

51400/18
3-23
В. С. ЗАЛЕТАЕВ

ЖИЗНЬ В ПУСТЫНЕ



Залетаев В.С. 'Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы)' - Москва: Мысль, 1976 - 271 с.

"MYSL" PUBLISHING HOUSE MOSCOW, 1976

V. S. ZALETAEV

LIFE IN THE DESERT

(GEOGRAPHICAL-BIOGEOCOENOTIC
AND ECOLOGICAL PROBLEMS)

Заведующий редакцией И. В. Козлов

Редактор Ю. П. Митяева

Редактор карт О. В. Трифонова

Младший редактор С. И. Ларичева

Оформление художника М. Н. Сергеевой

Художественный редактор С. М. Полесицкая

Технический редактор Т. Г. Сергеева

Корректор Т. С. Пастухова

Сдано в набор 20 ноября 1975 г. Подписано в печать 15 марта 1976 г.

Формат 84X108 1/32. Бумага типогр. № 1. Усл. печатных листов 14,28.

Учетно-издательских листов 1,17. Тираж 20000 экз. А03636. Заказ № 319.

Цена 1 р. 12 к. Издательство "Мысль". 117071. Москва, В-71, Ленинский

проспект, 15. Ордена Трудового Красного Знамени Ленинградское

производственно-техническое объединение "Печатный Двор" имени

А. М. Горького Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета

Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.

197136, Ленинград, П-136, Гатчинская ул., 26.

20902-113

3 125-76

004(01)-76

ББК 57(069)

3 23

Введение

Все земли пред тобой убоги, пустыня.
Сеиди (XVIII в.)

"Жизнь" и "пустыня" - эти слова могут показаться на первый взгляд несовместимыми, а их соседство и тем более взаимосвязь - ошибкой. В действительности пустыни не "пустые" пространства, а область жизни, полная ее своеобразных проявлений, тонких приспособлений животных и растительных организмов и их объединений - биоценологических комплексов к действительно суровым, экстремальным условиям окружающей среды.

Пустыни характеризуются парадоксальными сочетаниями и контрастными сменами природных факторов: обилием тепла при поразительном недостатке атмосферной и дефиците почвенной влаги, насыщенностью солями и недостатком гумуса в почвогрунтах на огромных пространствах засушливых земель на всех, кроме Антарктиды, континентах Земли.

И вместе с тем пустыни и ее оазисы - области развития древнейших на планете цивилизаций, очагов ранней человеческой культуры и первых шагов прогрессивных форм хозяйства, родина скотоводства, богарного и орошаемого земледелия и нестареющих ремесел - ковроделия и шелкоткачества. Достаточно упомянуть, что известные человечеству цветные фрески, датируемые IV тысячелетием до нашей эры, изображающие диких коз, гепарда и, вероятно, бегущего человека, обнаружены на южной окраине Каракумов, близ Копетдага, в руинах древнего поселения на Песседжикдепе в Туркмении и у Чатал-Гуюка в Турции. Богаты петроглифами скалы в Кызылкумах и других пустынях, всемирной известностью пользуются фрески Тассили Анжер в пустынных горах среди величайшей пустыни мира Сахары. Рисунки древнего человека - свидетели зарождения и развития культуры каменного века, оставившей следы в пустыне, в ее оазисах.

Быть может, не многие знают, что первые оросительные каналы были сооружены в Каракумах уже в III тысячелетии до нашей эры, когда древние земледельцы Геоксюрского оазиса пытались удержать на своих полях воду блуждающей в песках дельты реки Теджен. Следы древних "ферм" и водосборов на такырах известны в пустыне Негев (Ближний Восток) и на Мессерианской равнине (Туркмения). Эта равнина во времена античности и раннего средневековья была возделанным полем с посевами риса и пшени-

цы, с цепью оазисов, соединенных большими и малыми каналами, самый крупный из которых назывался Шахдюз - "царь равнины". Не случайно археологи считают эти земли "страной тысячи городов". Но со временем изменялось течение рек, приходили и уходили племена, и пустыня, оставленная без трудолюбивых рук, поглощала оазисы.

Однако земли древнего орошения веками и тысячелетиями сохраняют не только следы каналов, полей и поселений, но и свое потенциальное плодородие, запасы органического вещества в погребенном культурном слое почвы. Вот почему "оживление" и вторичное использование земель древнего орошения в пустынях перспективно в наши дни и должно предусматриваться в проектах современного гидростроительства, водообеспечения и создания новых оазисов при освоении целины пустынь.

Упоминание о некоторых примерах из истории материальной культуры на территориях, занятых пустынями, сделано с тем, чтобы подчеркнуть возможность и перспективность использования их природных ресурсов. Может возникнуть вопрос: почему площадь пустынь не "окультурена" до настоящего времени и не используется полностью? Ответ следует искать в социальных закономерностях развития общества, с чем связаны этапы развития производительных сил и пространственное смещение на протяжении веков центров сельскохозяйственного и промышленного производства и политической жизни. Площадь оазисов со временем стала недостаточной для растущего населения и его хозяйства. Об изменении обводненности территории аридных зон за исторический период свидетельствуют сухие русла исчезнувших водотоков, узени и узбои Средней Азии и Казахстана, африканские вади и следы исчезнувших оазисов и полей.

Однако не надо думать, что пустыня в далеком прошлом не была пустыней. Как закономерное географическое явление пустынные территории известны по крайней мере с начала третичного периода. Спорово-пыльцевым анализом обнаружена пыльца саксаула, пустынных кустарников и других растений в закаспийских пустынях из отложений третичного времени, что убедительно свидетельствует о длительном существовании засушливого климата и пустынных ландшафтов на территории Средней Азии и части Казахстана. Последнее не исключает вероятности изменений условий обводненности территорий и частичных флюктуации климата, что приводило к достаточно длительному установлению пльвиальных периодов, сменявшихся затем периодами повышенной сухости. Итак, пустыни и полупустыни - это закономерный природный феномен, существование которого на поверхности земного шара определяется особым сочетанием поясно-зональных и региональных, климатических, факторов, вызывающих цепь сложных абиотических и биогенных процессов, совместно формирующих все разнообразие типов и структур засушливых территорий.

Следует сказать, что аридные земли не представляют на Земле редкости. Большинство географов считает, что засушливые и полусушливые земли занимают на нашей планете треть площади материков. В своем капитальном труде "Растительность земного шара" Г. Вальтер (Walter, 1964; перевод тома I на русский язык, 1968) указывает, что "аридные области занимают примерно 35% земной поверхности, причем располагаются асимметрично по обе стороны тропической зоны". Границу между аридными и гумидными областями следует проводить там, "где величина испарения с открытой водной поверхности за год превышает годовое количество осадков".

Общую площадь аридных земель, выделяемую по особенностям растительного покрова, Г. Шантц (Schantz, 1957) определяет также равной 35% суши, а по климатическим характеристикам - 36%. К собственно пустыням (аридным землям) специалисты ЮНЕСКО и ФАО относят 23% площади континентов (Stamp, 1964). По мнению советских географов, жаркие пустыни и полупустыни занимают на Земле 22% суши, т. е. около 31,4 млн. км² (Петров, 1973). При этом в составе указанной площади не учитываются высокогорные "холодные пустыни" Тибета, Памира и Тянь-Шаня. Более дробные подразделения засушливых территорий по климатическим показателям предлагает П. Мейгс (Meigs, 1957): экстрааридные области - 4% суши Земли, аридные - 15%, семиаридные - 14,6%. Таким образом, на долю пустынь приходится 19% - 20 млн. км², а вместе с полупустынями - 33,6%.

В настоящее время обширные пространства аридных зон населяет лишь 4% населения земного шара, но процесс их освоения и заселения уже начался. На долю засушливых земель в СССР приходится около 300 млн. га (Федорович, 1963): в Средней Азии, Казахстане, Северном Прикаспии и Закавказье. Из них примерно 211 млн. га занимают пустыни различных типов, расположенные в Азиатской части нашей страны. Эти бескрайние просторы под безоблачным небом хранят колоссальные энергетические ресурсы в виде доступной для эксплуатации солнечной энергии, энергии ветра, запасов нефти и природного газа в недрах. Здесь имеются возможности использования в гидроэнергетических целях глубочайших бессточных впадин Мангышлака, как, например, Карагие (132 м ниже уровня Мирового океана), при превращении их в водоемы (Геллер, 1949, 1957).

Учитывая наличие мощной энергетической базы в сочетании с огромными пространствами, способными при правильном обводнении стать полями хлопка, пшеницы и риса, оазисами, высоко продуктивным круглогодичным пастбищем, облесенным саксаулом, нельзя не оценить высокую перспективность освоения засушливых зон в народнохозяйственных целях, в интересах экономики всей страны.

Развитие биоты и биогеокомплексов на столь обширной территории, характеризующейся общностью основных типов взаимодействия главней-

ших факторов географической среды - тепла и влаги, отличается присущей только ей специфичностью. Вместе с тем в пределах "аридного типа взаимодействий", в разных зонах и провинциях засушливых земель, развитие группировок организмов протекает несходными путями.

Вот почему биогеографические, биологические и географо-ценоотические исследования представляют собой фундаментальные разделы пустыневедения, без участия и развития которых невозможен взгляд в будущее аридных земель, их научно обоснованное, правильно планируемое освоение. Осознание этого положения и учет его в конкретных проектах и деятельности по освоению пустынь и полупустынь - обязательное условие успеха их комплексного освоения.

Долгосрочный экологический и географо-ценоотический прогноз, эшелонированный по этапам освоения, представляет собой необходимый раздел работ при обводнении пустынь, организации любых форм хозяйств, при промысле диких животных или усилении эксплуатационных нагрузок на естественные пастбища. Создание специальной службы комплексного географо-биологического прогноза в центральных планирующих органах республик должно стать важной задачей при осуществлении крупных проектов освоения ресурсов засушливых зон.

Засушливые земли мира можно назвать "аридным резервом биосферы", резервом почти незатронутых человечеством возможностей для расширения зоны жизни, сферы приложения полезного труда, дополнительных возможностей подъема экономики и соответственно прогресса культуры слаборазвитых стран Азии и Африки. Широкое проведение биогеографически и экологически обоснованной современной системы мелиорации позволит эффективно мобилизовать высокие биопродукционные потенции аридных зон. В этой связи особенно важны: 1) учет природно-зональной специфичности процессов в естественных и нарушенных человеком природных комплексах в целях прогноза путей повышения их биологической продуктивности; 2) мелиорация земель на биогеоценоотической основе (тип "биогеоценоотической мелиорации"), предусматривающая моделирование или создание прежде всего зонально-типичных схем биогеоценозов; 3) обводнение территорий, строго дозируемое, экологически и биогеографически планируемое, допускающее инженерное регулирование пуска воды и образование минимальных, лишь необходимых новых открытых акваторий.

Современный этап промышленного освоения пустынь начался с разведки и разработки полезных ископаемых, в первую очередь с добычи нефти и газа. Это привело в некоторых странах Африки и Азии к разрушению природных комплексов и расхищению биологических ресурсов (L. Richter, 1957; N. Richter 1958; Pond, 1962; Викторов, 1969), что оказалось результатом непланового хозяйствования в пустынях на капиталистической основе.

