


Рис. 2. Контурное изображение ареала седого булавоносца *Corynephorus canescens* (по Meusel, 1943).

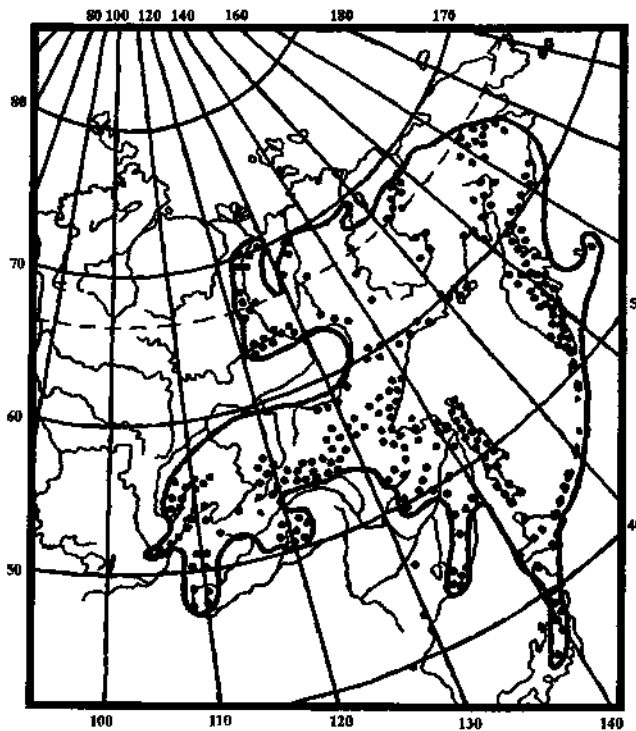


Рис. 3. Комбинированное контурно-точечное изображение ареала кедрового стланика *Pinus ritula* (по А.И. Толмачёву, 1974).

первичные фактические данные, свести к минимуму предположения и догадки и показать детали размещения вида в пространстве. Кроме того, если местонахождения отмечать по положению в стандартных координатах, то результат очень легко перевести в форму, пригодную для компьютерной обработки и хранения. Так, для международного проекта по изучению флоры Европы выбрано деление всей территории на стандартные квадраты со стороной 50\*50 км. Каждое местонахождение обозначают номером соответствующего квадрата. Для флоры Великобритании вся территория



страны была разделена на стандартные квадраты со стороной 4\*4 км. Чем крупнее масштаб используемой карты (или, соответственно, чем мельче квадраты стандартной координатной сетки), тем более детально возможно отобразить размещение вида.

Следует, однако, иметь в виду, что детализация означает не только значительный рост трудоёмкости процесса изображения ареала, но и приводит к тому, что получающаяся картина во всё большей степени начинает отражать случайную, стохастическую компоненту в пространственном размещении особей. Например, при чрезмерно крупномасштабном картографировании может быть выявлено отсутствие особей интересующего нас вида на местах гарей, вырубок, построек, вывалов деревьев и т.п. Совершенно ясно, что такие места возникают случайно по отношению к природным процессам, предопределяющим размещение вида на планете, и достаточно быстро становятся вновь доступными для заселения. По существу при столь детальном картографировании мы уже получаем представление не об особенностях ареала вида, а о моментальном отображении (относительно) краткосрочной динамики его населения внутри ареала. К сожалению, невозможно указать границу между детальным изображением ареала вида и отображением кратковременного состояния его населения. Здесь приходится руководствоваться исключительно здравым смыслом (который у каждого, как известно, свой), что, конечно, представляет недостаток точечного способа изображения ареала.

Другим недостатком данного способа является сильная зависимость от количества первичных данных, когда отсутствие точек на карте означает в действительности не отсутствие там вида, а отсутствие наблюдений. Прекрасный пример этого дают точечные изображения многих ареалов растений европейской флоры, очень точно выявляющие западную границу бывшего СССР (рис. 4). По-видимому, точечное изображение ареала во многих случаях характеризует на самом деле не этот ареал, а усердие и результативность работы ботаников.

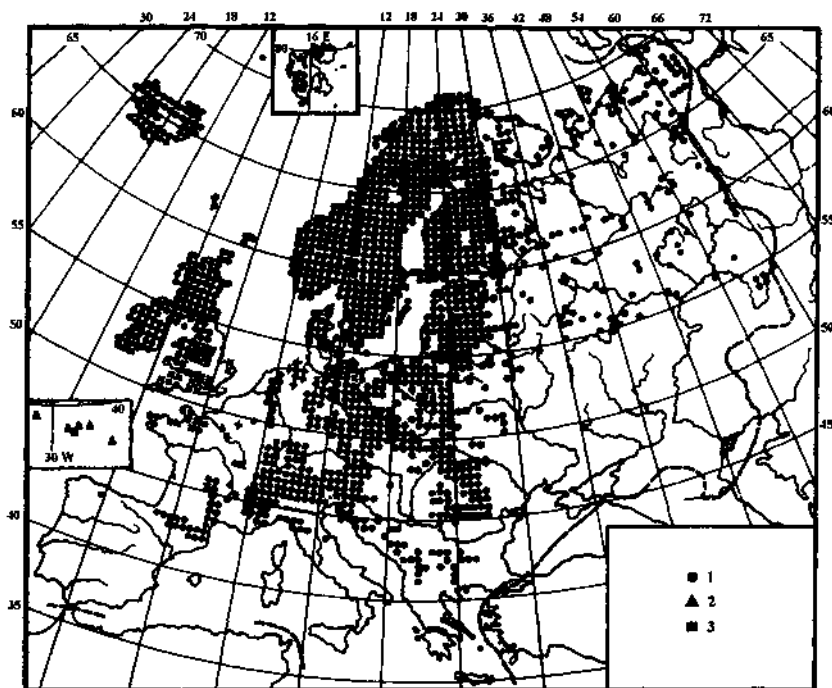


Рис. 4. Точечное изображение ареала баранца *Lycoperidium selago* (по А.И. Толмачёву, 1974). Значками разной формы показаны местонахождения разных подвидов этого вида

Исключительно сильная зависимость процедуры точечного изображения ареала от привходящих обстоятельств, не имеющих ничего общего с природными явлениями, которые предопределяют его специфику, составляет главный и пока неустранимый недостаток этого способа.

Контурное изображение ареалов позволяет в определённой степени преодолеть недостатки точечного способа. При этом на карте показывают границу ареала, проводя её через точки, обозначающие краевые местонахождения особей интересующего вида. Все местонахождения внутри получающегося контура в расчёт не принимают, и это существенно снижает трудоёмкость работы по картографированию ареала. Более того, для проведения на карте границы ареала необязательно иметь сведения о всех краевых местонахождениях — линию возможно провести, имея относительно немного реперных точек. Эти обстоятельства и обусловили широкое применение именно контурного способа изображения ареалов.

Однако с несомненными достоинствами данного способа сочетаются недостатки, не менее серьёзные, чем те, что присущи точечному изображению

ареала. Прежде всего, учёт только краевых местонахождений позволяет выявить и представить характер распространения вида внутри получающегося контура, тогда как всегда есть вероятность того, что ареал кольцом окружает область, не доступную для заселения данным видом. Кроме того, проведение контура ареала по сравнительно немногим реперным точкам содержит значительный элемент экстраполяции. В результате степень близости такой реконструированной границы ареала к её действительному положению будет определяться тем, насколько полно изображающий ареал исследователь представляет себе природные условия определённого региона и насколько верно он прочувствовал экологические свойства вида. Иными словами, при контурном изображении ареала всегда велика роль субъективизма.

Таким образом, оба способа изображения ареалов содержат равно существенные, хотя и разные изъяны. Поэтому некоторые биогеографы рекомендуют комбинировать оба способа изображения ареала (рис. 3), полагая, что подобное комбинирование позволит взаимно компенсировать недостатки контурного и точечного способов. Вероятно, это действительно так, хотя никогда нельзя забывать о возможности усугубления недостатков обоих компонентов комбинации<sup>2</sup>.

Каждый вид растений, существующий на Земле, уникален. Соответственно и уникальны требования слагающих их особей к внешней среде, составляющие такую важную видовую характеристику как **толерантность**, то есть способность устойчиво существовать в определённом диапазоне условий внешней среды. Уникальность требований к среде обуславливает и уникальность видového ареала, который составляет такую же видовую характеристику, как и структурно-функциональные признаки составляющих его организмов. Пока мы имеем дело с единичным ареалом какого-либо вида, мы не выходим за рамки описания свойств данного вида. Здесь ещё нет никакой географии растений. Самостоятельная дисциплина география растений начинается тогда, когда мы приступаем к сопоставлению разных

ареалов с целью выявления общих черт, присущих ареалам самых разных видов.

<sup>2</sup>При всей условности научных аналогий полезно помнить о знаменитом капустно-редечном гибриде, который вопреки ожиданиям воспринял признаки капусты в устройстве корневой системы и признаки редьки — в побеговой системе (чем немало поспособствовал разгрому генетики в нашей стране).

### ***1.1.2. Факторы среды, определяющие границы ареала***

Несмотря на уникальность каждого ареала, их сопоставление позволило биогеографам выявить 4 характеристики внешней среды, или группы факторов, которые порознь или в разных сочетаниях ограничивают распространение растений и тем самым определяют положение границ их ареалов.

1. Наиболее ясным кажется проявление **физико-географических факторов**, к которым принято относить береговые линии, разделяющие водоёмы и сушу, горные системы (для равнинных видов) и равнины (для горных видов) и т.п. К числу физико-географических факторов можно добавить границы между океаническими водными массами, имеющие большое значение для распространения планктонных водных растений, и глубину дна, которая сильно сказывается на существовании прикреплённых гидрофитов. Следует, однако, признать, что такой достаточно традиционный для биогеографов перечень проявлений физико-географических факторов не вполне корректен. Так, рельеф суши влияет на размещение растений не столько сам по себе, сколько опосредованно, модифицируя климатические и эдафические особенности местообитания. Глубина водоёма непосредственно влияет на размещение прикреплённых гидрофитов с плавающими по поверхности воды листьями и/или надводными цветками. Кувшинка *Nymphaea Candida*, например, не заселяет участки дна глубже 4 м, поскольку не способна развить достаточно длинные черешки, которые позволили бы

сформировать плавающую по поверхности воды листовую пластинку. Для полностью погружённых прикрепленных гидрофитов глубина дна имеет косвенное значение, поскольку при прочих равных условиях обратно коррелирует с интенсивностью достигающего его света; в этом случае непосредственное влияние на размещение растений оказывает прозрачность воды.

**2. Климатическим факторам** биогеографы единодушно отводят главную роль в детерминации границ ареалов. Известны поразительно точные совпадения положения границы ареала с определённой изотермой самого холодного месяца года (например, рис. 5). Более сложный случай представляет совпадение границы ареала не с положением изотермы определённого месяца, а с положением зоны, характеризующейся некоторым критическим значением среднегодовой суммы положительных температур или числом дней в году со средними положительными температурами. Принято считать, что именно так определяется северная граница ареала лиственниц (виды *Larix*) в Сибири.

Другую черту климата, сильно влияющую на распространение

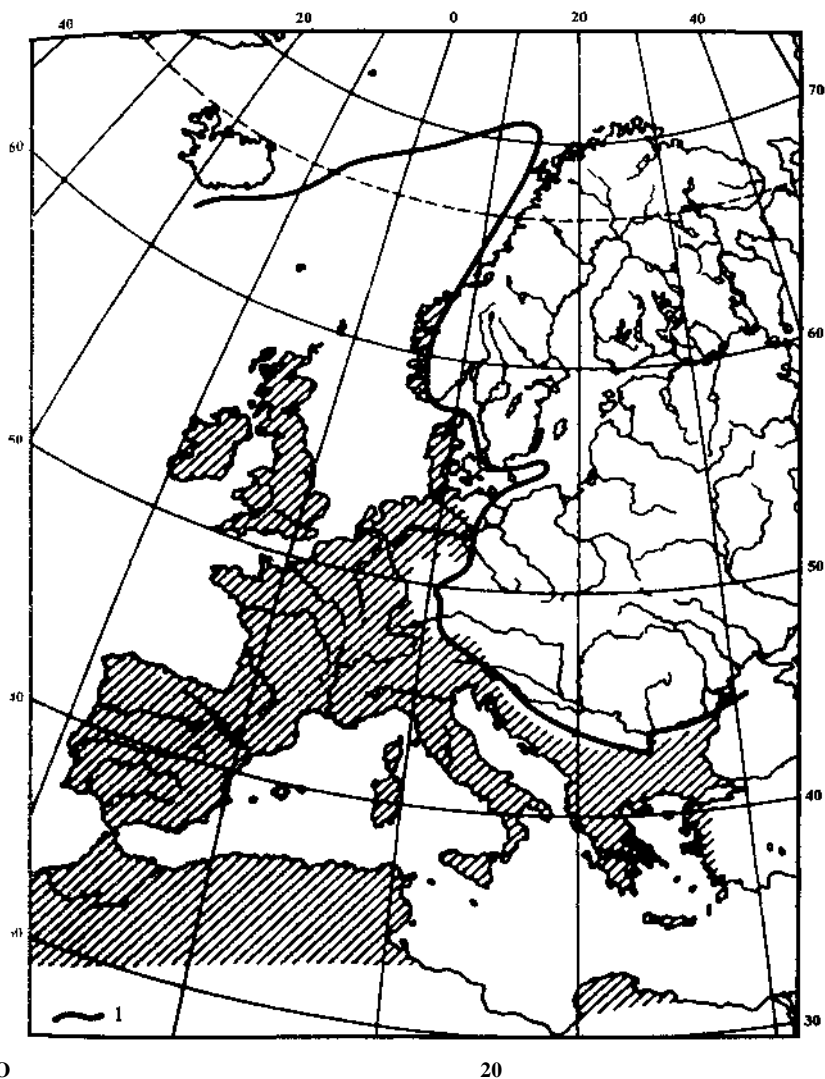


Рис.5. Ареал остролистного дуба *Quercus ilex* (по А.И. Толмачёву, 1974). 1 - январская изотерма  $0^{\circ}$ .

растений составляет **режим осадков**. При этом интенсивность испарения и Распределение осадков по сезонам года оказываются даже важнее их общего годового количества, поскольку именно эти показатели определяют в конечном счёте водный баланс растений. Например, в районе Одессы в среднем выпадает 368 мм осадков в год, а в районе Вологды — всего 288 мм, но коэффициент влажности воздуха в районе Одессы составляет всего 4,5, тогда как в окрестностях Вологды достигает 14,0 Поэтому ель *Picea abies*, распространение которой ограничено областями со значениями коэффициента влажности воздуха не ниже 8 и не выше 30 (рис 6), является доминирующим древесным растением под Вологдой и

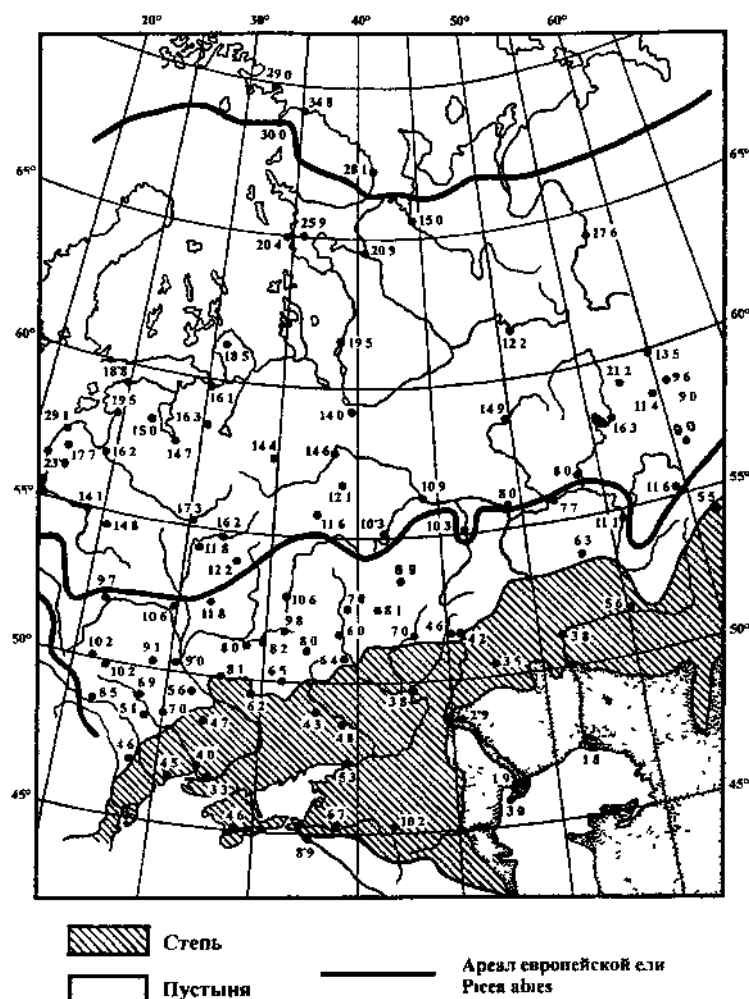


Рис 6 Зависимость географического распространения европейской ели *Picea abies* от коэффициента влажности воздуха (по В. Шаферу, 1956)

полностью отсутствует в окрестностях Одессы. Этот пример показывает, что положение границ ареалов имеет смысл сопоставлять не с изогиями - (линии на карте, соединяющие места с одинаковым количеством осадков), а с так называемыми изопирами (линии на карте, показывающие места с одинаковыми значениями коэффициента влажности).

Коэффициент влажности представляет собой отношение количества осадков к показателю испарения. Последний зависит от температуры воздуха. Поэтому режим осадков сам по себе еще не дает той полноты характеристики климата, которая удовлетворила бы биogeографа — необходима более полная характеристика, отражающая как режим осадков, так и температурный режим, обуславливающий особенности испарения. Такую обобщенную характеристику дают так называемые климадиаграммы, то есть совмещенные графики распределения средних температур и среднего

количества осадков по месяцам года (рис 7). При работе с климадиаграммами следует обращать особое внимание на периоды, в которых кривая годового хода температур располагается выше кривой значений осадков: в такие периоды испарение превосходит поступление

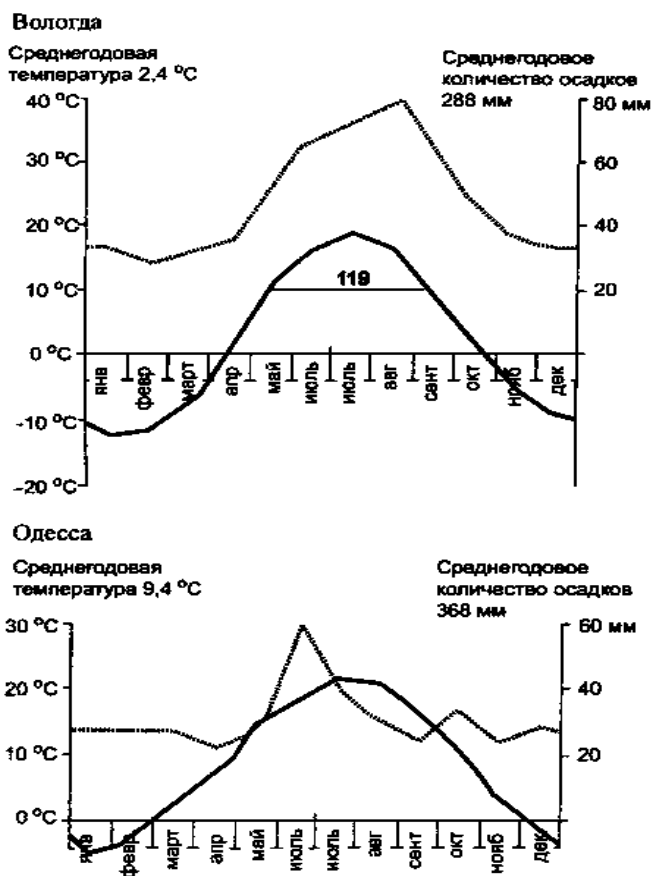


Рис 7 Климатодиаграммы Вологды и Одессы (по Ф Фукареку и др, 1982) *Сплошная линия - график годового изменения температуры, пунктирная линия - график изменения количества осадков*

влаги с осадками, и растения существуют в условиях устойчивого сезонного водного дефицита.

**3. Эдафические** факторы включают свойства субстрата, которые возможно далее подразделить на химические и механические. Эдафические факторы могут действовать непосредственно или опосредованно, внося



определённую специфику в проявление свойств климата соответствующей территории. В частности, механический состав субстрата обуславливает такой важный атрибут его как влагоёмкость. Низкая относительная влагоёмкость<sup>3</sup> субстрата даже во влажном климате может приводить к дефициту доступной растениям воды, что делает территорию с таким субстратом недоступной для мезофильных и более влаголюбивых видов так, как будто бы она располагалась в зоне более аридного климата. По-видимому, именно такие условия складываются на скальных обнажениях, щебнистых осыпях, выходах мела и мергелей. Наоборот, высокая относительная влагоёмкость почвы даёт эффект «гу-мидизации» климата. Следует, впрочем, помнить, что механический состав субстрата есть результат проходящего в данном месте процесса выветривания, который зависит как от минерального состава субстрата, так и от климата и жизнедеятельности организмов (состав которых, в свою очередь, коррелирует с климатическими условиями).

Из химических особенностей субстрата на размещение растений наибольшее влияние оказывают рН, содержание кальция и в особенности — анионов  $\text{Cl}^-$  и  $\text{SO}_4^{2-}$ , заметное присутствие которых проявляется в так называемом засолении почвы. Высокое содержание данных анионов, кальция и щелочная реакция обычно связаны с устойчивыми восходящими токами воды по капиллярам почвы, устанавливающимися при очень интенсивном испарении в аридном климате. В гумидном климате устанавливается иная, промывной, режим почвы, приводящий к вымыванию из неё подвижных элементов и веществ и некоторому закислению. Таким образом, и химический состав субстрата во многом зависит от климата соответствующей территории.

Кроме того, формирование почвы представляет собой сложный процесс взаимодействия абиотических компонентов экосистем с биотой, состав которой во многом определяют климатические факторы. Следовательно, эдафические факторы оказываются очень тесно связанными с

экологическими факторами, отчасти модифицируя их воздействие на

<sup>3</sup> Относительная влагоёмкость - количество удерживаемой субстратом капиллярной и плёночной воды, измеряемое в процентах от веса сухой почвы.

ареал, отчасти выступая в качестве одного из проявлений климатических факторов.

Для размещения погружённых гидрофитов существенны механические свойства субстрата, а вот его химические особенности в большинстве случаев, по-видимому, значения не имеют. Зато очень важны механические и химические свойства воды. К первым можно отнести степень подвижности водной массы, ко вторым — рН, солёность, содержание биогенов, кислорода, сероводорода. Так же велико значение степени прозрачности воды, от которой зависят глубина фотической зоны, где только и возможно существование растений, и спектральный состав света<sup>4</sup>. В свою очередь и химические свойства воды, и её прозрачность зависят от интенсивности перемешивания водных масс и потому, строго говоря, их нельзя рассматривать в отрыве от подвижности водной массы, то есть от её механического свойства.

Таким образом, эдафические факторы представляют собой комплекс тесно взаимосвязанных свойств окружающей среды, которые лишь в дидактических целях можно рассматривать отдельно и в отрыве от особенностей климата на соответствующей территории.

Очевидно значение используемого в фотосинтезе света как одного из эдафических факторов. Труднее подобрать место в традиционной классификации факторов для света, являющегося сигналом, регулирующим ход жизненных процессов в растении. Растениям многих видов свойственна чувствительность к продолжительности тёмного периода суток. Если он оказывается короче или, наоборот, длиннее некоторого критического значения, то такие растения не способны пройти все стадии жизненного цикла. Соответственно, они оказываются не способными обитать на тех территориях,

где световой режим не представляет им необходимой продолжительности ночей.

**4. Биотические факторы.** Организмы любого вида существуют не изолированно, а в более или менее тесных взаимодействиях с организмами других видов, и такого рода взаимодействия оказывают влияние на размещение растений.

Конкретные взаимоотношения между организмами разных видов крайне разнообразны, но все их возможно свести к немногим основным типам.

А. Топические отношения возникают вследствие изменения («кондиционирования»)

<sup>4</sup> Как известно, растения используют в фотосинтезе только ограниченную часть падающего на них света, выбирая достаточно узкую часть спектра — так называемую фотосинтетически активную радиацию, ФАР. ФАР неодинакова для разных растений, но различия невелики.

среды в процессе жизнедеятельности организмов. Применительно к растениям эти отношения обычно трудно отграничить от трофических конкурентных отношений. В «чистом» виде отношения этого типа, вероятно, имеют значение для распространения эпифитов, поскольку известно дифференциальное заселение ими растений разных видов. Однако основное значение для них при этом имеет текстура поверхности и особенности (микро) климата, а не специфика межвидовых отношений как таковых. Б. Форические отношения, возникающие при регулярном использовании организмами одного вида организмов другого вида в качестве средства перемещения в пространстве. К этой группе отношений относятся все варианты зоофилии и зоохории.

В. Трофические отношения, возникающие в связи с использованием ресурсов внешней среды, могут выступать либо в форме прямого использования организмов одного вида как пищевого ресурса организмами другого вида (это паразитизм одних растений на других, паразитизм грибов, бактерий на растениях, питание растениями животных, симбиотрофия растений и грибов, растений и

азотфиксирующих прокариот), либо в форме конкуренции за общий ресурс, и тогда их непросто отграничить от топических отношений. Наиболее ясные примеры ограничения ареалов растений биотическими факторами демонстрируют паразитические и некоторые зоофильные и зоохорные виды. Отсутствие на некоторых островах Северного Ледовитого океана, прилегающих к побережью, арктических видов астрагалов *Astragalus*, остролодочников *Oxytropis* и копеечников *Hedysarum*, специализированных к опылению шмелями, достаточно правдоподобно связывают с отсутствием на них шмелей. Паразитные растения, естественно, не встречаются вне ареалов своих хозяев. Область обитания кедровых сосен *Pinus sibirica* и *Pinus mugo* хорошо совпадает с сибирским участком ареала основного распространителя их семян — кедровки *Nudfraga caryocatactes*.

Однако примеры подобного рода всё же немногочисленны, да и представляемая ими картина оказывается вовсе не столь очевидной при ближайшем рассмотрении. Так, ареалы паразитных растений в типичном случае заметно меньше ареалов их хозяев: например, северная граница ареала русской бошняки *Boschniakia rossica* проходит значительно южнее северных пределов распространения ольх *Alnus hirsuta*, *Alnus fruticosa* и близких к ним видов, будучи ограничена областью так называемого сплошного их распространения. Упомянутые астрагалы, остролодочники и копеечники отсутствуют не только на островах, не заселённых шмелями, но и во многих местах на материке, где шмели обитают. Кедровка широко распространена в тайге от Скандинавии до Камчатки и Китая, но ни в Приморье, ни в Европе *Pinus sibirica* нет.

Растения некоторых видов проявляют чёткую приуроченность к какому-либо единственному биогеоценозу. Поэтому принято особо выделять биоценотические условия, ограничивающие распространение видов. Например, росянки *Drosera*, клюква *Oxycoccus* и некоторые другие вересковые обитают только на сфагновых болотах. Однако и в этих случаях нельзя говорить о полном совпадении ареалов данных видов с ареалами сфагновых болот. Кроме того,

пока ещё не найдены критерии, которые позволили бы отделить собственно биоценологические причины от эдафических.

Наконец, описывая биотические факторы, всегда отмечают конкурентные отношения между видами. Однако эта область существования растений до сих пор изучена крайне плохо, и вряд ли сейчас возможно привести бесспорные примеры ограничения ареала вида конкуренцией со стороны других видов.

Роль разных факторов, ограничивающих ареал вида, может различаться не только у разных видов, но и в разных частях ареала одного и того же вида. Например, положение северной границы ареала ели *Picea abies*, вероятнее всего, связано с недостаточной годовой суммой положительных температур или слишком коротким периодом среднесуточных положительных температур, а положение южной границы — с низкой влажностью климата.

Из всего разнообразия факторов, обуславливающих положение границ ареалов, биогеографы единодушно выделяют климатические как наиболее значимые. Однако такая оценка, по-видимому, не имеет достаточных оснований. Интродукция растений в ботанические сады и зелёное строительство ясно показывает, что толерантность видов к климатическим условиям, как правило, допускает их существование в значительно более широком диапазоне климатических условий, чем тот, что характерен для их естественных ареалов. В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова в Санкт-Петербурге в открытом грунте без каких-либо специальных ухищрений выращивают дальневосточную магнолию кобус *Magnolia kobus*, дико обитающую в умеренно-тёплом и субтропическом муссонном климате. Природный ареал конского каштана *Aesculus hippocastanum* не выходит за пределы очень ограниченной области на юго-западе Балканского полуострова (рис. 8), хотя он успешно растёт и возобновляется самосевом в городских насаждениях Москвы, в 1500 км севернее области естественного распространения. Эти и многие другие примеры свидетельствуют о том, что ареалы растений были бы обширнее, иногда — значительно обширнее, если бы свойства климата непосредственно определяли

их границы.

Тщательный анализ края ареала обычно показывает, что его граница не достигает физико-географического барьера или места резкого

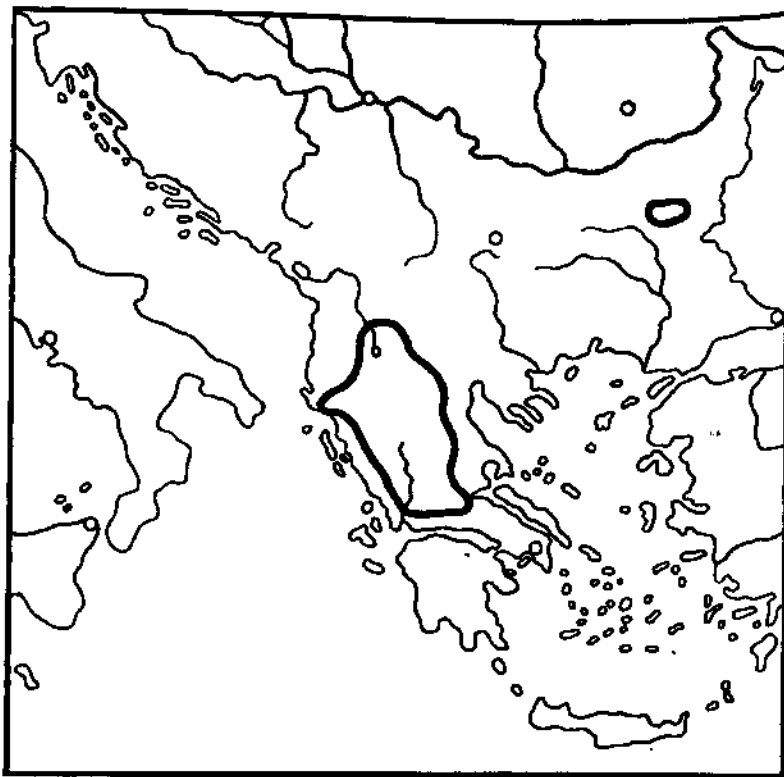


Рис. 8. Естественный ареал конского каштана *Aesculus hippocastanum* (по В. Шаферу, 1956).

изменения эдафического фактора. Даже такая резкая граница как раздел суши и водоёма почти никогда не является границей распространения растений: между областями обитания наземных и водных растений располагается, частью захватывая сушу, а частью — акваторию, зона гигрофитов.

Всё это заставляет думать, что климатические, эдафические и физико-географические факторы при всей очевидности их влияния на распространённость растений разных видов сами по себе редко определяют или даже вовсе не определяют положение границы ареала, но способствуют проявлению действия некоего универсального фактора. Методом исключения таким фактором приходится признать конкурентные отношения между видами. По всей вероятности, граница ареала вида располагается там, где все или некоторые абиотические факторы принимают такие значения, которые снижают конкурентную мощь данного вида настолько, что он становится неспособным выдержать конкуренцию с другими видами, для которых эти значения

абиотических факторов более благоприятны. В то же время сами эти критические значения абиотических факторов ещё не выходят за пределы толерантности вида. По-видимому, именно конкуренции — этому наименее изученному явлению в жизни растений — принадлежит роль основного и притом универсального фактора, детерминирующего положение границы ареала.

### ***1.1.3. Структура ареала***

Особи размещаются в ареале вида неравномерно: есть участки с (относительно) высокой плотностью населения и есть участки, где плотность значительно ниже, а в некоторых местах особи могут совершенно отсутствовать. Поэтому ареал можно уподобить кружеву, наброшенному на определённый участок Земной поверхности.

На особенности размещения особей по ареалу сильно влияет мезорельеф местности, отдельные элементы которого характеризуются такими значениями факторов внешней среды, которые делают их непригодными для существования данного вида. Так, депрессии рельефа обычно заняты водоёмами — реками и озёрами, — где, естественно, не могут произрастать сухопутные растения. Водным растениям недоступны участки суши, а прикрепленным гидрофитам — и глубоководные части водоёма. Правда, рельеф не остаётся неизменным, со временем он претерпевает пенеппенизацию: возвышенности и острова подвергаются размыву, а водоёмы мелеют. Однако такие процессы происходят медленно, и потому некоторые участки в границах ареала могут оставаться недоступными для поселения вида на протяжении жизни многих его поколений, а порой — и в течение всего времени существования вида.

В других частях ареала особи вида могут отсутствовать либо вследствие внешних воздействий на биоценоз (пожары, ветровалы, оползни, длительные разливы или пересыхания водоёмов и т.п.), либо из-за циклической смены растительных сообществ, которые приводят время от времени к неблагоприятным для жизни данного вида значениям факторов среды. В обоих

случаях такие участки обычно за время жизни одного или немногих поколений вновь становятся пригодными для обитания вида. Вследствие этого «кружево» ареала представляет собой не застывшую картину, а постоянно меняющийся узор, подобный узору калейдоскопа: растения заселяют одни участки в границах ареала и исчезают на других. Продолжая аналогию, можно сказать, что население вида кочует по ареалу, старательно обходя некоторые формы рельефа.

Динамика изменений размещения особей меняется по ареалу. Можно выделить часть ареала, где условия внешней среды наиболее благоприятны для существования вида. Это - **зона оптимума**, в которой вид наиболее прочно удерживает места обитания и быстро заселяет освобождающиеся территории. В результате участки, временно не заселённые видом, недолговечны и относительно невелики, а «кружево» ареала плотное и быстро перестраивающее свою топологию.

Ближе к границе ареала условия среды всё менее соответствуют потребностям вида. В этой **зоне пессимума** вид довольно легко теряет места обитания, а их повторное заселение занимает длительное время. Поэтому по направлению к границе ареала относительные размеры незаселённых участков увеличиваются, а «кружево» ареала становится всё более ажурным и в конце концов переходит во фрагменты, нерегулярно и ненадолго соединяющиеся друг с другом и с основной частью ареала. Собственно, эта зона фрагментов с нерегулярно меняющейся топологией и представляет собой границу ареала, вследствие чего её положение можно указать при картографировании лишь приблизительно.

Следует иметь в виду, что зона оптимума вовсе необязательно занимает основную площадь ареала и располагается в его геометрическом центре (например, рис. 9).

От зоны оптимума к границе ареала закономерно меняется не только средняя плотность населения вида, но и его ценотическая роль и связь с биотопами. В зоне оптимума вид проявляет максимум доступной ему **эвритопности**, часто заселяя несколько биотопов, встречается массово и может



играть весьма существенную роль в сложении растительных сообществ. Эту часть ареала вида иногда называют его **ценоареалом**.

К границе ареала вид становится всё более стенотопным. При этом проявляются две тенденции. Одна из них — ограничение мест обитания биотопами, в которых условия максимально приближены к оптимальным. Она выражается в почти универсальном явлении приуроченности особей к склонам южной экспозиции в северной части ареала и к склонам северной экспозиции — в южной; в зоне оптимума вид обычно не дифференцирует склоны разной экспозиции и предпочитает плакоры.

Другая тенденция проявляется в смене биотопа<sup>5</sup>. Так, карликовая берёза *Betula nana* в зоне оптимума обитает в разнообразных условиях,

<sup>5</sup> Возможно, что значения каких-то важных для растения факторов внешней среды остаются при этом неизменными, и смена биотопа на самом деле кажущаяся, она существует только в нашем представлении и обусловлена спецификой *нашего восприятия* свойств биотопа.

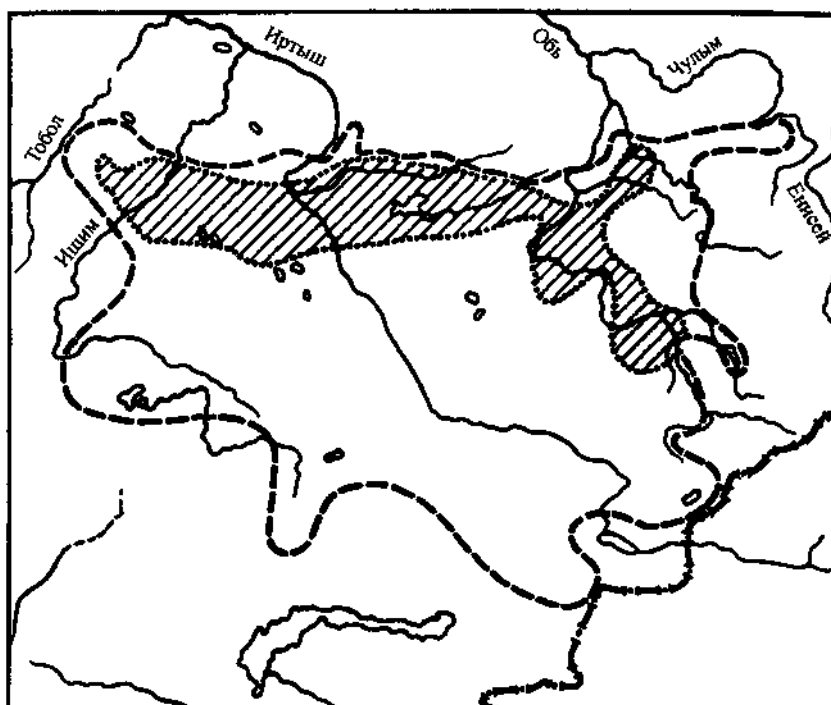


Рис. 9. Ареал Морисонова горечника *Peucedanum morisonii*  
(по А.И. Толмачёву, 1974).

Пунктиром обозначена граница ареала; заштрихована зона оптимума, или ценоареал вида

формируя практически сплошные заросли на обширных пространствах

кустарниковых тундр, но избегает тундровых болот, а на южной окраине своего ареала населяет верховые болота. В некоторых случаях переход в другой биотоп сопровождается существенным изменением габитуса, или жизненной формы. Например, сердцелистная липа *Tilia cordata* в зоне оптимума представлена высокоствольными деревьями, формирующими первый ярус широколиственных лесов в чистом стоянии или совместно с черешчатым дубом *Quercus robur*, а на северо-восточной границе ареала она существует в виде кустарника под пологом еловых и елово-мелколиственных лесов.

Разные условия в пределах ареала сказываются и на репродуктивном успехе растений, населяющих разные его участки. Можно выделить **область устойчивого воспроизведения**, в которой особи регулярно проходят полный репродуктивный цикл и производят избыточное число потомков, превышающее необходимый для сохранения численности минимум (то есть коэффициент размножения превышает 1). Это обуславливает устойчивый поток диаспор из области устойчивого воспроизведения на периферию ареала. Область устойчивого воспроизведения совпадает с зоной оптимума и прилегающей к ней частью зоны пессимума.

Область устойчивого воспроизведения окружена **областью неустойчивого воспроизведения**, где особи размножаются, но нерегулярно производят в достаточном количестве полноценное потомство. Населяющие эту область популяции лишь краткосрочно способны самостоятельно поддерживать свою численность; длительное существование вида в этой области возможно только благодаря поступлению диаспор из области устойчивого воспроизведения.

Периферия ареала представляет **область стерильного выселения**, в которой условия настолько неблагоприятны для вида, что его особи либо вообще не приступают к размножению, либо не дают жизнеспособного потомства. Так, уже упомянутая выше кустарниковая форма липы в естественном состоянии не цветёт и, соответственно, не даёт семян. Существование вида в области стерильного выселения полностью обусловлено привнесением в неё диаспор.

Область устойчивого воспроизведения занимает основную часть ареалов прикрепленных растений, тогда как у морских планктонных водорослей обычны ареалы с обширными зонами стерильного выселения, во много раз превышающими размер области устойчивого воспроизведения.

#### ***1.1.4. Развитие ареала***

Мы уже видели, что ареал не остаётся неизменным во времени: на его границе постоянно происходят фрагментация и объединение заселённых видом участков, исчезновение и появление новых или восстановление прежних участков. Всё это имеет достаточно хаотичный характер. Однако в изменениях ареала возможно выделить устойчивые долговременные тенденции, проявляющиеся на больших временных интервалах и сопровождающие историю вида.

Ни один биологический процесс не может происходить вне какого-либо пространства. Поэтому и вид независимо от конкретного способа своего возникновения всегда возникает на определённой территории. Вид с самого начала своего существования обладает наряду с генетической, структурно-функциональной и экологической спецификой также своим особым ареалом. Этот ареал называют **первичным**.

Вид на всём протяжении своего существования может сохранять первичный ареал, но чаще всего его ареал изменяется со временем. Как правило, экологические свойства сформировавшегося вида позволяют ему существовать в более широком диапазоне условий внешней среды, чем те, что характеризуют его первичный ареал. Вследствие этого вид проявляет тенденцию к расселению, то есть заселению территории за пределами первичного ареала.

Расселение вида может происходить двояко. В основном виды расселяются постепенно, занимая территории, прилегающие к границе ареала. При этом ареал расширяется, не теряя своей целостности, подобно расплывающемуся по листу бумаги масляному пятну. Наступающий край ареала имеет, как обычно, фестончатый характер, но здесь нет ни области неустойчивого воспроизведения, ни тем более — области стерильного

выселения. Второй вариант расселения представляет так называемый **дальний занос**, в ходе которого диаспоры попадают в места, пригодные для существования вида и находящиеся на значительном удалении от его исходного ареала. Само собой разумеется, что при этом возникает новый участок ареала, не связанный с прежним, ареал вида теряет целостность и состоит из изолированных фрагментов. Такие фрагменты могут так и остаться изолированными, но есть вероятность того, что в последующем они, увеличиваясь, объединятся в цельный ареал. Подобное объединение должно занимать много времени, в целом тем больше, чем дальше располагаются друг от друга фрагменты и чем сильнее отличаются условия среды в промежутке между фрагментами от условий в границах фрагментов.

Следует иметь в виду, что фрагментированный ареал возникает не только в результате дальнего заноса и потому сам по себе не может свидетельствовать о таком заносе. Факт дальнего заноса необходимо специально и притом очень тщательно обосновывать, что представляет весьма непростую задачу. По-видимому, правильно считать дальний занос событием исключительным и признавать факт его только в том случае, если все другие причины фрагментированности ареала удастся аргументированно отвергнуть. Ещё одну трудность представляет разграничение дальнего заноса и постепенного расселения, поскольку до сих пор никто не указал то критическое расстояние переноса диаспор, превышение которого уже следует считать явлением дальнего заноса. В этой связи интересно привести мнение одного из ведущих отечественных ботанико-географов А. И. Толмачёва, который объяснял дальним заносом существование одинаковых видов на высокогорьях западного и восточного Сахалина, удалённых на 100-120 км друг от друга, но не считал результатом дальнего заноса произрастание кокосовой пальмы

*Cocos nucifera* на островах Тихого океана, отстоящих друг от друга на несколько сотен или даже тысяч километров (более того, А. И. Толмачёв не считал этот ареал фрагментарным!). Несомненно, что для прояснения вопроса о дальнем заносе необходимо хорошо знать типичные расстояния разноса диаспор

растений разных видов. Однако таких знаний в настоящее время по существу нет, и биогеографы оперируют чисто умозрительными оценками, подчас разительно различающимися, но в равной мере мало обоснованными фактическим материалом.

Столь же противоречивые и не менее спекулятивные суждения существуют по поводу скорости расселения видов. Так, по одним оценкам, в Северной и Восточной Европе древесные породы расселялись за отступающим ледником со скоростями 100-200 м/год; по другим оценкам, скорости их расселения на 1-2 порядка ниже<sup>6</sup>. Вероятно, сейчас можно более или менее уверенно предполагать лишь то, что скорость расселения при дальнем заносе выше, чем при постепенном распространении.

Расселяясь, вид занимает территории с условиями среды, всё более отличающимися от условий, в которых он сформировался. Это приводит к постепенному снижению конкурентной мощности растений из его периферийных популяций и в конце концов кладёт предел расширению ареала.

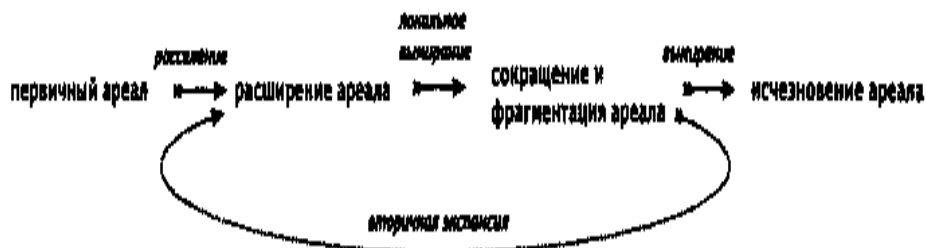
Чем обширнее ареал вида, тем, как правило, сильнее различаются условия его существования в разных частях ареала. Следствием адаптации к неодинаковым условиям среды становится неоднородность вида по структурно-функциональным признакам и биологическим свойствам, которая проявляется в виде либо клинальной изменчивости, либо дифференциации географических рас. Последние со временем могут преобразоваться в новые виды, что, естественно, приведёт к **сокращению** ареала исходного вида.

Ареал может сокращаться и по иной причине. За время существования вида условия окружающей его среды необратимо изменяются как вследствие долговременного изменения климата, так и в результате появления новых видов. Рано или поздно изменения окружающей среды неизбежно примут неблагоприятное для вида направление. Вид по исчерпанию своих адаптационных возможностей начнёт снижать численность и постепенно вымрет. Обычно ухудшение условий существования происходит

<sup>6</sup> Из этого делают вывод о том, что на территории Северной и Восточной Европы покровного оледенения вообще не было, так как в противном случае на ней попросту не могла бы существовать обширная лесная зона.

неодновременно по всему ареалу. Поэтому вымирание вида вначале носит локальный характер: вымирают только отдельные его популяции, что проявляется в сокращении ареала вида. Нельзя исключать вероятность того, что пригодные для существования вида условия сохранятся в области его первичного ареала, и сократившийся ареал совпадет с первичным. Однако в типичном случае сокращение ареала не является повторением в обратной последовательности процесса его предшествующего расширения. Часто приемлемые для вида условия существования сохраняются в нескольких изолированных местах, разбросанных по ареалу. Соответственно между такими местами вид вымирает, и его ареал становится фрагментарным. Территории, на которых сохраняется вид, сокративший свой ареал, называют **рефугиумами**.

Дальнейшая судьба вида и его ареала может складываться по-разному. Продолжающиеся изменения внешней среды могут привести к тому, что и в рефугиумах условия станут непригодными для жизни вида и вызовут его полное вымирание, естественно, сопровождающееся полным исчезновением и ареала. Это — типичная судьба видов на Земле. Реже изменения внешней среды приобретают благоприятное для вида направление, обуславливая его экспансию за пределы рефугиумов и повторное расширение ареала. Таким образом, историческое развитие ареала можно изобразить следующей схемой:



Наконец, достаточно часто одновременно происходят и экспансия вида за границы ареала, и его локальное вымирание, которые, разумеется, приурочены к разным частям ареала. Поэтому в одном месте ареал расширяется, а в другом — сокращается. В результате ареал в целом смещается, как бы перетекая из одного региона в другой.

#### ***1.1.5. Методы исследования истории ареала***

Самым очевидным методом исследования истории ареала представляется прямое её прослеживание от возникновения первичного ареала до полного исчезновения ареала. Действительно, картографирование иногда позволяет достаточно полно выявить изменение ареала во времени. Так, весьма подробно прослежена динамика ареала канадской элодеи *Elodea canadensis*, заселявшей Европу во второй половине XIX века (рис. 10). В настоящее время ботаники тщательно наблюдают изменения ареалов циклахены *Cyclachaena xanthifolia*, амброзии *Ambrosia artemisifolia* и других так называемых карантинных растений. Однако подобные исследования позволяют изучать только быстрые изменения ареалов (обычно вызванные деятельностью человека) и притом отражающие лишь краткий миг их истории. Однако история ареалов занимает слишком длительный срок сравнительно со временем существования географии растений как науки. Поэтому прямое изучение истории ареала — дело далёкого будущего, а пока приходится довольствоваться менее совершенными приёмами. Эти приёмы можно подразделить на прямые методы исследования и косвенные.

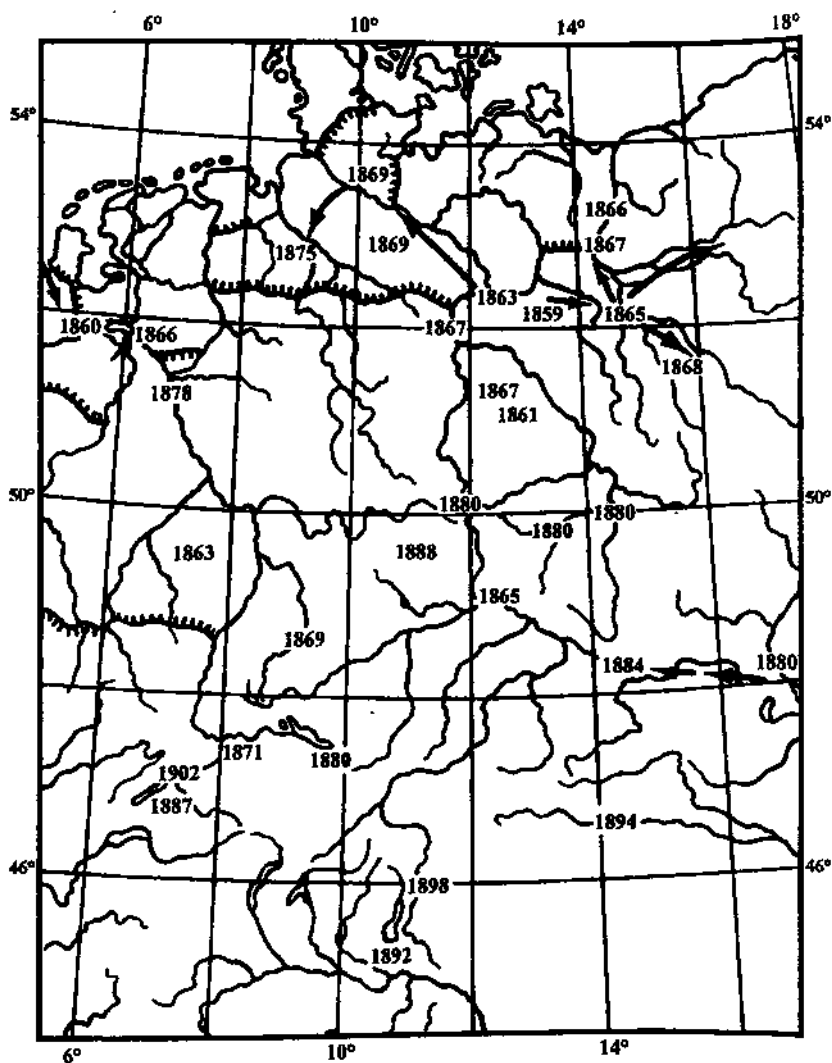


Рис. 10. Расселение канадской элодеи *Elodea canadensis* по водоёмам Западной Европы в конце XIX века (по А.И. Толмачёву, 1974).

Прямой метод исследования заключается в обращении к ископаемым остаткам растений и их картографированию. Привлечение палеоботанических данных — при условии верного определения и датировки ископаемых остатков растений — даёт самые достоверные свидетельства распространённости вида в разные геологические эпохи. Однако применение палеоботанического метода имеет ряд неустранимых ограничений. Растения после отмирания, как правило, полностью разлагаются грибами и бактериями, и только единичные экземпляры фоссилизируются, причём вероятность фоссилизации у разных видов разная. Травянистые неболотные растения почти никогда не переходят в ископаемое состояние. Древесные растения имеют значительно больше шансов сохраниться в палеонтологической летописи в виде остатков стволов и ветвей или листьев и их отпечатков, но только при том условии, что они попадут в



подходящее место: торфяники или ил на дне водоёмов. Кроме того, нельзя упускать из виду то, что остатки растений, попадающие в болота и водоёмы, могут быть принесены туда издалека водой или ветром, так что место произрастания растений может быть значительно удалено от места нахождения их ископаемых остатков. Поэтому картографирование местонахождений ископаемых, фоссилизованных остатков растений даёт неполную и искажённую картину ареалов некоторых видов, а многие виды вообще не попадают в палеонтологическую летопись, и, следовательно, палеоботаника не в состоянии дать никаких сведений о развитии их ареалов.

Большие шансы фоссилизоваться имеет пыльца растений, в особенности попадающая в торфяные отложения. Поэтому её остатки особенно часто используют для реконструкции прошлого распространения растений. Это обусловило выделение особого направления в ботанике — спорово-пыльцевого анализа. Результаты спорово-пыльцевого анализа принято представлять в виде так называемых пыльцевых диаграмм (рис. 11), в которых по абсциссе откладывают процентное содержание пыльцы разных видов, а по ординате — возраст проанализированного образца. Сопоставив сведения из пыльцевых диаграмм разных проб с географической картой, можно установить размещение остатков пыль. Отмеченные ограничения прямого метода изучения развития ареала заставляют обращаться к косвенным методам

Один из таких методов заключается в изучении погребенных почв и почвенных профилей. Дело в том, что почва представляет собой сложный результат многолетнего взаимодействия участка литосферы с населяющим его биоценозом. Поэтому тип почвы связан с составом биоценоза, что и позволяет делать заключения о существовании вполне определенного растительного сообщества на участке с почвой определенного типа. К сожалению, разрешающая способность этого метода невелика, так как тип почвы не всегда позволяет четко различать разные сообщества, а видовой состав однотипных сообществ варьирует. Кроме того, чем древнее погребенная почва, тем труднее установить ее связь с каким-либо растительным сообществом и тем самым — с

существованием на ней того или иного вида растений.

Можно оценивать стадию развития ареала, анализируя его структуру. Целостный ареал, по границам которого не выражены области неустойчивого воспроизведения и стерильного выселения, вероятнее всего, находится в стадии расширения. Ареал с обширными областями стерильного выселения с большей вероятностью можно оценить как сокращающийся. О происходящем сокращении ареала обычно свидетельствует его фрагментарность. Однако этот подход позволяет лишь **предполагать** стадию развития ареала.

О возрасте ареала можно косвенно судить по его размеру. Согласно правилу Виллиса, размер ареала прямо пропорционален его возрасту. Это правило основано на вполне логичном выводе о том, что расселение вида не может быть мгновенным, оно требует времени. Значит, чем шире распространён вид, тем больше он должен был иметь времени на заселение своей территории из первичного ареала, тем, следовательно, древнее вид и его ареал. Такой ход рассуждений игнорирует, однако, различия в скоростях расселения разных видов и одного и того же вида на разных этапах его существования, наличие барьеров разной степени проницаемости для расселения, а также явление смещения ареала (см. выше с. 29). Поэтому действенность правила Виллиса, предложенного в 1922 г., до сих пор вызывает дискуссии среди биогеографов.

В обитании растений на разных территориях, разделённых физико-географическими преградами, тоже видят средство для оценки возраста ареала. Есть большое искушение считать, что заселённые видом территории некогда составляли единое целое и оказались разобщены позднее возникшим барьером. Так, существование растений одних и тех же видов на Чукотке и Аляске единодушно объясняют тем, что эти территории вместе с Берингией составляли единый массив суши, заселённый определённым набором видов. Затопление Берингии морем привело к образованию современного Берингова пролива и разделению единых видовых ареалов на изолированные фрагменты. Выявление каким-либо способом времени появления барьера позволяет сделать заключение о времени достоверного существования вида и его ареала. К сожалению, этот

подход ничего не даёт для суждений о времени существования вида и состоянии его ареала до появления барьера. Вдобавок он основан на постулате о непреодолимости барьера. Последний, однако, уже нельзя принимать за истину, не требующую доказательств: известно, что океанические острова, достоверно никогда не бывшие частями материка и расположенные за сотни и тысячи километров от материка (Гавайи — 2800 км), имеют разнообразную флору наземных видов.

Таким образом, как прямые, так и косвенные методы изучения развития ареала содержат существенные неустранимые ограничения. Поэтому ботанико-географы до сих пор имеют очень отрывочные и во многом гипотетичные представления о развитии конкретных ареалов.

### 1.1.6. Типы ареалов

Ареалы видов уникальны по размерам, очертаниям, структуре и динамике, но всё их огромное разнообразие удаётся свести к немногим типам. Различают всего 2 основных структурных типа ареалов: **сплошной**

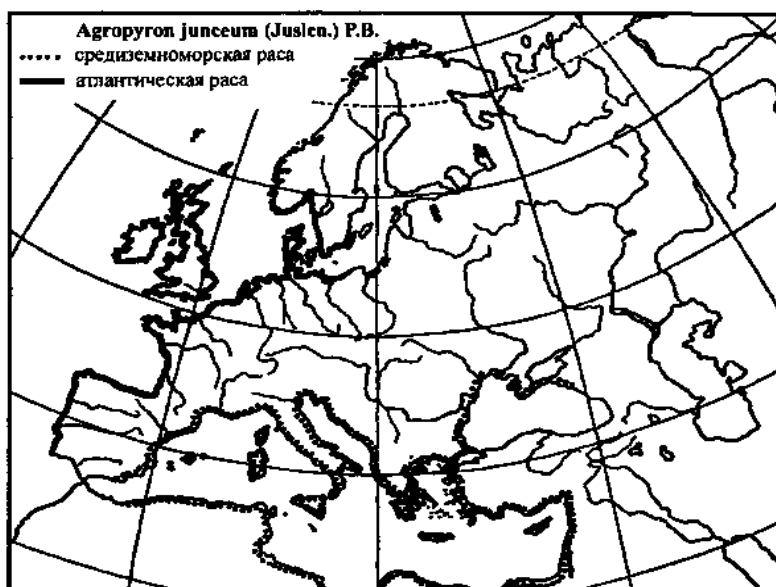


Рис. 13. Ленточный ареал ситникового пырея *Agropyron junceum* (по Meusel, 1943).

ареал и **дизъюнктивный**, или **разорванный**, состоящий из отдельных фрагментов, иногда называемых **частичными ареалами**. Среди сплошных ареалов иногда особо выделяют ареалы, окружающие преграду, и ленточные ареалы, вытянутые узкой полосой вдоль каких-либо протяжённых

геоморфологических структур (рис. 13). Дизъюнктивные ареалы также можно подразделить на несколько вариантов. Немногочисленные фрагменты ареала могут быть более или менее одинаковых размеров (рис. 14). Такого типа ареал просто называют дизъюнктивным.

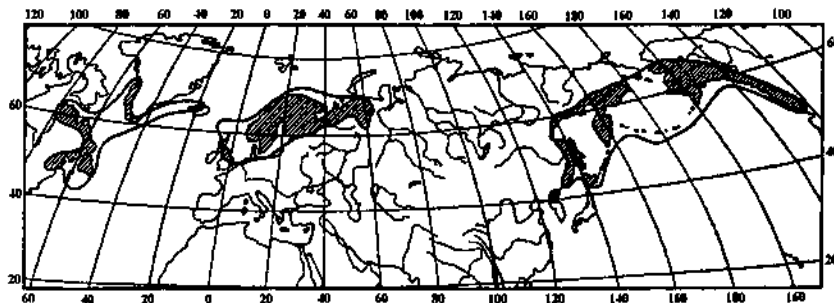


Рис. 14. Дизъюнктивный ареал шведского дёрена *Chamaepeticyclonum suecicum* (по Гордеева, Стрелкова, 1968).

Если один из фрагментов значительно крупнее остальных, не слишком удаленных от него, то ареал называют сплошным с островными местобитаниями (рис. 15). Ареал, представленный мелкими фрагментами, рассеянными по большой площади, часто неоднородной по климатическим условиям, обозначают как дисперсный, или распыленный ареал (рис. 16). Некоторые ботанико-географы выделяют и другие типы ареалов, отражающие еще более мелкие различия в их структуре.

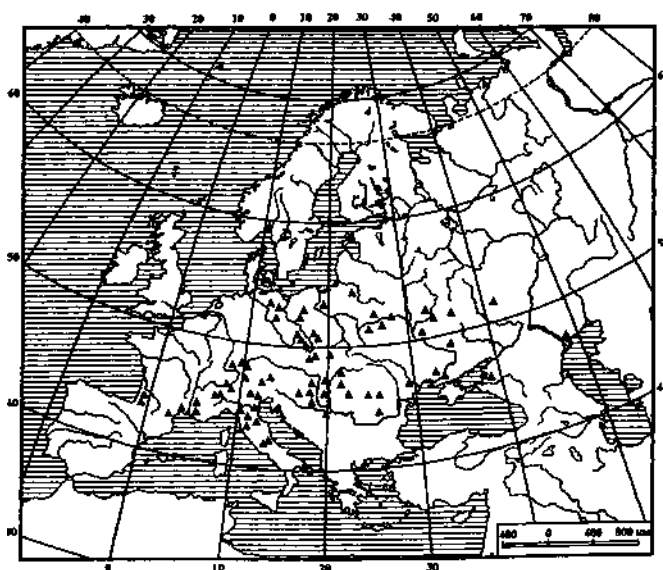


Рис 16  
Дисперсный  
ареал  
пузырчатой  
альдрованды  
*Aldrovanda  
vesiculosa*  
(по В В  
Алехину, 1950)

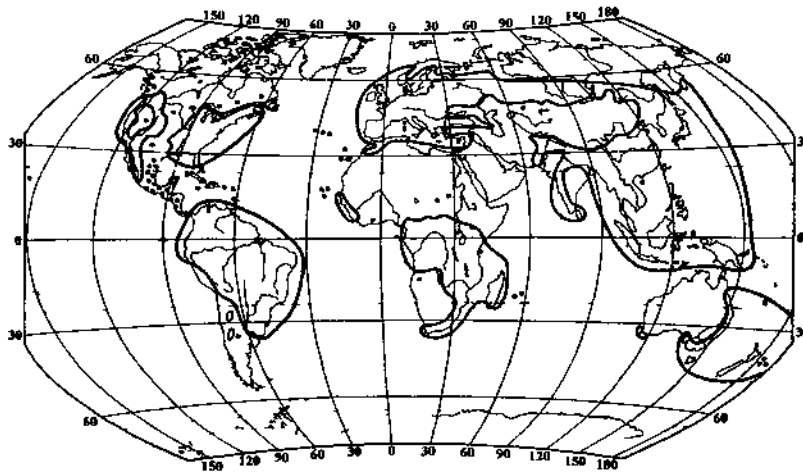


Рис 17 Ареал обыкновенного орляка *Pteridium aquilinum*  
 (по Ф Фукареку и др, 1982)  
 Линией показаны границы сплошного распространения, точками – островные  
 местонахождения

Ареалы очень сильно различаются размерами, но при выделении их типов по этому признаку используют не абсолютные значения их площадей, а приуроченность к частям света. Если ареал занимает всю или только часть поверхности нескольких континентов (рис. 17), то его классифицируют как космополитический несмотря на то, что за его границами может оставаться большая часть этих континентов. Небольшие ареалы, занимающие какую-либо ограниченную территорию (например, рис. 8), относят к (узко) эндемическим.

Границы некоторых ареалов довольно быстро направленно смещаются, тогда как у других ареалов положение границ устойчиво или флуктуирует с разными скоростями. Соответственно этому различают ареалы мобильные и ригидные. Некоторые ботанико-географы отвергают такую классификацию ареалов на том основании, что в разные периоды существования ареала его границы могут смещаться с разными скоростями. Следуя этой логике, очевидно, пришлось бы отказаться и от разделения ареалов на сплошные и дизъюнктивные, космополитические и эндемические, поскольку в одни периоды своей истории ареал может быть сплошным, а в другие — фрагментарным, космополитический ареал в начале своего существования неизбежно невелик и должен считаться эндемическим, а со временем в процессе сокращения может вновь стать (узко) эндемическим. По существу принятие данной логики означает отказ от классифицирования ареалов, что

сделало бы невозможным их научное исследование.

Следовательно, изложенное возражение следует признать несостоятельным. В то же время корректно разграничить мобильные и ригидные ареалы не всегда возможно, и тому есть две причины. Во-первых, нет никаких признаков объективно существующего гиагуса в диапазоне скоростей направленных смещений границ ареала, который позволил бы естественным образом различать быстро и медленно смещающиеся границы. Более того, нет даже конвенционально принятого значения скорости смещения границы, позволяющего относить ареалы соответственно к мобильным или ригидным. Во-вторых, в одно и то же время в одной части ареала граница может быстро направленно смещаться, а в другой — занимать стабильное положение. Поэтому понятиями «мобильный ареал» и «ригидный ареал» оперировать в абстрактных рассуждениях значительно легче, чем в анализе конкретных ареалов. Тем не менее отказываться от этих понятий все же, по-видимому, преждевременно. Возможно, что их следует применять не к целым ареалам, а только к определённым границам ареала.

### *1.1.7. Дизъюнкция ареала*

Несмотря на очень широкое использование в биогеографии понятий «сплошной ареал» и «дизъюнктивный ареал», отнесение конкретного ареала к тому или иному типу представляет далеко не тривиальную задачу. Выше уже было отмечено (с. 23), что сплошного в буквальном смысле слова распространения вида не бывает, поскольку даже в зоне оптимума существуют участки, временно или постоянно незаселённые видом. По границе ареала также находятся его фрагменты, более или менее долго изолированные друг от друга и от основной части ареала. Поэтому необходимо иметь критерий, который позволял бы отличать перерывы в распространении вида со сплошным ареалом от дизъюнкций.

Обычно признаком сплошного распространения считают так называемую экологическую непрерывность ареала, то есть регулярную встречаемость вида в соответствующих его экологических свойствам

местообитаниях. Согласно этому критерию, разные, не связанные между собой озёра, заселённые белой кувшинкой *Nymphaea Candida*, следует рассматривать как части её сплошного ареала. Корифеей отечественной географии растений А. И. Толмачёв даже ареал кокосовой пальмы *Cocos nucifera* считал сплошным, хотя заселённые ею атоллы располагаются в сотнях километров от побережья и друг от друга; однако морские просторы между атоллами, естественно, не пригодны для жизни пальмы, которая, таким образом, регулярно встречается на всех соответствующих её природе островках.

Уже два эти примера показывают проблематичность пользования рассматриваемым критерием. Прежде всего, непонятно, что считать регулярной встречаемостью. В разделе «1.1.2. Структура ареала» уже было отмечено, что почти всегда в пределах ареала есть участки, потенциально пригодные для обитания вида, но временно им не заселённые. Следует ли на это закрыть глаза или признать, что вид не встречается регулярно в доступных ему местообитаниях? — но в таком случае придётся признать, что сплошных ареалов нет вообще. Многие виды проявляют на границах своих ареалов тенденцию к смене биотопов. Так, некоторые виды, зоны оптимума которых приурочены к степной зоне, приникают далеко на север, почти до тундры, но ясно проявляют там склонность к петрофитной жизни, к которой они вовсе не склонны в зоне оптимума. Должен ли из этого следовать вывод о том, что в зоне оптимума вид регулярно не встречается в соответствующих его природе местообитаниях и, следовательно, в области оптимума имеется дизъюнкция ареала? Такое заключение выглядит абсурдным<sup>7</sup>.

Разъединённые фрагменты ареала не только кокосовой пальмы, но и всех других видов разъединены именно потому, что между ними находятся территории, по тем или иным причинам непригодные для жизни вида. Поэтому любые перерывы в распространении вида не противоречат утверждению о его регулярной встречаемости в пригодных местообитаниях. Это означает, что если быть последовательными, то надо признать отсутствие дизъюнктивных ареалов как таковых. Наконец, соответствие местообитания экологическим свойствам

вида можно, строго говоря, установить только экспериментально, поскольку как сравнение местообитаний видов в разных частях их ареалов, так и примеры искусственной интродукции растений показывают их способность населять разные, подчас неожиданные биотопы. Однако необходимая проверка едва ли допустима, так как она требует слишком сильного воздействия на природные процессы, чреватого их серьёзным нарушением, и к тому же порождает проблему разграничения фактов и артефактов.

<sup>7</sup> Надо учитывать, что местообитания различает исследователь, восприятие окружающей среды которого отличается от такового растений. Поэтому есть вероятность того, что сильно различающиеся с точки зрения исследователя местообитания в восприятии растений какого-либо вида вполне идентичны и были бы описаны как один и тот же биотоп, если бы эти растения писали научные сочинения по географии растений. Однако спросить мнение растений невозможно, поэтому приходится опираться на собственные способности различать биотопы.

Частичным решением проблемы разграничения сплошных и дизъюнктивных ареалов, вероятно, мог бы стать следующий критерий: ареал можно признать дизъюнктивным в том случае, если его фрагменты находятся друг от друга дальше, чем расстояние, на которое вид способен расселиться естественным путём за время жизни 1-2 поколений. Иными словами, между фрагментами сплошного ареала должен реально происходить одно- или двунаправленный перенос диаспор; невозможность такого переноса указывает на наличие дизъюнкции. Следует, впрочем, признать, что и этот критерий имеет два существенных недостатка: во-первых, дальность расселения вида за время жизни 1-2 его поколений практически не известна (но в принципе может быть выявлена без глубокого воздействия на природные процессы); во-вторых, критерий не совместим с признанием случаев дальнего заноса.

Как бы то ни было, несмотря на все неопределённости, ботаники не



сомневаются в существовании дизъюнкций. Сопоставление ареалов многих видов показало, что существует ряд однотипных дизъюнкций. Это позволило провести их классифицирование. Основные дизъюнкции следующие:

- евразийская (рис. 18),
- евразийско-североамериканская (рис. 19),
- североатлантическая (рис. 20),
- северотихоокеанская (рис. 21),

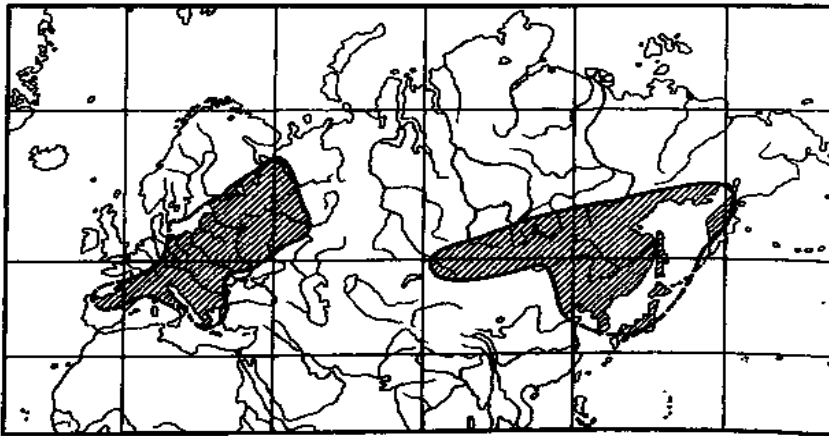


Рис. 18. Ареал водоборолистного василистника *Thalictrum aquilegifolium* (по В. Шаферу, 1956). Евразийская дизъюнкция.