Правильное использование биологических ресурсов пустынь с самых начальных его этапов должно вестись параллельно с мерами по охране природы и на мелиоративной основе, способной внести элементы интенсификации даже в такие традиционные формы хозяйства, как богарное земледелие (с помощью дождевания) и скотоводство (участково-загонная система на улучшенных пастбищах). Именно эти принципы осуществляются при освоении пустынь в Советском Союзе.

Особенностью современного этапа использования природных ресурсов пустынь, преимущественно афроазиатских, остается значительное опережение темпов широкого применения новой техники при разведке и промышленной разработке полезных ископаемых по сравнению с темпами развития комплексных научных эколого-географических и биологических исследований, представляющих собой единственную основу ближних и долгосрочных прогнозов изменений окружающей среды (Залетаев, 1968). Вредность подобной диспропорции в деятельности общества при новом освоении земель очевидна. Поверхностность, слабость, а порой отсутствие научных прогнозов в капиталистических странах приводят к необоснованному планированию масштабов и форм инженерных работ, к ошибкам в эксплуатации природных ресурсов и в итоге к трудно исправимым длительным нарушениям в природной среде и крупным непроизводительным затратам в экономике. Примеры этого можно наблюдать в Сахаре и Ливийской пустыне (Pond, 1962).

Тем не менее перспективность освоения аридных земель ныне осознается специалистами разных стран и ООН. В статье "Проблемы размещения ресурсов при освоении аридных районов" М. А. Макс-Ниф (Max-Neef, 1971) отметил, что крупнейшим потенциальным источником производства продовольствия в будущем станут аридные и семиаридные районы, моря и океаны. Во многих работах географов и биологов уже ныне дается экономическая оценка ресурсов дикой флоры пустынь (лекарственных, волокнистых, пищевых и других видов растений), естественных пастбищ, поверхностного стока в глинистых пустынях для развития сельского хозяйства, ресурсов животного мира и животноводства. Ведутся прогнозные расчеты экономической эффективности инженерных проектов обводнения пустынь. "Природные богатства многих районов пустынь разведаны и использованы лишь частично, но темпы освоения пустынь возрастают с каждым годом. Территории пустынь становятся неотъемлемой частью общего баланса мировой экономики" (Петров, 1973). Таким образом, будущее аридных земель тесно связано с будущим человечества, с его насущными проблемами странства, продовольствия, здоровья, трудовой занятости и благосостояния.

Опыт советских республик Средней Азии и Казахской ССР показал возможности и перспективность создания в пустынях новых крупных со-

временных городов (Небит-Даг в Туркмении, Навои в Узбекистане, Шевченко в Казахстане и др.), промышленных узлов и поселков городского типа, новых оазисов, крупных земледельческих и скотоводческих хозяйств и курортов (Байрам-Али, Арчман, Молла-Кара и др.). Изучаются условия и уже проводятся работы по сохранению и вторичному использованию приоазисных нарушенных песков (Бабаев, 1972). Региональное изучение природы и естественных ресурсов засушливых земель нередко приобретает значение комплексного зонально-прогностического исследования, имеющего применение при практическом освоении крупных пустынных областей.

Вспоминая слова туркменского поэта XVIII в. Сеиди о величии пустыни, приведенные в эпиграфе книги, мы можем сказать нынче, что оно не только в ее просторах, в ее неоглядных пастбищах и истории, величие пустыни - в ее людях, в ее настоящем и будущем.

За последние четверть века как в нашей стране, так и за рубежом было опубликовано несколько десятков обобщающих монографий и ценных сборников по крупным разделам природоведческого изучения пустынь, от вопросов физической географии, палеогеографии и геоморфологии пустынь до обзоров почв, растительности и животного мира отдельных пустынных областей, зоогеографических, фаунистических и флористических анализов, рассмотрения жизненных форм и экологии видов и групп организмов.

Минувшие пятнадцать лет ознаменовались усилением прикладных медикобиологических и сельскохозяйственных исследований и теоретической и практической разработкой накапливающегося опыта освоения пустынь. Все большее внимание уделяется экономической оценке природопользования в специфической природной обстановке пустынь и подготовке крупных макрорегиональных проектов преобразования природы засушливых областей (например, проект межбассейнового перераспределения стока северных и сибирских рек, предусматривающий направление части их вод на засушливые земли Казахстана и Средней Азии).

Количество только отечественных исследований и публикаций исчисляется ныне тысячами. Вместе с тем такие вопросы, как структура пустынных биогеоценозов, сравнение их схем в разных зонах и общая оценка реакций организмов и природных комплексов на антропогенные воздействия, оказываются еще слабо разработанными. Существенные пробелы имеются и в аутэкологических исследованиях, касающихся распространения и биологии многих видов растений, беспозвоночных животных, некоторых позвоночных и в особенности микроорганизмов, а также в анализе микробиологических процессов в условиях разных градаций аридности.

Однако рассмотрение всех разнообразных и сложных вопросов биогеографии, экологии и природопользования в аридных зонах в одной книге представляется утопичным. Учитывая сказанное, автор не ставил перед со-

бой подобной цели, а исходя из 25-летнего опыта биогеографического и экологического исследования пустынь, касается в этой книге лишь фрагментов биогеоценотического изучения закаспийских и прикаспийских пустынь и полупустынь в качестве примера сравнительного анализа зональных биогеоценотических структур. В книге представлены также очерки распространения и экологии немногих избранных видов птиц и млекопитающих и намечается ряд теоретических эколого-географических вопросов быстро изменяющейся в процессе хозяйственного освоения окружающей среды в порядке их постановки.

Автор хотел бы надеяться, что концепция целостности зонально-провинциальных природных комплексов и мысль о географической специфичности биогеоценотических реакций на воздействия, нарушающие природные связи, послужат в деле дальнейшей коллективной разработки проблем и практических мероприятий по рациональному освоению засушливых земель в нашей стране и охране их природы.

Часть I. Пустыни как среда жизни

Эколого-зоологическое изучение пустынь и биогеоценотические аспекты исследований

Направления и этапы

В комплексе географического и биологического изучения пустынь в СССР зоогеографическим и эколого-зоологическим исследованиям принадлежит заметная роль. Это относится как к сумме завершенных работ и ныне проводящихся исследований, так и к перспективам развития эколого-зоологического раздела пустыневедения, включающего крупные и актуальные научные проблемы. Следует отметить, что важнейшей тенденцией в зоологическом изучении пустынь оказывается все более комплексная постановка вопросов и тесная связь практических работ с социально-экономическими аспектами освоения аридных зон.

Зоологическое изучение пустынь включает традиционные фаунистические исследования, и по сей день актуальные и имеющие фундаментальный характер. Они проводятся на современном научном уровне зоологами Средней Азии, Казахстана и центральных академических учреждений и университетов Москвы, Ленинграда, Новосибирска, медицинских зоологов Саратова и других научных центров. Большой научный интерес и практическую ценность имеет изучение экологии отдельных видов животных, их популяций и биоценотических группировок; этологии, морфологии, адаптогенеза, экологической физиологии и экспериментальной физиологической биохимии животных в плане проблемы взаимодействия организма с окружающей средой в экстремальных условиях засушливых зон. Эти исследования служат целям изучения общих и специальных вопросов теории органической эволюции и задачам совершенствования таксономической системы животного мира. Они являются теоретической базой акклиматизационных работ и практической деятельности по преобразованию животного мира, культурных земель в пустынных зонах.

Вопросы изучения биогеоценотического значения животных, определение положения и функциональной роли видов в структурной организа-

ции зональных типов биогеоценозов, средообразующая деятельность позвоночных и беспозвоночных, энергетическая роль их в различных трофических системах и другие сложные вопросы экологии природных систем ныне выдвигаются в качестве важнейших задач зоологической науки в Средней Азии и Казахстане. Для современных биогеографических и эколого-зоологических работ характерно обновление и усложнение методик, внимание к количественной оценке природных процессов и вторичной биологической продукции, математическая обработка полевых и экспериментальных данных и тенденция к широкому применению эксперимента и тонких физиолого-биохимических анализов в физиологической экологии позвоночных животных. Зоогеографические исследования становятся все более экологичными и проводятся на широкой биогеографической основе, а изучение биогеоценотической средообразующей деятельности животных включает анализ комплекса факторов среды (динамику химизма почв, эоловые процессы и микроклимат).

Важное научное и практическое значение имеют специальные и прикладные направления зоологических исследований:

1. медицинская зоология (теория природной очаговости трансмиссивных заболеваний животных и человека и разработка мер профилактики и борьбы с особо опасными инфекциями);
2. паразитология (гельминтология, изучение эктопаразитов позвоночных и паразитических насекомых);
3. биологическое повреждение продуктов и материалов в аридных районах (термитами, грызунами и др.).

Особую актуальность приобретают ныне вопросы научно-теоретической разработки и практического изучения фауны "культурного ландшафта" и исследования тех процессов перестройки животного населения, которые происходят при широком освоении новых земель и их природных ресурсов. Создание грандиозной системы каналов, водохранилищ и оросительной сети, новых оазисов, населенных пунктов и обширных пространств сельскохозяйственных угодий вносит существенные, а местами коренные изменения в природную среду аридных областей на огромных территориях.

Большой научный интерес и первостепенное значение приобретает разработка сложной проблемы трансформаций экологии и этологических реакций организмов, происходящих на фоне и в результате деформации природных процессов и их ускорения при резко усиливающемся в эпоху

научно-технического прогресса технoхимическoм воздействии на природу пустынных зон.

Проникновение хозяйственной деятельности людей и временного населения в глубинные районы пустыни, перевыпас на пустынных пастбищах, сведение саксауловых лесов и резкое сокращение запасов диких копытных пустыни (в первую очередь джейранов) ставят перед зоологами задачу разработки путей сохранения естественных зоокомплексов, охраны и восстановления популяций ценных промысловых животных и исследование тенденций изменения экологии животных в новых условиях. Последнее в особенности важно в плане выявления скрытых биологических свойств видов, возможности перехода некоторых из них к использованию ранее не свойственных им кормов, что может превратить практически нейтральные виды в новых вредителей посевов, гидросооружений и промышленных объектов (обгрызание изоляционных материалов электропередач, рытье ходов в дамбах и плотинах и т. п.). Это направление работ успешно развивается в исследованиях по термитам (Институт зоологии АН Туркменской ССР и др.) и грызунам (научные учреждения разных ведомств Среднеазиатских республик и Казахской ССР).