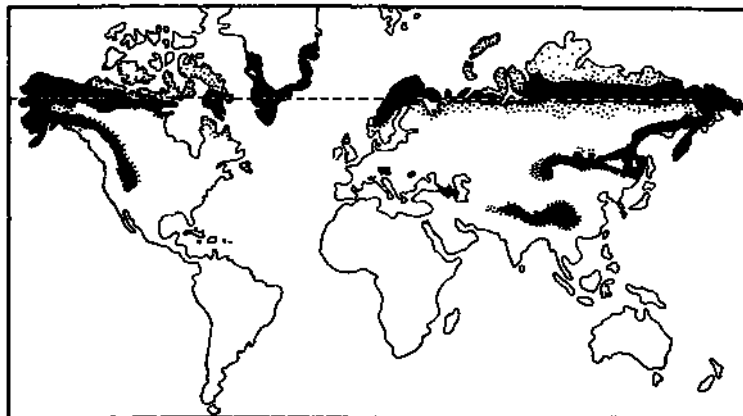


Рис. 19. Ареал альпийского василистника *Thalictrum alpinum* (по Е.В. Вульффу, 1933). Евразийско-североамериканская дизъюнкция. Сплошной заливкой показаны области сплошного распространения, точками – островные местообитания.

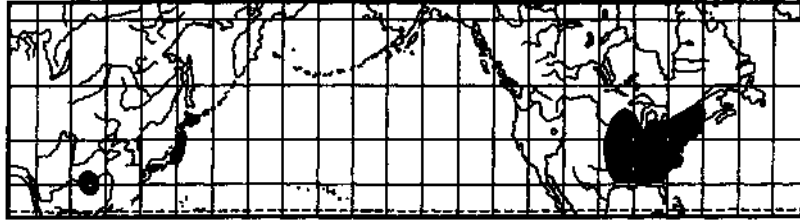


Рис. 21. Ареал виргинского горца *Polygonum virginianum* (по Е.В. Вульфу, 1933). Северотихоокеанская дизъюнкция.

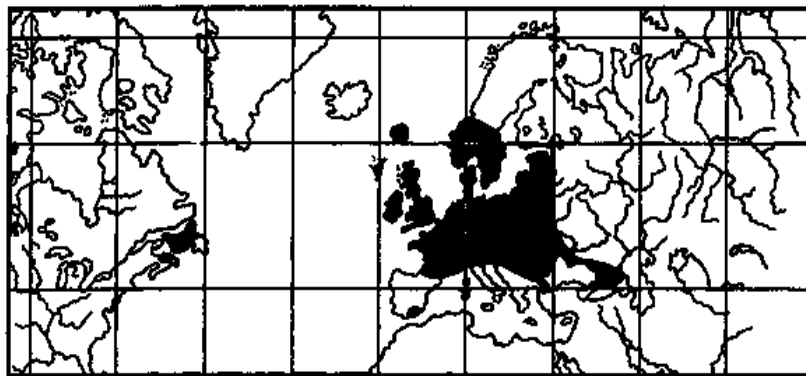


Рис. 20. Ареал Хостовой осоки *Carex hostiana* (по Е.В. Вульфу, 1933). Североатлантическая дизъюнкция.

- пантропическая (рис. 22),
- палеотропическая (рис. 23),
- неотропическая (рис. 24),
- африкано-южноамериканская, или южноатлантическая (рис. 25),
- южнотихоокеанская (рис. 26),
- антарктическая (рис. 27),

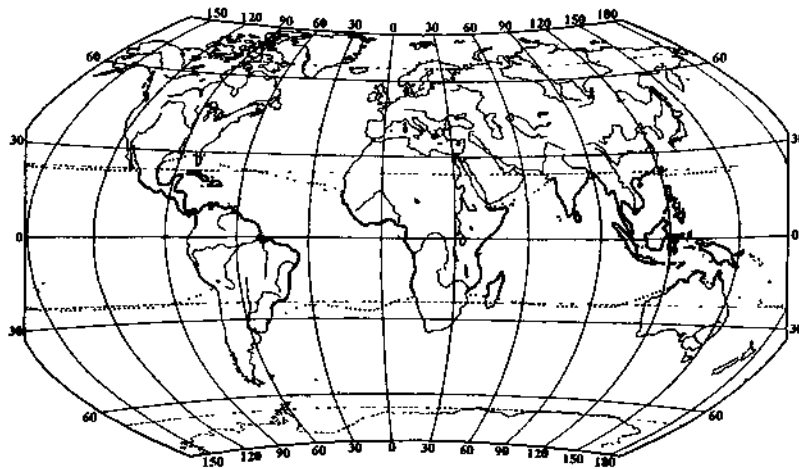


Рис. 22. Ареал кокосовой пальмы *Cocos nucifera* (по Г. Франке и др., 1979, с изменениями). Пантропическая дизъюнкция. Пунктиром показаны границы области распространения, толстой линией – ленточный ареал по побережьям материков и крупных островов.

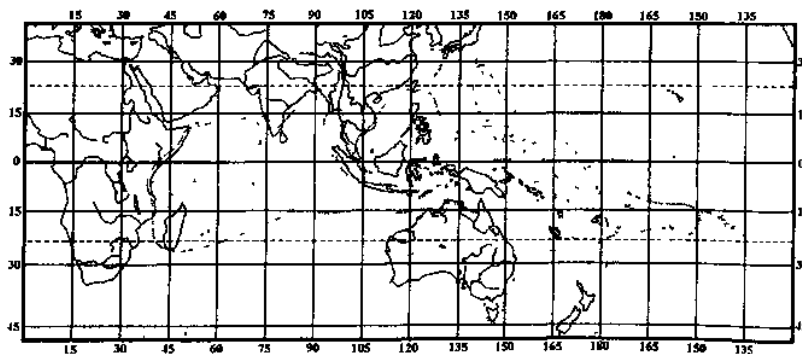


Рис. 23. Ареал хвощелстной казуарины *Casuarina equisetifolia* (по Diels, 1926). Палеотропическая дизъюнкция.

Рис. 24. Ареал  
сердцевидной  
понтедерии  
*Pontederia cordata*  
(по Schwartz,  
1928).

Неотропическая  
дизъюнкция.  
Точками выделены  
основные участки  
ареала.

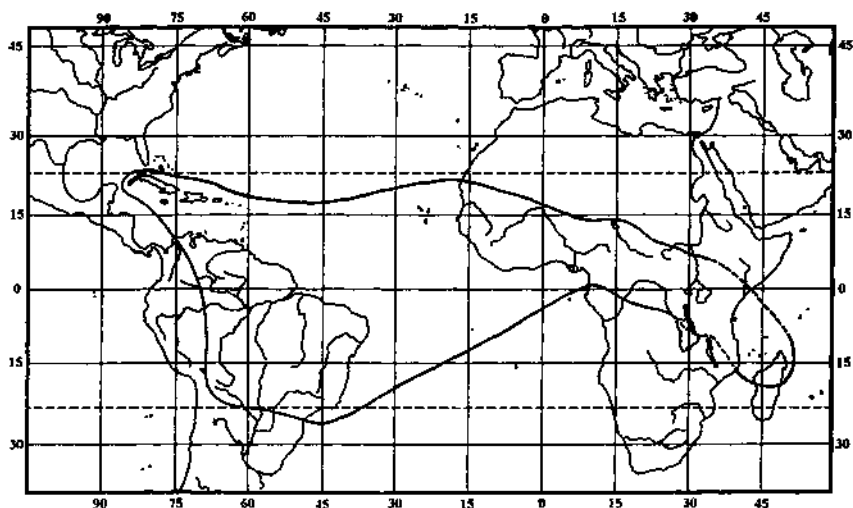
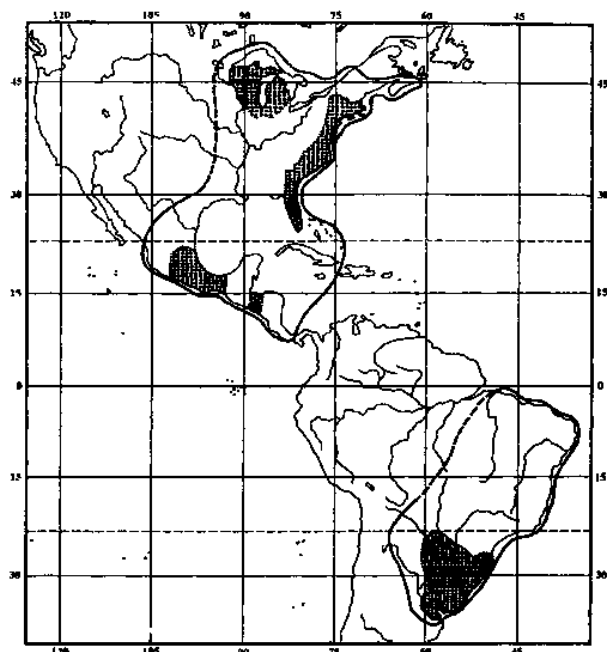


Рис. 25. Ареал водяного гиацинта *Eichhornia natans* (по Schwartz, 1928).

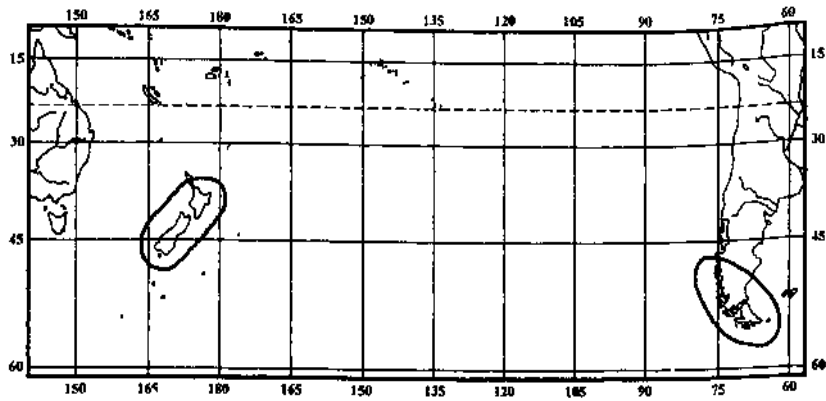


Рис 26 Ареал магелланской полевицы *Agrostis magellanica*  
(составлено по данным Good, 1974)

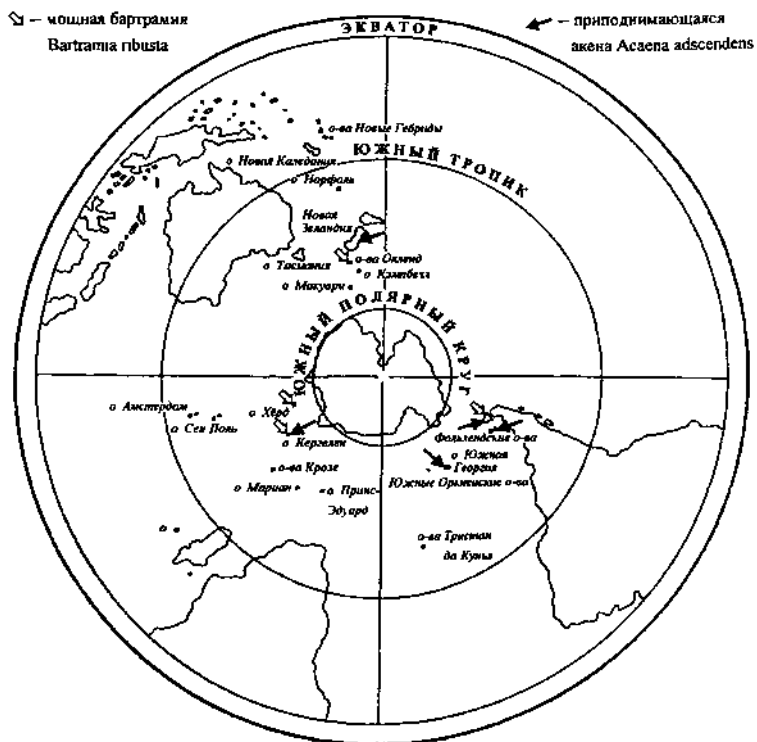


Рис 27 Ареалы приподнимающейся акены *Acaena adscendens* и мощной бартрамии *Bartramia robusta* (по Е. В. Вульф, 1944 и В. Шаферу, 1956)

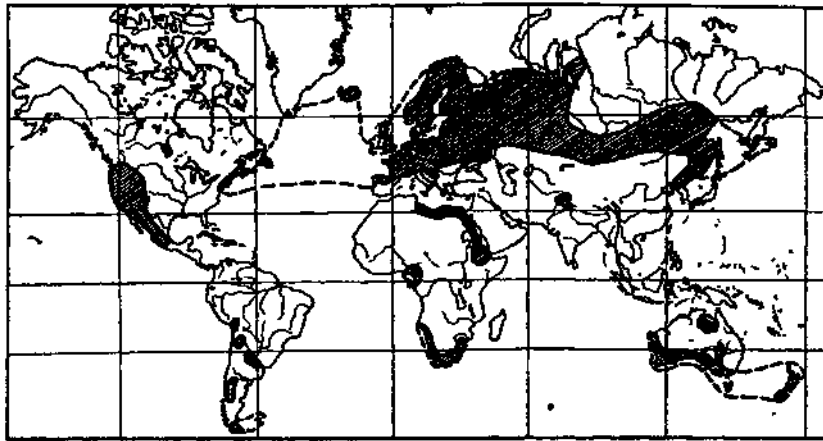


Рис 28 Биполярное распространение водной лужицы *Limosella aquatica* (по Meusel, 1943)

- к этой же группе основных дизъюнкций можно отнести биполярное распространение (рис 28).

Наряду с этими можно выделить и дизъюнкции более мелкого масштаба: австралийская, амазонская (рис. 29), средиземноморская (рис. 30), афро-мадагаскарская, аркто-альпийская (рис. 31) и др.

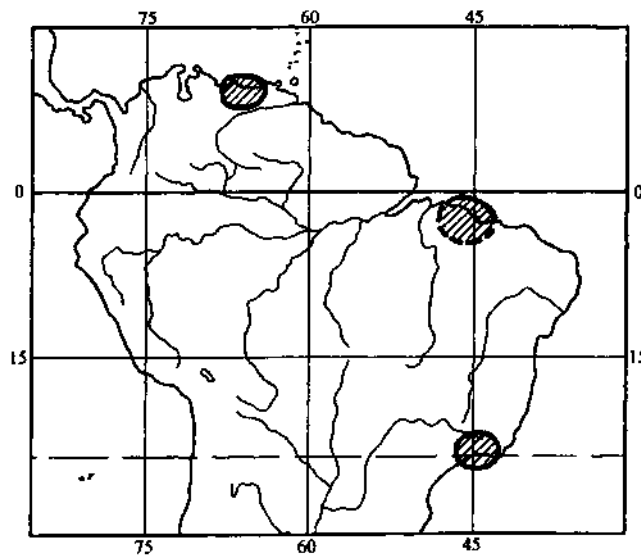


Рис 29 Ареал парадоксальной эйхорнии *Eichhornia paradoxa* (по Schwartz, 1928)

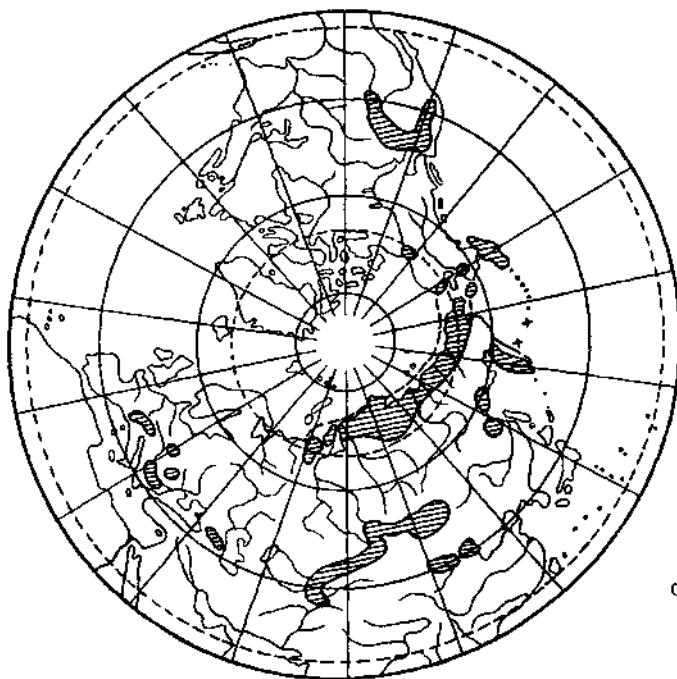


Рис. 31. Ареал  
осенней ллойдии  
*Lloydia serotina*  
(по В. Шаферу,  
1956).

Дизъюнкции могут возникать вследствие двух причин. В редких случаях изолированная часть ареала появляется в результате дальнего заноса диаспор и натурализации на новом месте. По-видимому, такие дизъюнкции более обычны у споровых растений, диаспоры которых легче переносятся на большие расстояния, чем семена семенных растений. В наиболее типичном случае дизъюнкция возникает при фрагментации сокращающегося ареала.

### 1.1.8. Эндемизм

Понятие эндемизма — одно из ключевых в биогеографии. Эндемическими (эндемиками, эндемами, или эндемитами) называют виды с ограниченными ареалами, не выходящими за пределы какого-либо региона. Поэтому отнесение вида к эндемикам всегда относительно: бессмысленно говорить об эндемиках вообще, правомерно говорить лишь об эндемиках определённой территории. Так, европейскую ель *Picea excelsa* s. str. можно назвать эндемиком Европы, но она не будет эндемиком Скандинавии. Поскольку не существует таких видов растений, которые населяли бы всю поверхность Земли, то, строго говоря, неэндемических видов не бывает. Однако понятие «эндемик» обычно не применяют к широко распространённым видам.

Эндемизм возникает вследствие двух причин. Любой вид вначале распространён на очень ограниченной территории и оказывается её эндемиком вследствие того, что его ареал попросту ещё не успел расшириться. Это — явление **неоэндемизма**, обусловленное исключительно молодостью вида. Кроме того, эндемиками становятся и древние виды, сократившие свой ареал и сохраняющиеся только в небольших рефугиумах, где условия остаются более или менее приемлемыми для их существования. Это — **палеоэндемизм**, вызванный значительным изменением условий среды на большей части бывшего ареала вида.

Эндемики имеют тенденцию концентрироваться на материковых островах и в горах. Этому способствуют свойственные этим геоморфологическим элементам мощные внешние и внутренние (в горах) физико-географические барьеры, ограждающие их от вселения видов извне и препятствующие расселению видов, возникающих на их территории, за пределы соответствующего элемента. В горах к тому же существует большое разнообразие биотопов, способствующее видообразованию и сохранению видов в узко ограниченных местах горной системы.

### 1.1.9. Реликты

Широко используемое в биогеографии понятие «реликт», как ни странно, разработано недостаточно. Часто различают реликтовые виды и

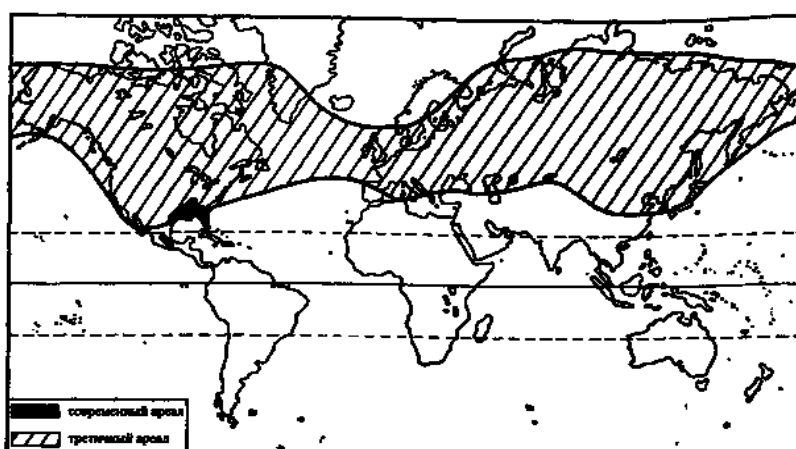


Рис. 32. Изменение ареала болотного кипариса *Taxodium* (по В. Шаферу, 1956).

реликтовые ареалы. Под реликтовыми видами (таксономическими



реликтами) понимают виды, относящиеся к филогенетически древним таксонам, пик разнообразия которых приходился на прошлые геологические эпохи. Реликтовыми ареалами (географическими реликтами) называют ареалы, значительно сократившиеся (рис. 32). Некоторые биогеографы отвергают такое разграничение, мотивируя свою позицию тем, что ареал — это не самостоятельное природное явление, а атрибут вида и потому признание реликтового статуса вида чисто автоматически означает, что его ареал надо называть тоже реликтовым. Однако не все виды, которые можно считать таксономическими реликтами, имеют небольшие остаточные ареалы. Напротив, полевой хвощ *Equisetum arvense* распространён на обширной территории в Евразии и не проявляет никаких признаков сокращения ареала; возможно даже, что он расширяет свой ареал.

Этот и подобные ему примеры свидетельствуют в пользу чёткого различения таксономических и географических реликтов. Впрочем, в практической работе даже у горячих приверженцев такого различия далеко не всегда легко понять, о реликтах какого типа идёт речь. Кроме того, термин «реликт» очень часто применяют и в тех случаях, когда нет оснований относить вид к остаткам процветавших в прошлом таксонов, а его ареал скорее смещается, нежели изменяет размер. Так, при описании растительного мира Центральной Европы ботанико-географы, не колеблясь, относят к реликтам карликовую берёзу *Betula nana*. Несомненно, что в данном регионе в гляциале она была распространена значительно шире, чем теперь, а в постгляциале неуклонно сокращала своё распространение. Однако это вовсе не означало общего уменьшения её ареала, поскольку в то же время эта берёза осваивала обширные территории, высвобождавшиеся из-под отступавшего ледника.

Рассмотренный пример показывает, что понятие «географический реликт» означает в большей мере характеристику региона, чем характеристику ареала. Возможно, что понятие «географический реликт» и следует применять только по отношению к региону или, на худой конец, к конкретным частям ареала, но не к ареалу в целом.

Некоторые ботанико-географы подразделяют географические реликты на климатические, топографические, эдафические, биотические в зависимости от ведущего фактора, вызвавшего, по их мнению, сокращение ареала. Рассматривая факторы, ограничивающие распространение вида, мы убедились в том, насколько условна их классификация и как часто одни факторы оказываются всего лишь косвенным проявлением действия других факторов. Поэтому едва ли следует стремиться к разработке классификации географических реликтов по факторам сокращения их ареалов.

Следует также отметить, что подобно понятию «эндемик» понятие «реликт» означает сугубо относительную характеристику таксона или части его ареала. Дело в том, что не существует реликтов вообще, есть реликты определённых исторических периодов. Так, болотный кипарис *Taxodium* (и его ареал) — реликт третичного периода, куколь *Agrostemma githago* и его ареал - реликт домашней эпохи очистки зерна в сельском хозяйстве и т.д.

## 1.2. Ареал высшего таксона

Все те свойства, которые были присущи ареалу вида, можно встретить и у ареала таксона более высокого, чем вид, ранга. В то же время, ареалу высшего таксона свойственны некоторые специфические черты, обусловленные тем, что высший таксон представляет собой совокупность видов, а значит, и его ареал — это совокупность видовых ареалов. Необходимо особо подчеркнуть, что это именно совокупность ареалов видов, а не простая их сумма. Ареалы видов, слагающих высший таксон, могут отстоять друг от друга на большее или меньшее расстояние, граничить друг с другом или в разной степени перекрываться. Поэтому в разных частях своего ареала высший таксон может быть представлен разным числом видов, а у ареала высшего таксона появляется дополнительная характеристика, отсутствующая у ареала вида, - **видовая насыщенность**. Видовая насыщенность бывает одинаковой по всему ареалу (рис. 33), но значительно чаще она разная в разных его частях (рис. 34). Следовательно, при анализе ареалов высших таксонов важно не только

определять их границы, но и выявлять закономерности распределения в их пределах видов, слагающих высший таксон.

Сопоставление видовых ареалов позволяет выявлять области ареала высшего таксона, наиболее насыщенные видами. Такие области называют **очагами**, или **центрами видového разнообразия** высшего таксона. В пределах ареала высшего таксона может быть несколько центров видového разнообразия.

Области максимальной видовой насыщенности ареала высшего таксона необязательно совпадают с областями максимального многообразия входящих в его состав надвидовых таксонов. В частности, в юго-западнокитайской части ареала рода мытник *Pedicularis* сосуществует максимальное число видов, но они принадлежат к немногим секциям рода; разнообразие рода на уровне секций выше в более северных областях его ареала. Таким образом, центры видového и секционного разнообразия рода не совпадают.

Как и вид, высший таксон возникает на каком-то ограниченном участке Земли, называемом **центром происхождения** таксона. Оттуда он постепенно распространяется на соседние территории. В ходе эволюционной диверсификации возникают новые виды высшего таксона и соподчинённые ему надвидовые таксоны, распространение которых приводит к формированию **центров таксономического разнообразия** высшего таксона на разных уровнях таксономической иерархии. Центр таксономического разнообразия высшего таксона может совпадать с центром его происхождения, и в этом случае его принято называть **первичным центром разнообразия** данного таксона. В другом случае центр таксономического разнообразия высшего таксона располагается вне пределов области его возникновения, и тогда он носит название **вторичного центра развития** высшего таксона. Вторичных центров развития высшего таксона может быть несколько, причём вторичный центр (центры) может сосуществовать с первичным.

Достоверно различать первичный центр разнообразия и вторичный центр развития возможно, только имея достаточно полные палеонтологические данные, которые позволяют уверенно судить о всём ходе диверсификации этого

таксона и о расселении его видов. В настоящее время подобных данных нет ни для одного высшего таксона. В лучшем случае учёные имеют разрозненные фрагменты истории таксона, а чаще всего не имеют и этого. Поэтому о первичности или вторичности центра судят по косвенным признакам, прежде всего по степени эволюционной продвинутости подчинённых таксонов и особенностям их размещения в ареале высшего таксона. При этом основное значение придают размещению более примитивных форм. Однако разные биогеографы в зависимости от своих идейных установок из одних и тех же фактов делают диаметрально противоположные выводы.

Многие биогеографы придерживаются мнения о том, что образование новых видов и надвидовых таксонов обусловлено главным образом расселением из центра происхождения, при котором выселяющиеся формы, адаптируясь к новым условиям, трансформируются в новые таксоны. По этой модели, примитивные формы остаются в области центра происхождения таксона, а по мере удаления от него встречаются всё более продвинутые формы. Соответственно область повышенного разнообразия продвинутых форм однозначно интерпретируют как вторичный центр развития высшего таксона, а часть его ареала, занятую примитивными формами, — как центр происхождения высшего таксона. Такой ход рассуждений лежит в основе **викариантной биогеографии** — одного из наиболее популярных в мире направлений биогеографии, активно ассимилирующего методику кладизма.

Некоторые биогеографы признают, что расселение таксона сопряжено с формированием новых видов, но считают, что при этом не происходит никакого эволюционного прогресса. Формирование эволюционно продвинутых форм, по их мнению, происходит в области возникновения высшего таксона. Они справедливо обращают внимание на то, что возникновение новых видов происходит только путём накопления мутаций. Однако почти все мутации снижают жизнеспособность, причём в тем большей степени, чем сильнее они изменяют существовавшую организацию. Но формирование эволюционно продвинутых форм как раз и означает значительное изменение организации.

Следовательно, они имеют наибольшие шансы возникнуть в особо благоприятных условиях, где выживание новых форм облегчено. Вполне логично думать, что для высшего таксона наиболее благоприятны условия в центре его происхождения, поскольку он и сформировался именно в ходе приспособления к этим условиям.

В результате формирование новых видов и соподчинённых таксонов, согласно данным представлениям, идёт по всему ареалу высшего таксона, но в центре его происхождения возникают всё более эволюционно продвинутые формы, а за пределами центра — формы, сохраняющие архаичную организацию, причём при продвижении от центра возникновения к периферии ареала степень архаичности членов высшего таксона возрастает. Это выглядит как постепенное вытеснение более примитивных форм на периферию ареала, где они сохраняются в виде реликтов. Такова сущность **теории оттеснённых реликтов**, которая была весьма популярна в биогеографии первой половины XX века, затем подверглась глубокому пренебрежению и, наконец, неожиданно получила косвенные подтверждения из палеонтологии.

Если придерживаться данной теории, то части ареала высшего таксона, заселённые его примитивными представителями, следует определённо считать лежащими вне границ центра его происхождения, а области концентрации продвинутых форм могут представлять центр происхождения или вторичный центр развития (если таких областей несколько) высшего таксона.

Глубокие различия между интерпретациями видовой насыщенности разных частей ареала высшего таксона, выполненными в соответствии с положениями викариантной биогеографии и теории оттеснённых реликтов, свидетельствуют о необходимости поиска более надёжных оснований для суждений об истории ареалов высших таксонов.

Существование видов подчиняется правилу конкурентного исключения Г. Ф. Гаузе, согласно которому в одном биотопе не могут совместно обитать разные виды с одинаковыми или очень сходными требованиями к окружающей среде. Чем ближе родство видов, тем сильнее на них проявляется действие

правила конкурентного исключения. Поэтому близкородственные виды населяют смежные или даже разъединённые (рис. 35) территории; перекрывание их ареалов, если и имеет место, то в очень малой степени (рис. 36). Близкородственные виды сменяют, замещают друг друга на протяжении ареала высшего таксона. Это явление получило название «**викарианс**», а сами виды — «**викарные виды**».

Некоторые ботанико-географы считают возможным различать географически и экотопически обособленные викарные виды. Первые возникают в результате аллопатрического видообразования из разных географических рас предкового вида. Возникновение вторых связывают с приспособлением к разным экологическим условиям, что может происходить как аллопатрически, так и симпатрически. Подразумевают, что ареалы экотопически викарных видов могут сильно, если не полностью, перекрываться. Однако такое перекрывание заметно только при мелкомасштабном картографировании, не отражающем пространственную обособленность разных биотопов. Стоит лишь обратиться к крупномасштабному картографированию, как сразу станет заметна и пространственная обособленность экотопически викарных видов. Таким образом, классификация викарных видов на географически и экотопически обособленные отражает по существу не их специфику, а масштаб картографирования, субъективно выбираемый исследователем. Поэтому едва ли целесообразно подразделять викарные виды на эти две группы.

## **2. ФЛОРА**

### **2.1. Понятие флоры, универсальная флористическая единица, методы сравнения элементарных флористических единиц**

Каждый регион Земли населяют виды разных, не соподчинённых друг другу таксонов растений. Вся их совокупность составляет флору соответствующего региона. Следует подчеркнуть, что при выявлении флоры не учитывают ни обилие, ни встречаемость особей разных видов, ни их

ценоотические связи — констатируют только само присутствие их на данной территории. Никаких чётких указаний на размер территории флоры в ботанической географии нет, поэтому правомерно говорить о флоре целого материка, даже такого грандиозного, как Евразия, и о флоре ближайших окрестностей какой-либо Богом забытой деревушки, площадь которой (флоры) не превышает 100-200 км<sup>2</sup>. Границами территории флоры могут быть как геоморфологические структуры (береговая линия, водоразделы и т.п.), так и чисто условные границы, например, границы административно-территориального деления страны. Единственное ограничение на размер территории — она должна быть достаточно велика, чтобы охватывать всё разнообразие биотопов, возможных в соответствующей местности. Поэтому в ботанической географии не принято применять понятие «флора» к совокупности видов отдельного болота, лесного массива, поляны и т.п.

Такая «безразмерность» флоры удобна тем, что она позволяет одними приёмами инвентаризировать для разных целей видовой состав растений самых разных участков Земли. Однако флористические списки могут стать научными фактами только тогда, когда за сухими перечнями видов будут вскрыты какие-либо специфические закономерности, а это невозможно сделать без сравнительного изучения флор. Здесь-то из-за отсутствия стандарта размера территории флоры и возникает проблема сравнимости флор. Так, представляется вполне корректным в научном отношении сравнивать флору Одинцовского района Московской области с флорой Бежецкого района Тверской области, но едва ли есть смысл сравнивать флору того же Одинцовского района с флорой Австралии. Ботанико-географы обычно интуитивно сравнивают флоры регионов, примерно равных по площади и сходных по рельефу, что, впрочем, весьма далеко от той точности, которая характеризует современную развитую науку. Попытка строго определить универсальную флористическую единицу для сравнения разных флор выразилась в разработке А. И. Толмачёвым понятия «конкретная», или «элементарная флора».

А. И. Толмачёв понимал под конкретной флорой флору минимальной

территории, в пределах которой распространение видов полностью зависит от условий биотопов, причём в сходных биотопах такой территории встречаются одни и те же сочетания видов. Конкретная флора дифференцирована, таким образом, только экологически, а географически она однородна в том смысле, что флористические различия между отдельными участками её территории обусловлены исключительно различиями местообитаний и случайными причинами. Соответственно территория конкретной флоры должна быть достаточно мала, чтобы в её пределах минимально проявлялись различия в расположении ареалов отдельных видов, и в то же время достаточно велика, чтобы в её пределах встретились все возможные в данных географических условиях биотопы. Дать какое-то конкретное значение размера площади территории, флору которой можно считать конкретной, не удаётся. Поэтому А. И. Толмачёв предложил косвенный способ выявления конкретных флор.

Этот способ основан на постепенном расширении площади тотально обследуемого флористически участка. Вначале такое расширение приводит к значительному увеличению списка выявленных видов, затем пополнение списка новыми видами замедляется и, наконец, дальнейшее расширение обследуемой территории не приводит к обнаружению новых видов. Это считают критерием полного выявления видов конкретной флоры. Строго говоря, принципиально возможно доказать присутствие вида на какой-либо территории, но не его отсутствие. Поэтому всегда остаётся вероятность нахождения нового вида даже в очень хорошо изученном районе, и о полном выявлении флоры можно говорить всегда лишь условно. Тем не менее почти полное прекращение пополнения списка новыми видами при дальнейшем расширении площади обследуемой территории — приемлемый операциональный критерий полноты выявления конкретной флоры и определения её площади. Недостаток критерия — большая трудоёмкость и долговременность исследования. Вследствие этого ботанико-географы крайне редко прибегают к сравнению конкретных флор, а обычно обходятся сопоставлениями флор территорий, которые интуитивно признают



сравнимыми (возможно, из-за этого флористическая литература изобилует наукообразными работами, смысловая сторона которых оставляет желать много лучшего).

Для сравнения флор используют показатели их таксономического сходства, обычно — видového. Предложено несколько формул для расчёта такого сходства, но все они основаны в конечном счёте на определении соотношения между числом общих сравниваемым флорам видов и общим числом неповторяющихся видов, зарегистрированных в обеих флорах. Слабой стороной всех такого рода расчётов является то, что ботаники очень по-разному понимают объём, а следовательно, — и число видов во многих родах растений (*Rubus*, *Rosa*, *Alchemilla*, *Hieracium*, *Pilosella*, *Poa*, *Ranunculus* и др.). Из-за этого флористические списки зачастую оказываются попросту несопоставимыми. Поэтому некоторые флористы предлагают вместо видového сходства использовать показатель родового и даже семейственного сходства. Однако разрешающая способность показателя родового сходства существенно ниже, чем показателя видového сходства, а на уровне семейств огромное число флор вообще не дифференцируемы.

## 2.2. Структура флоры

Под флорой, по определению, понимают полный видовой состав растений, обитающих на какой-либо территории. Однако на практике флористические списки включают только часть видов, что обусловлено как сильной специализацией исследователей, способных эффективно работать с немногими таксонами, так и сложившейся традицией флористических работ. Традиционно в науке отдельно сосуществуют флоры сосудистых растений, бриофлоры, альгофлоры<sup>8</sup>; водные и околоводные виды высших растений часто включают в особую так называемую флору водных макрофитов. Подобные ограниченные перечни видов, встречающихся на исследуемой территории, представляют её **парциальные флоры**. Правда, ботанико-географы не любят признаваться в том, что они всегда работают с

парциальными флорами, и уточнение «парциальная» обычно стыдливо умалчивают.

Во флору не принято включать виды, культивируемые человеком (хотя сопровождающие их культуру сорняки — включают), а также виды, оказавшиеся на данной территории в результате случайного заноса, плохо приспособленные к местным условиям и не способные сформировать устойчиво существующие популяции. Если же такие случайно занесённые, **адвентивные** виды или виды, **интродуцированные** в культуру, **натурализируются**, то есть становятся способными поддерживать своё существование независимо от культивирования человеком или повторных случайных заносов, то их учитывают в (парциальных) флорах наряду с естественно обитающими, аборигенными видами<sup>9</sup>.