История зоологического и зоогеографического изучения пустынь включает пять этапов:

1. Первичное познание фауны и зоогеографическое подразделение территории Средней Азии и Казахстана. Этот период охватывает почти столетие, от 20-х годов XIX в. до первого десятилетия XX в.
2. Широкое и детальное изучение всего природного комплекса пустынь и полупустынь Средней Азии и Казахстана в целях освоения и использования природных ресурсов. Оно началось в советское время, в середине 20-х годов, работами комплексных экспедиций СО-ПСа и академических экспедиций. В это время были заложены основы современного знания состава и распределения фауны и собраны данные по численности и экологии животных.
3. Развитие экологических исследований и прикладных отраслей зоологической науки - медицинской и сельскохозяйственной зоологии, создание филиалов Академии наук СССР в республиках Средней Азии и в Казахстане, организация университетов и других высших учебных заведений. Этот этап охватывает предвоенное пятилетие. Тогда были заложены основы подготовки национальных кадров зоологов. Большое значение при этом имела деятельность Среднеазиатского государственного университета в Ташкенте.
4. Расширение и интенсификация работ по изучению фауны и экологии животных и развитие противозидемической службы и паразитоло-

гических исследований в годы Отечественной войны, когда в республике Средней Азии и в Казахстан были эвакуированы центральные научные учреждения и высшие учебные заведения страны. В этот период появляются основополагающие исследования по генезису фауны полярктических пустынь (В. Г. Гептнер, А. П. Семенов-Тянь-Шанский, Г. П. Дементьев, М. К. Лаптев). Организуются государственные заповедники, ведется широкая пропаганда научных знаний.

5. Глубокие стационарные исследования на опытных станциях и в заповедниках и общая интенсификация и расширение спектра работ в связи с программой освоения и преобразования природы пустынь в 50-х годах. Наряду с ростом теоретического уровня работ усилилась их практическая направленность и непосредственная связь с производственными организациями (трест Каракумстрой, совхозы, лесхозы, рыбоводные станции и др.).

Публикуются обобщающие монографии по фауне, экологии и практическому значению млекопитающих, птиц, рептилий, рыб и многих групп беспозвоночных (Дементьев, 1952; Гептнер, 1956; Иванов, 1969, 1966; Крыжановский, 1966; Корелов, 1954, Мекленбурцев, 1958; Медведев, 1970; Шнитников, 1949; Рустамов, 1954, 1958; Долгушин и др, 1961, 1962, 1967; Захидов, 1972; Шукуров, 1952; Залетаев, 1968; Токгаев, 1972; Янушевич, 1961; Богданов, 1964; Афанасьев, 1957; Слуцкий, 1959; Исмагилов, 1959; Нургельдыев, 1972; Абдусалямов, 1973, 1974, 1975; Сухинин, 1971; Ташлиев, 1973, и др.).

Особое внимание уделяется количественным оценкам запасов животных, структуре животного населения и динамике популяций, а также экспериментальным эколого-физиологическим исследованиям адаптации животных к экстремальным условиям среды (Слоним, 1955, 1967; Султанов, 1967, 1970; Васильев, Ефимов, 1970, и др.). С 1964 г. зоологи Средней Азии и Казахстана участвовали в работах по Международной биологической программе, а с 1971 г. - в исследованиях по проблеме "Человек и биосфера", которая включает изучение окружающей среды, условий ее охраны от загрязнений и комплекс вопросов по рациональному использованию природных ресурсов.

В настоящее время внимание зоологов сосредоточено на изучении роли животных в экологических системах и биогеоценозах пустыни (саксауловых лесах, древесно-кустарниковых насаждениях, пастбищах, пустынных горах, тугаях и культурных землях); на определении объема зоопродукции, разработке методов борьбы с переносчиками особо опасных инфекций, с животными, повреждающими продукты и материалы (термиты и др.), и

вредителями сельскохозяйственных культур (хлопчатника и зерновых) и древесно-кустарниковых насаждений.

Интенсивно изучается фауна "культурного ландшафта", пути и динамика ее формирования в условиях обводнения (Гладков, 1958, Гладков, Рустамов, 1967; Птушенко, 1969; Залетаев, 1968; Рустамов, 1969; Дроздов, 1971; Ташлиев, 1973; Кашкаров, Третьяков, 1974, и др.), миграция птиц и зимовочные скопления; успешно разрабатываются теоретические основы и практические рекомендации по акклиматизации дальневосточных растительноядных рыб во вновь созданных водоемах.

Актуальными задачами следует признать создание сети зональных стационаров, в том числе в северных пустынях, организацию новых заповедников (на юго-западе Устюрта и в восточной части Мангышлака, в хребте Большой Балхан, в Центральном Копетдаге, в тугаях Амударьи и на озерах Келифского Узбоя), устройство экспериментальных лесопастбищных хозяйств для создания "регенерационных территорий" на основе биомелиоративных работ и восстановления популяций ценных видов диких копытных (джейран, кулан, аркал).

Принципы биогеокомплексных исследований

Взаимосвязь всех компонентов природного комплекса составляет основу существования биосферы и ее элементарных продуцирующих единиц - биогеоценозов. Они должны изучаться как целостные природные образования, что выдвигает в качестве основной задачи исследование структуры биогеоценологических комплексов, функциональной роли ее отдельных элементов и темпов превращения вещества и энергии в специфических биогеоценологических циклах различных природных зон. Пустыни в этом отношении представляют первостепенный интерес как зона экстремального биоклиматического режима, малочленные биогеоценозы которой дают наилучшие модели для познания общих закономерностей строения, функций и развития биогеокомплексов.

Введение новых форм хозяйства в наше время глубоко изменяет природную обстановку в пустынях и приводит ко вторичному, уже самопроизвольному расширению сферы активно идущих изменений окружающей среды, что несет в себе как полезные, так и вредные для человека и его хозяйства последствия. Правило спонтанного разрастания, как бы "вспухания" изнутри зоны антропогенных нарушений, в природе имеет под собой прежде всего биологическую основу в виде активизации и обновления индивидуальных реакций организмов в измененных условиях и соответственно перестройки связей в биокомплексах, вытеснения одних видов другими и

в итоге существенное изменение видового состава и даже самой структуры комплексов (Залетаев, 1974). Возникновение антропогенных биогеоценозов, в разной степени отклоняющихся от природной схемы комплексов конкретной зоны, вносит изменения в естественные процессы ландшафтообразования и может вызывать зарождение "агрессивных природных процессов" (Викторов, 1969), таких, как дефляция и развевание песков в местах, где была уничтожена древесно-кустарниковая растительность, в первую очередь саксауловые леса, и стравлен покров трав перевыпасом, или там, где возник перенос и рассеяние солей с сильно нарушенным прохождением транспорта пухляков в глинистой пустыне (Викторов, 1965). Подобные явления наблюдаются при разрушении гипсовой корочки на так называемых "феш-феш" - скоплениях рыхлых продуктов выветривания гипсоносных пород в пустынях Северной Африки (Richter L., 1957; Richter N., 1958; Pond, 1962). Разрушение пухлого гипсоносного субстрата колесами автомашин в этих условиях становится "источником выноса огромных масс гипсовой пыли и очагами возникновения соляных бурь".

Естественным следствием развития "агрессивных природных процессов" оказывается возникновение достаточно обширных территорий, на которых происходит деградация биоккомплексов под влиянием движения песков либо прогрессирующего засоления почвогрунтов как на основе ветрового переноса солей, так и на основе выпота их при подъеме грунтовых вод в орошаемой зоне вдоль каналов и на плохо дренированных полях. Параллельно с ухудшением состава и снижением обилия растительного покрова местами резко обедняется животное население, что обуславливается выпадением из состава растительных группировок кормовых растений для некоторых видов, нарушением трофических цепей и общими изменениями экологической обстановки. Этот процесс усиливается неконтролируемым и нерегламентированным по сезонам промыслом крупных млекопитающих и птиц, включая не только охотничьи виды, но и всех крупных по размерам, в том числе и биологически важных по своей ценотической роли, хищных птиц. Численность последних заметно сократилась за последние два десятилетия.

Непланируемыми последствиями вторжения деятельности людей в легко ранимые экологические связи в пустынях оказывается расширение территорий бросовых земель, оврагов в предгорьях и по окраинам плато и возникновение "биотических бедлендов", т. е. созданных человеком биологически неполноценных территорий, представляющих собой разные стадии дигрессии природных угодий пустыни, утрачивающих свои биопродукционные свойства, качество растительного покрова и животного населения, структуру и в конечном итоге устойчивость биогеоценозов. Ухудшение естественных пастбищ в пустынях при параллельном исчезновении на этих

территориях диких копытных млекопитающих и в общем смысле увеличение дисперсии организмов в пространстве - один из признаков развития "биотического бедленда".

Наряду с этим изменения, вносимые в экологическую среду пустынь плановой хозяйственной, в том числе мелиоративной, деятельностью людей, вызывают в некоторых районах активизацию и мобилизацию биологических потенциалов биогеоценозов, повышение плодородия почв при орошении, увеличение выхода полезной фитопродукции на улучшенных лесонасаждениях пастбищах (местами в 3-4 раза - опыт стационаров в Кола-и-Море Туркменской ССР и на Карнабчуле в Узбекской ССР) и обогащение животного мира в условиях его охраны и рационального пользования (Нечаева, Приходько, 1966; Nechaeva, 1971; Шамсутдинов, 1973; Ташлиев, 1973).

Несмотря на то что "общие запасы элементов питания в почвах аридной зоны обычно невелики... - как отмечают В. П. Костюченко и Г. Н. Лисицына (1973), - почвы в естественном состоянии обладают плодородием, которое в условиях орошения становится эффективным". И далее: "...в условиях орошаемого земледелия в почвах появляются новые представители микрофлоры и микрофауны, которые в свою очередь способствуют повышению плодородия почв". Некоторые исследователи выделяют особый генетический тип почв - "оазисный", или "оазисный антропогенный", в связи с тем что свойства, приобретенные почвой под влиянием орошаемого земледелия, сохраняются на протяжении многих веков (Орлов, 1934, 1937; Мишина, 1972).

Не умножая более примеров, отметим, что своеобразии экологии пустынь, ранимость природных комплексов и вместе с тем перспективность использования их биопродукционных возможностей на территориях, еще далеко не освоенных, ставят перед исследователями сложные задачи специализированного биогеоценологического и биогеографического изучения пустынь и полупустынь, что отнюдь не повторяет и не исключает разнообразные исследования отдельных природных ресурсов, биологических приспособлений растений и животных, их морфологии, физиологии и трофических связей, экологии и др.

Интерес к засушливым территориям как к области хозяйственного освоения выявляется уже при кратком перечне основных монографий и сборников, изданных в СССР и за рубежом за последние пятьдесят лет. В числе первых следует назвать материалы Комиссии экспедиционных исследований Академии наук СССР, включающие ценные данные, собранные географами, почвоведом, ботаниками и зоологами в пустынях и полупустынях Средней Азии и Казахстана в 20-х и начале 30-х годов нашего века.

Среди выдающихся ученых - исследователей природы пустынь Азии - следует назвать имена Ф. И. Соймонова, С. Г. Гмелина-младшего, Э. А.

Эверсманна, А. Лемана, Н. А. Северцова, Г. С. Карелина, Н. М. Пржевальского, М. Н. Богданова, А. П. Федченко, Б. А. Федченко, П. К. Козлова, В. И. Роборовского, П. Н. Семенова-Тян-Шанского, Ч. Валиханова, М. А. Бутиловой, А. М. Никольского, К. И. Максимовича, Н. А. Зарудного, В. Н. Бостанжогло, П. П. Сушкина и др.

В качестве главных особенностей исследования пустынь советского времени следует прежде всего подчеркнуть их масштабность, плановость и комплексность.

Предмет научного прогнозирования экологической судьбы пустынь и полупустынь составляют возможные направления и тенденции изменений биогеокомплексов под влиянием "химико-технологического пресса" современной цивилизации, условия активизации тех механизмов природных связей, которые имели в прошлом (при обычных, естественных темпах развития природной среды) лишь подчиненное значение, повышенная сукцессионность и ускорение темпов изменений растительного покрова и животного населения при вторжении хозяйственной деятельности людей. Основой научного прогнозирования служат биоконкомплексные - биогеоэкологические и биогеографические - исследования, дополненные экономическим анализом развития природно-социальных комплексов.

Тенденции развития исследований в целях комплексного познания природы аридных земель и их ресурсов оказываются общими как в СССР, так и за рубежом. Повсюду в мире в настоящее время ощущается потребность сопряженных естественнонаучных и социологических исследований (Kellogg, 1957).

Несмотря на значительный размах и крупные достижения в изучении природных ресурсов пустынной зоны, современное состояние биоконкомплексных исследований аридных территорий СССР еще требует серьезного улучшения и расширения.

Большой интерес представляют биоконкомплексные работы, организованные на научных стационарах Института пустынь АН Туркменской ССР, уже давшие интересные публикации; разносторонний исследовательский комплекс осуществлен Ботаническим институтом АН СССР при участии Зоологического института АН СССР, Института пустынь АН ТССР, Института зоологии АН ТССР и Лаборатории лесоведения АН СССР на базе Репетекского заповедника.

Значительным достижением оказался выход в свет коллективной монографии "Растительные ресурсы и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана", представляющей собой итоги специализированных биоконкомплексных работ ученых Ботанического и Зоологического институтов АН СССР в 1957-1962 гг. В исследованиях по проблеме "Комплексное

изучение и освоение пустынных территорий Средней Азии и Казахстана" принимают участие около 60 научных учреждений.

Имеющиеся ботанические, почвенные и зоологические материалы могут быть использованы в биогеоценотических целях. Вместе с тем безусловно необходима постановка специальных биогеоценологических исследований в пустынях и полупустынях как основа научного прогноза при освоении их земель.

Основные понятия. Биогеокомплексы понимаются как экологические системы разного объема, включающие все живые индивиды, продукты их метаморфоза, последствия жизнедеятельности, а также абиотические факторы, входящие в контакт с живыми компонентами и участвующие в той или иной мере в круговороте вещества и энергии.

Главный объект биогеокомплексного изучения - биогеоценоз, представляющий собой элементарную экологическую систему, способную к достаточно устойчивому существованию и автономному развитию. Он принимается в понимании В. Н. Сукачева (1942, 1964) и Н. В. Дылиса (1967, 1972). Биогеоценоз рассматривается как основная единица продуцирующего слоя биосферы, аккумулирующая главнейшие его свойства. Биогеоценозы существуют в своих зонально-специфических формах - зональных типах биогеоценозов. Зональные типы биогеоценозов могут иметь разную глубину зональной специфичности в силу различий их естественного возраста и сформированности. В результате антропогенных деформаций живого покрова пустынь возникают измененные, нарушенные и даже вовсе новые биогеоценозы.

Биогеоценозы в их динамическом единстве слагают биогеоценотический покров планеты, представляющий собой биопродуцирующий слой биосферы - "продуктосферу". Комплексное изучение биогеоценотического покрова включает анализ биогеоценозов как целостных природных образований, их зонально-специфических структур, функциональных связей ценоэлементов и ритмов их взаимодействия. Биопродукционный процесс (с учетом форм консервации органических веществ), характер и темп круговорота вещества и энергии (на основе исследования различных трофических уровней) и процессы "индивидуального развития" - циклогенеза биогеоценозов, становления и распада систем составляют специальный раздел исследований. Кроме того, для биогеографии представляет интерес установление закономерностей формирования естественных группировок биогеоценозов, слагающих природные уголья, урочища и ландшафты.

Принципы исследовательского подхода. Сущность исследования биогеоценозов и экологических систем состоит в изучении взаимосвязей. Именно вскрытие основного механизма взаимодействий представляет главную трудность. В коллективной монографии американских экологов, по-

священной анализу природных систем ("System Analysis in Ecology", 1966), экологическая система определяется как взаимосвязанный комплекс процессов, характеризующийся многочисленными реципрокными (взаимообратными) причинно-следственными связями. При этом подчеркивается то обстоятельство, "что понять систему оказывается возможным лишь при рассмотрении ее в целом" (Wott, 1966).

Если целостность экологической системы крупного масштаба может быть трудно выявляемой, то целостность элементарной экосистемы, или биогеоценоза, принимается в качестве его основного свойства, обуславливающего первый принцип подхода к изучению биогеоценозов как на стадии первичного полевого исследования основных параметров ценотических элементов, так и на стадии построения модели структуры биогеоценоза и схемы функциональных связей его элементов.

Важно понять и в полной мере прочувствовать принципиальную разницу, казалось бы, на первый взгляд идентичных исследований, когда анализируются одни и те же компоненты природного комплекса, только в одном случае это делается как ординарное, частное ботаническое или зоологическое изучение (даже если оно касается сложных популяционных взаимоотношений), а в другом случае - как часть биогеокомплексных работ. Цели и собственно предмет анализа в последнем случае оказываются существенно иными - это изучение биогеоценоза как экологической системы в целом, его морфологической структуры, функциональной роли частей и элементов структуры, а не просто их характеристика как таковых, хотя в обоих случаях изучаются (измеряются, учитываются и т. п.) те же самые биологические объекты и факторы среды. Методические приемы при этом могут быть одинаковыми, различной будет лишь обработка первичных данных и их трактовка.

"Очевидно, - говорит Кеннет Е. Ф. Уотт (Wott, 1966), - что, если мы должны изучать систему в целом, а не коллекцию фрагментов различных систем, мы должны так строить исследование, чтобы оно на каждом шагу ставило своей целью объединение всех фрагментов вместе в конце изыскания". Сущность биогеоценотического подхода заключается также в преимущественном внимании к тем свойствам природных объектов, которые определяют их контакт, связь и, что особенно важно, характер и форму взаимодействия. Отыскание контактно-активных свойств компонентов природного комплекса и функциональных узлов связей - второй принцип биогеоценотических исследований.

Таким образом, внимание к отдельным, подчас малым, но функционально главным свойствам и деталям связей в сочетании с постоянным стремлением к целостной оценке биогеокомплекса как системы дает возможность построить схему структуры биогеоценоза далеко до завершения

детальных, разносторонних и длительных комплексных исследований. Создание схемы структуры биогеоценоза - третий принцип биогеокомплексного исследования, необходимый, ответственный рабочий этап анализа экологической системы, обеспечивающий ускорение и успех дальнейшей работы.

При анализе схемы структуры биогеоценоза наиболее существенными критериями ее оценки должны быть:

1. степень совершенства системы (что неравнозначно уровню сложности, а определяется ее устойчивостью, функциональной пригнанностью элементов, наилучшим использованием пространства);
2. глубина зональной специфичности, т. е. соответствие структуры зональным параметрам природной среды;
3. определение эволюционного возраста структуры (о чем косвенно свидетельствует глубина адаптивных особенностей);
4. установление стадиального состояния, т. е. "индивидуального возраста" в момент исследования, что необходимо для понимания значения смен этапов циклогенеза, а также сезонных и годичных изменений;
5. оценка дизъюнктивности структуры - способности к сохранению жизнеспособности даже при отпадении отдельных частей системы с последующим автономным существованием оставшихся элементов структуры, которые затем могут стать основой для регенерации биогеоценоза в целом.

Функциональный анализ структуры биогеоценоза в целях выявления генеральной схемы его циклики - четвертый принцип биогеокомплексного исследования. Следует особо подчеркнуть, что отыскание биологически активных свойств компонентов природного комплекса и функциональных узлов связей оказывается необходимым условием биокомплексных работ.

Поскольку зональный биогеоценоз представляет собой элементарную, самостоятельную ячейку (и единицу) "биопродуцирующей пленки" в биосфере Земли, каждый биогеоценоз оказывается величиной - природным явлением одного и того же порядка. Изучение особенностей цикла индивидуального развития того или иного биогеоценоза включает оценку сложности схемы цикла, особенностей ритмических процессов, устойчивости цикла и условий его самовоспроизводства.

Оценка биогеоценоза как биопродуцирующей системы - пятый принцип биогеоценотического анализа. Подлинными биопродукционными возможностями системы могут быть вскрыты и исследованы только при знании структурной организации и закономерностей ее циклических процессов.

Однако нередко запасы биологической массы в отдельных биогеоценозах и биологическая продуктивность отдельных компонентов биогеоценоза изучаются ныне вне связи со специализированными биогеокомплексными исследованиями, задолго до установления структуры и циклики данного типа ценоза. Учет продукции биогеоценоза проводится чаще всего для отдельных группировок растений или растительности целых регионов и особо для разных групп животных, их локальных популяций или генераций. Здесь чаще всего не ставят задачи исследования "функциональной судьбы" отдельных категорий биопродукции. Последнее же именно и представляет наибольший интерес.

Изучение биопродукционного процесса в биогеоценозах, его географической специфики в зональных типах биогеоценозов, выяснение строения биопродуцирующих структур и условий их нормального функционирования (ритмики процесса и биопродукционных возможностей разных типов биогеоценозов в условиях оптимального режима и при мелиоративных воздействиях) представляют специальный, трудоемкий по исполнению практически важный раздел биогеокомплексных работ.

Изучение биопродукционных свойств биогеоценозов должно включать наряду с системой учета биомассы продуцирующих систем исследования механизма потенциальных возможностей последних, анализа процессов потребления и консервации вещества, т. е. анализа ценотических путей биопродукции и функциональной роли ее отдельных частей. Только на этой основе можно определить оптимальные нормы искусственного отчуждения доли продукции, не ослабляющие, а в некоторых случаях повышающие интенсивность продукционного процесса и обеспечивающие перспективу длительного существования данной системы. Так, правильно организованная система выпаса не снижает, а повышает биологическую продуктивность пустынных пастбищ, что основывается на закономерных биологических реакциях растительных популяций при изменении их состава. Точно так же популяции животных отвечают повышением репродуктивной активности на изъятие определенной части особей, в результате чего общая численность животных в популяции, например, промысловых зверей не только восстанавливается, но и возрастает. При эксплуатации биокомплекса и изъятии части биопродукции важно учитывать возможность сохранения всего биоценоза как целостного природного образования и его способности к самовосстановлению.

Вопросы правильного, научно обоснованного использования биологической продукции представляют большие трудности как в связи со сложностью и неразработанностью упомянутого выше функционально-ценотического анализа биопродукционного процесса, так и ввиду противо-

речивости социально-экономических и социально-психологических (эмоционально-общественных) аспектов природопользования.

Ненормированное потребление биологической продукции нередко в настоящее время приводит к антропогенным деформациям биогеоценозов, вызывает сдвиги и разрушения в продуцирующих системах, нарушает баланс вещества и энергии и порождает потребность в проведении сложной цепи мелиоративных работ, с тем чтобы последние не только имели целью повышение выхода биопродукции ради ее потребления, но и приобретали чисто компенсаторные и восстановительные задачи.