<sup>8</sup> Альгофлоры, впрочем, крайне редки. Как правило, альгологи составляют отдельные флористические списки по отделам водорослей типа «флора сине-зелёных водорослей», «флора десмидиевых», «флора диатомовых» и т.д. или по экологическим группам типа «флора бентосных пресноводных», «флора планктонных водорослей» и т.п.

Видовой состав, даже самый полный, ещё не даёт необходимого представления о специфике конкретной флоры и о наличии каких-либо флористических закономерностей. Поэтому следует проводить не только инвентаризацию флоры, но и выявлять её **экологическую и таксономическую структуру**.

Под экологической структурой флоры понимают процентные соотношения между числом видов разных жизненных форм. Оказалось, что флоры сосудистых растений из разных регионов Земли закономерно различаются спектрами жизненных форм. Так, в гумидных тропиках преобладают деревья, деревянистые лианы и эпифиты; в сухих субтропиках велика доля кустарников, но преобладают травы — в одних областях криптофиты, в

других терофиты; многолетние травы резко преобладают во флорах умеренного и тепло-умеренного климата.

К экологической структуре флоры, вероятно, следует относить её состав из так называемых **стадиальных** элементов. Популяции видов определённой флоры находятся в разных взаимоотношениях с окружающей средой и соответственно пребывают в разных состояниях. Это и позволяет выделить несколько групп видов — стадиальных элементов.

<sup>9</sup> Не всегда легко провести грань между видами, которые следует включать во флоры, и видами, которые в неё включать не следует. Одна из причин этого та, что натурализация — это процесс, развивающийся во времени. Поэтому культивируемые человеком виды со временем могут адаптироваться к местным условиям настолько, что смогут устойчиво существовать в естественных ценозах помимо, а порой и вопреки воле человека. Так, в XIX веке на южной оконечности Африки интродуцировали бело- и розовоцветковые сорта средиземноморского растения олеандра *Nerium oleander*. В течение почти 100 лет они существовали только в садово-парковой культуре, а затем розовоцветковые формы стали активно вселяться в финбош и сейчас уже существуют там и расселяются независимо от эстетических пристрастий людей и усердия садовников. При этом бело-цветковая форма так и осталась типичным садово-парковым интродуцентом, существующим только в культуре. Следует ли считать олеандр интродуцентом или натурализовавшимся видом? Некоторые сорняки, хотя и поселяются вопреки намерениям человека, так узко специализированы, что могут жить только в посевах определённой культуры и потому их присутствие на какой-либо территории зависит от деятельности человека так же сильно, как и наличие самой засоряемой культуры. Такими сорняками являются куколь *Agrostemma githago*, льняной рыжик *Camelina linicola* и некоторые другие растения. Есть ли смысл рассматривать их как компонент флоры наряду с аборигенными и натурализовавшимися видами?

К **реликтовым** элементам относят виды, условия существования которых на территории флоры неблагоприятны, что обуславливает снижение численности их популяций и сокращение ареала на территории флоры или более или менее стабильное существование, но при этом узколокальное распространение на её территории. **Прогрессивные** элементы — в противоположность реликтовым — даже при узколокальном распространении

встречаются массово и проявляют тенденцию к увеличению численности и расселению по территории флоры. Прогрессивный элемент может включать как неоэндемиков, возникших на территории флоры и начавших экспансию из области своего первичного ареала, так и виды, вселяющиеся из-за пределов территории флоры. И реликтовый, и прогрессивный элементы флоры в типе содержат небольшое число её видов. Большинство видов находится в равновесии с условиями окружающей среды, вследствие чего не проявляет устойчивых тенденций ни к снижению численности и сокращению распространённости, ни к росту численности и увеличению встречаемости на территории флоры. Все такие виды выделяют в особый **консервативный** элемент флоры. Наиболее массовые виды, заселившие разнообразные местообитания, устойчиво встречающиеся в определённых фитоценозах и обычно играющие значительную роль в их сложении, можно отнести к **активным** видам. Группа активных видов соответствует части прогрессивных и части консервативных видов.

Под таксономической структурой флоры понимают распределение составляющих её видов по высшим таксонам.

Одним из показателей таксономической структуры флоры считают среднее число видов в роде и в семействе и даже пытаются выявить глобальные закономерности его изменения во флорах наземных сосудистых растений. Впрочем, каких-либо чётких изменений выявить не удаётся и, по признанию уже неоднократно упомянутого очень известного ботанико-географа А. И. Толмачёва, «в итоге некоторые общие тенденции... улавливаются, но расхождения в показателях... оказываются подчас весьма значительными, и фактор пространства... сильно затемняет ботаническую сущность отражаемых цифрами явлений». Это и неудивительно, поскольку одинаковые средние значения могут получаться из сильно различающихся первичных значений, что наглядно показывает следующий чисто гипотетический пример:

пусть в одной флоре будет 6 родов, представленных соответственно 6, 7, 5, 4, 6 и 8 видами; среднее число видов в роде, следовательно, окажется равным 6.

Представим другую флору, содержащую всего 3 рода, представленных соответственно 1, 1 и 16 видами. Элементарно просто убедиться в том, что и в этой флоре среднее число видов в роде будет равно 6. Совершенно очевидно, что среднее число видов в роде не выявляет никакой специфики этих флор, тогда как обращение к первичным данным о числе видов и родов сразу же, без всякой арифметики, показывает глубокое различие между ними.

По-видимому, смысла в показателе среднего числа видов в роде (или в семействе) не больше, чем в средней температуре пациентов по больнице, которая, как известно, близка к 36,6°C, когда половина из них мечется в горячечном бреду, а другая половина уже остывает в больничном морге. Более осмысленно использовать данные о числе видов флоры в каждом семействе, сопоставление которых позволяет ранжировать семейства по убыванию числа видов. Традиционно при этом ограничиваются 10 наиболее диверсифицированными на территории данной флоры семействами, состав и взаимное расположение которых оказываются специфическими для флор из разных климатических зон:

Холодная зона (Новая Земля)	Холодно-умеренная зона (Карелия)	Сухие субтропики (Марокко)	Муссонная тропическая (Филиппины)
<i>Poaceae</i>	<i>Asteraceae</i>	<i>Asteraceae</i>	<i>Orchidaceae</i>
<i>Brassicaceae</i>	<i>Poaceae</i>	<i>Leguminosae</i>	<i>Rubiaceae</i>
<i>Cyperaceae</i>	<i>Cyperaceae</i>	<i>Poaceae</i>	<i>Euphorbiaceae</i>
<i>Caryophyllaceae</i>	<i>Rosaceae</i>	<i>Apiaceae</i>	<i>Leguminosae</i>
<i>Asteraceae</i>	<i>Brassicaceae</i>	<i>Lamiaceae</i>	<i>Poaceae</i>
<i>Ranunculaceae</i>	<i>Caryophyllaceae</i>	<i>Brassicaceae</i>	<i>Melastomataceae</i>
<i>Saxifragaceae</i>	<i>Ranunculaceae</i>	<i>Caryophyllaceae</i>	<i>Myrtaceae</i>
<i>Salicaceae</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Moraceae</i>
<i>Rosaceae</i>	<i>Leguminosae</i>	<i>Liliaceae</i>	<i>Urticaceae</i>
<i>Juncaceae</i>	<i>Lamiaceae</i>	<i>Boraginaceae</i>	<i>Cyperaceae</i>

Следует подчеркнуть, что эти 10 так называемых **ведущих семейств** выделяют исключительно по числу входящих в них видов флоры; ни обилие

особей этих видов, ни их встречаемость и роль в сложении растительного покрова в расчёт не принимают.

Сопоставление списков ведущих семейств может очень наглядно демонстрировать сходство или различие флор, но надо иметь в виду, что вид таких списков в чрезвычайно сильной степени зависит от представления ботаников о том, что считать видом у растений. Хорошо известны полиморфные группы, которые на протяжении десятилетий так и не могут получить однозначную таксономическую интерпретацию. Например, там, где один ботаник замечает один изменчивый вид лекарственный одуванчик *Taraxacum officinale*, другой - готов признать существование 15-20 видов. Нетрудно понять, что такие различия в трактовке видов не могут не сказываться на положении семейств в ранжированном перечне. К сожалению, флористы при составлении списков ведущих семейств не обращают на это должного внимания, поэтому все их данные, связанные с использованием таких списков, не следует бездумно принимать на веру. Возможно, что проблема была бы в значительной мере снята, если бы вместо видов подсчитывали роды, но подобные расчёты, насколько нам известно, не практикуют.

### **2.3. Элементы флоры**

Элементы флоры также представляют собой компоненты её структуры, но их отдельное рассмотрение оправдано тем, что в отличие от выше рассмотренных признаков структуры флор они связаны не с арифметическими манипуляциями с флористическими списками, а с выяснением особенностей географического распространения таксонов исследуемой флоры в настоящем и прошлом.

Виды могут быть представлены на всей территории флоры или только на её части, их ареалы могут целиком располагаться в границах территории флоры или выходить за её пределы. Несмотря на разнообразие и уникальность ареалов видов, входящих в состав определённой флоры,

возможно выделить группы видов со сходными ареалами. Такие группы видов называют **географическими элементами** флоры. В зависимости от размера территории флоры и целей конкретного исследования при классифицировании географических элементов применяют разную степень детализации. Применительно к флорам европейской России чаще всего различают следующие элементы:

- арктический — это группа видов, имеющих центры ареалов в зоне материковых тундр и на арктических островах;
- аркто-альпийский — группа видов с дизъюнктивными ареалами, приуроченными к арктической зоне и высокогорьям Европы;
- бореальный — группа видов, основные части ареалов которых лежат в области тайги;
- средневропейский, или неморальный — группа видов с ареалами, располагающимися в основном в Средней Европе и только восточными окраинами заходящими в европейскую Россию;
- западноевропейский, или атлантический — группа видов, приуроченных к областям с приморским умеренным климатом и лишь восточными окончаниями ареалов достигающая европейской России;
- понтический — группа видов, обитающих главным образом в степях Центральной и Восточной Европы, хотя их изолированные местонахождения могут располагаться на остепнённых местах далеко за пределами степной зоны;
- южносибирский — группа преимущественно азиатских степных видов, не выходящих на западе за пределы Восточной Европы;
- средиземноморский — группа видов, тяготеющих к засушливым областям Средиземноморья и лишь северо-восточными окончаниями ареалов достигающая Черноморского побережья Кавказа (и Крыма на Украине);
- евросибирский — виды, достаточно широко распространённые в Восточной Европе и восточнее Урала;
- (западно)сибирский — группа азиатских видов, сплошные ареалы

которых незначительно проникают западнее Урала или представлены в Восточной Европе отдельными изолированными фрагментами;

- убиквисты — широко распространённые виды, для которых трудно установить тяготение к какой-либо достаточно узко локализованной географической области;

- эндемический — виды, обитающие только на территории Восточной Европы.

В этой и подобной ей классификациях выделение географических элементов увязано с конкретными участками Земной поверхности, где располагаются ареалы определённых видов. Вследствие этого такие классификации неизбежно носят локальный характер, а сравнение состава отдалённых флор становится затруднительным или вообще невозможным. Поэтому некоторые ботанико-географы предпочитают выделять «координатные» географические элементы, основываясь на более универсальных принципах их разграничения. Наиболее разработана и применяется на практике классификация элементов Г. Мойзеля, который различает «координатные» географические элементы флоры по их распространённости в зависимости от 3 параметров: зональности (*Zonalitat*), «океаничности» (*Ozeanitat*) и высотной поясности (*Hohenstufen*).

Зональность отражает распространённость таксонов в зависимости от термического режима климата территории, заселённой таксоном. Всю поверхность Земли Г. Мойзель подразделил на 10 основных зон: арктическую, бореальную, северную умеренную, меридиональную, северную субтропическую, тропическую, южную субтропическую, южную умеренную, нотальную и антарктическую. «Океаничность» характеризует влажностный режим климата территории, на которой обитает таксон.

По этому признаку Г. Мойзель различает сильно-океанические, океанические, условно-океанические, условно-континентальные, континентальные и резко-континентальные географические элементы. В зависимости от высотной поясности Г. Мойзель выделяет альпийские (высокогорные),



горные и равнинные элементы. По мере необходимости возможно более дробное подразделение «координатных» географических элементов, а также выделение их типов, промежуточных между перечисленными выше основными типами.

Используя данную классификацию, в принципе можно сравнивать любые сколь угодно далеко отстоящие друг от друга флоры. Кроме того, она позволяет единообразно и компактно описывать ареалы таксонов. Например, ареал европейского бука *Fagus sylvatica* — m/mo-temp oz EUR (то есть: европейский, океанический, умеренный и меридиональный горный), ареал горной осоки *Carex montana* — sm/mo-temp suboz EUR + OAS (что означает: дизъюнктивный европейский и восточно-азиатский, субокеанический, умеренный и меридиональный низкогорный).

Для обозначения списочного состава географических элементов иногда используют термин «**флорула**».

Любой географический элемент может быть представлен на всей территории флоры или только на части её. Соответственно виды флоры подразделяют на **повсеместно и локально распространённые**. Следует иметь в виду, что это подразделение имеет сугубо конкретный характер и относится к анализируемой флоре, а не к виду как таковому: вид, локально распространённый на территории одной флоры, может быть повсеместно распространён на территории другой флоры.

Наряду с географическим анализом флоры принято проводить и её флорогенетический анализ, то есть выявлять историю появления на её территории составляющих её таксонов и устанавливать на этой основе **генетические элементы** флоры. Под генетическим элементом флоры понимают группу видов, проявляющую общие черты в истории заселения территории рассматриваемой флоры. Выделение генетических элементов требует хорошего знания истории ареала каждого таксона флоры, что, как было отмечено выше, представляет весьма непростую задачу и, строго говоря, невозможно без обращения к прямым палеонтологическим данным. Однако

на практике флористы почти никогда не прибегают к трудоёмким палеонтологическим изысканиям и простодушно трактуют выделенные географические элементы флоры как её генетические элементы. При этом эндемический элемент они склонны считать **автохтонным**, а все неэндемические элементы объявляют **аллохтонными**, то есть возникшими за пределами территории анализируемой флоры и вселившимися на неё извне, причём именно оттуда, где находятся основные части их ареалов. Следствием таких умозаключений, как правило, оказывается вывод о том, что изучаемые виды, большая часть ареалов которых располагается севернее территории флоры, заселили её с севера, виды, основная часть ареалов которых лежит восточнее, — с востока и т.д.

Главный недостаток подобных выводов заключается не в их удручающей тривиальности, а в том, что нельзя понять, в каких случаях они достаточно точно отражают реально проходившее формирование флоры, а в каких — не имеют с ним ничего общего. Так, к примеру, присутствие во флоре северного элемента может быть результатом самых разных изменений ареалов слагающих его видов (рис. 37): он мог действительно проникать на территорию флоры с севера (рис. 37, А), но возможно и его появление с запада (рис. 37, Б) или с востока (рис. 37, В) и даже с юга (рис. 37, Г) в том случае, если территория флоры находится в арьергарде смещающихся на север ареалов видов данного элемента. Наконец, возможно формирование этого элемента на территории исследуемой флоры и последующее интенсивное расселение его видов на север, в результате чего основные части их ареалов оказались расположенными севернее территории флоры (рис. 37, Д). В последнем случае виды этого элемента следует признать автохтонными, поскольку они заселяли территорию данной флоры со времени своего возникновения. Автохтонные таксоны, не выходившие за пределы территории флоры, составляют её эндемический элемент. Однако среди таксонов эндемического элемента могут оказаться и аллохтонные реликты, для которых вся территория флоры или какая-то её часть стала рефугиумом.

Полный флорогенетический анализ невозможен без определения времени

вхождения таксонов в состав рассматриваемой флоры и выявления соответствующих **возрастных** её **элементов** (особую популярность у отечественных флористов почему-то приобрел «третичный» элемент). В связи с этим приходится с сожалением констатировать, что в современных флористических работах интуитивные ощущения в определении времени появления таксона на территории исследуемой флоры значительно преобладают над фактами.

Из вышеизложенного со всей очевидностью вытекает заключение о том, что для флорогенетического анализа совершенно недостаточно простого переосмысления географических элементов флоры как элементов генетических. Если флорогенетические рассуждения не опираются на прямые палеоботанические данные или косвенные свидетельства палеоклиматологии и исторической географии, то едва ли к ним надо относиться серьезнее, чем к околону научным анекдотам.

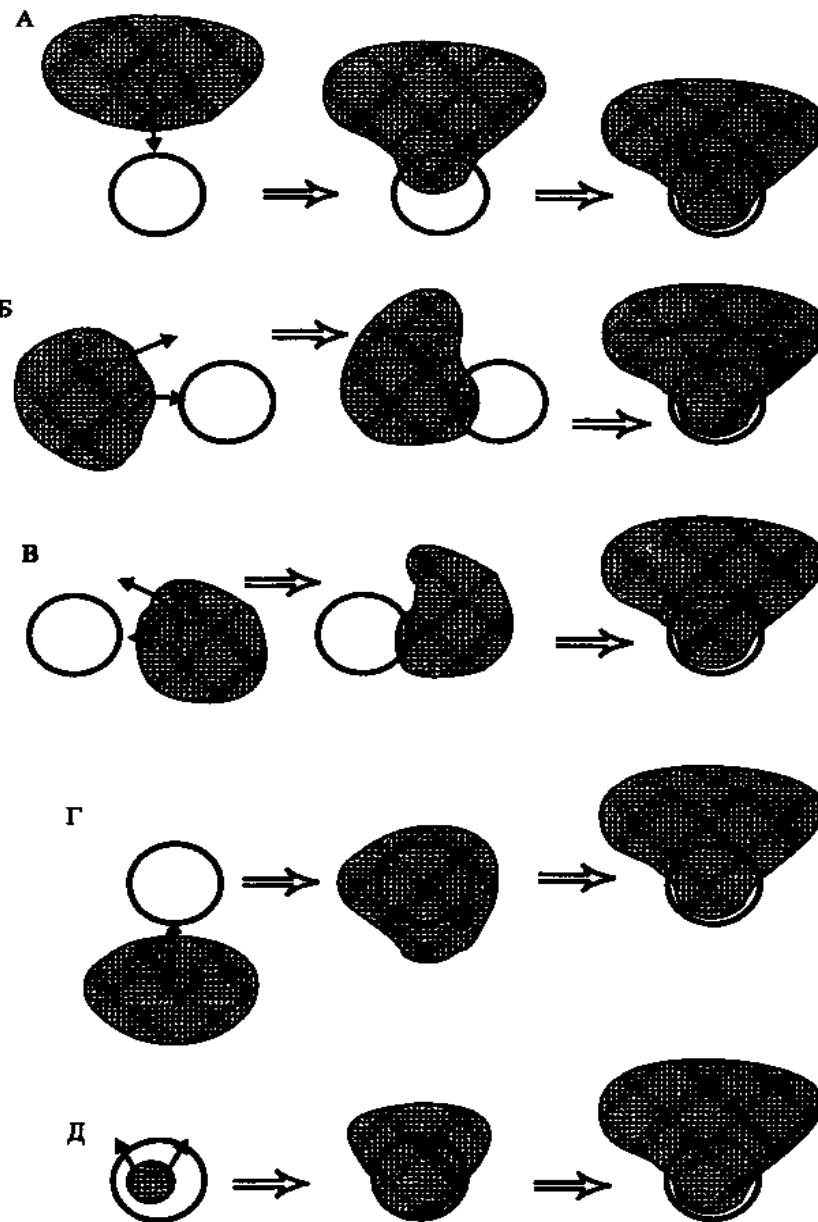


Рис. 37. Разные пути формирования «северного» флористического элемента.

## 2.4. Эндемизм флоры

Эндемизм флоры определяют по проценту эндемических таксонов от общего числа составляющих её таксонов того же ранга. Эндемизм флоры является одним из основных её признаков, поскольку именно он характеризует степень своеобразия флоры. Он в целом отражает длительность самобытного развития флоры и степень её изолированности от остальных флор. Так, наличие во флоре эндемических родов или высокий процент эндемических видов указывают на её оригинальное развитие в течение более

длительного времени, чем развитие флоры, содержащей только низкий процент эндемических видов, но менее продолжительного, чем развитие флоры, в составе которой есть эндемическое семейство. При этом не имеет большого значения принадлежность эндемиков к палео- или неоэндемикам так как принято думать, что формирование большого числа неоэндемических видов или нового рода, не говоря уж о новом семействе, требует значительного времени.

Эндемизм флор позволяет выделять **фитохории**, то есть участки Земли со своеобразными флорами. Эндемизму таксонов разного ранга соответствуют и разного ранга фитохории. Фитохориям, содержащим эндемические семейства, подсемейства, трибы, а также значительную долю эндемических родов и видов, придают высший ранг **царства**. Многие виды и некоторые роды могут встречаться не по всей территории царства, а быть характерными только для отдельных её частей. Фитохории, характеризующиеся наличием высокого процента эндемических родов и видов, трактуют как **области**. Наиболее характерные таксоны области, как правило, распространены по всей её территории. Фитохориям, содержащим немногие олиготипные или монотипные эндемические роды и не очень высокий процент эндемических видов, присваивают ранг **провинций**. Фитохории, в которых есть единичные эндемические виды или весь эндемизм представлен таксонами подвидового ранга, считают **округами**, низшими единицами хорологического деления Земли<sup>10</sup>. Наряду с перечисленными основными иерархическими категориями фитохорологии по мере надобности используют и промежуточные — подцарство, подобласть и т.п.

<sup>10</sup> В практике флористических работ выделяют ещё более мелкую фитохорию — район. Однако на столь низком уровне иерархического деления собственно флористическое районирование оказывается трудно отделить от районирования геоботанического. Флористический район по существу совпадает с территориальным выделом, занятым определённой растительной формацией. Поэтому возможность различения флористических районов как таковых нам кажется сомнительной.

Иногда при выделении фитохории учитывают не только её эндемиков, но и так называемые **почти эндемические** таксоны: очень характерные для соответствующего региона, практически повсеместно в нём распространённые, но встречающиеся — часто изолированными местонахождениями — и за его пределами. Как примеры почти эндемических таксонов можно привести ледниковую новосиверсию *Novosieversia glacialis* и баобаб *Adansonia digitata*. Первая представляет собой одного из характернейших обитателей арктической Сибири, встречающегося также на севере Центрально-сибирского нагорья, Верхоянском хребте и в горах северной Камчатки. Второй повсеместно распространён в Судано-Замбезийской флористической области, но населяет и обособленные участки саванн в Гвинейско-Конголезской области.

При проведении флористического районирования не следует забывать о том, что степень эндемизма флоры зависит от субъективного представления исследователей о таксонах и их рангах. Сторонники так называемого «узкого» понимания вида, или монотипической концепции заметят несколько видов, как правило, узко эндемических там, где сторонники «широкого» понимания политипического вида в лучшем случае отметят лишь внутривидовой полиморфизм широко распространённого вида. Поэтому сторонники первой концепции и все те, кто будет пользоваться их данными, скорее всего установят такие фитохории, для выделения которых, по мнению сторонников второй концепции, нет никаких оснований.

Современная наука не располагает критерием для объективного установления ранга высшего таксона. Поэтому разные систематики по-разному оценивают ранг одного и того же таксона. Так, хризобалановые считали трибой *Chrysobalaneae* или подсемейством *Chrysobalanoideae* семейства розоцветных *Rosaceae* и отдельным семейством *Chrysobala-naceae*. Совершенно ясно, что разная оценка ранга одного и того же таксона не может не отразиться на оценке степени эндемизма флоры населённого им региона, а

значит, и на ранге соответствующей фитохории.

Дополнительный элемент субъективизма в флористическое районирование Земли привносит также сложившаяся практика учитывать размер региона наряду со своеобразием его флоры. При этом обширные регионы, занятые флорой, не очень сильно отличающейся от флор окружающих территорий, получают статус фитохории высокого ранга, тогда как малые по площади фитохории могут получить такой же ранг только в случае значительно более своеобразной флоры. Эта практика, разумеется, не позволяет выявлять вполне эквивалентные фитохории. Однако в ботанической географии до сих пор нет не только формализованной процедуры сопоставления площадей фитохории и своеобразия их флор, но даже и попыток разработать такие процедуры.

Спецификой фитохории всех рангов является характер их границ. Дело в том, что только в редких случаях границы ареалов разных таксонов практически полностью совпадают. Правилom же является несовпадение границ ареалов, представляющее собой выражение их уникальности. Любая фитохория характеризуется целым набором видов и надвидовых таксонов, границы ареалов которых проходят на разных расстояниях друг от друга. Вследствие этого граница фитохории — это всегда зона, иногда весьма широкая, в которой постепенно одна флора трансформируется в другую. Поэтому границы фитохории оказываются ещё более нечёткими, чем границы ареалов видов.

## **2.5. Основные фитохории Земли**

Несмотря на всю отмеченную выше неопределённость в установлении фитохории и их рангов ботанико-географы всё же смогли выработать конвенциональную схему флористического деления Земли на фитохории самого высокого ранга — царства. Большинство современных ботаников признаёт 6 царств (рис. 38).

**Голарктическое царство (*Holarctis*)** занимает более половины площади

всей суши Земли: всю Европу, внутритропическую северную Африку от

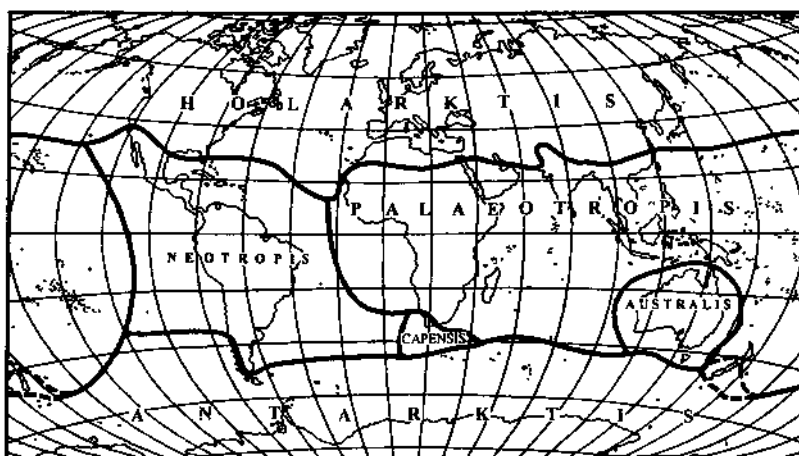


Рис. 38. Границы флористических царств (по И. Шмитхюзену, 1966).

Сахеля до побережья Средиземного моря, внутритропическую Азию и почти всю Северную Америку. На этой огромной территории встречается около 30 эндемических семейств, главным образом олиго- и монотипных, в том числе семейства гинкговые *Ginkgoaceae*, головчатотиссовые *Cephalotaxaceae*, троходендроновые *Trochodendraceae*, багрянниковые *Cercidiphyllaceae*, пионовые *Paeoniaceae*. В голарктическом царстве находятся мощные центры разнообразия семейств лавровые *Lauraceae*, магнолиевые *Magnoliaceae*, лютиковые *Ranunculaceae*, буковые *Fagaceae*, берёзовые *Betulaceae*, гвоздичные *Caryophyllaceae*, розоцветные *Rosaceae*, бобовые *Leguminosae*, зонтичные *Apiaceae*, губоцветные *Lamiaceae*, осоковые *Cyperaceae*, злаки *Poaceae*, сосновые *Pinaceae*, кипарисовые *Cupressaceae*, из папоротников — костенцовые *Aspleniaceae* и многоножковые *Polypodiaceae* и др., многие роды и виды которых эндемичны для этой флоры. Ни один из эндемических таксонов голарктического царства не распространён на всей его территории.

Это обширнейшее царство часто подразделяют на 2 или 3 подцарства. Бореальное под царство включает флоры гумидных регионов от полярных пустынь на севере до тепло-умеренной и даже влажной субтропической (в Китае) зон на юге. Древнесредиземноморское подцарство охватывает флоры засушливых областей умеренного и субтропического климатов



средиземноморского типа. Американскую часть этого подцарства обычно, но не всегда рассматривают как самостоятельное Сонорское, или Мадреанское подцарство.

**Палеотропическое** царство (*Palaeotropis*) располагается в тропической области Старого Света исключая Австралию и почти все тропические острова Тихого океана. Только этому царству свойственно около 40, как правило, небольших семейств: дегенериевые *Degeneriaceae*, пандановые *Pandanaceae*, имбирные *Zingiberaceae*, банановые *Muaceae*, непентовые *Nepenthaceae*, матониевые *Matoniaceae* из папоротников и др. и много эндемических родов из семейств пальмы *Arecaceae*, орхидные *Orchidaceae*, бобовые *Leguminosae*, молочайные *Euphorbiaceae* и др.

Территории, занятые этим царством, сильно изолированы друг от друга. Вследствие этого флора его настолько неоднородна, что в нём правомерно выделить Африканское, Мадагаскарское (включая Маскаренские, Коморские, Амирантские и Сейшельские острова), Индо-малезийское (включая острова к востоку от Новой Гвинеи вплоть до Самоа), Полинезийское (Гавайские острова, острова Полинезии и Микронезии от Марианских и Каролинских на западе до Туамоту, Пасхи и СалаТомес на востоке) и Новокаледонское подцарства.

**Неотропическое** царство (*Neotropis*) занимает южную оконечность

Флориды, Центральную Америку южнее оконечности полуострова Калифорния, острова Вест-Индии и большую часть Южной Америки к северу от 30° ю. ш. Оно характеризуется 25 эндемическими семействами, среди которых канновые *Cannaceae*, киноновые *Quiinaceae*, циклантовые *Cydanthaceae*, калицеровые *Calyceraceae*, биксовые *Biscaceae* и др., и сотнями эндемических родов. Разнообразие таких крупных семейств как бромелиевые *Bromeliaceae* и кактусовые *Cactaceae* почти целиком приходится на это царство. В нём обитают очень разнообразные эндемические представители семейств перцевые *Piperaceae*, лавровые *Lauraceae*, баобабовые *Bombacaceae*, пальмы *Arecaceae*, орхидные *Orchidaceae*, бобовые *Leguminosae*, диллениевые

*Dilleniaceae* и др.

**Капское** царство (*Capensis*) — самое маленькое по площади, ограниченное южной оконечностью Африканского материка примерно от 35° ю. ш. В составе его флоры 7 небольших эндемических семейств (груббиевые *Grubbiaceae*, роридуловые *Roridulaceae*, бруниевые *Bruniaceae*, пенэевые *Penaeeaceae*, греевые *Greyiaceae*, гейссоломовые *Geissolomataceae* и рещиевые *Retziaceae*) и множество очень своеобразных эндемических представителей семейств аизооновых *Aizoaceae*, протейных *Proteaceae*, амариллисовых *Amaryllidaceae*, ирисовых *Iridaceae*, сложноцветных *Asteraceae*, вересковых *Ericaceae* и некоторых других.

**Австралийское** царство (*Australis*) располагается на территории Австралии, Тасмании и ближайших к побережью Австралии мелких островов. Для него характерно около полутора десятков эндемических семейств, в том числе филлоглоссовые *Phylloglossaceae* из плаунообразных, австро-бэйлиевые *Austrobayleaceae*, цефалотовые *Cephalotaceae*, брунониевые *Brunoniaceae*. Здесь находятся центры разнообразия семейств казуариновых *Casuarinaceae*, эвпоматиевые *Eupomatiaceae*, питтоспоровые *Pittosporaceae*, ксантореевые *Xanthorrhoeaceae*, эпакрисовые *Epacridaceae* и некоторых других, а такие семейства как миртовые *Myrtaceae*, орхидные *Orchidaceae*, сложноцветные *Asteraceae*, маревые *Chenopodiaceae*, бобовые *Leguminosae*, протейные *Proteaceae*, ногошюдниковые *Podocarpaceae* богато представлены эндемическими видами и, родами.

**Голантарктическое** царство (*Holantarctis*) охватывает южную часть Южной Америки, Новую Зеландию, острова южнее 40° ю. ш. (кроме Тасмании) и отдельные участки побережья Антарктиды. Флора этого царства проявляет неожиданное для столь сильно фрагментарной территории единство, так что в его пределах не выделяют подцарств в отличие от Голарктического и Палеотропического царств со значительно менее фрагментарными территориями. Специфику Голантарктическому царству придают в первую очередь 10 моно- и олиготипных эндемических семейств

(лакторисовые *Lactoridaceae*, гекторелловые *Hectorellaceae*, франкоевые *Francoaceae*, галофитовые *Halophytaceae* и др.), а также значительное число эндемических видов и родов из широко распространённых семейств злаки *Poaceae*, осоковые *Cyperaceae*, колокольчиковые *Campanulaceae*, сложноцветные *Asteraceae* и др. Для северных регионов этого царства типичны разнообразные араукарии *Araucaria*, антарктические буки *Nothofagus*, лютики *Ranunculus*, ситники *Juncus* и др.

В пределах всех флористических царств за исключением самого маленького — Капского — различают по несколько областей. Мнения ботаников об их общем числе расходятся значительно сильнее, чем суждения о числе царств. В результате разные ботанико-географы перечисляют от 29 до 43 флористических областей, многие из которых они в свою очередь подразделяют на провинции. Число провинций в представлениях разных ботаников колеблется в пределах от 100 до 150.

Таким образом, с переходом на более низкий иерархический уровень флористического районирования возрастает неопределённость в выявлении фитохорий. Одна из основных причин этого состоит в размытости границ между отдельными флорами. Чем ниже ранг рассматриваемой фитохорий, тем в целом меньше её размер. Поэтому, «спускаясь» по иерархии фитохорий, мы рано или поздно дойдём до такого уровня, на котором размеры фитохорий приблизятся к размерам переходных зон между крупными флорами. Совершенно ясно, что выделение подобных небольших фитохорий, находящихся в переходных зонах между крупными флорами или вблизи от таких зон, всегда будет вызывать больший или меньший скепсис у исследователей. Вот почему трудно ожидать, что в отношении фитохорий низших рангов ботаники когда-либо придут к такой же степени согласия, которая существует в отношении флористических царств.

## 2.6. Основные фитохорий России

Территория России почти целиком лежит в границах Бореального подцарства Голарктического царства, и только небольшая её часть в Прикаспийской низменности (Нижняя Волга, восточная Калмыкия и восточный Дагестан) и часть Черноморского побережья Кавказа находятся в пределах Древнесредиземноморского подцарства Голарктиса. Почти вся российская территория приходится на самую крупную голарктическую область — Циркумбореальную, и лишь Приморье, Южный Сахалин, южные Курильские острова и небольшие площади Приамурья и Восточного Забайкалья располагаются в зоне Восточноазиатской области. Древнесредиземноморское подцарство представлено на территории России северо-восточной окраиной Средиземноморской области и северо-западной оконечностью Ирано-Туранской области.