В этой связи следует отметить, что целенаправленное изменение биогеоценозов и создание искусственных ценотических систем представляют большие трудности и опасность из-за неразработанности комплексного научного прогнозирования как в сфере биогеосвязей, так и в части природно-социального прогноза.

На Межправительственной конференции экспертов по вопросу о научных основах рационального использования и сохранения естественных богатств биосферы, проведенной по инициативе ЮНЕСКО в Париже 4-19 сентября 1968 г., "было предложено внимательно изучать продуктивность естественных экосистем и лучшие способы их пользования, прежде чем попытаться их заменить экосистемами, которые в дальнейшем могли бы быть менее благотворными... была также признана возможность изменения экосистемы в целях улучшения ее продуктивности" (Фразер Дарлинг. Воздействие человека на биосферу).

Важный этап биокомплексных исследований - анализ адаптивности биогеоценоза, включающий отыскание специфических ценотических механизмов устойчивости системы. Для понимания последних большее значение имеет изучение различных сочетаний эволюционно-экологических и морфофизиологических адаптации организмов, слагающих биогеокомплекс. Взаимная адаптированность организмов и возникновение системы функционального дополнения видов в их совокупной роли в биогеоценозе представляют важный показатель слаженности работы и совершенства строения биогеоценоза.

На этом пути возможны важные открытия внутриценозных механизмов групповых приспособлений организмов, которые представляют собой иной уровень (на порядок выше) индивидуального адаптогенеза по отношению к факторам среды. Развитие таких сопряженных групповых адаптации, когда несколько видов образуют объединение ("агрегацию"), или "экологическую сумму", для выполнения одной биоценотической функции, следует называть "эколого-функциональными агрегациями" (ЭФА). Такковы группировки пустынных осок (*Carex physodes*, *C. subphysodes*, *C. pachystylis*), произрастающих совместно (Нечаева, 1961) в местах "экологи-

ческих переломов", т. е. на участках переходного характера, например на границе глинистой и песчаной пустынь, в предгорьях и там, где условия среды проявляют регулярную модуляционность, изменяясь в разные годы в определенном диапазоне. В таких районах у птиц наблюдаются флюктуации границ ареалов (Чельцов-Бейбутов, 1957; Keast, 1959; Линдемман, Залетаев, 1974), а в биогеоценозах - смена преобладающих, доминирующих видов, осуществляющих в разные годы тем не менее одну и ту же ценотическую функцию.

Эти вопросы имеют непосредственное отношение к проблеме эволюции биогеоценозов как системных образований и представляют большую сложность, поскольку должны основываться на комплексе разнообразных исследований (экологических, в том числе популяционных, этологических, физиологических, морфологических) и синтетическом осмыслении их результатов. Анализ адаптивности биогеоценотической системы и оценка "биологического смысла" ценотических конструкций представляют собой шестой принцип биокомплексных исследований.

Особый предмет в биогеокомплексных исследованиях представляют сукцессии в биогеоценозах, как проявление динамических процессов в природе, и динамические группировки (и ряды) биогеоценозов, определяющие тип ландшафта. Анализ свойства сукцессионности биогеоценотических образований - седьмой принцип биогеокомплексных исследований.

Пустыни, их типы и распространение

Экологический смысл понятий "пустыня" и "полупустыня". Экология рассматривает любой участок земной поверхности как субстрат для жизни, арену для возникновения и существования комплекса организмов, способных осуществлять свое перманентное воспроизводство, сохранять комплекс в его динамических вариациях и развитии и изменять среду своего существования. Последнее в дальнейшем само по себе становится одним из условий развития первичного комплекса организмов на данной территории. Измененная среда оказывает в свою очередь в известной мере автономное влияние на живые организмы, вызывая их вторичные адаптации к результатам собственных воздействий на среду.

Именно появление комплекса вторичных адаптации организмов ко всему объему средообразующего эффекта их жизнедеятельности, свидетельствующее о том, что, например, "зоофитогенная среда" стала обязательным условием сохранения и продолжения данного элементарного биогеокомплекса, может рассматриваться далее уже как явление кондиционирования среды той или иной биогеоценотической группировкой организмов.

В экстремных зонах, где жизненные условия находятся в своеобразных сочетаниях, ограничивающих возможность их использования организмами, явление кондиционирования среды развито наиболее ярко и приобретает существенное значение в жизни биоты. Более того, оно становится одной из существенных ее характеристик, определяющих свойства многих комплексов и особенности их связей с природно-зональными факторами среды. Отсюда понятно, что и типы средообразующей деятельности биогеоценологических группировок организмов имеют природно-зональный характер и служат важной зональной характеристикой биоты.

Пустыни экологически характеризуются своеобразным, контрастным сочетанием факторов среды, одни из которых находятся в переизбытке, а другие - в дефиците. При этом как самые низкие показатели (недостаток увлажнения), так и в не меньшей степени крайне высокие (гиперинсоляция, гипертермия, повышенное содержание солей в почвогрунтах и т. п.) создают пределы для существования одних видов животных, растений и микроорганизмов или условия лишь для кратковременного развития других видов в определенные сезоны, когда сочетания лимитирующих факторов абиотической среды оказываются не столь катастрофичными. И лишь следующая немногочисленная категория видов, представленная организмами, высокоприспособленными собственно к экстремальному сочетанию факторов, составляет самобытную основу - эколого-генетическое ядро фауны и флоры пустынь. Таким образом, пустыни - это те области жизни, где в жизнедеятельности организмов, в структуре и функциональных ритмах биогеоценозов находит реализацию правило минимума Либиха. Точное дозирование природных факторов и особенности их сочетания определяют направления процесса развития биогеокомплексов. Это свойство природной среды пустыни обуславливает высокую ранимость ее биогеоценозов и ландшафтов.

К числу факторов среды обитания, ограничивающих "существование и интенсивность развития органического мира (минимум-факторы или ограничивающие факторы)", профессор М. П. Петров (1973) относит следующие: "1) сухой климат (незначительное количество атмосферных осадков, высокая испаряемость; 2) высокие температуры воздуха летом во всех пустынях, кроме приокеанических, и низкие (ниже 0°) зимой в пустынях умеренного пояса; 3) недостаточное увлажнение поверхностных горизонтов почв и почвогрунтов при глубоком залегании грунтовых вод; 4) перегрев поверхностных горизонтов почв; 5) подвижность субстрата и 6) его засоленность". Далее указывается, что "на экзогенные ограничивающие факторы заметное влияние оказывают эндогенные, создаваемые самими растительными ассоциациями и группировками животных. Воздействие их сказывается на динамике солевого и водного режима поверхностных горизонтов почв, на микроклимате, подвижности субстрата и т. п."

Наряду с этим необходимо подчеркнуть, что "максимум-факторы" (т. е. факторы, имеющиеся в избытке) в условиях пустынь оказываются также ограничивающими, поскольку могут быть выше, пределов диапазона биологической устойчивости многих видов организмов. Это в первую очередь относится к гиперинсоляции, перегреву и гипергалинности.

Под пустынями и полупустынями понимаются территории с крайне засушливым климатом, где годовое количество атмосферных осадков не превышает 200-280 мм, которое неравномерно распределяется по сезонам, или где осадки вообще нерегулярны, а в некоторых областях могут не выпасть на протяжении всего года. Для пустынь чрезвычайно типично преобладание испарения над осадками. Пустыням присущи сухие русла временных водотоков, следы речных дельт, оставшихся от прошлых периодов с большей обводненностью, отсутствие постоянного поверхностного стока, повышенное засоление почв и почвогрунтов, местами хорошо заметное по выпотам солей и соляным коркам с преобладанием сульфатного и хлоридного засоления.

Несмотря на разносторонние характеристики свойств пустынь (Mond, 1964; Федорович, Бабаев, Кесь, 1963; Петров, 1973), само понятие "пустыня" "не имеет четкого определения" (Вальтер, 1968; Schiffers, 1950; Gabriel, 1961). Это обстоятельство оказывается следствием большого разнообразия типов засушливых территорий и трудности отыскания главных объединяющих их свойств. Выделяются четыре основных типа аридных областей в субтропиках и тропическом поясе по особенностям климата и характеру сезонного распределения осадков:

1. Аридные области, где осадки выпадают зимой и засушливый период выражен летом.
2. Аридные области, где осадки выпадают летом и засушливый период выражен зимой.
3. Аридные области с двумя периодами осадков или без ясно выраженного сезона дождей.
4. Крайне засушливые аридные области, где осадки выпадают эпизодически или осадков вообще нет (Вальтер, 1968).

К последнему типу относятся "пустыни туманов", как, например, пустыня Намиб в Юго-Западной Африке, близ ее Атлантического побережья, где не бывает дождей, а влага от частых туманов, осаждающаяся на камнях и скалах, не обеспечивает условий для развития растительного покрова. Большие пространства ее остаются почти лишенными растительности. Среди аридных территорий в пределах умеренного климатического

пояса, объединяемых понятием "северные пустыни" в отличие от "южных пустынь", характеризующихся субтропическим климатическим режимом и бесснежной зимой, выделяются области разного уровня континентальности (по их удаленности от океанического побережья) и соответственно испытывающие неодинаковое и притом не обязательно пропорциональное расстоянию влияние океана.

Сезонные ритмы атмосферного увлажнения в наибольшей мере наряду с общей суммой годовых осадков служат ведущим признаком в характеристиках провинций. Именно сезонная схема увлажнения оказывается причиной того, сколь биологически эффективным может быть одно и то же количество осадков, какие биологические процессы оно способно стимулировать или, напротив, затормозить и формированию и преобладанию каких жизненных форм организмов содействовать. Так, отсутствие периода ранневесенних дождей оказывается причиной слабого развития растений - эфемеров и эфемероидов в северных пустынях Казахстана и Центральной Азии и в соответствии с этим в северной зоне нет "эфемеровых пустынь", столь типичных для Южного Турана.

Своеобразие режима увлажнения отдельных крупных внутриконтинентальных засушливых областей в значительной мере определяется специфической циклональной деятельностью воздушных масс над пространствами Средней Азии, Казахстана и Центральной Азии. Анализируя особенности пустынь Средней Азии и Казахстана, Б. А. Федорович, А. Г. Бабаев и А. С. Кесь (1963) подчеркивают, во-первых, их расположение в глубине материка Евразии и влияние обусловленного этой обширной сушей азиатского антициклона. "Исходящие воздушные массы при движении от широтной оси этого антициклона на юг, в сторону иранского минимума давления, разогреваются и иссушаются и порождают этим наши пустыни. Природа пустынь связана с широтным положением в поясе умеренного климата (37- 48° с. ш.), видоизмененного резкой континентальностью и открытым положением для проникновения как холодных арктических воздушных масс, так и влажных атлантических циклонов. В-третьих, на природу пустынь значительное влияние оказывают не только их рельеф, но и слагающие их горные породы и наносы. Влияние субстрата в пустынях велико, как ни в одном другом типе ландшафта, так как почвенно-растительный покров пустыни слишком слабо развит".

Далее, на природные условия пустынь большое влияние оказывают геохимические, особенно интенсивные инфильтрационно-экссудативные, процессы создания разнообразных пустынных кор, особенности почвообразования, растительности, животного мира и форм воздействия человека. Годовое количество осадков в пустынях Средней Азии и Казахстана в различных их районах составляет 180-55 мм. При этом 180 мм осадков в год - это

верхний предел для зон собственно пустынь в отличие от полупустынь - семиаридных территорий с годовым увлажнением атмосферными осадками от 280 до 200-180 мм.