**Циркумбореальная** область не имеет эндемических семейств, но содержит около 50 эндемических родов из семейств гвоздичные *Caryophyllaceae* (1 род), крестоцветные *Brassicaceae* (7-9), зонтичные *Apiaceae* (11), бурачниковые *Boraginaceae* (5), валериановые *Valerianaceae* (1), орхидные *Orchidaceae* (3), злаки *Poaceae* (1) и др. и свыше 100 эндемических видов, далеко не все из которых обитают на территории России. Эта область в пределах России представлена рядом провинций:

- **Арктическая циркумполярная** провинция охватывает всю северную безлесную часть нашей страны. Она ограничена с севера Северным Ледовитым океаном, а с юга — северной границей лесов. Для этой провинции характерна бедность флоры, суммарное число видов которой не превышает 1500 (конкретные флоры значительно беднее: обычно 30-150 видов). В то же время здесь имеется около 100 эндемических видов и подвидов из родов крупка *Draba*, камнеломка *Saxifraga*, ясколка *Cerastium*, лютик *Ranunculus*, мак *Papaver*, осока *Carex*, мытник *Pedicularis*, остролодочник *Oxytropis*, астрагал *Astragalus* и др.;

- **Североевропейская** провинция примыкает с юга к Арктической

и ограничена с юга северной границей хвойно-широколиственных лесов; в широтном направлении она простирается от западной границы России в Мурманской области и Карелии до Тиманского кряжа и Верхнекамской возвышенности. Флора её значительно богаче, чем в предыдущей провинции, но содержит всего около 10 эндемических видов из родов василистник *Thalictrum*, арника *Arnica*, верблюдка *Corispermum*, солнцезвезд *Helianthemum*, кизильник *Cotoneaster* и др.;

- **Восточноевропейская** провинция занимает большую часть европейской России, простираясь от северной границы хвойно-широколиственных лесов на юг до побережья Азовского моря и линии Кубань-Волгоград, выклиниваясь на востоке в районе Южного Урала. Эта провинция характеризуется 60-70 эндемическими видами из родов василек *Centaurea*, гвоздика *Dianthus*, рабитник *Cytisus*, льнянка *Linaria*, астрагал *Astragalus* и др.;

**Эвксинская** провинция представлена в России крошечным участком Черноморского побережья Кавказа к юго-востоку от Туапсе. Для неё характерны 3 эндемических монотипных рода (лепидотрихум *Lepidotrichum*, химсидия *Chimsidia* и мегакарион *Megacaryon*) и более 200 эндемических видов из родов ель *Picea*, пихта *Abies*, берёза *Betula*, лещина *Corylus*, колокольчик *Campanula* и др. Большинство этих эндемиков обитает за пределами России;

- **Кавказская** провинция примыкает к Эвксинской провинции с северо-востока. Она охватывает Предкавказье и Северный Кавказ, будучи ограниченной с севера Восточноевропейской провинцией и простираясь на юг за границу России. На территории провинции обитает 5 эндемических родов (ложносмолка *Pseudovesicaria*, симфиолома *Symphyoloma*, псевдобеткея *Pseudobetckea*, тригонокариум *Trigonocaryum* и кладохета *Cladochaeta*) и не менее 200 эндемических видов из родов ясколка *Cerastium*, крупка *Draba*, горечавка *Gentiana*, астрагал *Astragalus*, гусиный лук *Gagea* и др.;

- **Западносибирская** провинция располагается в основном в пределах Западносибирской низменности от зоны тундр на севере до южной границы России и далее — в северный степной Казахстан. Эта провинция представляет

собой типичную фитохорию, выделенную в переходной зоне между европейскими и североазиатскими флорами. Поэтому для неё характерны не эндемические таксоны, которых здесь попросту нет, о отсутствие как свойственных более западным провинциям видов дуба *Quercus*, ясень *Fraxinus*, клен *Acer*, лещина *Corylus*, древесных ольх *Alnus*, так и эндемических таксонов, присущих более восточным провинциям;

- **Алтае-Саянская** провинция простирается от верхнего течения Оби и Кузбасса до междуречья Селенги и Чикоя, включает предгорья Алтая и Саян, Хамар-Дабан и с юга примыкает к Байкалу. Её южные пределы находятся в Монголии. Эту провинцию характеризуют 2 эндемических монотипных рода (микростигма *Microstigma* и тридактилина *Tridactylina*) и 120-130 эндемических видов из семейств лютиковые *Ranunculaceae*, гвоздичные *Caryophyllaceae*, бобовые *Leguminosae*, злаки *Poaceae* и др.;

- **Среднесибирская** провинция располагается южнее Арктической между Енисеем и Верхоянским хребтом и р. Алдан, достигая на юге устья р. Баргузин, где она смыкается с Алтае-Саянской провинцией. В составе флоры этой провинции единственный эндемический монотипный род редовския *Redowskia* и несколько эндемических видов из разных семейств, широко распространённых в Бореальном подцарстве. Главная особенность этой провинции состоит в том, что в её западной части находится восточный предел распространения многих западносибирских и евросибирских видов;

- **Северо-восточносибирская** провинция простирается от Верхоянского хребта до побережий Охотского и Берингова морей исключая Камчатку и северные безлесные территории, входящие в состав Арктической провинции. Выделение Северо-восточносибирской провинции оправдано наличием в её флоре эндемического монотипного рода городковия *Gorodkovia* и нескольких десятков эндемических видов из родов лапчатка *Potentilla*, камнеломка *Saxifraga*, ива *Salve* и др.;

- **Охотско-Камчатская** провинция занимает территорию Камчатки южнее зоны лесотундры, южную часть западного побережья

Охотского моря, низовья Амура и бассейн Амгуни, Сахалин севернее 51°30' с. ш., Курильские острова к северу от Урупа, Командорские острова и — за пределами России — западные и средние Алеутские острова. В этой провинции нет эндемических родов, но многочисленны эндемические виды из родов борец *Aconitum*, лапчатка *Potentilla*, остролодочник *Oxytropis*, полынь *Artemisia*, одуванчик *Taraxacum* и др., а в северо-восточной её части немало видов, общих с Северной Америкой;

- **Забайкальская** провинция включает северную часть Прибайкалья, большую часть Забайкалья от междуречья Селенги и Чикоя до Приамурья и выходит на юге за пределы России. Для неё характерны почти эндемический монотипный род бородиния *Borodinia* и немногочисленные эндемические виды лапчатки *Potentilla*, остролодочника *Oxytropis*, астрагала *Astragalus*, крупки *Draba* и других родов.

**Восточноазиатская** область обладает очень богатой флорой, в составе которой 14 эндемических семейств (гинкговые *Ginkgoaceae*, головча-тотиссовые *Cephalotaxaceae*, троходендроновые *Trochodendraceae*, тетрацентровые *Tetracentraceae*, багрянниковые *Cercidiphyllaceae*, эвкоммиевые *Eucommiaceae* и др.) и свыше 300 эндемических родов. На территории России эта область представлена северными участками 2 своих северных провинций, флора которых, разумеется, значительно беднее:

- **Маньчжурская** провинция в России занимает Приамурье и Приморье. В ней обитает 6 эндемических родов (микробиота *Microbiota*, мукденция *Mukdenia*, астильбоидес *Astilboides*, орезитрофе *Oresitrophe*, омфалотрикс *Omphalotrix* и анемаррена *Anemarrhena*) и множество эндемических видов из семейств лютиковые *Ranunculaceae*, берёзовые *Betulaceae*, дымянковые *Fumariaceae*, камнеломковые *Saxifragaceae*, розоцветные *Rosaceae*, бобовые *Leguminosae*, жимолостные *Caprifoliaceae* и др.;

- **Сахалино-Хоккайдская** провинция охватывает южную часть Сахалина, южные Курильские острова и острова Малой Курильской гряды и характеризуется эндемическим монотипным родом мяккия *Miyakea* и

более чем 50 эндемическими видами пихты *Abies*, борца *Aconitum*, берёзы *Betula*, ивы *Salve*, астрагала *Astragalus*, остролодочника *Oxytropis*, сусюреи *Soussurea* и др.

**Средиземноморская** область Древнесредиземноморского подцарства, которая выделена по наличию в её флоре 1 эндемического монотипного семейства афиллактовых *Aphyllanthaceae* и примерно 150 эндемических родов, на территории России представлена фрагментом Крымско-Новороссийской провинции:

- **Крымско-Новороссийская** провинция располагается в России на Черноморском побережье Кавказа между Анапой и Туапсе. В ней нет эндемических родов, но есть эндемические виды, оценить реальное число которых в настоящее время невозможно из-за охватившего советских, а затем и украинских ботаников многолетнего поветрия возводить в ранг видов все сколько-нибудь отличающиеся формы, вплоть до отдельных кустов. Особенно это касается растений, обитающих на Южном берегу Крыма.

**Ирано-Туранская** область Древнесредиземноморского подцарства характеризуется примерно 300 эндемическими родами; более 25% обитающих в ней видов эндемичны. На российскую территорию заходит только северо-западная окраина Туранской провинции этой области:

- **Туранская** провинция в пределах России ограничена Прикаспийской низменностью примерно от широты Волгограда на юг до Терека. Специфику её составляют эндемические роды александра *Alexandra*, рафидофитон *Rhaphidophyton*, пиптоптера *Piptoptera*, смирновия *Smirnovia* и многие эндемические виды из родов парнолистник *Zygophyllum*, полынь *Artemisia*, джужгун *Calligonum* и др.

### 3. ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

#### 3.1. Основные подходы к выделению географических единиц растительности

Растения разных видов распределены по территории флоры не хаотически,



а в определённых сочетаниях друг с другом, специфичных для конкретных биотопов. Такие устойчивые сочетания представляют собой растительный компонент биоценозов, или фитоценозы (= растительные сообщества), в совокупности составляющие растительный покров данной территории. Неоднородность растительного покрова, заметная на глаз даже неискущённому наблюдателю, делает необходимым подразделение его на составные элементы и выяснение особенностей размещения последних на поверхности Земли.

Основную классификационную единицу растительного покрова представляет **ассоциация**. Этим термином обозначают фитоценоз определённого видового состава с единообразным обликом, населяющий единообразные условия местообитания. Нетрудно видеть, что это довольно нечёткое определение, из-за чего выделение ассоциаций носит несколько произвольный характер. Однако определить точнее этот основной элемент геоботанического классифицирования не удаётся на протяжении уже почти века. Ассоциация представлена в природе **парцеллами**, которые и возможно картографировать, тем самым сделав предметом ботанической географии.

Ассоциации объединяют в классификационные единицы более высоких иерархических рангов. Наиболее распространённая **эколого-флористическая** классификация содержит следующие основные иерархические категории (в восходящем порядке): союз — порядок — класс. Как и в таксономической классификации, в ней приняты также промежуточные вспомогательные категории. Классификационные единицы эколого-флористической классификации называют **синтаксонами**, которые различают по специальным так называемым диагностическим видам.

Ничто не мешает составлять ареалы синтаксонов разных рангов и анализировать их ботанико-географическими методами. Однако в ботанической географии значительно чаще оперируют другими группировками ассоциаций. Это (в восходящем порядке): **формация — группа формаций — тип растительности**. При их выделении ассоциации объединяют тоже по

входящим в них видам, но среди видов выделяют немногие привилегированные, которым приписывают особенно мощное средообразующее значение и называют **эдификаторами**. Считается, что фитоценозы классифицируют именно по видам-эдификаторам. На самом деле это, вероятно, не совсем так. В частности, эдификаторами северных и типичных степей являются копытные и крупные зеленоядные грызуны, а вовсе не растения. Однако это не мешает ботанико-географам признавать особый степной тип растительности (то есть фитоценоза, а не биогеоценоза!). По-видимому, более корректно было бы считать, что классификацию по формациям, их группам и типам растительности проводят не по эдификаторам, а по видам, присутствие которых придает специфичный облик конкретному фитоценозу, но которые вовсе не всегда играют в фитоценозе средообразующую роль.

Территория, занятая определённым типом растительности, получила название **«ботанико-географическая зона»**. Ботанико-географические зоны подразделяют на подзоны, на территории которых встречаются специфичные группы формаций. Ещё более мелкую ботанико-географическую единицу представляют районы, характеризующиеся специфическими наборами ассоциаций.

Как эколого-флористическая, так и «доминантная» классификации основаны на простом учёте сосуществования растений разных видов в том или ином биотопе. Принципиально иной подход к группированию ассоциаций предложил С. М. Разумовский. Он обратил внимание на то, что парцеллы разных ассоциаций не просто располагаются бок-о-бок на какой-либо территории, а связаны динамическим отношением, закономерно сменяя друг друга во времени. Весь набор таких парцелл представляет собой не сумму ассоциаций, а закономерно, функционирующую **сукцессионную систему**. Входящие в неё ассоциации возможно расположить в ряд, точнее — в ветвящийся граф, отражающий хронологический порядок закономерной смены парцелл одних ассоциаций парцеллами других. Такой граф

представляет собой форму описания сукцессионной системы (рис. 39). Сукцессионные системы различаются не только составом слагающих их ассоциаций, но и местом, которое могут занимать в них одинаковые или очень сходные ассоциации. Сукцессионная система функционирует на определённой, ограниченной территории. Именно эту территорию С. М. Разумовский считал ботанико-географическим районом.

## **3.2. Основные типы растительности Земли**

### ***3.2.1. Понятие зональной растительности***

Размещение фитоценозов на Земной поверхности обусловлено в первую очередь климатом. Различия в температурном режиме и распределении осадков позволяют различать **климатические зоны**. Большинство фитоценозов чётко приурочено к той или иной климатической зоне. Они получили название **зональной растительности**. Климатические факторы могут быть модифицированы макро- и мезорельефом. Так, например, долины крупных рек, песчаные дюны, скалы, как правило, отличаются по температурному и влажностному режимам от прилегающих плакоров. В таких местах растительность отличается от зональной. Она может быть представлена формациями соседней климатической

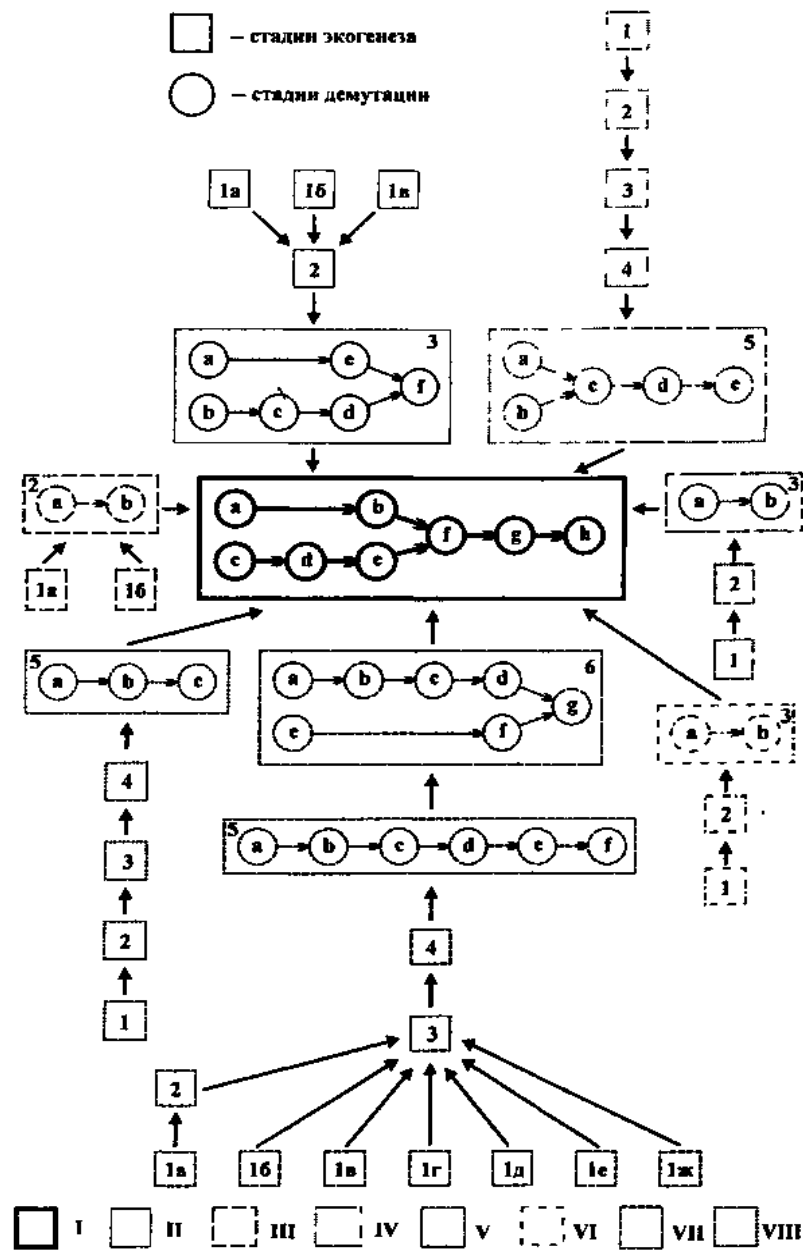


Рис. 39 Схема сукцессионной системы Московского геоботанического района (по С.М Разумовскому, 1981)

/ - климакс:

*a* *Anthoxanthum odoratum*, *b*. *Betula pendula* - *Luzula pilosa*; *c*. *Betula pendula* - *Calamagrostis arundinacea*, *d* *Picea abies* - *Vaccinium myrtillus*; *e*. *Picea abies* - *Carex digitata*; *f*. *Picea abies* - *Oxalis acetosella*; *g*. *Picea abies* - *Carex pilosa*; *h*. *Quercus robur* - *Corylus avellana* - *Carex pilosa*.

II - ксеросерия:

1а. *Brachythecium albicans* - на мелкозёме; 1б. *Polytrichum piliferum* - на

песке; 1в. *Anomodon viticulosus* - на камнях; 2. *Carex ericetorum*; 3. а. *Festuca ovina* или *F. sulcata*; б. *Polytrichum juniperinum*; с. *Calluna vulgaris*; д. *Pinus sylvestris* - *Melica nutans*; е. *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*; ф. *Pinus sylvestris* - *Convallaria majalis*.

III - элювиальная мезосерия:

1а. *Dichodontium pellucidum* - на известняке; 1б. *Equisetum hyemale* - на мелкозёме; 2. а. *Lathyrus vernus*; б. *Tilia cordata* - *Viola mirabilis*.

IV - мезотрофная гидросерия:

1. *Comarum palustre*; 2. *Calamagrostis canescens*; 3. *Sphagnum girgensohnii*; 4. *Polytrichum commune*, 5. а. *Nardus stricta*; б. *Calluna vulgaris*; с. *Betula pubescens*

- *Vaccinium myrtillus*; д. *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*; е. *Picea abies* - *Majanthemum bifolium*.

V - аллювиальная мезосерия:

1. *Chrysosplenium alternifolium*; 2. *Campanula latifolia*; 3. а. *Stachys sylvatica*; б. *Pa-dus racemosa* - *Stellaria nemorum*.

VI - делювиальная мезосерия:

1. *Ficaria verna*; 2. *Anemone ranunculoides*; 3. а. *Aconitum excelsum*; б. *Ulmus scabra*

- *Milium effusum*.

VII - эвтрофная гидросерия:

1а. *Carex caespitosa*; 1б. *Carex gracilis*; 1е. *Carex vesicaria*; 1з. *Equisetum fluviatue*; 1д. *Scirpus sylvaticus*; 1е. *Digraphis arundinacea*; 1ж. *Matteuccia struthiopteris*;

2. *Menyanthes trifoliata*; 3. *Filipendula ulmaria*; 4. *Geum rivale*; 5. а. *Deschampsia caespitosa*; б. *Alnus incana* - *Ajuga reptans*; с. *Alnus incana* - *Galeobdolon luteum*; д. *Alnus incana* - *Stellaria holostea*; е. *Acer platanoides* - *Pulmonaria obscura*; ф. *Fraxinus excelsior* - *Asperula odorata*; 6 а. *Festuca rubra*; б. *Populus tremula* - *Succisa praemorsa*; с. *Populus tremula* - *Angelica sylvestris*; д. *Populus tremula*

-  
*Convallaria majalis*; e. *Betula pubescens* - *Melica nutans*; /. *Betula pubescens* -  
*Vaccinium vitis-idaea*; g. *Picea abies* - *Majanthemum bifolium*.

VIII - олиготрофная гидросерия:

1. *Scheuchzeria palustris* - *Sphagnum cuspidatum*; 2. *Eriophorum vaginatum* - *Sphagnum balticum*, 3. *Andromeda poly folia* - *Sphagnum magellanicum*; 4. *Ledum palustre* - *Sphagnum fuscum*, 5 a. *Betula pubescens* - *Vaccinium myrtillus*; b. *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*; c. *Picea abies* - *Hylocomium splendens*.

зоны, которые применительно к данным местам называют **экстразональной** растительностью. Другой тип представляют формации, не проявляющие четкой приуроченности к определённой климатической зоне и существующие в специфичных местообитаниях нескольких или даже многих зон. Такие формации классифицируют как **азональные, или интразональные** типы растительности.

### 3.2.2. Климатические зоны Земли

На суше различают 5 климатических зон.

**Экваториальная, или внутренняя тропическая** располагается примерно между 10° с. ш. и 10° ю. ш. Для неё характерны очень выровненные условия. Среднесуточные температуры находятся в пределах 24-28°C при (ночных) минимумах около 20°C и абсолютных (дневных) максимумах в 33-36°C, что существенно превышает сезонные различия среднемесячных температур, достигающие всего 1-4°C. Годовое количество осадков в среднем составляет 2000-4000 мм, но в некоторых районах в год выпадает 8000-10000 и даже 12000 мм осадков. Осадки выпадают преимущественно в виде ежедневных мощных, но кратковременных послеполуденных ливней. При общей равномерности выпадения дождей характерны 2 их пика, каждый в течение 1-2 месяцев после стояния солнца в зените (зенитальные дожди).

Практически ежедневные дожди обуславливают на большей части этой зоны равномерно высокую влажность в течение всего года. В некоторых периферийных районах экваториальной зоны выражен сухой сезон, продолжающийся не более 2 месяцев.

**Внешняя тропическая** зона в наиболее типичном случае располагается двумя поясами к северу и югу от экваториальной зоны, доходя до 25° северной и южной широты, но в Центральной и Восточной Африке её северный и южный пояса соединяются, а экваториальная климатическая зона отсутствует. В областях этой зоны, примыкающих к зоне экваториального климата, средние температуры высоки и мало меняются в течение года (25-30°C), но по мере удаления от экваториальной зоны становится всё более заметным различие среднесуточных температур холодного и жаркого сезонов, достигающее до крайних значений почти в 30°C (соответственно 14-15°C зимой и 40-43°C летом). Во многих областях раз в несколько десятков лет температура опускается до 0°C и даже случаются заморозки.

Годовое количество осадков, выпадающих в виде дождей, в большинстве районов составляет 700-1200 мм, но может быть как значительно ниже (300-500 мм), так и выше (2000-2500 мм). В любом случае осадки выпадают в году неравномерно: сезон дождей, приносимых летним муссоном, сменяется сезоном зимней засухи, продолжающейся от 2 до 8 месяцев, причём в некоторых местах дожди совершенно не выпадают в течение 1-2 месяцев.

Хотя сезон дождей приходится на время высокого стояния солнца над горизонтом, он обычно не является самым тёплым временем года. Как максимальные, так и минимальные температуры приходятся на разные сроки сухого сезона.

**Субтропическая засушливая** зона, или зона **пассатов** прилегает к северному и южному Тропику, простираясь приблизительно между 25° и 30° широты. Среднегодовые температуры высокие (25-30°C), но характерны очень резкие суточные перепады температуры в 40-50°C, которые заметно превышают различия между зимними и летними среднесуточными температурами (10-20°C);

возможны ночные заморозки. Осадки в виде дождя, инея, росы или туманов скудные: менее 300 мм/год, а во многих районах — менее 100 мм/год. Они выпадают более или менее равномерно в течение года или приурочены к «влажному» сезону, приходящемуся либо на зиму, либо на лето. В некоторых местах «влажных» сезонов 2, а в некоторых — бывают годы вообще без осадков.

Зона **средиземноморского** климата, или зона **этезиев** располагается в обоих полушариях между 25-30° и 37-38° широты (местами поднимаясь до 44° широты в Северном полушарии). Для неё характерны положительные среднегодовые температуры, но лишь в очень немногих районах не бывает зимних заморозков. Среднесуточные температуры зимой близки к 10°C, летом — к 20°C. Годовое количество осадков неодинаково в разных районах (от 450 до 1500 мм), но везде они почти целиком выпадают в виде зимних дождей, а летом их количество резко снижается, причём в некоторых местах в наиболее жаркие летние месяцы осадки вообще не выпадают.

Зона **умеренного тёплого** климата простирается от зоны этезиев к полюсам на 10-15° широты. Она слабо представлена на материках и островах Южного полушария, а в Северном полушарии выклинивается во внутренних, удалённых от океана частях Евразии и Северной Америки. Для зоны умеренного тёплого климата характерно постоянно высокое значение коэффициента влажности вследствие довольно равномерного в течение всего года выпадения достаточно обильных осадков, которые приносят циклоны, в любой сезон регулярно проходящие по этой зоне.

Режимы температур и осадков закономерно изменяются в зависимости от положения территории относительно географической широты и океанического побережья. Приморским территориям свойственны большое годовое количество осадков (1500-2000 мм), выпадающих в виде дождей, и выравненные положительные средние температуры в течение года — от 6-8°C в самый холодный месяц года до 16-18°C в самый тёплый. Вглубь материка годовое количество осадков снижается до 450-500 мм, в их поступлении становится всё более отчётливым летний максимум. Параллельно увеличивается разница



температур летних и зимних месяцев, достигая крайних значений соответственно в  $26^{\circ}\text{C}$  и  $-6^{\circ}\text{C}$ , причём в течение 3-4 месяцев держатся устойчивые отрицательные температуры, препятствующие вегетации растений.

Зона **умеренного аридного** климата располагается примерно в пределах  $35-55^{\circ}$  широты в глубине северных материков и в так называемой дождевой тени на материках Южного полушария. На большей части территории этой зоны зима холодная со средними температурами от  $-6$  до  $-15^{\circ}\text{C}$ , местами обычны эпизодические морозы до  $-30^{\circ}\text{C}$ ; лето жаркое со среднемесячными температурами от  $20^{\circ}\text{C}$  до  $28-30^{\circ}\text{C}$ . Годовое количество осадков  $500$  мм и менее, максимум их приходится на тёплое время года. Однако для обитающих в этой зоне растений более важны зимние осадки в виде снега, т.к. при его таянии почва пропитывается водой, а летняя дождевая вода очень быстро испаряется, не успевая пропитать почву. В Центральной Азии, в Гоби, дождевая влага порой полностью испаряется, вообще не достигая земной поверхности.

**Холодная умеренная** зона представлена только в Северном полушарии. Её южная граница проходит по  $50-55^{\circ}$  с. ш., а северная — по  $63-65^{\circ}$ , местами поднимаясь до  $70^{\circ}$  с. ш. На всей её территории чётко выражен зимний морозный период со среднеянварскими температурами от  $-10^{\circ}\text{C}$  в наиболее тёплых районах до  $-50^{\circ}\text{C}$  в более холодных; среднегодовые температуры близки к  $0^{\circ}\text{C}$  или даже отрицательны (до  $-16^{\circ}\text{C}$  в Якутии). Тем не менее лето в этой зоне тёплое (среднеиюльская температура от  $10$  до  $20^{\circ}\text{C}$ ), но короткое — всего 3-5 месяцев. Годовое количество осадков невелико —  $250-750$  мм, но из-за низких в целом температур испаряемость также низка, и засухи для этой зоны не характерны.

**Полярная** климатическая зона располагается в Северном полушарии в целом севернее  $63^{\circ}$  с. ш., а в Южном — ограничена свободными от льда участками побережья Антарктиды и прилежащих островов. Среднегодовые температуры в этой зоне отрицательные, а летние среднемесячные температуры даже в самых тёплых районах не превышают  $10^{\circ}\text{C}$ ; заморозки возможны в течение всего вегетационного сезона, продолжительность которого не превышает 3 месяцев.

Годовое количество осадков очень мало — 150-200 мм (редко до 300 мм), но из-за слабой испаряемости в условиях низких температур наблюдается избыток влаги. На большей части территории полярной зоны летом стоит полярный день.

### **3.2.3. Растительные зоны тропиков**

#### **3.2.3.1. Влажные, или дождевые тропические леса**

Влажные тропические леса находятся почти целиком в зоне экваториального климата, и только небольшие их участки на наветренных склонах гор Антильских островов и Восточной Африки, а также по восточным побережьям Мексики, Бразилии, Мадагаскара и Австралии оказываются в зоне тропического климата. Эти леса в разных регионах сильно различаются флористически, но весьма однообразны по структуре. Всем им свойственно высокое видовое разнообразие, причем число видов древесных растений существенно превышает число видов трав. На 1 га леса можно встретить до 100 деревьев разных видов. Существенно то, что в этом разнообразии, как правило, невозможно выделить доминирующую древесную породу. Поэтому влажные тропические леса обычно описывают как **полидоминантные**. Исключение составляют лишь диптерокарповые леса Юго-Восточной Азии, где доминируют немногие виды семейства *Dipterocarpaceae*.

Кроны деревьев влажного тропического леса располагаются на разной высоте, что обычно трактуют как наличие в нём 4-5 ярусов древостоя, но, возможно, правильнее было бы говорить о едином древесном пологе в интервале высот от 6 до 40 м. Над этим пологом на 20-30 м возвышаются отдельные деревья, получившие очень точное и образное английское название — «megatrees». Несмотря на то, что солнце круглый год высоко стоит над горизонтом, мощный полог крон деревьев создает столь густое затенение, что в ненарушенном лесу практически отсутствуют ярусы кустарников и трав. Растения этих жизненных форм обильно представлены на опушках, где они вместе с многочисленными лианами создают труднопроходимую полосу шириной в несколько метров. Лианы, хотя и не

столь многочисленные, произрастают и в глубине леса. Постоянно высокие температура и влажность дают возможность развиваться многочисленным эпифитам из мохообразных и сосудистых растений, в том числе и очень своеобразным мхам, поселяющимся на листьях деревьев.

Деревья влажного тропического леса вечнозелёные, в большинстве случаев с крупными, лопастными, рассечёнными или сложными листьями. У деревьев верхних ярусов листья часто толстые, кожистые, блестящие, то есть проявляющие явные черты ксероморфной организации. К тому же листья многих растений дождевых тропических лесов край не трудно отдают воду при их высушивании. Все эти особенности позволяют растениям переживать резкие суточные дефициты воды, обусловленные сильным разогревом листьев почти отвесно падающими солнечными лучами. Деревьям всех ярусов свойственно слабое ветвление (до 3-4 порядков), а некоторые и вообще не ветвятся, развивая огромные листья, функционально вполне заменяющие ветви.

Растения влажного тропического леса вегетируют круглый год, однако и им свойственна периодичность роста и цветения, не совпадающая у разных видов. Как правило, у растений в году бывают 2-3 периода активного роста, между которыми рост останавливается, но растения не впадают в анабиоз и не формируют защитные почечные чешуи (так называемые открытые почки). Периоды цветения сильно растянуты, вследствие чего даже у растений одного вида цветение может приходиться на разные календарные сроки. Характерная черта дождевого тропического леса — преобладание зоофилии над анемофилией у растений всех ярусов, причём очень широко распространена орнитофилия. Встречается здесь и хироптерофилия (опыление летучими мышами). Среди более низких деревьев обычна каулифлория (развитие соцветий на стволе и крупных ветвях первого порядка).

Наряду с типичными влажными лесами плакоров встречаются их особые варианты, развивающиеся в специфических местообитаниях. Так, в

периодически **затопляемых и заболоченных** долинах рек леса отличаются по флористическому составу от соседних лесов на плакоре, в них меньше доминирующих видов (среди которых выше доля пальм и гигантских бамбуков), тоньше полог древесных крон, меньше лиан, двудольные деревья часто имеют досковидные корни.

В мелководных морских лагунах и бухтах развивается **мангрова**, то есть низкорослый лес из солеустойчивых видов, выдерживающих регулярные затопления морской водой во время приливов. Такой лес одноярусный олиго- или монодоминантный, причём доминирующие виды различаются в зависимости от длительности и уровня погружения местообитания под воду. Деревья мангровы имеют мелкие сильно ксеро-морфные листья с желёзками, выделяющими соль, а многие их виды — ходульные корни, обеспечивающие надводное положение ветвей и листьев во время приливов. Некоторым деревьям мангровы свойственна «вивипария», которая проявляется в прорастании семян в плодах, ещё находящихся на материнском растении. Проростки развивают мощный тяжёлый гипокотиль и при опадении с растения втыкаются в ил, что предохраняет их от вымывания во время приливов и отливов и позволяет укорениться.

Влажные тропические леса развиты также в **нижнем горном поясе** до высоты 1000-1200 м н. у. м., где предел их распространению кладут низкие температуры. Эти леса содержат меньшее число видов, чем равнинные, деревья значительно ниже — 20 м и менее, ярусная структура упрощена, гигантские деревья (megatrees) совершенно отсутствуют, значительного развития достигают бамбуки и папоротники подлеска и травяного яруса. Лиан меньше, чем в равнинных лесах, зато чрезвычайно обильны и разнообразны эпифиты.

На месте сведённых естественных влажных тропических лесов развиваются **вторичные** леса из быстро растущих видов деревьев, под пологом которых находятся густые заросли кустарников, переплетённых многочисленными, часто колючими лианами. Это те самые непроходимые

джунгли, которые в представлениях европейцев и до сих пор олицетворяют тропический лес. Очень медленно в такие джунгли вселяются растения девственного влажного леса, но пока учёные не знают, возможно ли полное восстановление естественного влажного тропического леса на месте джунглей.

Влажный тропический лес — очень тонко сбалансированная экологическая система. Избыток влаги при постоянно высоких температурах обуславливает интенсивное химическое выветривание коренных пород, местами на глубину до 20 м, и развитие очень мощных латеритовых почв. Для них характерно почти полное отсутствие биогенных элементов и гумуса. Причина этого заключается в их промывном гидрологическом режиме, исключающем накопление в почве легко растворимых веществ. Поэтому биогенные элементы сохраняются в сообществе исключительно в телах живых существ, прежде всего в стволах деревьев. Для предотвращения выхода биогенов в абиотическую среду в процессе эволюции сформировался очень эффективный механизм стремительной утилизации отмерших организмов, в первую очередь растений, (так называемой **мортмассы**) многочисленными термитами, растительноядными муравьями и грибами. Вследствие этого во влажном тропическом лесу не только не развиты почвенные горизонты, но и отсутствует подстилка.

Столь хорошо сбалансированный круговорот биогенных элементов обеспечивает высокую продуктивность девственного влажного тропического леса — одного из самых продуктивных сообществ Земли (до 200 т/га «год органического вещества»), — но одновременно и обуславливает его высокую **уязвимость**. Сведение леса под сельскохозяйственные плантации, сплошные рубки или выжигания полностью нарушают механизм круговорота биогенов. В результате почва стремительно истощается, и нарушенный участок в лучшем случае зарастает джунглями, но может так и остаться своеобразной пустыней, полностью лишённой высшей растительности и покрытой спёкшейся почвенной коркой, сравнимой по прочности с застывшим

цементом.

Положение вблизи экватора, высокая стабильность климатических условий, самих по себе крайне благоприятных для растений, огромное видовое разнообразие растений и животных, тонкая коадаптированность разных видов, совершенные механизмы регуляции круговорота биогенов — все эти особенности давно принесли влажному тропическому лесу славу самого древнего из ныне существующих на суше сообществ. Однако палеонтологические и палеоклиматологические исследования последних десятилетий свидетельствуют о том, что знакомый нам экваториальный климат стал формироваться лишь в конце палеогена, когда начались параллельные процессы охлаждения полярных областей (что привело в конце концов к развитию покровных оледенений) и разогрев экваториального пояса. До тех пор на обширнейших пространствах суши, включая и всю тропическую область, существовал климат, более сходный с современным субтропическим, в котором типичные влажные тропические леса не растут. Скорее всего эти леса — сравнительно недавнее «изобретение» Земной жизни, что согласуется и с невысокой долей в них видов из примитивных таксонов, которые к тому же не играют ключевой роли в фитоценозах.

### ***3.2.3-2. Листопадные тропические леса***

Этот тип растительности включает 3 основные группы формаций.

**Муссоновые** леса развиты в той части зоны тропического климата, где сухой сезон не превышает 5 месяцев в году: Индокитай, Малакка, Ява и ряд островов Зондского архипелага, Западные и Восточные Гаты в Индии, Тихоокеанское побережье Центральной Америки, в Венесуэле и Колумбии, северной и северо-восточной Австралии, Центральной Бразилии, на юге Судана, в восточной Нигерии, Камеруне, Гане, в отдельных областях Эфиопии, Танзании, Мозамбика, во внутренних районах Мадагаскара.

В наиболее влажной части этой зоны развиты полувечнозелёные леса, в которых деревья верхнего яруса сбрасывают листья в сухой летний сезон, а более низкие деревья и кустарники сохраняют листву в течение всего года. В

более сухих местах деревья всех ярусов в сухой сезон сбрасывают листья. Муссоновые леса олиго- или монодоминантные, флористически сильно отличающиеся от влажных тропических лесов, но по структуре леса обоих типов довольно сходны. В муссоновых лесах также существуют 3-4 древесных яруса на высоте от 8 до 35 м, однако для них не характерны гигантские деревья (megatrees). Периодический листопад приводит к значительному осветлению под пологом леса. Вследствие этого в муссоновых лесах хорошо развит кустарниковый ярус и травяной покров, в сложении которого основную роль играют злаки. В сухой сезон надземные органы большинства трав отмирают. Лианы довольно обычны, но все же менее обильны и разнообразны, чем во влажных лесах, многие из них сбрасывают листья в сухой сезон. Эпифиты также менее разнообразны и обильны.