Основной экологической особенностью полупустынь следует признать совмещение на одной и той же территории свойств пустыни и степей и характерную для этой зоны модуляцию условий в разные годы, когда процессы в биоте идут то в направлении остепнения, то опустынивания. В почвах полупустыни наблюдаются периодические промывные процессы, имеющие большое значение для формирования "комплексного" растительного покрова (Димо, Келлер, 1907), в связи в этими преобладающие типы биогеоценозов гетерогенны. Соотношение пустынных, степных и луговых видов изменяется в разные по увлажненности годы.

Вместе с тем для полупустыни можно указать виды и роды организмов, связанные в своем происхождении именно с этими семиаридными территориями. Наиболее типичен род степных жаворонков (*Melanocorypha*), к которому принадлежат степной, белокрылый и черный жаворонки, несколько видов куликов - кречетка, степная и луговая тиркушки, из грызунов - малый суслик и степная пеструшка. В биоте полупустынь присутствуют гибридные формы и само явление гибридизации близких видов достаточно обычно (гибриды житняков - пустынного и гребневидного и некоторых ковылей). Структуре биогеоценозов свойственна дробная парцеллярность и широкое развитие сукцессионных процессов, что обуславливается регулярными колебаниями условий среды и типичной гетерогенностью биогеокомплекса. Та же причина лежит в основе очень характерных здесь флюктуации границ ареалов птиц, что особенно заметно на примере колониальных гнездовых черноголового хохотуна, морского голубка, чайконосой крачки и других видов на водоемах, которым свойственно непостоянство уровня. Переходный характер биоты полупустыни тем не менее не снижает своеобразия ее зональной характеристики, что дает основание придавать полупустыням значение особой природной зоны.

Типы пустынь

Пояс великих пустынь Палеарктики представляет собой самую обширную на земном шаре и относительно целостную засушливую область, протянувшуюся от Атлантического побережья Африки к Средней Азии и продолжающуюся затем казахстанскими, джунгарскими и центральноазиатскими пустынями и полупустынями. Она естественно делится на несколько крупных природных провинций, в большей или меньшей степени различающихся своеобразием биот, представляющих собой центры пустынного

формообразования. В настоящее время распространено мнение о существовании трех основных очагов формообразования растений и животных пустынь Палеарктики: сахаро-аравийского (средиземноморского), туранского (в пустынях Средней Азии) и центрально-азиатского (монголо-гобийского) (Гептнер, 1939, 1945; Дементьев, 1940, 1952; Лавренко, 1960; Грубов, 1959; Крыжановский, 1965; Залетаев, 1968; Емельянов, 1972).

Экологические и структурно-ценотические особенности биоты определяются в первую очередь климатом провинции и почвами - тем субстратом, на котором развивается жизнь. Поэтому при физико-географических характеристиках природных провинций и областей пустынь нередко наибольшее внимание уделяется климату и почвам. М. П. Петров (1963) так описывает особенности пустынь Центральной и Средней Азии:

"Ирано-туранский тип. Климат - субтропический континентальный (годовая амплитуда температур 30-33°), сухой. Осадки связаны со средиземноморскими циклонами: максимум зимне-весенний (III-IV). Весна влажная, теплая, средняя месячная температура воздуха в июле до 32°. Коэффициент увлажнения от 0,05 до 0,12. Почвы - пустынные и светлые сероземы или сильно-карбонатные серо-бурые и солончаковые, такыры. Vegetационный период с ярко выраженным весенним максимумом и летним периодом депрессии. Широкое распространение эфемеров и эфемероидов.

Джунгаро-Казахстанский тип. Климат - умеренный, континентальный (годовая амплитуда температур 37-40°), умеренно сухой. Осадки связаны с циклонами североатлантического генезиса: максимум весенне-летний (IV-VII). Средняя месячная температура воздуха в июле до 27°. Весна прохладная, влажная, коэффициент увлажнения от 0,13 до 0,3. Почвы - серо-бурые малокарбонатные гипсоносные и солонцеватые, такырные, солончаковые. Vegetационный период с слабо выраженным летним периодом депрессии. Эфемеров и эфемероидов меньше.

Центральноазиатский тип. Климат - умеренный, экстрааридный и резко континентальный (годовая амплитуда температур 35-40°). Осадки связаны с Восточно-Китайским муссоном; максимум летний (VII-IX). Средняя месячная температура воздуха в июле до 27°. Весна сухая, холодная, ветряная, коэффициент увлажнения от 0,03 до 0,13. Почвы - серо-бурые малокарбонатные на севере и сильнокарбонатные на юге. Vegetационный период на юге с двумя периодами депрессий - резко выраженным весенним и более слабым - летним, на севере - с одним весенним периодом депрессии. Почти полное отсутствие эфемеров, эфемероиды очень редки и имеют летний максимум вегетации".

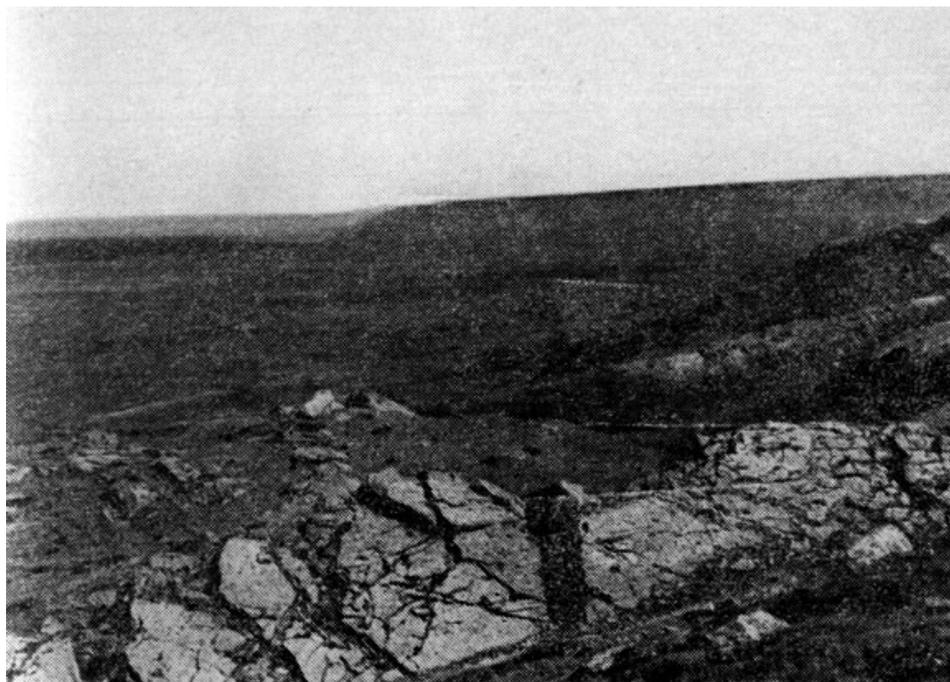


Рис. 1. Плато Тjüb-Караган (Мангышлак)

Следующий этап типологии пустынь - объединение климатических, морфоструктурных, эдафических, флористических, фаунистических и биогеоценологических характеристик в единую систему и выделение на этой основе экологических типов пустынных территорий (см. рис. 1, 2). Различия субстрата - почвогрунтов и подстилающих пород - дают основания для разграничения литоэдафических типов (Берг, 1911; Козлов, 1959; Федорович, 1960; Петров, 1963, 1966). В настоящее время выделяется 10 литоэдафических типов пустынь: 1) песчаные на рыхлых отложениях древнеаллювиальных равнин; 2) песчано-галечные и галечные на гипсированных третичных и меловых структурных плато и подгорных равнинах; 3) щебнистые гипсированные на третичных плато; 4) щебнистые на подгорных равнинах; 5) каменистые на низкогорьях и мелкосопочниках (см. рис. 3); 6) суглинистые, на слабокарбонатных покровных суглинках (см. рис. 4); 7) лёссовые на подгорных равнинах; 8) глинистые такыровые на подгорных равнинах и в древних дельтах рек; 9) глинистые бедлендовые на низкогорьях, сложенных соленосными мергелями и глинами различного возраста и 10) солончаковые в засоленных депрессиях и по морским побережьям (Петров, 1973). Литоэдафические типы служат хорошей основой для ландшафтного деления пус-

тынь с учетом особенностей рельефа, почв и растительного покрова (Герасимов, 1954, 1956; Мурзаев, 1956).



Рис. 2. Шаровидные конкреции (горный Мангышлак)

Ландшафтная ботанико-зоологическая типология северных пустынь с подробными характеристиками типов природных угодий была разработана на примере северных пустынь Закаспия (Залетаев, 1961, 1968). Кроме того, существует специальная фитомелиоративная типология песчаных пустынь, основанная на оценке лесорастительных условий и включающая восемь их "групп типов" (Петров, 1973, 1974).



Рис. 3. Глинисто-щебнистая северная пустыня

Однако обычно типологические схемы остаются неполными и не включают зоологических материалов, экологической оценки животного населения и тем более сравнительного биогеографического описания и анализа биогеоценологических структур (с учетом их зональных свойств). Экологическая типология пустынь, дающая целостную оценку среды жизни, еще не создана, а она безусловно имела бы первостепенное значение для планирования практических работ по освоению засушливых земель, для правильного размещения промышленно-хозяйственных объектов и населения, в деятельности прогнозной службы и системы мониторинга.

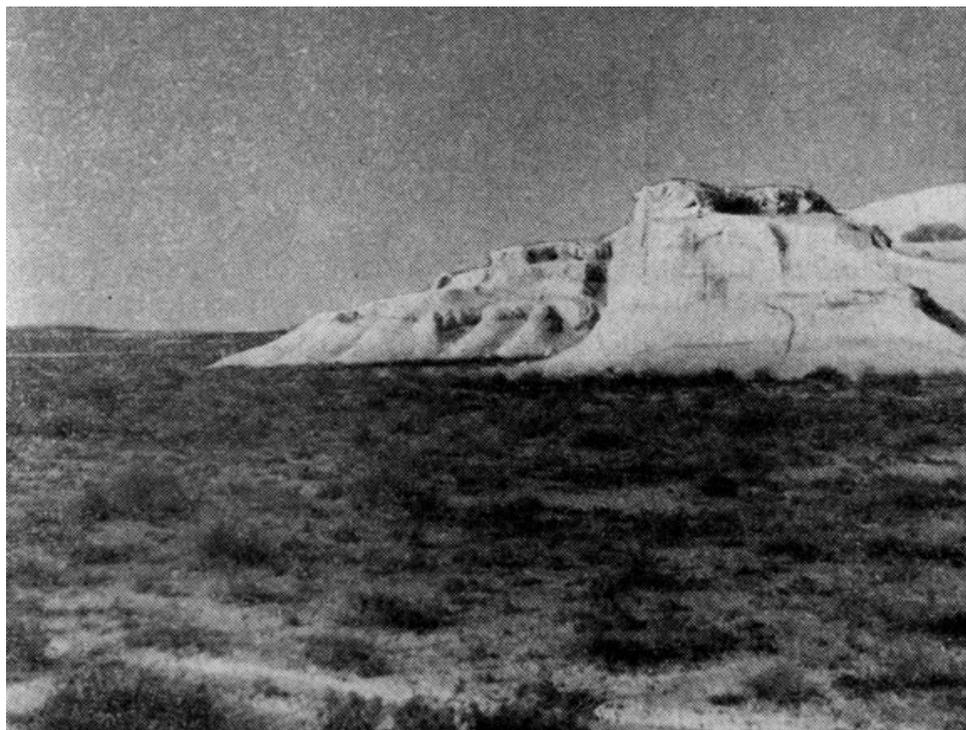


Рис. 4. Останец, солянокво-попынная северная пустыня

Схема типов пустынь Азии, включающая эдафические характеристики и указания на типы растительности с перечнем основных видов, предложена М. П. Петровым (1963). Она наиболее полно отражает особенности среднеазиатских, казахстанских и центральноазиатских пустынь (см. табл. 1).

Таблица 1. Типы пустынь Азии (по М. П. Петрову, 1963; с изменениями и дополнениями В. С. Залетаева)

Эдафические характеристики	Климатические пояса, природные зоны и провинции		
	Субтропический	Умеренный	
	Южные пустыни	Северные пустыни	
	Ирано-Туранская	Джунгаро-Казахстанская	Центральноазиатская
1	2	3	4
*	Сезонно-	Относительно рав-	Сезонно-

	контрастное увлажнение в условиях субтропического климатического режима (зимне-весеннее увлажнение)	номерное сезонное увлажнение в условиях умеренного климатического пояса	контрастное увлажнение в условиях умеренного климатического пояса (летнее увлажнение)
--	---	---	---

Типы растительного покрова и животного населения и основные виды-эдификаторы

	Кустарничковый ксерофитный, псаммофитный - <i>Calligonum</i> sec. <i>Eucalligonum</i> , <i>Ammodendron conolyi</i> , <i>Haloxylon persicum</i> , <i>H. aphyllum</i> , <i>Ephedra strobilacea</i> . <i>Sal-sola richteri</i> , <i>Astragalus</i> sec. <i>ammodendron</i> , <i>S. paletzkiana</i> .	Кустарничковый ксеромезофитный, псаммофитный - <i>Calligonum</i> sec. <i>Pterococcus</i> , <i>Ammodendron karelini</i> , <i>Ephedra lomatolepis</i> , <i>Salix caspica</i> , <i>S. rubra</i> , <i>Elaeagnus angustifolia</i> , <i>Haloxylon persicum</i> , <i>H. aphyllum</i> .	Кустарничковый мезоксерофитный, псаммофитный - <i>Caragana microphylla</i> , <i>C. bungei</i> , <i>C. korshinsky</i> , <i>Hedysarum scoparium</i> , <i>H. mongolicum</i> , <i>Atraphaxis frutescens</i> , <i>Salix flavida</i> , <i>Nitraria schoberi</i> , <i>Oxytropis aciphylla</i> , <i>Haloxylon ammodendron</i> .
Песчаные пустыни на рыхлопесчаных сероземных и серо-бурых почвах древнеаллювиальных и приморских равнин	Псаммофитные травы и полукустарнички - <i>Aristida pennata</i> , <i>A. karelini</i> , <i>Carex phisodes</i> , <i>Artemisia eriocarpa</i> , <i>Agriophyllum minus</i> , <i>A. latifolium</i> , <i>Noraninowia ulicina</i> . 4-7-членные комплексы дендрофильных видов птиц - скотоцерка, малая бормотушка, бухарская синица, рыжехвостая славка, саксаульный воробей, буланный вьюрок, белокрылый дятел, саксаульная сойка, боль-	Псаммофитные травы и полукустарнички - <i>Elymus giganteus</i> , <i>Aristida pennata</i> , <i>Agropyrum sibiricum</i> , <i>Artemisia arenaria</i> , <i>A. santolina</i> , <i>Agriophyllum arenarium</i> , <i>Noraninowia ulicina</i> . 3-4-членные комплексы птиц кустарников и открытых пространств - индийский воробей, белоусая славка, славка завирушка, бормотушка, хохлатый жаворонок, сорока, пустынный обыкновенный ко-	Псаммофитные травы и полукустарнички - <i>Psammochloa villosa</i> , <i>Artemisia ordosica</i> , <i>A. sphaerocephala</i> , <i>Pugionium cornutum</i> , <i>Agriophyllum gobicum</i> . 3-4-членные комплексы птиц - пустынная славка, саксаульный воробей, пустынный сорокопут

	шой козодой	зодой	
	<p>Тушканчиково-песчанковый комплекс - большая и полуденная песчанки, гребнепалый, мохноногий и тушканчик Лихтенштейна, тонкопалый суслик, заяц-песчаник, барханный кот, каракал, песчаная и ушастая круглоголовки, сцинковый и гребнепалый гекконы, песчаная эфа, серый варан, степная черепаха</p>	<p>Песчанково-тушканчиковый комплекс - гребенчуковая и большая песчанки, мохноногий тушканчик, хомячок Эверсмана, серый хомячок, желтый суслик, ящурки линейчатая и быстрая, песчаная круглоголовка, степной удавчик, степная черепаха</p>	<p>Песчанково-тушканчиковый комплекс - когтистая песчанка, трехпалый и пятипалый карликовые тушканчики</p>
<p>Песчано-галечные пустыни на гипсированных серобурых почвах третичных и меловых плато</p>	<p>Мелкокустарничковый и полукустарничковый и гипсофитный - <i>Reaumuria fruticosa</i>, <i>Salsola arbuscula</i>, <i>S. rigida</i>, <i>S. gemmascens</i>, <i>S. laricifolia</i>, <i>Anabasis salsa</i>, <i>A. truncata</i>, <i>Astragalus</i> sec. <i>ammodendron</i>, <i>Calligonum molie</i>, <i>Convolvulus erinaceus</i>, <i>Artemisia sieberi</i>. Малочленные комплексы - пустынный и рогатый жаворонки, черная каменка, пустынный ворон, тушканчики Северцова и туркменский, афганская слепушонка, мышевидный хомячок</p>	<p>Мелкокустарничковый и полукустарничковый гипсофитный - <i>Reaumuria soongorica</i>, <i>Salcola arbuscula</i>, <i>S. rigida</i>, <i>S. laricifolia</i>, <i>Iljinia regeli</i>, <i>Nanophyton erinaceum</i>, <i>Ephedra procera</i>, <i>Anabasis salsa</i>, <i>A. aphylla</i>, <i>A. truncata</i>, <i>A. eriopoda</i>, <i>Atriplex cana</i>, <i>Artemisia terrae albae</i>, <i>A. pauciflora maikara</i>, <i>Sytnepegma regeli</i>, <i>Convolvulus traganthoides</i>, <i>C. gortschakovi</i>, <i>C. fruticosus</i>. Малочленные комплексы - малый и рогатый жаворонки, плясунья, пустынная славка, авдотка,</p>	<p>Мелкокустарничковый и полукустарничковый гипсофитный - <i>Zygophyllum xanthoxylon</i>, <i>Z. kaschgaricum</i>, <i>Potania tngolica</i>, <i>Ephedra przewalski</i>, <i>Nitraria sphaerocarpa</i>, <i>Symplegma regeli</i>, <i>Iljinia regeli</i>, <i>Reaumuria soongorica</i>, <i>Calligonum mongolicum</i>, <i>Anabasis brevifolia</i>, <i>Salsola arbuscula</i>, <i>S. passerina</i>, <i>Caragana pygmaea</i>, <i>Convolvulus tragacanthoides</i>, <i>C. gortschakovii</i>, <i>C. fruticosus</i>, <i>Eurotia ceratoides</i>, <i>Asterothamnus</i> sp., <i>Artemisia xerophytica</i>, <i>Potania mongolica</i>, <i>Am-</i></p>

		малый и толстохвостый тушканчики, обыкновенная слепушонка, джейран	<i>mopiptanthus mongolicus</i> , <i>Stipa glareosa</i> , <i>S. gobica</i> . Рогатый и малый жаворонки, кулан
Щебнистые гипсированные пустыни на серо-бурых почвах третиных плато	Полукустарничковый и мелкокустарничковый гипсофитный - <i>Artemisia sieberi</i> , <i>Anabasis brachiata</i> , <i>Salsola rigida</i> , <i>S. arbuscula</i> , <i>S. gemmascens</i> , <i>Convolvulus fruticosus</i> . 2-3-членные комплексы птиц - рогатый жаворонок, конек. Тушканчик Северцова, длинноиглый еж	Мелкокустарничковый и полукустарничковый гипсофитный - <i>Iljinia regeli</i> , <i>Salsola laricifolia</i> , <i>Anabasis salsa</i> , <i>Artemisia pauciflora</i> , <i>A. terraalbae</i> , <i>Convolvulus fruticosus</i> . 2-3-членные комплексы - большеклювый зуек, саджа, большой и малый тушканчики, краснохвостая песчанка	*
Каменистые и щебнистые пустыни на мелкосопочниках и низкогорьях	Кустарничковый и полукустарничковый гипсофитный - <i>Anabasis brachiata</i> , <i>Convolvulus fruticosus</i> , <i>Salsola laricifolia</i> . 5-8-членные комплексы птиц - черношейная каменка, рогатый и полевой жаворонки, пустынный снегирь, стервятник, пустынная курочка, скалистые поползны. Персидская песчанка, рыжеватая пищуха, афганская полевка, дикобраз, афганский еж, туркменский баран	Кустарничковый и полукустарничковый гипсофитный - <i>Iljinia regeli</i> , <i>Ephedra procera</i> , <i>Eurotia ceratoides</i> , <i>Salsola laricifolia</i> . 3-5-членные комплексы птиц - двупятнистый и рогатый жаворонки, плешанка, казахский филин, пустынный сыч, туркестанский балобан. Краснохвостая песчанка, манул, аркал	Кустарничковый и полукустарничковый гипсофитный - <i>Nitraria sphaerocarpa</i> , <i>Ephedra przewalski</i> , <i>Iljinia regeli</i> , <i>Sympegma regeli</i> , <i>Gymnocarpus przewalski</i> , <i>Zygophyllum xanthoxylon</i> , <i>Anabasis brevifolia</i> , <i>Tetraena mongolica</i> , <i>Ammodiptanthus mongolicus</i> , <i>Salsola laricifolia</i> , <i>S. arbuscula</i> . Малочленные комплексы - пустынный снегирь, большеклювый зуек. Хомячок Роборовского, манул
Суглинистая пус-	Травянисто-	Полукустарничко-	*