Чёткая периодичность сухих и влажных сезонов обуславливает синхронность периодов вегетации растений разных видов. Деревьям муссоновых лесов свойственны так называемые закрытые почки со специализированными почечными чешуями, что предохраняет меристемы побегов от повреждения во время сухого сезона. Цветение большинства видов приурочено к началу периода дождей, хотя есть виды, цветущие именно в разгар сухого сезона. Большинство видов зоофильны.

Из-за длительных засушливых периодов муссоновые леса менее продуктивны, чем влажные тропические — всего около 30 т/га • год органического вещества. Однако почвы под ними более плодородны вследствие того, что в период засухи в них преобладают восходящие токи почвенных растворов, поднимающие к поверхности растворимые вещества, в том числе и биогенные. Благодаря этому в почвах накапливается небольшое количество гумуса, придающего им серый или желтоватый цвет.

**Ксерофильные, или саванновые** леса приурочены главным образом к районам тропического климата с сухим сезоном, продолжающимся 5-8 месяцев. Они наиболее развиты в Африке от Сенегала до Судана и на юг до Мозамбика, Анголы, Зимбабве и Намибии, в западном Мадагаскаре, северной Венесуэле,

юго-восточной Бразилии и на юг до северо-восточной Аргентины, в Индостане и Бирме, во внутренних районах Северной Территории и в западном и среднем Квинсленде в Австралии.

Это листопадные низкорослые (5-20 м), как правило, монодоминантные леса с единственным древесным ярусом. Подлесок развит только в некоторых типах саванновых лесов; он состоит из листопадных и вечнозелёных колючих склерофильных и суккулентных кустарников. Во всех типах этих лесов имеется травяной ярус из злаков, среди которых растут отдельные крупнорозеточные исключительно жестколистными растения, главным образом из класса однодольных. В сухой сезон надземные побеги злаков отмирают, а розеточные травы остаются зелёными. Лианы очень редки. Встречаются эпифиты.

Интересную особенность биологии большинства деревьев и кустарников этих лесов составляет то, что распускание листьев и цветение у них происходят в конце сухого сезона, ещё до наступления периода дождей. В сухие сезоны ветошь трав и высохший опад деревьев время от времени выгорают. Развитие толстой пробки на стволах деревьев, а также специализированных клубнеобразных побегов-туберидиев с подземными почками возобновления у многих кустарников позволяют им переживать пожары. У трав почки возобновления также располагаются в почве (геофиты), что облегчает им выживание в сухие сезоны и во время пожаров.

**Колючее редколесье** представлено в областях с ещё более континентальным климатом и сухим сезоном длительностью 7-10 месяцев: в Судане и некоторых областях Восточной Африки, в Восточном Перу, в Бразилии (штаты Мату-Гросу, Баия, Минас-Жераис), на подветренных склонах гор Антильских островов и Центральной Америки. Это очень разреженные низкорослые (до 10м) заросли корявых обильно ветвящихся до 6-8 порядков деревьев и кустарников с некрупными, в большинстве случаев сильно колючими листьями. Некоторые варианты редколесий внешне напоминают фруктовые сады. Характерен довольно густой травяной покров, главным



компонентом которого являются высокие, до 2 м злаки. По-видимому, такие формации представляют собой пирогенные сообщества, длительно существующие благодаря частым пожарам.

Длительный сухой период и пожары препятствуют накоплению в почве гумуса, но интенсивные восходящие токи почвенной влаги в сухой сезон способствуют сохранению в верхних горизонтах почвы растворимых минеральных солей, причём в некоторых формациях происходит образование на поверхности почвы известковых и железосодержащих корок.

Сравнение динамики растительности в разных районах зоны тропического климата дает основания думать, что зональным типом здесь является муссоновый лес, а другие варианты сухих листопадных лесов представляют собой, вероятно, разные стадии регрессии зональной растительности, обусловленные пожарами, в значительной мере вызываемыми человеком, и чрезмерным прессом травоядных позвоночных. Саванновые леса и колючее редколесье постепенно переходят в саванны.

### ***3.2.3.3. Саванны***

Саванны ограничены экваториальной и тропической климатическими зонами. В зависимости от особенностей увлажнения саванны сильно различаются флористически и — в меньшей мере - физиономически. Общую черту саванн составляют отдельно стоящие деревья, обычно с зонтиковидной кроной, и мощно развитый травяной покров, в котором безраздельно доминируют высокие злаки; в некоторых саваннах многочисленны колючие кустарники.

Наиболее влажные типы саванн развиваются в зоне влажных тропических лесов, главным образом в регулярно затопляемых местах. Поэтому их обычно называют затопляемыми саваннами, хотя они есть и на незатопляемых территориях. Значительно более распространены влажные саванны в зоне муссонного климата. Для влажных саванн характерны высокие (до 5 м) широколистные злаки, а деревья представлены видами тех же родов, что свойственны и муссоновым и саванновым лесам. Исключение составляют лишь

влажные саванны Кубы, в которых древесный компонент представлен тропическими соснами *Pinus* и дубами *Quercus*. Влажные саванны могут быть естественным типом растительности (возможно, одной из стадий сукцессионной системы), но большая их часть, несомненно, возникла вследствие деятельности человека, систематически раскорчевывавшего и выжигавшего леса для хозяйственных нужд.

Сухие саванны располагаются среди сухих листопадных тропических лесов, причём разграничить те и другие не всегда легко из-за того, что все различия сводятся по существу к большей, чем в лесу разреженности древостоя при практически одинаковом флористическом составе этих ценозов. Доминирующие злаки сухой саванны относительно низкорослы — 0,5-1,5 м — и более узколистны, чем злаки влажной саванны.

Ещё труднее разграничить сухие колючие редколесья и самые сухие саванны — колючекустарниковые, которым свойственна достаточно богатая флора колючих склерофитов и суккулентов, формирующих густые заросли высотой 1,5-4 м.

Хотя саванны представляют собой одну из самых распространённых и хорошо знакомых групп растительных формаций, их взаимоотношения с тропическими лесами разных типов ещё не вполне ясны. С.М. Разумовский после многолетних кропотливых теоретических изысканий пришёл к выводу о том, что главным фактором, обуславливающим слабую облесённость саванн, скорее всего является не недостаток влаги как таковой, а обилие легко воспламеняющейся мортмассы, которое создает предпосылки для выгорания саванн в сухие сезоны. Дефицит же влаги лишь замедляет процесс естественного восстановления растительности. Пожары в саваннах происходят и по естественным причинам, но очень часто являются следствием сознательных или случайных действий людей. Кроме того, травоядные животные избирательно объедают молодой подрост деревьев, затрудняя их возобновление, а слоны к тому же валят взрослые деревья чтобы добраться до их листвы. Пресс травоядных животных на растительный покров саванн усилен

многовековой деятельностью человека, который активно использовал их для отгонного скотоводства и при этом отгонял виды дикой фауны с мест выпаса скота, что привело к концентрации диких травоядных животных и усилению их разрушительного воздействия на древесную растительность. Вероятно, что очень многие, если не большинство саванн — это антропогенно стабилизированные сообщества, возникшие в результате деградации тропических лесов.

### ***32А. Тропические и субтропические пустыни и полупустыни***

Зона тропических и субтропических пустынь и полупустынь наиболее обширна в Северном полушарии Старого Света, где она тянется от восточных Канарских островов через всю Северную Африку (Сахара), южную Эритрею, Сомали, Аравийский полуостров, южный Иран и Пакистан до северо-западной Индии; в Новом Свете она представлена в северной и центральной Мексике, Аризоне и Калифорнии. В Южном полушарии тропические и субтропические пустыни и полупустыни ограничены западными побережьями Южной Америки между  $4^{\circ}$  и  $24^{\circ}$  ю. ш. и Южной Африки между  $18^{\circ}$  и  $28^{\circ}$  ю. ш., а также центральной Австралией, где они на северо-западе и юге местами выходят к побережью. Разграничить пустыни и полупустыни возможно только условно, поэтому в дальнейшем изложении мы не будем дифференцировать эти сообщества.

Растительность пустынь варьирует от относительно густых зарослей низкорослых кустарников до территорий, совершенно лишённых высших растений (север Чили, отдельные участки Ливийской пустыни). На флору и структуру пустынных сообществ большое влияние оказывает не только количество осадков, но и особенности субстрата. Из-за скудности осадков и низкой продукции мортмассы разреженной растительностью почвообразование в пустынях идет крайне медленно. В то же время несомкнутость растительного покрова создает условия для сильной ветровой эрозии субстрата. Следствием обоих процессов оказывается то, что свойства почв почти нацело определяются гранулометрическим составом коренной

породы. Именно свойства геологических пород и характер их физического выветривания определяют тип пустыни.

Наименее благоприятны для жизни высших растений **каменистые и гравийные** пустыни, в которых интенсивная ветровая эрозия привела к удалению тонкозернистого компонента субстрата. Поэтому поверхность таких пустынь представлена сплошными слоями камней типа булыжника или гравия. Поверхность камней практически не удерживает влагу, а по крупным трещинам она легко просачивается, становясь недоступной для использования растениями. Поэтому такие пустыни либо вообще лишены высшей растительности, либо очень редкие высшие растения растут в трещинах и расселинах скал.

**Песчаные** пустыни в целом более благоприятны для обитания растений, так как пески хорошо удерживают воду в доступном для растений горизонте грунта. Эти пустыни сильно различаются в зависимости от подвижности субстрата. На сильно подвижных песках растительность полностью отсутствует. Слабо подвижные пески заселяют немногие кустарниковые и многолетние травянистые виды, приспособленные переносить как засыпание песком, так и оголение корневой системы при выдувании песка из-под растения. Наиболее богата растительность на неподвижных песках. Здесь обитают растения, развивающие очень глубокую корневую систему и благодаря этому способные поглощать воду из постоянно влажных горизонтов грунта, а также суккуленты с поверхностной корневой системой, приспособленные быстро поглощать воду редких дождей и длительно удерживать её в своём теле. В некоторых типах песчаных пустынь разнообразны эфемероиды и эфемеры.

Выдуваемый и вымываемый из грунта тонкозернистый материал накапливается в пониженных местах рельефа, что приводит к появлению там **глинистой** пустыни. Такие места получают больше влаги, поступающей с током воды по временным поверхностным водотокам и по капиллярной системе грунта. При хорошем дренаже в глинистой пустыне особенно хорошо развиваются эфемеры, использующие короткие периоды повышенной влажности

грунта после редких дождей. Если же оттока воды нет, то влага почвенных растворов испаряется, а приносимые ими соли накапливаются в грунте. В результате развивается засоление, крайне угнетающе действующее на большинство наземных растений. Только некоторые высшие растения-галофиты способны обитать на засоленных грунтах. Некоторые галофиты, накапливающие большое количество солей в своём теле, внешне похожи на суккулентов. Очень сильно засоленные участки, где на поверхности грунта возникает соляная корка, обычно лишены высших растений.

В оазисах и по долинам пересекающих пустыни рек развиваются формации более мезофильной азональной растительности.

Тропические и субтропические пустыни флористически сильно различаются, так как расположены на территориях разных флористических царств, но типы их формаций сходны. Кустарниковые и кустарничковые формации состоят из одновидовых зарослей склероморфных и обычно колючих растений с мелкими цельными опадающими листья-

ми или с сильно редуцированными до мелких чешуи листьями и фотосинтезирующими стеблями. На время особенно продолжительных засух такие кустарники впадают в анабиоз, в котором некоторые виды могут без вреда оставаться в течение нескольких лет. При этом они сильно высыхают, некоторые — даже до воздушно-сухого состояния, а после дождя в течение нескольких дней восстанавливают нормальную вегетацию, цветут и за 2-3 недели формируют зрелые семена. Травяной ярус состоит из разных эфемероидов и эфемеров. Эфемеры могут составлять и самостоятельные формации, без участия кустарников. Для некоторых пустынь характерны формации многолетних трав, в которых главную роль играют узко- и жестколистными злаки, в разных фитоценозах принадлежащие к разным родам.

В американских и африканских пустынях встречаются особые формации суккулентов, которые трудно сопоставлять с привычными типами формаций других регионов из-за своеобразия жизненных форм слагающих их растений. Стеблевые суккуленты варьируют по размерам от крупных древовидных форм

до мелких растений, которые можно уподобить дерновинным травам. В Новом Свете всё это разнообразие представлено разными видами и родами кактусов *Cactaceae*, а в Африке — удивительно похожими на них кактусовидными молочаями *Euphorbia* и разнообразными представителями семейства ластовневых *Asclepiadaceae*. Заметным компонентом суккулентных формаций являются крупные розеточные листовые суккуленты — агавы *Agave* в Америке и розеточные алоэ *Aloe* и аизооновые *Aizoaceae* в Африке.

Чрезвычайно своеобразный тип пустынь представляют **прибрежные туманные** пустыни (Чилийско-Перуанская и Намиб), протягивающиеся узкой полосой до 100 км в ширину вдоль западных побережий соответственно Южной Америки и Южной Африки. В этих пустынях почти не бывают дожди, но очень часты туманы, на самом побережье — еженощные. Именно влага туманов, конденсирующаяся на грунте и растениях, является главным источником влаги для обитающих там растений и животных. Учитывая этот факт, не стоит удивляться тому, что у такого явного обитателя африканской пустыни Намиб как удивительная вельвичия *Welwitschia mirabilis* имеется пара гигантских листьев, площадь которых у крупных экземпляров достигает нескольких квадратных метров. Некоторые растения прибрежных туманных пустынь научились поглощать конденсирующуюся на их побегах влагу непосредственно листьями и стеблями. Ряд видов американских тилляндсий *Tillandsia* делают это так успешно, что вообще обходятся без корней.

### **3.2.5. Растительные зоны субтропиков**

#### **3.2.5.1. Жестколистные формации**

Жестколистными субтропическими формациями характерны для областей со средиземноморским типом климата (зона этезиев) и занимают западные окраины материков обоих полушарий. В Средиземноморье они проникают далеко вглубь материка до Ближнего Востока и западного черноморского побережья Турции. В Северной Америке эти формации ограничены Калифорнией и южным Орегоном между 35° и 38° с. ш. В Южном полушарии наибольшие территории жестколистной растительности находятся в Австралии,

в двух изолированных районах: на юго-востоке континента южнее Аделаиды и на его юго-западе, в окрестностях Перта к югу от 30° ю. ш. В Африке и Южной Америке жестколистные формации находятся между 30° и 35° ю. ш. соответственно в Капской области и Среднем Чили.

Своим названием формации обязаны тому, что большинство составляющих их растений имеет мелкие цельные толстые кожистые листья с матовой поверхностью. Листья имеют толстую кутикулу и у многих видов несут густое опушение, защищающее лист от перегрева на солнце. Листья располагаются под острым углом к падающему свету. Некоторые виды имеют сильно редуцированные или быстро опадающие листья и осуществляют фотосинтез зелёными стеблями молодых побегов. Многие растения имеют колючки или колючие зубцы на листьях. Сообщества этой зоны сильно различаются флористически соответственно положению на территории разных флористических царств, но среди них легко распознать одни и те же типы формаций.

**Склерофильные, или жестколистные леса** монодоминантные и, как правило, низкорослые (10-15 м высотой). Исключение составляют австралийские леса карри из разноцветного эвкалипта *Eucalyptus diversicolor*, достигающие 85-метровой высоты. Леса имеют один древесный ярус. Вследствие мелколистности основных лесообразующих пород и расположения их листьев под острым углом к падающему солнечному свету жестколистные леса светлые. Это обуславливает развитие в них подлеска из разнообразных вечнозелёных склероморфных кустарников. Хорошо развит также травяной покров, в котором разнообразны клубневые и луковичные геофиты. Лианы редки и представлены всего 1-3 видами. Эпифитные сосудистые растения отсутствуют.

Для деревьев и кустарников таких лесов характерен летний покой, вызванный острым дефицитом воды в сухие летние месяцы. Однако он не проявляется во внешнем облике растений, которые сохраняют свою листву. Почки древесных и кустарниковых растений жестколистных лесов довольно

слабо защищены почечными чешуями, а у некоторых видов они вообще открыты. Многие травы в сухой сезон отмирают до уровня почвы. Специфичную группу трав жестколистных лесов составляют так называемые «безвременники», начинающие вегетацию и цветущие осенью, с наступлением дождливого сезона, а весной впадающие в покой.

На обширных территориях этой растительной зоны развиты формации **вечнозелёных жестколистных кустарников**, известные под разными названиями: маквис в Средиземноморье, чапараль в Америке, финбош в Южной Африке, скрэб в Австралии. Большинство кустарников этих формаций те же, что составляют подлесок жестколистных лесов или представлены в последних близкородственными видами (например, средиземноморские узколистная филирея *Phillyrea angustifolia* в маквисе и широколистная филирея *Phillyrea latifolia* в подлеске лесов из каменного дуба *Quercus ilex*). Кустарники образуют очень густые заросли, вследствие чего травяной покров в этих формациях практически не развит.

Разреженные кустарниковые заросли (гарига) составляют переход к **фригане** — сообществу трав и низких подушечных кустарников и полукустарников, многие из которых сильно колючи.

Сообщества жестколистных формаций часто выгорают, а некоторые их типы с полным правом можно относить к пирофитовым сообществам, виды которых не только приспособились к выживанию в пожарах, но и возобновляться способны только по гарям. У некоторых видов высвобождение семян из плодов и шишек возможно только под действием высоких температур, в природе достигаемых во время пожара (многие протейные *Proteaceae*, лучистая сосна *Pinus radiata*, разные вересковые *Ericaceae*).

Естественным климаксным типом сообществ зоны субтропических жестколистных формаций, по-видимому, являются леса, а все варианты кустарниковых формаций и фриганы представляют собой результат деградации растительного покрова под антропогенным влиянием либо



ранние стадии сукцессии, искусственно стабилизированные многовековой интенсивной человеческой деятельностью.

### **3.2.5.2. Лавролистные формации**

Это лесные сообщества, зона которых располагается в области более влажного субтропического климата с летними дождями и — местами — очень редкими слабыми заморозками: среднегорный пояс южного макросклона Гималаев (2000-4000 м н. у. м.), Восточный Китай между Юньнанью и Янцзы, южные острова Японии, южная часть Кореи; Флорида и прилегающие территории северного побережья Мексиканского залива; в Южной Америке примерно от Тропика Козерога до южного Уругвая и северной оконечности Аргентины; Новый Южный Уэльс к югу от 25° ю. ш. и прибрежная юго-западная часть Австралии; Северный остров Новой Зеландии; по восточным склонам гор между 24° и 32° ю. ш. в Африке. Кроме того, небольшие участки лавролистных лесов есть на южных склонах Капских гор в ущельях в районе Столовой горы и в горном поясе туманов Канарских и Азорских островов, на северном подножье Понтийских гор.

Лавролистным лесам в целом свойственна олигодоминантность при богатстве видами деревьев и кустарников и хорошо развитая ярусная структура с 2 древесными и 1-2 кустарниковыми ярусами. В напочвенном покрове разнообразны мхи и папоротники, некоторые из них заселяют также нижние части стволов и крупных ветвей деревьев, но типичных эпифитных сосудистых растений мало или нет совсем; слабо представлены и лианы.

Деревья и кустарники относятся к вечнозелёным видам с листьями средних размеров, простыми, цельными, кожистыми, голыми, чаще всего блестящими ярко- и светло-зелёными, внешне сходными с листьями благородного лавра *Laurus nobilis*. Листья ориентированы перпендикулярно падающему свету. Широкие листья, а не хвою, имеют хвойные агатисы *Agathis* и чилийская араукария *Araucaria araucana*, являющиеся важным компонентом первого яруса лавролистных лесов Южного полушария. У деревьев почки закрыты почечными чешуями, а у кустарников подлеска они бывают как

закрытыми, так и открытыми.

Своеобразные варианты лавролистных лесов представлены по нижнему течению Миссисипи и в прилегающих районах побережья Мексиканского залива. Это а) сосняки из длиннохвойных сосен *Pinus*, развивающиеся на хорошо дренированных возвышенных элементах рельефа, и б) заболоченные леса из болотного кипариса *Taxodium*, занимающие низменности.

Заслуживает внимания тот факт, что некоторые виды подлеска лавролистных лесов и даже сам благородный лавр *Laurus nobilis* встречаются также и в жестколистных лесах как элементы нижнего яруса. Это может свидетельствовать о том, что формации обоих типов принадлежат к одной и той же сукцессионной системе, представляя разные её стадии. В таком случае жестколистные формации следовало бы считать субклимаксом лавролистного леса, смена которого климаксным сообществом затруднена вследствие повторяющихся антропогенных воздействий.

В зоне лавролистных лесов обитает много достаточно примитивных таксонов голосеменных и цветковых растений, причем они часто играют важную роль в фитоценозах (виды семейств араукариевые *Araucariaceae*, болотнокипарисовые *Taxodiaceae*, лавровые *Lauraceae*, магнолиевые *Magnoliaceae*, аралиевые *Araliaceae* и др.). Палеоклиматические реконструкции также указывают на сходство климатических условий современных лавролистных лесов с наиболее типичным климатом Земли конца мезозоя — палеогена. Поэтому есть основания считать, что именно лавролистные, а не влажные тропические леса являются наиболее древним из современных типов наземной растительности, максимально полно сохранившим флористический состав и структуру фитоценозов, распространённых на большей части суши в верхнем мелу и третичном периоде.

В Северном полушарии лавролистные леса на севере постепенно переходят в дождевые леса умеренного климата. Особенно плавный переход свойствен восточным окраинам Евразии и Северной Америки.

## ***32.6. Растительные зоны умеренного климата***

### ***3.2.6.1. Умеренные вечнозелёные дождевые леса***

Умеренные вечнозелёные дождевые леса ограничены областями с резкоокеаническим климатом и наиболее развиты в Южном полушарии: Западная Патагония, Чили южнее 40° ю. ш., горы юго-восточной Австралии в штате Виктория, Тасмания, Южный остров Новой Зеландии. В Северном полушарии такие леса встречаются на небольших площадях Тихоокеанского побережья США от Орегона до Калифорнии, на хребте Сьерра-Невада, в юго-западной Ирландии, Колхиде, на южном побережье Каспийского моря.

Это высокие леса с хорошо развитой ярусной структурой. Первый древесный ярус в притихоокеанских лесах США монодоминантный из вечнозелёной секвойи *Sequoia sempewirens* или гигантского секвойядендрона *Sequoiadendron giganteum*, в других областях в первом ярусе обычно представлено несколько видов главным образом двудольных растений с участием широколистных хвойных из порядков ногоплодниковые *Podocarpaceae* и араукариевые *Araucariales*. Второй ярус сложен видами цветковых растений, и только в секвойядендроновых лесах он состоит из хвойных пород: Ламбертовой сосны *Pinus lambertiana* и одноцветной пихты *Abies concolor*. В Южном полушарии во второй древесный ярус умеренных вечнозелёных дождевых лесов входят древовидные папоротники, что придает им сходство с горными влажными тропическими лесами. В лесах Колхиды и южного каспийского побережья среди деревьев 1 и 2 ярусов велика доля листопадных видов.

Кустарниковый ярус представлен многими видами вечнозелёных растений, которые обычно встречаются и в умеренных листопадных лесах, существующих в наиболее мягком климате. В дождевых вечнозелёных лесах встречаются эпифитные мхи, как чехлом покрывающие стволы и ветви деревьев.

На юге Южной Америки умеренный вечнозелёный дождевой лес переходит в низкорослое криволесье, при этом значительно снижается его

видовое богатство.

### ***3.2.6.2. Летнезелёные лиственные леса***

Зона формаций этого типа лучше всего развита в Северном полушарии, занимая обширные территории с океаническим и океанически-континентальным климатом. Она охватывает большую часть Западной Европы к северу от 43-44° с. ш., Центральную Европу, южную Скандинавию и выклинивается в Восточной Европе к Южному Уралу, довольно узкой полосой протягивается в широтном направлении по югу Западной Сибири и после перерыва — широкой, до 1000 км, меридиональной полосой вдоль побережья Восточной Азии от Янцзы до 54° с. ш.; изолированные участки летнезелёных лесов есть на Кавказе и южной Камчатке. В Северной Америке летнезелёные леса развиты по восточному побережью, где они полосой до 1000 км шириной тянутся от северной Флориды до 50° с. ш. В Южном полушарии умеренные летнезелёные леса встречаются в южной части среднего Чили и на Огненной Земле.

Флористическое богатство и структура умеренных летнезелёных лесов различаются в зависимости от широты и удалённости от океана. Состав европейско-сибирских лесов значительно обеднён вследствие развивавшихся на этой территории в четвертичное время покровных оледенений. Летнезелёные умеренные леса обычно подразделяют на **широколиственные**, в которых деревья верхнего яруса представлены породами с крупными и средней величины листьями, и **мелколиственные**, в которых доминирующая древесная порода имеет небольшие листовые пластинки.

Леса этого типа высокие, 25-40 м; им в целом свойственна развитая ярусная структура с 2 древесными ярусами, ярусом кустарников и травяным покровом, в котором при желании также можно выделить 2-3 подъяруса по высоте трав. Характерная черта умеренных летнезелёных лесов — преобладание числа видов трав над числом видов деревьев и кустарников. Деревья сильно ветвятся до 6-8 порядков, вследствие чего у них формируется хорошо развитая крона. У большинства деревьев этих лесов листья простые,

лопастные или зубчатые по краю пластинки; реже встречаются деревья со сложными листьями. Листовые пластинки тонкие, явно мезоморфной структуры, не приспособленные к перенесению ни сильных засух, ни морозов. Деревья первого яруса во всех типах леса на зиму сбрасывают листья. В наиболее тёплых районах (приатлантическая Западная Европа, Восточный Китай, южные Аппалачи) во втором древесном и кустарниковом ярусах встречаются вечнозелёные виды, а среди трав обычны облигатно и факультативно вечнозелёные виды. Среди трав много рано цветущих видов, в том числе и эфемероидов, использующих для репродукции короткий весенний световой максимум под пологом до распускания листьев деревьев и кустарников. Лианы представлены немногими листопадными видами из семейств бобовые *Leguminosae*, жимолостные *Caprifoliaceae*, виноградовые *Vitaceae*, древогубцевые *Celastraceae* и некоторых других в лесах наиболее мягких по климатическим условиям регионов, тогда как в восточноевропейских, сибирских, камчатских и огненноземельских лесах деревянистых лиан нет совсем. Сосудистые эпифиты в умеренных летнезелёных лесах также отсутствуют.

Леса Северной Америки, Чили и Восточной Азии полидоминантные, а в Европе, Сибири, на Камчатке и Огненной Земле они монодоминантные. Широколиственные буковые и мелколиственные леса разных типов обычно имеют всего 1 древесный ярус и слабо развитый ярус кустарников, которые могут и вовсе отсутствовать.

Зона летнезелёных умеренных лесов — одна из наиболее давно и полно обжитых территорий нашей планеты, а значит, и одна из наиболее пострадавших от антропогенного воздействия. В настоящее время в зарубежной Европе, Китае и Северной Америке естественная растительность этой зоны почти повсеместно уничтожена и заменена искусственными насаждениями и вторичными сообществами. На месте сведённых лесов развиваются луга из злаков разных жизненных форм и так называемого разнотравья, представленного разнообразными видами двудольных растений.

В прибрежных районах Западной и Центральной Европы наряду с лугами развиваются вересковые пустоши.

### **3.2.6.3. Степи и пустыни**

Зона *степей* замещает зону умеренных летнезелёных лесов в глубине северных материков, где климат континентален и засушлив (менее 100 мм осадков в год). В Евразии степь простирается в широтном направлении от устья Дуная до Даурии в среднем течении Амура. В Северной Америке зона степи (прерия) ориентирована меридионально между Скалистыми горами на западе и зоной летнезелёных лесов на востоке; её северные пределы лежат в южных провинциях Канады, достигая 60° с. ш., а южные находятся в Техасе около 30° с. ш.

Основу травостоя степей составляют разные виды злаков, наряду с которыми присутствуют травянистые виды других семейств, главным образом, двудольных растений, называемых обычно «разнотравьем». В зависимости от климата развиваются разные формации степной растительности, которые можно объединить в 2 типа. В более мягких условиях располагается **высокотравная** степь (прерия), в которой густой травостой до 80-120 см высотой сложен крупными корневищными или рыхлокустовыми злаками часто со значительным участием «разнотравья». В более суровых условиях формируется **низкотравная** степь (прерия) с преобладанием низких, (до 30-40 см) шютнокустовых злаков и значительно более бедным набором видов двудольных, среди которых заметную роль играют многолетние травянистые и полукустарниковые полыни. В Южном полушарии подобие высокотравной степи представляет пампа, расположенная в восточной Аргентине между 35° и 50° ю. ш. В ней господствуют крупные плотнокустовые злаки, между «кустами» которых произрастают значительно более низкие виды разнотравья.

В настоящее время зона степей как таковая уничтожена в обоих полушариях, так как её природные условия оказались наиболее пригодными для интенсивного зернового хозяйства и отгонного животноводства. Мощное антропогенное воздействие на степи привело к опустыниванию значительных

территорий.

Принято считать, что безлесие степей обусловлено чисто климатически — малым количеством осадков, препятствующим развитию древесной растительности. Однако многие территории высокотравных степей лежат в областях с достаточно большим количеством осадков (например, в штате Небраска — около 750 мм/год), а пампа — так и вовсе «мокрое» место: до 1000 мм осадков в год. Поэтому уже давно ряд учёных высказывал подозрение в том, что климат лишь благоприятствует проявлению других, значительно более важных причин безлесия степей. В частности, к их числу относили регулярные пожары, частью естественные, а по большей части устроенные человеком.

Крупнейший отечественный теоретик-эволюционист В. В. Жерихин полагает, что стабильно безлесным состоянием все степи обязаны воздействию очень мощного экосистемного блока крупных млекопитающих-фитофагов, представленных многочисленными популяциями копытных и крупных зеленоядных грызунов. В пользу этого мнения говорят сопряжённое развитие фауны млекопитающих, специализированных на питании травами, и появление палеоботанических свидетельств формирования безлесных пространств в позднем палеогене, а также многолетние опыты в СССР по полному заповеданию участков степи.

Оказалось, что в отсутствие выпаса, косьбы и выжигания такие участки быстро зарастают кустарником. Если предположения В. В. Жерихина верны, то придётся признать степь фитоценозом, в котором роль эдификатора принадлежит не растениям, а крупным фитофагам-животным.

Зона *пустынь умеренного климата* выражена в Северном полушарии. Хотя американцы склонны называть пустынями разные формации ксерофитной растительности, настоящие пустыни умеренного климата находятся только в глубине Евразии, в Средней и Центральной Азии. Как и в пустынях субтропиков и тропиков, в пустынях умеренного климата на структуру растительных сообществ большое влияние оказывает характер грунта. Для этих пустынь характерен разреженный растительный покров из

кустарников (местами и невысоких деревьев), полукустарников, немногих многолетних длительно вегетирующих трав, более разнообразных эфемеров и эфемероидов; на засоленных участках присутствуют разнообразные галофиты. Однако суккулентов, столь характерных для тропических и субтропических пустынь, здесь нет, что принято объяснять сильными морозами в зимнее время.

Преобладающий тип формаций — низкие моно- или олигодоминантные заросли **полукустарников и кустарничков**, видовой состав которых различен в зависимости от особенностей субстрата. Наибольшую эвритопность проявляет белоземельная полынь *Artemisia terraealbae* и близкие к ней виды, входя в качестве эдификатора в пустынные сообщества разных типов. В **каменистых** пустынях она формирует однообразные сообщества с кустарничковыми солянками древовидной *Sakola arbuscula* и кустарниковой *S. laricina* из семейства маревых *Chenopodiaceae*. В **глинистых** пустынях севернее линии южное побережье Аральского моря - южное побережье Балхаша она растёт совместно с другими кустарничками из маревых: биюргуном *Anabasis salsa* или кокпеком *Atriplex cana* — в самостоятельных сообществах низкорослых кустарничков и полукустарников или в нижнем ярусе низкого **редколесья**, образованного чёрным саксаулом *Haloxylon aphyllum*.

В **южных глинистых** пустынях растительность представлена сообществами эфемеров и эфемероидов, в которых главную роль играют толстостолбиковая осока *Carex pachystylis* и луковичный мятлик *Poa bulbosa*. Травяной покров эфемеровой глинистой пустыни развивается в короткий период весеннего максимума увлажнения и имеет мезофильный характер, напоминая сообщества лугов. С наступлением лета эфемеры отмирают и выгорают, оставляя практически голый грунт.

Растительность солянковой пустыни представлена невысокими кустарниками-галосуккулентами (сарсазан *Halocnemum strobilaceum*, гало стахис *Halostachys*, поташник *Kalidium* и некоторые другие) и



галосуккулентными травами (солерос *Salicornia europaea*, виды сведы *Suaeda*, петросимонии *Petrosimonia* и др.) из семейства маревых *Chenopodiaceae*. В более влажных местах к ним присоединяются кустарники из порядка тамарисковых *Tamaricales*, выделяющие избыточную соль на поверхность своего тела через специальные желёзки.

В наименее нарушенных местах **песчаных** пустынь развиваются редкостойные моnodоминантные белосаксауловые **леса**, единственный древесный ярус которых сложен невысокими деревьями *Haloxylon persicum*. Кустарниковый ярус в таком лесу не развит, а травяной покров сложен главным образом вздутой осокой *Carex physodes* и довольно плотным ковром мха пустынной тортулы *Tortula desertorum*. В более нарушенных местах находятся разреженные кустарниковые заросли из белого саксаула, разных видов песчаной акации *Ammodendron*, джужгуна *Calligonum* и некоторых других родов двудольных растений.

#### **3.2.6.4. Бореальные хвойные леса**

Зона бореальных хвойных лесов располагается исключительно в зоне холодного умеренного климата Северного полушария. Её северная граница в среднем проходит вдоль 65° с. ш.; в глубине материков она поднимается к 72° с. ш. в устье Хатанги в Восточной Сибири и к 69° с. ш. у мыса Батерст на южном берегу моря Бофорта в Северной Америке, а на восточных окраинах материков опускается до 59° 30' с. ш. на Камчатке и до 53° 30' с. ш. на восточном побережье Лабрадора. Протяжённость зоны с севера на юг в среднем составляет 1000-1200 км, а в междуречье Енисея и Лены она расширяется до 2500 км. Более 2/3 площади этой зоны находятся в области вечной мерзлоты, южная граница которой располагается под 52° с. ш. южнее Гудзонова залива в Америке и под 48° с. ш. в Монголии.

Бореальные хвойные леса, или **тайга**, высокие (40-60 м), густые, и только к северной границе зоны они становятся низкорослыми и разреженными. В них господствуют голосеменные деревья. Все лесообразующие породы принадлежат одному семейству сосновые *Pinaceae* и имеют ксероморфные игольчатые листья

(хвою). В зависимости от плотности листвы различают **тёмнохвойную** тайгу, под полог которой проникает мало света, и **светлохвойную**, в которой кроны деревьев пропускают довольно много света к нижним ярусам. Все виды лиственниц *Larix*, формирующие разные варианты лиственничной светлохвойной тайги, листопадные; остальные таёжные лесообразующие породы вечнозелёные.

В Евразии бореальные хвойные леса, как правило, монодоминантны и имеют единственный древесный ярус. Кустарниковый ярус выражен в одних типах тайги и отсутствует — в других. Травяно-кустарничковый ярус состоит из растений немногих видов, причём среди кустарничков встречаются как листопадные, так и вечнозелёные виды. Во многих типах леса большую роль в напочвенном покрове играют зелёные или сфагновые мхи. Некоторые участки тёмнохвойной тайги с особенно густым древесным пологом вообще лишены нижних ярусов. В них голая почва покрыта толстым слоем неразложившейся хвои. Такие участки леса относят к варианту так называемых мёртвопокровных хвойных лесов. Североамериканские леса более богаты видами и имеют обычно более развитую ярусную структуру, возможно, вследствие менее глубокого воздействия на них ледников в ледниковые периоды. Первый ярус этих лесов нередко сложен 3-4 породами; наряду с ним имеется второй древесный ярус из 2-4 пород, также относящихся к семейству сосновые *Pinaceae*. В лесах развивается обильный подлесок из вечнозелёных лиственных кустарников и папоротников. К северу видовой состав таких лесов обедняется, а их ярусная структура упрощается.

### **3.2.7. Растительные зоны полярного климата**

#### **3.2.7.1. Тундра**

Тундровая зона располагается севернее зоны бореальных хвойных лесов и занимает северные окраины материков Евразия и Северная Америка и острова Северного Ледовитого океана. По горам Восточной Сибири и Кордильерам она в форме горных тундр проникает далеко на юг, до 50° с. ш.

Низкорослая растительность тундры сложена небольшим числом видов,

приспособленных к длительному периоду зимнего покоя с очень низкими температурами и к частым переходам температуры через 0°C в течение всего короткого вегетационного сезона. Для тундр характерны медленно растущие приземистые кустарники и кустарнички, многие из которых вечнозелёные, травы с почками возобновления, располагающимися в ветоши над уровнем сильно промерзающей почвы, мхи и лишайники. Характерные для более южных зон травы-геофиты, укрывающие свои почки возобновления в почве, в тундре отсутствуют из-за позднего и неглубокого оттаивания вечномёрзлой почвы. Нет в тундре и однолетников, так как нестабильные погодные условия в сезон вегетации не обеспечивают их регулярное ежегодное семенное воспроизведение.

Низкие и нестабильные температуры ограничивают распространение и активность насекомых, специализированных на опылении растений, а малая высота растительного покрова наряду со свойственными тундресильными ветрами крайне затрудняет опыление ветром. Поэтому очень многие тундровые растения, сохранив все характерные признаки зоофилов, перешли к самоопылению, а некоторые и вовсе стали «живородящими», полностью или частично заменив цветки специальными структурами вегетативного размножения. Из-за суровых погодных условий растения не всегда успевают за сезон вегетации получить сумму температур, необходимую для вызревания семян. Поэтому тундровые растения выработали способность в случае необходимости впадать в зимний покой с незрелыми семенами и возобновлять их развитие в следующем вегетационном сезоне. В результате полноценные семена формируются за два вегетационных сезона.

В зависимости от широты местности, особенностей рельефа и субстрата развиваются разные тундровые растительные сообщества, одни из которых по облику напоминают кустарниковые заросли (южные кустарниковые тундры) или луга (луговинные тундры) более южных регионов, а другие — трудно отличимы от болот (моховые тундры). На север растительный покров становится всё более приземистым и разреженным, в нём появляются оголённые участки грунта (полигональные тундры), и постепенно тундра

переходит в *полярную пустыню*, где немногие растения, способные существовать в тех условиях, приурочены лишь к отдельным «оазисам» с особенно благоприятным микроклиматом.

### 3.2.7.2. Субполярная растительность Южного полушария

Эта зона охватывает небольшие острова Южного океана и отдельные свободные от покровного оледенения участки побережья Антарктиды. Её северная граница проходит в Тихом океане в целом по 53 параллели ю. ш., опускается до 50° ю. ш. у южной оконечности Южной Америки, охватывает Фолклендские острова, в Атлантике примерно совпадает с 40 параллелью ю. ш., а в Индийском океане даже опускается до 38° ю. ш. между островами Сен-Поль и Амстердам.

Растительность этой зоны существует в условиях очень сурового океанического климата: почти постоянно низкие температуры с частыми переходами через 0°C, сырость и очень сильные почти непрерывные ветры, сдувающие снеговой покров и механически повреждающие растения. Растительные сообщества представлены на наветренных участках жёсткими подушковидными кустарниками до полуметра высотой, а на подветренных участках — полукустарниковыми пустошами; в понижениях рельефа развиты подушковидные злаки, перемежающиеся с разнотравьем из крупнолистных, часто густо опушённых двудольных растений и папоротников. Иногда все эти формации причисляют к антарктической тундре, но помимо чисто физиономических различий они отличаются от тундр слабым участием мхов и лишайников в сложении фитоценозов.

Свободные от вечных льдов участки Антарктиды заняты *полярной пустыней* с 2 видами цветковых растений (злак антарктическая щучка *Deschampsia antarctica* и гвоздичное толстолистный колобант *Colobanthus crassifolius*), проникающих на юг местами до 68° ю. ш. До 83° ю. ш. на оголённых скалах встречаются мхи и лишайники.

### **3.2.8. Растительность высокогорий**

#### *3.2.8.1. Климатические условия высокогорий*

Горный рельеф сильно изменяет свойства зонального климата. В целом с подъёмом в горы климат становится холоднее, так как с увеличением высоты на каждые 100 м средняя температура снижается на 0,5-0,6°С. Это понижение температуры обуславливает сокращение продолжительности вегетационного сезона<sup>11</sup> и появление на вершинах гор круглогодичного снегового покрова («вечных снегов», по широко распространённому образному выражению). Положение нижней границы «вечных снегов» закономерно повышается от приполярных областей к тропикам. Так, на горах Шпицбергена она находится в среднем на высоте 460 м н. у. м., в Альпах — 2600-3300 м н. у. м., а в горах экваториальной Африки и Америки — до 5000 м н. у. м.

С подъёмом в горы параллельно с похолоданием климата увеличивается температурный контраст между склонами разной экспозиции, между днём и ночью, а также между почвой и растениями и прилегающим к ним воздухом. Например, на высотах около 3000 м н. у. м. на полном солнечном свете температуры твердых тел (включая и органы растений) на склонах южной и северной экспозиций могут различаться более, чем на 50°С. В дневные часы растения на южных склонах могут нагреваться на 20-22°С выше, чем окружающий их воздух. При этом нередки случаи, когда прогревание почвы и растений в дневные часы до 15-18°С сочетается с ночным заморозком.

Тяжёлый холодный воздух стекает в понижения рельефа. Поэтому ущелья, долины и цирки оказываются своеобразными «холодильниками», условия в которых сильно отличаются от таковых на их склонах. В таких элементах рельефа постоянные снежники могут лежать на высотах значительно ниже нижней границы «вечных снегов».

<sup>11</sup> Например, в Альпах на высоте 1800 м н. у. м. вегетационный сезон длится примерно 5 месяцев, на высоте 2400 м н. у. м. — 2,5 месяца, а на высоте 3000 м н. у. м. — всего 1,6 месяца.

Сильные ветры в горах сдувают снег с наветренных склонов в понижения рельефа. В результате на бесснежных склонах растения испытывают резкое иссушающее воздействие ветра, а скопившиеся в лощинах массы снега долго тают, оказывая охлаждающий эффект на растительность весной и в начале лета.

Увеличение высоты местности коррелирует с увеличением годового количества осадков, в среднем на 50-70 мм на каждые 100 м подъёма, из-за того, что горы задерживают облака. Однако высокогорья, находящиеся выше облаков, могут быть очень сухими. Обычно сухими оказываются и окружённые горами высокогорные равнины и центральные районы горных систем, так как осадки выпадают на их периферии.

### ***3-2.8.2. Высокогорная растительность***

Перечисленные выше особенности горного климата определяют отличие горной растительности от зональной растительности равнин, которое усиливается как с подъёмом в горы, так и с продвижением к экватору.

В суровых условиях *зоны полярных пустынь* граница «вечных снегов» расположена так низко, а адаптированные к полярному климату виды столь малочисленны, что о дифференциации особой горной растительности говорить не приходится. На всем высотном протяжении доступной для растительной жизни территории встречается однообразный набор видов немногих цветковых растений, мхов и лишайников. При этом горные склоны южной экспозиции оказываются даже более благоприятными для жизни растений, чем выстуженные низменности.

**В тундровой зоне** уже заметно различие между равнинными и **горными тундрами**. В последних обитают те же виды кустарничков и трав, что и на равнине, но очень низкий травяно-кустарничковый ярус сильно разрежен, так как сосудистые растения населяют отдельные участки, в которых скапливается мелкозём. В растительном покрове горных тундр господствуют накипные и листоватые лишайники, а типичные для равнинных тундр кустистые лишайники редки. Кроме того, в горных тундрах широко представлены немногие виды наскальных мхов. Почти повсеместно встречаются голые камни

и щебень. Наличие непокрытых растительностью субстратов и общая скудность растительного покрова горных тундр отражены в названии занимаемого ими высотного пояса — **ГОЛЬЦОВЫЙ** пояс.

Гольцовый пояс представлен и в горах *таёжной зоны*, где он начинается от 600-800 м н. у. м. на севере до 2000 м н. у. м. на юге зоны. Однако

между горной тундрой и зональной тайгой располагается сообщество листопадных и вечнозелёных кустарников и стлаников, образующих густые труднопроходимые заросли высотой от 2-2,5 м в нижней части до 0,8-1 м в верхней части особого, **ПОДГОЛЬЦОВОГО** пояса.

В зоне *умеренного тёплого* влажного климата зональные летнезелёные леса сменяются в среднегорном, или **ОРЕАЛЬНОМ** поясе влажными хвойными лесами, структура которых сходна со структурой равнинных таёжных лесов. Определённое своеобразие горным хвойным лесам придает отложение мощной подстилки из слаборазложившейся хвои, сильно закисляющей почву. В таких условиях в подлеске и травяном ярусе уживаются немногие виды главным образом из семейства вересковых *Ericaceae* и близкородственных ему мелких семейств. В засушливых областях предгорные и горные степи и пустыни при подъёме в горы сменяются лиственными или сухими хвойными лесами, выше которых располагается пояс влажных хвойных лесов.

Над ореальным поясом находится **СУБАЛЬПИЙСКИЙ** пояс, для которого характерны 3 группы формаций. Кустарниковые формации представлены олиго- или монодоминантными зарослями высоких (2-15 м) листопадных или вечнозелёных рододендронов *Rhododendron* или кустарниковых видов ольхи *Alnus*, а во многих регионах Евразии — и густыми зарослями стланиковой горной сосны *Pinus mugo* высотой 1,5-2,5 м. В состав кустарниковых формаций входят также более низкие листопадные и вечнозелёные кустарники из вересковых *Ericaceae* и близких к ним семейств, многие из которых обитают и под пологом леса в ореальном поясе, и обычно низкорослое разнотравье. Злаки для кустарниковых формаций субальпийского пояса не характерны. На влажных богатых почвах субальпийского пояса развивается высокотравье из гигантских,

достигающих 2-2,5 м высоты многолетних двудольных трав с огромными листьями, принадлежащих главным образом к семействам лютиковые *Ranunculaceae*, сложноцветные *Asteraceae* и зонтичные *Apiaceae*. Пологие склоны заняты лугами из более низкорослых растений, в которых значительно участие злаков наряду с многочисленными видами разнотравья.

Выше расположенный **альпийский** пояс совершенно лишён кустарниковых формаций, а травяные сообщества сложены низкорослыми многолетниками, частью вечнозелёными, среди которых встречаются подушечные формы и много розеточных видов. Многие виды альпийских лугов демонстрируют ксероморфную организацию, которая, вероятно, помогает им переживать периоды острого суточного дефицита воды, вызванные сильным разогревом поверхности растений в дневные часы (свыше +50°C!). В то же время ночные температуры даже летом могут опускаться ниже 0°C, что вызывает промерзание венчиков цветков, которое, однако, не приводит к их отмиранию: утром они оттаивают, и цветки как ни в чём не бывало продолжают цвести.

Облик альпийских лугов очень разнообразен, но их возможно подразделить всего на 2 основных типа: луга с господством злаков и осоковых (виды семейства *Сурегасеае*), в которых разнотравье играет подчинённую роль, и «ковры», где, наоборот, ведущее значение имеет двудольное разнотравье. В альпийском поясе Анд преобладают подушковидные растения.

В высокогорьях центральных областей материков, характеризующихся засушливыми условиями, вместо субальпийского высокотравья и влажных альпийских лугов развиваются травяные сообщества, сходные с низкотравными степями.

В самом верхнем доступном растениям поясе — **нивальном** — преобладают накипные лишайники, а немногие виды цветковых растений представлены одиночными экземплярами, ютящимися по расселинам скал и между камней.

**В тропиках** примерно до высоты 1000 м н. у. м. растительный покров



слабо или совсем не отличается от растительного покрова равнин. Лишь с высоты 1000-1200 м н. у. м. температуры снижаются настолько, что это приводит к изменениям растительности. На этих же высотах находится и нижняя граница облачного слоя (верхняя его граница располагается примерно на высоте 3000 м). Облака задерживаются на горах в виде тумана, поэтому в этом поясе воздух почти всегда насыщен влагой, а температуры не очень высоки, но почти не меняются в течение суток и по сезонам года. В таких условиях развиваются особые вечнозелёные **облачные леса**. От расположенных ниже горных влажных тропических лесов они отличаются меньшей высотой древостоя при большем участии бамбуков и древовидных папоротников в древостое и подлеске. Вследствие постоянно высокой влажности на деревьях обильно развиваются эпифитные сосудистые растения, мхи и лишайники. Особенно характерны для пояса облачных горных лесов эпифитные папоротники из семейства гименофилловые *Hymenophyllaceae*, имеющие чрезвычайно тонкие, у некоторых видов однослойные, листовые пластинки. Такие папоротники могут существовать только при полном насыщении воздуха водяными парами. В отличие от зонального влажного тропического леса в горном облачном лесу хорошо развит напочвенный покров из мхов, среди которых преобладают сфагнумы *Sphagnum*, селлагинеллы *Selaginella* и кустистых лишайников.

Предел лесной растительности в тропических высокогорьях лежит на высотах 2000-2500 м н. у. м. Выше неё распространены жестколистные вечнозелёные низкоствольные (5-15 м) криволесья и кустарники. Это виды из семейства вересковые *Ericaceae*, а в Южной Америке и Африке — разные виды ногоплодника *Podocarpus* из хвойных.

Выше 3500-3600 м н. у. м. климат становится слишком холодным для произрастания древесно-кустарниковых формаций. Поэтому во влажных районах выше криволесий развиваются травяные сообщества **парамо**, в которых господствуют высокие плотнокустовые злаки. Между их кочками обитают низкие виды разнотравья. Характерным компонентом парамо являются редко стоящие розеточные деревья, представленные разными видами эспелеции *Espeletia*,

крестовника *Senetio* из семейства сложноцветные *Asteraceae* и лобелий *Lobelia* из одноимённого семейства *Lobeliaceae*. Все они имеют толстые неветвящиеся или одно- или двукратно ветвящиеся стволы до 5 м высотой, увенчанные на концах розеткой крупных широколинейных листьев. Некоторое сходство с ними имеют растущие также поодиночке «растения-свечи» — крупные розеточные травы, развивающие плотные узкоцилиндрические соцветия длиной в несколько метров. Выше парамо находится пояс растительности, в которой преобладают подушковидные растения из разных семейств двудольных растений и корневищные розеточные травы. Эти сообщества распространены до нижней границы «вечных снегов».

В сухих местах на высокогорьях развиваются ксерофильные формации пуны, напоминающие сообщества пустыни. Для этих мест характерны не только ясно выраженные засушливые сезоны, но и резкие суточные колебания температуры, достигающие 50°C. В пуне доминируют плотнокустовые жестколистные злаки, между разреженными кочками которых обитают многолетние розеточные травы и подушковидные растения, а также «растения-свечи». Особый вариант представляет пуна с участием разреженных невысоких вечнозелёных кустарников с редуцированными чешуевидными или игольчатыми листьями. В Андах в пуне обитают разнообразные шаровидные кактусы, некоторые виды которых произрастают плотными дернинками, подобными подушковидным растениям.

### **3.3. Зональность сукцессионных систем**

Выделение, как это было описано выше, зональных типов растительности по господствующим группам формаций, столь ясное в теории, на практике оказывается далеко не тривиальной задачей. Зональная растительность территории, по определению, — это такое сообщество, которое наилучшим образом приспособлено к климату данной территории и потому наиболее устойчиво. Однако его приспособленность к климату вовсе не означает неизменного существования, и устойчивость растительных сообществ

совершенно особого рода — это устойчивость динамическая. Она означает постоянное воссоздание сообщества после его разрушений вследствие внешних воздействий и внутренних процессов отмирания особей эдификатора. Поэтому реально на территории климатической зоны существует не одно — зональное — растительное сообщество, а целая серия фитоценозов, закономерно сменяющих друг друга во времени и составляющих в совокупности сукцессионную систему территории. Эти смены в конце концов и приводят к реставрации нарушенного сообщества, наиболее полно гармонирующего с климатом, то есть зонального, или климаксного сообщества.

В зависимости от исходного состояния наборы сообществ и последовательность их смен различаются. Это позволяет различать в рамках единой сукцессионной системы отдельные серии сообществ, приводящие к единому климаксу: гидросерию, мезосерию, ксеросерию, литосерию и др.

Для целей биогеографии важно иметь в виду, что разные растительные сообщества одной и той же серии и сообщества разных серий, как правило, резко различаются по облику и, следовательно, принадлежат к разным группам формаций. Например, в Московской области сообщество, предшествующее климаксу в одной из сукцессионных серий (демутационной), состоит из европейской ели *Picea abies* и волосистой осоки *Carex pilosa* с незначительной примесью растений других видов, не играющих сколько-нибудь заметной фитоценотической роли. По облику это вполне типичный представитель формаций зоны бореальных хвойных лесов. А вот климаксный фитоценоз на той же территории сложен черешчатым дубом *Quercus robur* в древесном ярусе, лещиной в кустарниковом и волосистой осокой *Carex pilosa* в травяном ярусах и несомненно представляет собой формацию зоны летне-зелёных (широколиственных) лесов умеренного климата.

Так какова же зональная растительность на территории Московской области? Можно было бы, как это часто и делают, отнести Московскую область к переходным территориям, где вперемежку встречаются фрагменты формаций соседних зон растительности. Однако рассмотренные ельник и дубрава — это не

просто располагающиеся бок-о-бок и по-разному выглядящие фитоценозы. Они связаны друг с другом вполне определёнными динамическими отношениями, представляя последовательные стадии одной из серий сукцессионной системы. Причина этой связи до сих пор совершенно непонятна, но она значительно более материальна, чем их сходства соответственно с таёжными ельниками и более южными дубравами. Поэтому нет никакого резона считать растительность Московской области мозаикой эксклавов растительности разных зон. Её различающиеся своим обликом фитоценозы представляют собой единое динамическое целое, существующее на определённой территории, то есть в своём специфическом ареале и потому составляющее предмет ботанической географии.

Противоположный пример демонстрируют боры из обыкновенной сосны *Pinus sylvestris* с подлеском из брусники *Vaccinium vitisidaea* и напочвенным покровом из Шребера плеврозия *Pleurozium schreberi*, встречающиеся от Кольского полуострова до Среднего Дона. По облику и видовому составу это сообщество из группы формаций бореальных хвойных лесов. Поэтому боры-брусничники Среднего Дона следовало бы трактовать как экстразональную растительность, как далёкий южный эксклав светлохвойной тайги, существование которого вблизи южной границы летнезелёных лесов умеренной зоны должно вызывать глубокое изумление. Однако на Кольском полуострове, в подзоне северной тайги, бор-брусничник представляет собой заключительную стадию ксеросерии, которая сменяет стадию вересковой пустоши из обыкновенного вереска *Calluna vulgaris* и преобразуется в ходе последующей сукцессии в климаксный ельник-брусничник с 2 ярусами: древесным ярусом из европейской ели *Picea abies* и кустраничковый ярус из брусники *Vaccinium vitis-idaea*. На Среднем Дону такой же бор оказывается тоже стадией ксеросерии, но не последней, а предпоследней. Он возникает на месте бора из обыкновенной сосны *Pinus sylvestris* без подлеска, но с травяным ярусом из поникшего перловника *Melica nutans* и, в свою очередь, сменяется бором, имеющим также только

древесный и травяной ярусы. Однако последний сложен майским ландышем *Convallaha majalis*.

Таким образом, совершенно одинаковые растительные сообщества в разных регионах находятся в неодинаковых отношениях с окружающими сообществами, входят в разные динамические целостности, представляющие собой растительность регионов. Поэтому едва ли их правомерно считать идентичными ботанико-географическими сущностями.

Устойчивое существование растительности определённого типа обеспечено функционированием сукцессионной системы, которая есть проявление материальных взаимодействий между фитоценозами, а не идеальными отношениями сходства-различия между растительными формациями. Однако приведённые примеры показывают, что географическое расчленение растительности по облику формаций совершенно не отражает и в принципе не может отразить размещение на Земле таких сукцессионных систем. Поэтому С. М. Разумовский предложил вообще отказаться от геоботанического районирования по признакам растительных формаций и проводить географическое разделение растительного покрова исключительно по ареалам сукцессионных систем. При этом в одном и том же географическом выделе оказываются парцеллы ассоциаций, очень сильно различающихся по внешнему виду и видовому составу.

Ареалы конкретных сукцессионных систем соответствуют низшей иерархической единице районирования растительного покрова — **геоботаническому району**. Геоботанические районы с одинаковыми климаксными сообществами, но с различающимися сукцессионными сериями сообществ, С. М. Разумовский объединил в **геоботанические округа**, которые, в свою очередь, в совокупности составляют **геоботанические провинции**, характеризующиеся тем, что на всей их территории эдификатором климаксного фитоценоза является один и тот же вид. Под растительной зоной С. М. Разумовский понимает такую совокупность геоботанических провинций, в которых эдификаторы

климаксного сообщества имеют одну и ту же жизненную форму. Таким образом, выделение растительных зон, по С. М. Разумовскому, также основано на типах формаций, но не преобладающих на какой-либо территории, а только климаксных.

Климаксные фитоценозы, как и любые другие фитоценозы сукцессионной системы, занимают в разных участках зоны разные удельные площади. Это обусловлено особенностями макро- и мезорельефа и климатическими различиями в разных местах зоны, что влияет на вид сукцессионных серий и скорости сукцессионного становления и восстановления растительного покрова. Так, в прибрежных районах преобладают разные сообщества гидросерии, а сообщества ксеросерии встречаются крайне редко и приурочены к особым формам рельефа (вершинам песчаных дюн, верхним частям крутых склонов южной экспозиции, дорожным насыпям и т.п.). В глубине материка, наоборот, обширнейшие территории заняты сообществами ксеросерии, сукцессия в которой к тому же идет очень медленно и легко возвращается к начальному этапу под внешними воздействиями. Фитоценозы гидросерии в этих местах оттеснены в долины и поймы рек, где они производят впечатление азональных сообществ. Поэтому прибрежные и внутриматериковые части зоны резко различаются по облику господствующих по площади растительных сообществ, и их при обычном физиономическом подходе к географии растительности относят к разным зонам (например, зона летне-зелёных лесов и зона пустынь умеренного климата). Однако при всех различиях облика растительного покрова динамические взаимоотношения между фитоценозами остаются одинаковыми, что и позволяет говорить о единой зоне растительности, выделяемой по общности сукцессионных систем на всей её территории.

Проведённый С. М. Разумовским анализ сукцессионных систем и облика эдификаторов их климаксных ассоциаций позволил выделить следующие зоны растительности, опоясывающие Земную сушу сплошными

поясами и проявляющие чёткую климатическую приуроченность.

1. Зона тропических лесов, где эдификаторами климаксных фитоценозов являются разные виды вечнозелёных перистолистных деревьев с почками без почечных чешуи.

2. Зона субтропических (лавролистных) лесов, эдификаторы климаксных фитоценозов которой представлены вечнозелёными широколиственными деревьями с почками, защищёнными почечными чешуями.

3. Зона летнезелёных лесов, в климаксных фитоценозах которой эдификаторы относятся к летнезелёным широколиственным деревьям с почками, имеющими почечные чешуи.

4. Зона тёмнохвойных лесов, где эдификаторами климаксных фитоценозов являются виды вечнозелёных деревьев с игольчатыми листьями ксероморфной структуры и с почками, защищёнными почечными чешуями.

Легко заметить, что в этом перечне не нашлось места для зон арктических и антарктических безлесных формаций. Это объясняется тем, что такие территории С. М. Разумовский считает **псевдозонами**, где безраздельно господствуют растительные сообщества самых ранних стадий гидросерий, вполне сходные с таковыми зоны тёмнохвойных лесов, также безлесными. Господство ранних безлесных стадий гидросерий в Арктике и Антарктике он объясняет относительно недавним освобождением данных территорий из-под ледника и заселением их, естественно, начальными сообществами сукцессионной системы, а также избыточной влажностью местообитаний и удалённостью от источников диаспор видов, слагающих фитоценозы более поздних стадий сукцессии, что сильно замедляет течение гидросерии.

Выделение растительных зон на основании признаков сукцессионных систем выявило очень загадочный факт: эдификаторы климаксных растительных сообществ принадлежат всего к 4 семействам: бобовые *Leguminosae* (в зоне тропических лесов), лавровые *Lauraceae* (в зоне

субтропических лесов), буковые *Fagaceae* (в зоне летнезелёных лесов) и сосновые *Pinaceae* (в зоне тёмнохвойных лесов).

### **3.4. Растительные зоны России**

#### **3.4.7. Зона тайги**

Хвойные леса, или тайга<sup>12</sup> представляют собой наиболее типичный зональный тип растительности России, занимающий около 60 % площади нашей страны. Она простирается от западной границы России на Мурмане и в Карелии до Корякского нагорья, верховьев Анадыря, побережья Охотского моря, захватывая центральную Камчатку, Сахалин и Курильские острова, — на востоке. Северная граница таёжной зоны проходит по Кольскому полуострову несколько севернее реки Кола, примерно посередине пересекает полуостров Канин и далее по линии оконечность Байдарацкой губы — устье Таза — устье Енисея — устье Хатанги — вершина дельты Лены — вдоль 71° с.ш. до Индигирки — устье Колымы — верховья Анадыря. Южная границы зоны тайги проходит от Карельского перешейка на Вологду — Киров — Каму южнее Перми, охватывает Южный Урал в междуречье Белой и Урала, по восточному макросклону Урала отступает на север почти до Екатеринбурга, пересекает Западносибирскую низменность от Тюмени до устья Чулыма, вдоль которого резко опускается на юг к Западному Саяну и Алтаю, по предгорьям которого выходит за пределы России; восточнее она отступает к северу от южной границы России в Забайкалье узким «языком» вдоль Селенги до Хамар-Дабана, в междуречье Шилки и Аргуни до широты устья Иногды, в Зейской котловине и по Среднеамурской низменности до Комсомольска-на-Амуре; по Сихотэ-Алиню тайга распространена на юг Приморья почти до побережья. Хвойные леса развиты также в среднегорном поясе Кавказа. Они полностью изолированы от остальных хвойных лесов России.

В таёжной зоне наряду с хвойными лесами распространены и



летнезелёные мелколиственные леса из разных видов берёз *Betula*, ольх *Alnus*, осины *Populus tremula*, чозении *Chosenia populifolia*, тополей *Populus*, которые представляют собой вторичные леса или сообщества промежуточных стадий гидросерии. Собственно хвойные леса таёжной зоны принято подразделять на светло- и тёмнохвойные. Светлохвойные леса образованы обыкновенной сосной *Pinus sylvestris* (боры) и видами лиственниц *Larix* (лиственничники).

12 По мнению некоторых ботанико-географов, хвойные леса юго-западной части этой зоны, где нет других хвойных лесообразующих пород кроме европейской ели *Picea abies* и обыкновенной сосны *Pinus sylvestris*, не следует называть тайгой.

Боры — это вторичные леса и ксеросериальные сообщества; кроме того, они развиваются на сильно заболоченных территориях. Лиственничники, по-видимому, относятся к элементам гидросерии, но многие из них, несомненно, — пирогенно стабилизированные леса. Светлохвойные леса характеризуются светолюбием своих лесообразующих пород, ажурными кронами деревьев, пропускающими много света под полог леса, и как следствие — часто разнообразным травяным и кустарниковым ярусами. Тёмнохвойные леса сложены теневыносливыми видами елей *Picea* и пихт *Abies* с густыми кронами, создающими сильное затенение под пологом леса, вследствие чего кустарниковый и травяной ярусы бедны видами, а в некоторых лесах и вообще отсутствуют. Тёмнохвойные леса развиваются на довольно богатых хорошо, но не избыточно увлажнённых почвах.

Для таёжной зоны типичны разные варианты **подзолистых почв**. Почвообразовательный процесс характеризуется медленным разложением опада и накоплением весьма толстого слоя подстилки и грубого гумуса. Разложение такой органики вызывает значительное закисление почвенных растворов. Почвам тайги свойствен промывной гидрологический режим.

При этом закисленные почвенные растворы выщелачивают расположенный ниже минеральный горизонт и выносят растворимые соединения в более глубокие горизонты. В результате в почве под гумусовым слоем формируется обеднённый вплоть до обесцвеченного кварцевого песка пепельно-серый (подзолистый) слой. В горизонте вымывания под обесцвеченным слоем отлагаются глинистые частицы, соединения железа и гуминовых кислот, вследствие чего образуется тёмно-коричневый или ржаво-красный плотный ортштейновый слой тяжёлого механического состава. На обширных территориях таёжной зоны развита вечная мерзлота.

Огромная по протяжённости зона тайги неоднородна, что позволяет выделить в ней подзоны. Самая **северная подзона редкостойных лесов** представлена ельниками и сосняками западнее Печоры, елово-лиственничными лесами между Печорой и Уралом и лиственничниками — за Уралом. **Подзону северной тайги** составляют леса «долгомошники», в которых развит мощный моховой покров преимущественно из политриховых (семейство *Polytrichaceae*) и сфагновых (*род Sphagnum*) мхов и кустарничковый ярус главным образом из болотного багульника *Ledum palustre* и голубики *Vaccinium uliginosum*. В **подзоне южной тайги** наряду с типично таёжными видами встречаются и виды, играющие заметную роль в южнее расположенной зоне летнезелёных умеренных лесов.

Наряду с этими широтными подзонами, обусловленными современным климатом, возможно различить и ботанико-географические выделы, в большей мере обусловленные флорогенетическими причинами. Область **западных хвойных лесов** к западу от реки Онеги — междуречья Ветлуги и Вятки лишена евросибирских флористических элементов, а лесообразующими хвойными породами являются только европейская ель *Picea abies* и обыкновенная сосна *Pinus sylvestris*. Именно из-за отсутствия в этих лесах евросибирских элементов их, по мнению многих ботанико-географов, нельзя называть тайгой. Тайга, по воззрениям этих учёных, простирается на восток от линии Онега — водораздел Ветлуги и Вятки.

Между этой границей и линией Чешская губа — Тиманский кряж — среднее течение Камы находится **двинско-тиманская тайга**, в которой господствуют елово-пихтовые леса из сибирского подвида европейской ели *Picea abies ssp. obovata* и сибирской пихты *Abies sibirica*, а также встречаются обыкновенная сосна *Pinus sylvestris* и сибирская лиственница *Larix sibirica*. Далее на восток до Урала расположена **печорско-верхнекамская тайга**, где к лесообразующим хвойным породам двинско-тиманской тайги присоединяется сибирский кедр *Pinus sibirica*.

Для **уральской горной тайги** характерны тёмнохвойные елово-пихтовые леса с сибирским кедром и светлохвойные лиственничники на севере и боры — на юге. Огромную Западносибирскую низменность занимает **западносибирская тайга**, для которой типичны смешанные тёмно-хвойные леса из сибирского подвида европейской ели *Picea abies ssp. obovata*, сибирской пихты *Abies sibirica* и сибирского кедра *Pinus sibirica* с преобладанием то той, то другой породы при сильной заболоченности территории; светлохвойные лиственничники из сибирской лиственницы *Larix sibirica* наиболее развиты в подзоне северных редкостойных лесов и в подзоне южной тайги. **Среднесибирская тайга** с запада ограничена Енисеем, её восточная граница проходит между Котуем и Анабаром, далее на юг примерно вдоль 110° в. д. до междуречья Вилюя и Нижней Тунгуски, по водоразделу Вилюя и Лены поворачивает на восток к подножию Патомского нагорья и огибая с севера Становое нагорье выходит к Байкалу; с юга среднесибирская тайга ограничена предгорьями Восточного Саяна. В этой тайге также присутствуют тёмнохвойные елово-пихтовые (из сибирского подвида европейской ели *Picea abies ssp. obovata* и сибирской пихты *Abies sibirica*) и пихтово-кедровые (из сибирской пихты и сибирского кедра *Pinus sibirica*) леса, но преобладают светлохвойные лиственничники из даурской, или Гмелиновой лиственницы *Larix gmelini* и боры из обыкновенной сосны *Pinus sylvestris*, а также смешанные сосново-лиственничные леса.

**Якутская тайга** простирается от среднесибирской на восток до Верхоянского хребта и Алдана и на юг до Патомского нагорья. Это преимущественно светлохвойная лиственничная (из даурской, или Гмелиновой лиственницы *Larix gmelini*) и лиственнично-сосновая (обыкновенная сосна *Pinus sylvestris*) тайга. В подзоне средней тайги в состав лиственничных лесов в качестве примеси входит сибирский подвид европейской ели *Picea abies ssp. obovata*. Ни пихт *Abies*, ни сибирского кедра *Pinus sibirica* в якутской тайге нет. **Верхояно-колымская тайга** распространена от Верхоянского хребта до восточных пределов таёжной зоны, выходя восточнее Магадана на побережье Охотского моря. Львиную долю площади этого региона занимает горная тундра, а таёжные леса — всего около 10 % площади, причём они образованы единственным видом хвойных: даурской, или Гмелиновой лиственницей *Larix gmelini*. **Камчатская тайга** ограничена центральными пониженными районами Камчатки и характеризуется елово-лиственничными лесами из аянской ели *Picea jezoensis* и особой формы даурской, или Гмелиновой лиственницы *Larix gmelini*, которую иногда выделяют в особый вид камчатская лиственница *L. kamtschatica*.

Территория **забайкальской тайги** включает Прибайкалье к северу от истоков Лены, Становое и Патомское нагорья, западную часть Алданского нагорья, южный макросклон Станового хребта, Витимское плоскогорье до Байкала, Яблоновый хребет и выходит за пределы России в междуречье Селенги и Онона. Хвойными лесообразующими породами здесь являются даурская, или Гмелинова лиственница *Larix gmelini*, сибирский подвид европейской ели *Picea abies ssp. obovata* и сибирский кедр *Pinus sibirica*, формирующие чистые лиственничные или смешанные елово-лиственничные и кедрово-лиственничные леса; ни обыкновенной сосны *Pinus sylvestris*, ни пихт *Abies* нет. Зейско-североохотская тайга располагается между рекой Алдан и хребтами Становым, Джугджур и Сетте-Дабан и занимает северное побережье Охотского моря между

Джугджуром и Магаданом. Она представлена светлохвойными борами из обыкновенной сосны *Pinus sylvestris* и лиственничниками из даурской, или Гмелиновой лиственницы *Larix gmelini* и тёмнохвойными лесами из аянской ели *Picea jezoensis*.

**Аяно-удская тайга** занимает западное побережье Охотского моря (включая хребет Джугджур) от северного окончания хребта Джугджур до северного окончания хребта Сихотэ-Алинь, северную оконечность Сахалина примерно до широты устья Амура и вдаётся в глубь материка до Зейской котловины и северной части Буреинского хребта. В этой тайге плакоры на средних высотах покрыты лиственничниками из даурской, или Гмелиновой лиственницы *Larix gmelini*, горные склоны — елово-пихтовыми лесами из аянской ели *Picea jezoensis* и белокорой пихты *Abies nephrolepis*, а в долинах растут ельники и елово-лиственничные леса. **Буреинско-сихотэ-алиньская тайга**, как явствует из названия, встречается на южных отрогах Буреинского хребта и по Сихотэ-Алиню. В этой тайге светлохвойные лиственничники из даурской, или Гмелиновой лиственницы *Larix gmelini* редки и сосредоточены в северной части региона, а господствуют тёмнохвойные пихтово-еловые леса из аянской ели *Picea jezoensis* и белокорой пихты *Abies nephrolepis*, в южной части Сихотэ-Алиня встречаются цельнолистная пихта *Abies holophylla* и корейский кедр *Pinus koraiensis*. **Иезо-сахалинская тайга** покрывает большую часть Сахалина, южные и Малые Курильские острова и представлена тёмнохвойными пихтово-еловыми лесами из аянской ели *Picea jezoensis* и сахалинской пихты *Abies sachalinensis*.

Алтае-саянские хвойные леса относят к **горным**. В них преобладает сибирская пихта *Abies sibirica*. Хвойные леса из восточной ели *Picea orientalis* и Нордманновой пихты *Abies nordmanniana* развиты на Кавказе, в том числе и в пределах России.

### 3.4.2. Зона тундры

Зона тундры — вторая после зоны тайги по площади растительная зона России, занимающая примерно 20 % её территории. Она располагается к северу от таёжной зоны, включая всю материковую часть, кроме гор Бырранга на Таймыре, и большинство островов Северного Ледовитого океана. На Урале и горах Восточной Сибири и Дальнего Востока горные тундры развиваются далеко на юге в зоне тайги. Между зонами тайги и тундры протягивается переходная область лесотундры шириной в среднем 100-120 км. Лесотундру то рассматривают как самостоятельную зону, то — чаще — включают в качестве подзоны в тундровую зону. По существу это мозаика участков южной тундры и северного таёжного редколесья, которую с таким же основанием можно было бы относить и к таёжной зоне.

Специфику почвообразования в тундровой зоне определяет очень медленное разложение опада из-за низких температур, избыточное увлажнение вследствие низкой испаряемости и наличия вечной мерзлоты<sup>13</sup>, а также нередкое криогенное разрушение почвы в северной части зоны. Поэтому в тундровых почвах накапливается торф и выражен процесс оглеения, заключающийся в обеднении кислородом нижних горизонтов почвы,

<sup>13</sup> Вечной мерзлоты нет только в материковых тундрах западнее Печоры.

в которых развиваются анаэробные бактерии. При их участии происходит восстановление окисного железа в закисное. Вследствие этих процессов в тундровой зоне **торфянистые почвы** с выраженным **глеевым** горизонтом формируются не только на глинистых и суглинистых грунтах, но и на песчаных. В северной части зоны тундры значительные участки занимают оголённые грунты (область полигональной тундры). На юге зоны оглеение почвы сочетается с оподзоливанием, и развиваются **скрытоподзолистые почвы** с очень слабым горизонтом вымывания и без орштейнового слоя.

В пределах тундровой зоны выделяют 3 подзоны. **Подзона южной кустарниковой тундры** из ерника (кустарниковые виды берёз *Betula*), кустарниковых ив *Salix*, ольх *Alnus* и вересковых *Ericaceae*. **Подзона типичной мохово-лишайниковой тундры**, в которой на сухих местах развиты сухие гипновые моховые тундры из а) удлинённого дикранума *Dicranum elongatum*, б) крючковатого дрепанокладуса *Drepanocladus uncinatus* с прорастающим гилокомиумом *Hylocomium proliferum* и в) видов политрихума: северного *Polytrichum hyperboreum*, альпийского *P. alpinum* и волосистого *P. piliferum* и лишайниковые тундры из кустистых кладоний *Cladonia*, цетрарий *Cetraria*, стереокаулонов *Stereocaulon* и других, а на влажных местах — сырые моховые тундры из а) Бонжанова дикранума *Dicranum bonjeanii* с влаголюбивыми видами дрепанокладуса (глянцеватый *D. vernicosus*, отогнутый *D. revolvens*, бескольцевой *D. exannulatus*) и б) оттопыренной палуделли *Paludella squarrosa* и трёхрядной мезии *Meesia triquetra*. В моховых и лишайниковых тундрах обитают шпалерные кустарники из родов ива *Salix* (полярная *Salix polaris*, травянистая *S. herbacea*, сетчатая *S. reticulata*), дриада *Dryas*, а также некоторые травы: арктический мятлик *Poa arctica*, жёсткая осока *Carex rigida*, виды пушицы *Eriophorum*, живородящий горец *Polygonum viviparum* и др. **Подзона арктической полигональной тундры** представлена дриадовыми и лишайниковыми тундрами.

В долготном простираии тундровая зона значительно однороднее, чем зона тайги, но и в ней хорошо различимы 3 области. Область **европейско-западносибирских тундр** располагается от Мурмана и Северной Норвегии до Енисея. Она получает относительно много осадков, и значительная часть её территории занята болотами и заболоченными тундрами. Облик кустарниковых тундр здесь в первую очередь определяет карликовая берёза *Betula nana*, кроме того, развиты ивняки из кустарниковых ив сизой *Salix glauca*, шерстистой *S. lanata*, лапландской *S. lapponum* и копьевидной *S. hastata*, а в самых южных районах — заросли

кустарниковых ольх: зелёной *Alnus viridis* к западу от Печоры и кустарниковой *A. fruticosa* между Печорой и Енисеем. В подзоне типичной тундры широко распространены сырые и заболоченные моховые тундры, в меньшей степени развиты сухие моховые тундры. В лишайниковых тундрах господствует ягель — кустистые виды кладоний *Cladonia* — оленья *C. rangiferina*, лесная *C. sylvatica*, мелкая *C. uncialis*, реже — альпийская *C. alpestris*, наряду с которыми встречаются также виды кустистых лишайников из других родов. В подзоне арктической тундры, которая не заходит западнее Южного острова Новой Земли и острова Вайгач, обычны полигональные тундры.

Между Енисеем и Леной, в области **центрально-сибирских тундр** в подзоне кустарниковой тундры карликовая берёза *Betula nana* замещена железистой берёзой *B. eocilis*, в подзоне типичной тундры сухие моховые тундры развиты значительно сильнее, чем сырые моховые, а лишайниковые тундры представлены цетрариевыми тундрами из колпачковой цетрарии *Cetraria cucullata* с примесью других видов этого рода и — севернее — алекториевыми тундрами из бледно-жёлтой алектории *Alectoria ochroleuca* с примесью других видов алектории. В подзоне арктической тундры полигональные тундры редки, а господствуют моховые и дриадовые из точечной дриады *Dryas punctata* тундры.

В **восточно-азиатских тундрах**, простирающихся на восток от Лены до самой окраины материка, значительно изменён видовой состав подзоны кустарниковой тундры. Ерник представлен Миддендорфовой берёзой *Betula middendorffii*, а вместо типичных для более западных тундр ив в ивняках доминируют ивы красивая *Salix pulchra*, байкальская *S. baicalensis* и параллельножилковая *S. parallelinervis*. От Колымского хребта на западе до Корякского нагорья на востоке в кустарниковых тундрах обилён кедровый стланик *Pinus pumila*. В подзоне типичных тундр наряду с цетрариевыми (виды рода цетрария *Cetraria*) широко распространены ягельные тундры из разных видов кустистых кладоний *Cladonia*. Однако в отличие от ягельных



европейско-западносибирских тундр существенным компонентом восточно-азиатских ягельных тундр является кочкообразующая траурная осока *Carex lugens*, вследствие чего тундра приобретает вид кочкарной с ягелем. Подзона арктической тундры в этом регионе характеризуется пятнистыми тундрами, она не простирается на восток далее Колымы.

### 3.4.3. Зона арктической пустыни

Эта зона находится севернее тундровой зоны и занимает Землю Франца-Иосифа, Северный остров Новой Земли, Северную Землю, острова Анжу и Де-Лонга, часть острова Врангеля и полуострова Таймыр (горы Бырранга и северную оконечность). По горам Восточной Сибири она опускается далеко на юг в виде гольцового пояса. На всей территории этой зоны развита вечная мерзлота, а почва как таковая не сформирована. Сомкнутый растительный покров отсутствует.

В широтном направлении зону арктической пустыни подразделяют на 2 подзоны. Северная **подзона скально-ледниковой растительности** характеризуется круглогодичным сохранением снегового покрова, от которого свободны только скальные склоны нунатаков. На снегу развиваются водорослевые сообщества, а на скалах — накипные лишайники из родов ризокарпон *Rhizocarpon*, пармелия *Parmelia*, лецидея *Lecidea* и др. В трещинах скал ютятся немногие мхи из родов ракомитриум *Racomitrium*, дикранум *Dicranum* и др. **Южная арктическая пустынная подзона** отличается большим разнообразием видов и сообществ: лишайниковые пустыни сложены войлочным бриопогоном *Bryopogon divergens*, бледно-жёлтой алекторией *Alectoria ochroleuca* и червеобразной тамнолией *Thamnlia vermicularis*; в моховых пустынях преобладают гипновые мхи из родов дрепанокладус *Drepanodadus*, онкофорус *Oncophorus*, авлакомниум *Aulacomnium*, бриум *Bryum*, гриммия *Grimmia*; в травяных пустынях обитают виды камнеломок *Saxifraga*, звездчаток *Stellaria*, крупок *Draba*, альпийский лисохвост *Alopecurus alpinus*, альпийский мятлик *Poa alpigena*, жёсткая осока *Carex rigida* и др.

#### **3.4.4. Зона летнезелёных лиственных лесов**

Зона летнезелёных лиственных лесов занимает менее 10% площади России и состоит из 5 изолированных участков. Её северная граница совпадает с южной границей таёжной зоны, описанной в разделе «3.4.1. Зона тайги». Наиболее крупный участок располагается в европейской России между тайгой и степями. Его южная граница проходит вдоль Сейма примерно по линии Сумы (Украина) — Курск, далее восточнее Оки резко отступает на север к Ельцу на Верхнем Дону и далее тянется на восток, на Тамбов — Сызрань, вдаваясь на юг узкими «языками» по Дону и Воронежу почти до города Воронеж и по Приволжской возвышенности до широты Саратова, пересекает Волгу севернее Жигулей и почти достигает Уфы, далее между рекой Белая и Уралом проникает на юг до большой излучины Белой у Общего Сырта. Значительно меньший участок располагается в нижнем горном поясе Кавказа: по северному макросклону Большого Кавказа от западного его окончания до Дагестана на востоке и по Черноморскому побережью. В Западной Сибири летнезелёные лиственные леса тянутся от Урала до Енисея между тайгой и примерно 55° с. ш. На Дальнем Востоке эта зона занимает Зейскую котловину, Среднеамурскую низменность на северо-восток до Комсомольска-на-Амуре и вдоль Уссури простирается на юг до залива Петра Великого. Последний участок находится на Камчатке.

**Почвы** на севере зоны летнезелёных лиственных лесов подзолистые того же типа, что и в зоне тайги, или вследствие значительно более мощного травяного покрова — **дерново-подзолистые**. Южнее тип почв меняется в связи с изменением гидрологического режима. Промывной режим свойствен им только весной и осенью, а летом испарение в целом превышает поступление воды с дождями, из-за чего устанавливается восходящий ток почвенных растворов. Поэтому гуминовые кислоты и растворимые минеральные вещества не вымываются из верхнего почвенного горизонта. Кроме того, опад лиственных лесов разлагается

значительно быстрее, чем в тайге, и не закисляет почву. В результате под лесной подстилкой формируется слой серого или буроватого цвета со значительным содержанием питательных веществ, а орштейновый слой не образуется. Такого типа почвы называют **серыми лесными**.

Зона летнезелёных лиственных лесов давно плотно заселена и сильно нарушена. Поэтому подразделение её на ботанико-географические регионы встречает определённые трудности.

На всей территории **европейского участка** летнезелёных лиственных лесов распространены черешчатый дуб *Quercus robur*, сердцелистная липа *Tilia cordata*, гладкий вяз *Ulmus laevis*, ильм *Ulmus glabra*, остролистный клён *Acer platanoides*. Наряду с ними в сложении лесов участвуют и другие виды, особенности распространения которых позволяют различить несколько ботанико-географических регионов.

В европейском участке зоны летнезелёных лиственных лесов хорошо выражена северная **подзона смешанных хвойно-широколиственных лесов**, значительно превосходящая по площади **подзону широколиственных лесов**. Граница между подзонами проходит между Смоленско-Московской и Среднерусской возвышенностями — вдоль широтного участка Оки — по правобережью Волги до устья Камы — Каме — за Белой вдоль 57° с. ш. и упирается в Урал; Калининградская область целиком лежит в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

**Западные хвойно-широколиственные леса** Калининградской области наиболее насыщены центрально-европейскими флористическими элементами. Из лесообразующих пород к ним принадлежит обыкновенный граб *Carpinus betulus* и обыкновенный ясень *Fraxinus excelsior*. Хвойные лесообразующие породы в этом регионе представлены европейской елью *Picea abies*. **Центральные хвойно-широколиственные леса** занимают территорию от Прибалтики и Белоруссии примерно до Костромы и всё междуречье Оки и Волги. Эти леса также содержат немало центрально-европейских флористических элементов, но граба *Carpinus betulus* и его

спутников в них нет. Европейская ель *Picea abies* представляет хвойные лесообразующие породы. Между Костромой и Уралом севернее Волги — Камы — Белой находятся **заволжские хвойно-широколиственные леса**, в которых нет очень многих растений, характерных для более западных лесов, но обитают евро-западносибирские виды. Обыкновенный ясень *Fraxinus excelsior* в этих лесах отсутствует, зато наряду с обыкновенной елью *Picea abies* произрастает сибирская пихта *Abies sibirica*.

**Заокские широколиственные леса** расположены на Среднерусской возвышенности севернее Сейма, на Приволжской возвышенности и южнее широтных участков Оки и Волги между этими возвышенностями. В состав древостоя этих лесов наряду с черешчатым дубом *Quercus robur*, сердцелистной липой *Tilia cordata*, обыкновенным ясенем *Fraxinus excelsior* и остролистным клёном *Acer platanoides* входят полевой клён *Acer campestre* и — нечасто — обыкновенная груша *Pyrus communis* (= *Rpyraster*), но нет хвойных пород. В этих лесах значительно участие центрально-европейских флористических элементов. **Заволжские широколиственные леса** находятся между Волгой и Уралом южнее Камы и нижнего течения Белой. В их составе нет ни хвойных пород, ни центрально-европейских видов, в том числе таких характерных для заокских лесов, как обыкновенный ясень *Fraxinus excelsior*, жёлтый зеленчук *Galeobdolon luteum* и волосистая осока *Carex pilosa*.

Специфику **кавказским летнезелёным лиственным лесам** придают восточный бук *Fagus orientalis*, Траутфеттеров клён *Acer trautfetteri*, кавказская липа *Tilia caucasica*, черешня *Prunus avium*, разные виды груш *Pyrus*; изредка во втором ярусе этих лесов встречается ягодный тис *Taxus baccata*.

В **западносибирском участке** летнезелёных лиственных лесов **подзона смешанных хвойно-широколиственных лесов** развита слабо: она ограничена с запада Уралом между Сосьвой и Исетью и узким клином вдаётся вдоль Тавды и севернее широтного участка Иртыша до Васюганья.

В её лесах типичные западносибирские хвойные сибирский подвид европейской ели *Picea abies ssp. obovata*, сибирская пихта *Abies sibirica* и сибирский кедр *Pinus sibirica* сочетаются с сердцелистной липой *Tilia cordata*. Вся остальная часть этого участка занята **подзоной мелколиственных лесов** из повислой *Betula pendula* и пушистой *B. pubescens* берёз с большим или меньшим участием осины *Populus tremula*.

В дальневосточном участке летнезелёных лиственных лесов **подзона смешанных хвойно-широколиственных лесов** представлена в северной и восточной частях Зейской котловины, на Среднеамурской низменности и южном Сахалине. **Подзона чисто широколиственных лесов** располагается на юго-восточной окраине Зейской котловины, между Уссури и Сихотэ-Алинем и к югу от озера Ханко. Хвойными лесообразующими породами в этом регионе являются аянская ель *Picea jezoensis*, белокорая *Abies nephrolepis*, сахалинская *A. sachalinensis* и цельнолистная *A. holophylla* пихты, корейский кедр *Pinus koraiensis*, остроконечный тис *Taxus cuspidata*. Лиственные лесообразующие породы многочисленны: монгольский дуб *Quercus mongolica* и — реже — зубчатый дуб *Q. dentata*, амурская липа *Tilia amurensis*, маньчжурский *Fraxinus mandshurica* и носолистный *F. rhynchophylla* ясени, клёны жёлтый *Acer ukurunduense*, приречный *A. ginnala*, зеленокорый *A. tegmentosum*, мелколистный *A. mono*, сердцевидный граб *Carpinus cordata*, городчатый каштан *Castanea crenata*, маньчжурский орех *juglans manshurica*, амурский бархат *Phellodendron amurense*, амурская маакия *Maackia amurensis*. Для этих лесов также характерны деревянистые лианы острая актинидия *Actinidia arguta* и коломикта *A. kolomicta*, амурский виноград *Vitis amurensis*, Рупрехтова жимолость *Lonicera ruprechtii*.

На Камчатке зона летнезелёных лиственных лесов представлена мелколиственными лесами из каменной берёзы *Betula ermanni*, распространёнными по всей её территории кроме центральной низменной части, занятой тайгой.

### 3.4.5. Зона степи

Зона степи располагается южнее лесных зон и занимает свыше 10 % территории России. Непрерывная полоса степей простирается от юго-западной границы России с Украиной до Оби в Сибири. Её южные пределы на большом протяжении лежат за границей России, от которой они отступают к северу, уступая место только летнезелёным лиственным лесам Кавказа и полупустыням Ергеней и Прикаспийской низменности. Изолированные участки степей развиты в предгорьях Алтая и Саян: Бийская, Кузнецкая (по Томи), Абаканская, Ачинско-Минусинская и Красноярская степи, Канский степной остров и Балаганская степь (по верхней Ангаре). За Байкалом находятся даурские степи, вклинивающиеся с юга на территорию России по Селенге и междуречью Онона и Аргуни. Иногда к степям причисляют и безлесные растительные сообщества, развитые по нижнему Вилюю и средней Лене в Якутии.

**Почвы** степной зоны формируются в условиях быстрого разложения обильной растительной ветоши и устойчивого восходящего тока почвенных растворов. Это приводит к развитию **чернозёма** с мощным верхним горизонтом, обогащённым гумусом (до 10 %) и достигающим в зависимости от местоположения толщины в 50-170 см. Глубже содержание гумуса быстро снижается, но увеличивается содержание карбоната кальция, отлагающегося в виде линзовидных включений. На юге степной зоны вследствие большей аридности климата и меньшей продуктивности растительности содержание гумуса в верхнем почвенном горизонте не превышает 6 %, и вместо чернозёма возникает **каштановая почва**.

Зона степи практически полностью уничтожена хозяйственной деятельностью человека, и в настоящее время степная растительность сохраняется в виде отдельных, как правило очень небольших, участков. Тем не менее ботаникам пока ещё удаётся провести её ботанико-географическое подразделение. Различают 2 подзоны степей, граница между которыми проходит по линии Бобров — Саратов, в Заволжье широкой дугой огибает с

севера Общий Сырт и через Бугуруслан и Стерлитамак достигает Западносибирской низменности, в пределах которой проходит в целом по линии Троицк — Омск — истоки Оби и располагается, таким образом, преимущественно в северном Казахстане.

К северу от этой линии находятся **разнотравные степи**. В сущности это область перехода от летнезелёных лиственных лесов к безлесным степям. В ней располагаются многочисленные инклавные лесной растительности, и потому её вполне уместно называть **лесостепной подзоной**. В собственно степных сообществах этой подзоны произрастают многочисленные виды трав, часть из которых обитает и на лугах лесной зоны. В растительном покрове преобладают двудольные растения, или так называемое разнотравье. Из однодольных характерны широколистные злаки, не образующие плотных дерновин: береговой костер *Bromopsis riparius*, пушистый овсец *Helictotrichon pubescens*, Шеллиев овсец *H. schellianus*, Делявиниева кёлерия *Koeleria delavignei*, рыхлокустовая степная тимофеевка *Phleum phleoides*; дерновинные изящная кёлерия *Koeleria gracilis*, типчак *Festuca sulcata*, перистый ковыль *Stipa pennata* встречаются спорадически и не определяют общий облик степи.

В пределах этой подзоны можно различить **западные разнотравные степи** на Среднерусской возвышенности, в которых встречаются только европейские флористические элементы. К востоку от них находятся простирающиеся от Окско-Донской равнины до Урала **приволжские и заволжские разнотравные степи**, в которых заметную роль играют евросибирские флористические элементы, в особенности в Заволжье: сибирская крупка *Draba sibirica*, волжский подвид алтайского колокольчика *Campanula altaica ssp. wolgensis*, полыни шелковистая *Artemisia sericea*, широколистная *A. latifolia* и армянская *A. armeniaca*. **Зауральские разнотравные степи** от Урала до Ангары отличаются от европейских значительно меньшей ролью злаков в сложении растительного покрова при полном отсутствии такого характерного для восточно-европейских

разнотравных степей вида как береговой костёр *Bromopsis ripanus*. Зато в них более значительна роль видов, типичных для лугов лесной зоны.

Южная подзона степной зоны — это **подзона ковыльных и ковыльно-типчаковых степей** с безраздельным господством узколистных злаков, образующих плотные дернины — крупные у ковылей *Stipa* и мелкие у изящной кёлерии *Koeleria gracilis*, гребенчатого пырея *Agropyron cristatum* и типчака *Festuca sulcata*; разнотравье менее разнообразно, чем в северной подзоне, и не определяет облик степей. В **волжско-донских степях** главную роль играют Лессингов ковыль *Stipa lessingiana* и тырса *S. capillata*. **Заволжским ковыльным степям** свойственно господство узколистного *Stipa stenophylla* и краснеющего *S. rubens* ковылей, наряду с которыми существенное значение в сложении растительного покрова приобретает узколистный плотнокустовой пустынный овсец *Helictotrichon desertorum*. **Зауральские ковыльные степи** развиты главным образом в Казахстане, а на территории России представлены слабо. Для них характерно преобладание краснеющего ковыля *Stipa rubens*, тогда как Лессингов ковыль *S. lessingiana* в сложении растительного покрова играет незначительную роль. В этих степях полностью отсутствует поникший шалфей *Salvia nutans* — один из самых типичных элементов восточно-европейских степей. Своеобразие **предкавказской Сальской степи**, занимающей Кумо-Манычскую впадину, составляет массовое развитие украинского ковыля *Stipa ucrainica* при общем сильном обеднении видового состава степи.

Для **даурских степей** по Селенге и междуречью Онона и Аргуни типичны монодоминантные заросли узколистных злаков: Крыловского ковыля *Stipa krylovii*, изящной кёлерии *Koeleria gracilis*, гребневидного пырея *Agropyron pectinatum*, китайского востреца *Leymus chinensis*, растопыренного змеевика *Diplachne squarrosa*, кистистого мятлика *Poa botryoides*, — а также твердоватой осоки *Carex duriuscula*. Из разнотравья характерны холодная полынь *Artemisia frigida*, карликовая стеллера *Stellera*



*chamaejasme*, тонколистная лилия *Lilium tenuifolium*, виды красоднева *Hemerocallis*.

### 3.4.6. Зона пустыни

Эта зона занимает незначительную часть территории России к югу от Волго-Донского канала охватывая Ергени и Прикаспийскую низменность от дельты Терека до Волги; по левобережью Волги она простирается от Каспийского моря до широты Камышина.

**Почвы.** В условиях типичного для пустынь дефицита влаги минеральные соли и гумус не вымываются из верхних почвенных горизонтов. Более того, восходящие токи почвенных растворов местами приводят к обогащению верхних горизонтов хлоридами и растворимыми сульфатами и засолению почвы. Продукция пустынной растительности невелика, поэтому невелико и содержание в почве гумуса. Соответственно этим особенностям почвообразовательного процесса развиваются **светло-каштановые** или **бурые** почвы.

Несмотря на то, что пустынная зона представлена в России небольшим фрагментом, в его пределах выделяют 2 подзоны. Северо-западная, переходная к степи **подзона полупустыни** простирается на юг вдоль Волги до широты Харабали и по Ергеням до Терека. В её пределах встречаются участки ковыльной степи, но основную часть площади покрывают пустынные злаковые и полынные формации. Основными компонентами злаковых формаций являются типчак *Festuca sulcata* и тысячелистниковый ромашечник *Pyrethrum achilleifolium*. К ним также приурочены гребенчатая кёлерия *Koeleria cristata*, гребенчатый пырей *Agropyron cristatum*, сарептский ковыль *Stipa sareptana*, седая полынь *Artemisia incana*, распростёртая кохия *Kochia prostrata*, мохнатый солонечник *Linosyris villosa*, несколько видов лука *Allium* и другие виды. Характерный облик полынной формации придаёт чёрная полынь *Artemisia pauciflora*. Совместно с ней обитают монпельйская камфоросма *Camphorosma monspeliensis*,

простёртая кохия *Kochia prostrata*, татарский солонечник *Linosyris tatarica*, пшеницевидный пырей *Agropyron triticeum*.

Юго-восточная **подзона** собственно **пустынь** располагается в Прикаспийской низменности восточнее Ергеней и поднимается вдоль Волги до Харабали. На глинистых почвах этой подзоны располагаются полынно-солянковые пустыни из чёрной полыни *Artemisia pauciflora* с биюргуном *Anabasis salsa* и коктепеком *Atriplex cana*, в которых произрастает также ещё несколько видов полыней *Artemisia* и солянок из родов солянка *Salsola*, климакоптера *Climacoptera*, сведа *Suaeda*, сарсазан *Halocnemum strobilaceum* и др. На песчаных почвах встречаются виды джужгуна *Calligonum*, песчаной акации *Ammodendron*, селина *Aristida*.

#### **3.4.7. Интразональная растительность**

Зональная растительность всегда сочетается с сообществами, не проявляющими узкой приуроченности к определённой зоне и встречающимися в нескольких зонах, причём местами они получают значительное развитие и в существенной мере определяют облик растительного покрова обширных территорий.

К такого рода сообществам относятся разного типа **болота**, встречающиеся в определённых формах рельефа по всем зонам, но особенно развитые в тундровой и таёжной зонах. При этом они по существу определяют весь облик растительности многих европейско-западносибирских тундр и западносибирской тайги.

Столь же широко распространены **луга**, но их состав более разнообразен и несёт печать зональности и, кроме того, в большей степени, чем растительность болот, отражает флористические различия регионов. Различают регулярно заливаемые паводками поёмные и незаливаемые суходольные луга. Поёмные луга по крупным рекам, по-видимому, способны существовать неопределённо долго, поддерживаемые мощными разливами реки, нарушающими ход сукцессии. Суходольные луга лесной

зоны — достаточно эфемерны и представляют собой типичные вторичные сообщества, в естественном состоянии быстро зарастающие лесом<sup>14</sup>. Однако в тундровой и степной зонах суходольные луга существуют неопределённо долго, вероятно, вследствие непригодности занимаемых ими биотопов как для зональных степей и тундр, так и для лесных сообществ.

Очень своеобразны **«остепнённые» луга**. Восточной Сибири, обогащённые ксерофильными видами. Они встречаются от южной тайги до тундр и занимают обширные «степные острова» в Якутии по нижнему Вилюю и средней Лене. Специфику **высокотравным лугам** Камчатки, южного Приморья и южного Сахалина придают гигантские травы камчатская таволга *Filipendula kamtschatica*, медвежий дудник *Angelica ursina*, сладкий борщевик *Heracleum dulce* и некоторые другие, достигающие высоты 1,5-3 метров. На низменных берегах морей развиваются приморские луга из галофитных растений, среди которых наиболее обычны европейский солерос *Salicornia europaea*, приморский подорожник *Plantago maritima* (= *P. salsa*), виды бескильницы *Puccinellia*. Эти же

14 В настоящее время устойчивое существование многих суходольных и поёмных лугов поддерживают выпас скота и сенокос.

или близкие им виды населяют и луга **на солонцах** степной зоны, для которых характерны также виды кермека (роды *Limonium*, *Goniolimon*).

Состав **водной растительности** сильно зависит от гидродинамических характеристик и трофности водоёмов, но в целом довольно однообразен на всей территории России. Однако к северу от лесостепи он обеднён термофильными видами (нет, в частности, плавающей сальвинии *Salvinia natans* и чилима *Trapa*). Наиболее богата термофильными видами водная растительность дельты Волги (четырёхлистная марсилея *Marsilea quadrifolia*, орехоносный лотос *Nelumbo nuciferd*) и юга Приморья

(устрашающая евриале *Euryale ferox*, Шреберова бразения *Brasenia schreberi*). В степной и пустынной зонах часть водоёмов обогащена солями, и в них поселяются галофильные водные растения (некоторые виды узколистных рдестов *Potamogeton*, наяды *Najas*).

Хозяйственная деятельность человека привела к серьёзным изменениям растительности во многих областях нашей страны. При этом не только были разрушены естественные зональные и интразональные растительные сообщества, но и сложились группировки видов, для которых разрушительная деятельность человека оказалась благоприятной. В результате в настоящее время огромные площади в России заняты **группировками рудеральных растений**, активно заселяющих любые участки с нарушенным растительным покровом. Состав этих группировок неодинаков и нестабилен, но выявить какие-либо географические закономерности рудеральной растительности очень сложно, так как она сильно зависит от интенсивности и особенностей хозяйственной деятельности, интенсивности и направлений транспортных потоков, которые в современной России крайне нестабильны. В целом в рудеральных группировках повышена доля южных заносных видов, в том числе из иных флористических областей — главным образом, из Средиземноморской и северо-американских. Рудеральную растительность, очевидно, следует относить к разряду интразональной.

#### **4. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ**

Эволюционная проблематика традиционно занимает место приоритетных интересов в современной биологии. Представления о ходе и механизмах эволюции высших таксонов, или макроэволюции составляют предмет многочисленных острых дискуссий, которые, однако, странным образом почти всегда обходят стороной вопрос о географической

приуроченности макроэволюционных процессов — а ведь совершенно очевидно, что эволюция высшего таксона происходит во вполне определённом месте на Земле. Анализ распространения наземных сосудистых растений в прошлые геологические эпохи, проведённый С. В. Мейеном, показал, что классы, значительное большинство порядков и многие семейства вначале населяли тропическую зону и лишь много позднее вселились в северные и южные внетропические регионы (рис. 40).

Для объяснения этого феномена С. В. Мейен привлёк чисто умозрительную и потому мало популярную прежде гипотезу **экваториальной помпы**

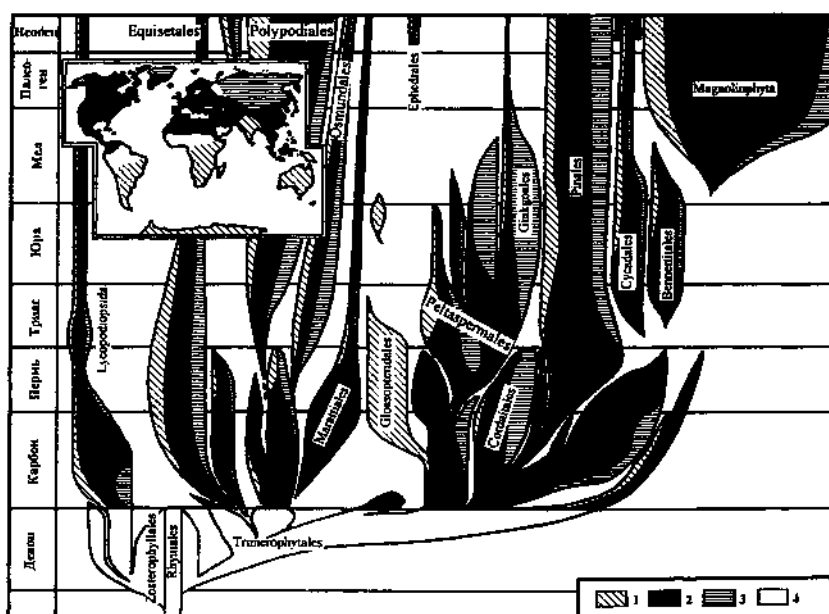


Рис. 40. Географическая приуроченность основных филогенетических линий высших растений (по С.В. Мейену, 1987, упрощено).

Ф. Дарлингтона. Согласно этой гипотезе, возникновение новых форм наиболее активно происходит в тропических экосистемах, чему способствуют высокая стабильность окружающей среды и высокое биоразнообразие. Возникающие более продвинутые таксоны постепенно расселяются во внетропические регионы — процесс, особенно активный в периоды глобального выравнивания климата на планете. При заселении внетропических областей также идёт формирование новых таксонов, но на достаточно низком таксономическом уровне, причём при этом не

происходит конституционального прогресса. Кроме того, возникающие в тропиках новые, продвинутое таксоны конкурентно вытесняют прежние формы. Сначала это случается, естественно, в тропической зоне, а позднее — по мере расселения новых форм из тропиков — во всё более высоких широтах обоих полушарий.

В результате сплошной тропической ареал таксона разделяется на два изолированных, постепенно расходящихся участка: возникает биполярный дизъюнктивный ареал, фрагменты которого смещаются к противоположным полюсам. Такое биполярное смещение таксона из тропической зоны напоминает спрединг океанического дна из срединно-океанических хребтов и потому было названо С. В. Мейеном «**фитоспредингом**». Следствием фитоспрединга должно быть упорядоченное размещение на Земле таксонов разной степени эволюционной продвинутоности: в тропической зоне обитают самые высоко организованные таксоны, а чем ближе к полюсам, тем более архаичны обитающие там таксоны. И действительно, палеонтологические данные показывают, что на протяжении всего времени существования наземных сосудистых растений их архаичные формы длительно сохранялись именно во внетропических областях Земли — явление, которое С. В. Мейен назвал «**внетропическим персистированием**». Таким образом, макроэволюцию наземных сосудистых растений образно можно сравнить с расположенной в экваториальной зоне помпой, то и дело выплёскивающей в биполярных направлениях всё новые и новые таксоны.

Хорошо объясняя ряд твёрдо установленных фактов, гипотеза экваториальной помпы не объясняет некоторые не менее прочно подкреплённые фактами особенности географического распространения таксонов. Так, например, по всем известным в настоящее время данным, получается, что некоторые таксоны высокого ранга скорее всего возникли не в тропической зоне; в частности, происхождение наиболее крупного современного таксона высших растений — покрытосеменных *Magnoliophyta* — приурочивают к району современных Внутренней Монголии и Монголии, в мезозое

располагавшихся в более тёплой, чем сейчас, но всё же внетропической зоне. Архаичные таксоны в массе своей действительно избегают тропиков, но чёткого градиента возрастания архаичности флоры от тропиков к полюсам нет. Архаики концентрируются в субтропиках, отчасти проникая в тепло-умеренные зоны, а умеренные и холодные области Земли не более богаты архаичными формами, чем тропики.

Для того, чтобы разъяснить эти факты, В. В. Жерихин предложил гипотезу **зональной стратификации**. Она основана на ныне хорошо известном явлении изменения зональности климата в истории Земли. Свойственный нашему времени резкий температурный градиент от экваториальной области к приполярным областям и вызванная этим чёткая зональность климатов и биот были характерны также для неогена и позднего палеозоя. А вот в мезозое и почти на всём протяжении палеогена градиент температур был сглажен, тропическая климатическая зона как таковая не существовала, и на большей части Земли климат был близок к современному субтропическому и/или тепло-умеренному. В таких условиях в разных местах, вовсе необязательно лежавших в тропической географической зоне, формировались новые таксоны высокого ранга, широко расселявшиеся по Земле вследствие выравнивания на ней климатических условий. Начавшиеся в конце палеогена охлаждение приполярных областей и разогрев тропической зоны вызвали замену флор на этих территориях. Только в субтропических и тепло-умеренных областях, где климат изменился мало, смогли сохраниться в значительном числе архаичные формы.

Из этой гипотезы следует, что и тропическая, и холодно-умеренная флоры в равной степени производны от исходно теплоумеренно-субтропической. Однако это не позволяет понять, почему всё-таки возникновение таксонов высокого ранга явно тяготеет к низким широтам и избегает высоких.

По мнению К. Ю. Еськова, обе гипотезы верны, но применимы к

объяснению макроэволюционных процессов в разные периоды истории Земли, различающиеся зональностью климата. Действительно ли данное мнение представляет собой обобщающую концепцию, снимающую противоречия между обеими гипотезами, или это — тривиальный паллиатив, должны показать дальнейшие исследования как самих макроэволюционных событий, так и того географического и биогеографического фона, на котором они происходят.