<p>тыня на слабокарбонатных серо-бурых почвах плато</p>	<p>эфемероидно-попынная растительность подгорных равнин - <i>Artemisia herba alba</i>, <i>A. sieberi</i>, <i>Eurotia ceratoides</i>. 3-4-членные комплексы птиц - малые жаворонки, чернобрюхий рябок. Краснохвостая и большая песчанки, джейран</p>	<p>вый полынно-солянковый - <i>Artemisia pauciflora mai-kara</i>, <i>A. terrae-albae</i>, <i>A. lercheana</i>, <i>Kochia prostrata</i>, <i>Eurotia evermanniana</i>, <i>Camphorosma monspeliacum</i>. 2-3-членные комплексы птиц - малые жаворонки, плясунья. Тушканчики, песчанки, сайгак</p>	
<p>Глинистая лессовая пустыня на сероземах подгорных равнин</p>	<p>Травянистый эфемероидный с участием южнотуранских полыней - <i>Artemisia sieberi</i>, <i>Poa bulbosa</i>, <i>Carex pachystylis</i>, <i>Psoralea drupacea</i>, <i>Phlomis thapsoides</i>, <i>Cousinia</i> sp. sp., <i>Gagea</i> sp. sp. 3-4-членные комплексы птиц - пустынный и полевой жаворонки, пустынная каменка. Земляной зайчик, краснохвостая песчанка, джейран, гепард</p>	<p>Травянистый эфемероидный с участием северотуранских полыней - <i>Artemisia kaschgarica</i>, <i>A. terrae-albae</i>, <i>A. borotalensis</i>, <i>Poa bulbosa</i>, <i>Carex pachystylis</i>, <i>C. stenophylloides</i>, <i>Allium</i> sp. sp., <i>Tulipa</i> sp. sp. 2-3-членные комплексы птиц - серый и двупятнистый жаворонки, степная пустельга. Тушканчики малый и прыгун, большая песчанка, желтый суслик, ушастый еж, джейран</p>	<p>*</p>
<p>Такыровая пустыня на подгорных равнинах и в древних дельтах рек</p>	<p>Слоевичная психроксерофитная водорослевая, лишайниковая и однолетнесолянковая растительность такы-</p>	<p>Крупнокустарниковая растительность затакыренных древних дельт - <i>Haloxylon aphyllum</i>, <i>Tamarix ramosissi-</i></p>	<p>Однолетнесолянковая кустарниковая растительность древних дельт - <i>Haloxylon ammодendron</i>, <i>Tamarix</i></p>

	<p>ров. Крупнокустарниковая растительность затакыренных древних дельт - <i>Haloxylon aphyllum</i>, <i>Tatarix ramosissima</i>, <i>Salsola rigida</i>. Рыжехвостая славка, бормотушка, песчанки, тушканчики</p>	<p>ма, <i>Anabasis aphylla</i>. Малая бормотушка, пустынный сорокопут, хохлатый жаворонок, гребенчуковая и полуденная песчанки, заяц-песчаник</p>	<p><i>chinensis</i>. Малая бормотушка, жулан, центральноазиатский канюк. Краснохвостая и большая песчанки</p>
<p>Бедлендовые пустыни</p>	<p>Однолетне-сочносолянковый, очень разреженный - <i>Salsola brachiata</i>, <i>Eremopyrum orientate</i>. Серый и двупятнистый жаворонки</p>	<p>Однолетне-сочносолянковый, очень разреженный - <i>Salsola truncata</i>, <i>Nanophyton erinaceum</i>, <i>Eremopyrum orientale</i>. Малый и рогатый жаворонки</p>	<p>Однолетне-сочносолянковый, очень разреженный. Малые жаворонки</p>
<p>Солончаковые пустыни засоленных депрессий и морских побережий</p>	<p>Кустарниковый и полукустарниковый галофитный - <i>Halocnemum strobilaceum</i>, <i>Seidlitzia rosmarinus</i>, <i>Halostachys belangeriana</i>, <i>Kalidium caspicum</i>, <i>Nitraria schoberi</i>, <i>Tamarix laxa</i>, <i>T. hispida</i>, <i>Salsola dendroides</i>. Малые жаворонки, морской зуек</p>	<p>Кустарниковый и полукустарниковый голофитный - <i>Halocnemum strobilaceum</i>, <i>Halostachys belangeriana</i>, <i>Kalidium foliatum</i>, <i>K. schrenkianum</i>, <i>Nitraria sibirica</i>, <i>Tamarix laxa</i>, <i>T. hispida</i>. Солончаковый и серый жаворонки, плясунья</p>	<p>Кустарниковый и полукустарниковый галофитный - <i>Halocnemum strobilaceum</i>, <i>Halostachys belangeriana</i>, <i>Kalidium gracile</i>, <i>K. foliatum</i>, <i>K. cuspidatum</i>, <i>Tamarix laxa</i>, <i>T. hispida</i>, <i>Nitraria sibirica</i>. Солончаковый жаворонок, плясунья</p>

В целях расширения спектра типологических характеристик зональных пустынь были использованы экологические показатели биоты северных и южных пустынь, а также экологические и морфофизиологические особенности ландшафтно типичных видов птиц (см. табл. 2 и 3).

Таблица 2. Основные типологические свойства биоты северных и южных пустынь Закаспия (по Залетаеву, 1968)

Показатели	Особенности биоты	
	северных пустынь	южных пустынь
Почвы	Малогумусовые и выщелоченные карбонатные серо-бурые почвы, заменяются на юге пустынными сероземами. Засоленность почв: солонцеватые почвы, солонцы и солончаки	Гипсоносные сероземы и несформированные, хорошо дренированные почвы песков
Растительность	Ксерофитная, полукустарниковая полынно-солянковая и солянковая	Псаммофильные кустарники и саксауловые леса. Характерны лишайниковые и водорослевые такыры. Эфемеры
Характер группировок в растительном покрове	Малочленные комплексы	"Хаотические группировки" и более многочисленные комплексы со сложной ценотической структурой ("вложенные структуры")
Преобладающие типы пустынной растительности	Злаково-полынные пустыни (у северного предела северной зоны), полынные, полынно-солянковые и солянковые северо-туранского типа и сочносолянковые пустыни	Полынно-солянковые и солянковые пустыни южнотуранского типа, эфемеровые и кустарниковые пустыни, включая саксауловые
Биомасса общая	Кустарничковые пустыни - 4,3 ц/га Солончаковые пустыни - 1,6 ц/га	Эфемеровые пустыни с кустарничками - 12,5 ц/га
Продуктивность растительности (общая)	Кустарничковые пустыни - 1,2 ц/га Солончаковые пустыни - 0,6 ц/га	Эфемеровые пустыни с кустарничками - 9,5 ц/га

Периоды депрессии жизни	Два (летний и зимний)	Один (летний). Зимняя депрессия слабо выражена и захватывает не всех представителей животного мира. В частности, она мало касается птиц
Общая длительность периодов депрессии жизни	4,5-5,5 месяца	3-3,5 месяца
Наиболее неблагоприятное время для птиц	Зима	Лето
Благоприятные сезоны для птиц и млекопитающих	Весна и осень (2 сезона)	Весна, осень и зима (3 сезона)
Общая длительность благоприятного периода для развития биотических процессов	Около 6 месяцев	Около 8-9 месяцев
Экстремность условий среды	Высокая	Относительно высокая в плакорных условиях и невысокая в оазисах и подпокровных микрогруппировках
Функции организма у птиц, которые ограничиваются или затрудняются периодами депрессий	Летняя депрессия ограничивает возможности размножения (функцию сохранения вида) Зимняя депрессия затрудняет существование многих птиц (функцию сохранения индивида)	Глубокая и длительная летняя депрессия лимитирует время размножения (функция сохранения вида)

Свойства отдельных компонентов биоты оказались достаточно своеобразными и индикаторными. Использование их может быть рекомендовано для комплексных экологических характеристик пустынь.

Таблица 3. Экологические и морфофизиологические особенности птиц северных и южных пустынь

В северных пустынях	В южных пустынях
Гелиофильность, термофильность, ксерофильность	Гелиофильность, термофильность, мезофильность
Эвритопность	Стенотопность (для многих видов более характерна)
Полифагия и семеноядность	Полифагия и энтомофагия
Перелетность резко преобладает над оседлостью	Оседлость (до 50% видов авифауны оседлы)
Цикл размножения чаще один, сравнительно поздний	Цикл размножения один, ранний или их 2-3
Плодовитость низка во всех биотопах	Плодовитость низка в биотопах с несформированной биогеоценотической структурой и высока в кустарниковой пустыне и в оазисах
Птиц, гнездящихся на земле и среди скал больше, чем гнездящихся приподнято над землей (в зарослях и на деревьях)	Много видов гнездится приподнято над землей, хотя гнездование на грунте также довольно широко распространено
Гнезда как тонкостенные, так иногда и толстостенные	Гнезда преимущественно толстостенные (характерны для птиц кустарниковой пустыни)
Выводковый тип развития столь же типичен, как и птенцовый	Характерен птенцовый тип развития
Окислительные процессы в наружных тканях организма, судя по особенностям окраски оперения наиболее типичных видов птиц, крайне слабы. Характерна пустынная, "пыльная" - серая и беловатая - окраска	Окислительные процессы в наружных тканях организма, судя по особенностям окраски оперения наиболее типичных видов птиц, слабы. Характерна пустынная, "песчаная" - желтоватая и рыжеватая - окраска. Возникновение последней связано не только с преобладающим цветом субстрата в южных пустынях, но и с большей мезофильностью микроклиматических условий в угодьях кустарниковой пустыни на песках

Принимая климатическое деление в качестве фундаментальной первоосновы всех других зонально-ландшафтных, биогеографических и экологических градаций территории (Meigs, 1953, 1957; Федорович, Бабаев, Кесь, 1963; Cloudsley-Thompson and Chadwick, 1964; Walter, 1964; Петров, 1963, 1973, и др.) и в качестве источника специфики биогеоценотических процессов, следует выделять шесть биоэкологических характеристик среды аридных земель, основанных на биогеоценотических принципах.

1. Тип дисперсии организмов, т. е. особенности рассеяния растений и животных по поверхности земли (их топография), отражающие как характер использования ресурсов среды видами, так и свойства самой среды как субстрата для жизни.
2. Структурная схема биогеоценозов (в первую очередь зональных биогеоценозов, типичных для данной природной зоны).
3. Особенности стадийного развития онтогенетических циклов зональных биогеоценозов (динамика циклогенеза, обеспечивающая воспроизведение исходной структурной схемы комплекса).
4. Характер средообразующих процессов (в первую очередь зонально специфичных), протекающих при взаимодействии живых организмов и абиотической среды, при этом результаты деятельности животных и растений сохраняют свою направляющую роль в средообразовательном цикле значительно дольше, чем первое непосредственное влияние самих биологических объектов.
5. Объем реального (естественного) и потенциального биологического продуцирования в зонально типичных биогеоценотических комплексах и особенности соотношений функциональных групп (частей) биопродукции.
6. Ритмическая схема функционирования биогеоценотических связей и сезонные ритмы биологического продуцирования и последующего движения биопродукции.

Зональные особенности биогеоценозов

Закономерности природной зональности находят непосредственное выражение в структурной организации биогеокомплексов аридных земель, которые могут быть районированы на основе анализа распространения зонально типичных схем структурной организации биогеоценозов. Разнообразие градаций аридности сказывается на составе видов животных и растений и на структуре биогеоценозов. Последняя представляет собой одну из существенных эколого-географических характеристик территории, отражающих

совокупный итог взаимодействия биотических и абиотических компонентов природного комплекса.

Зональным типом биогеоценоза следует называть группу близких вариантов элементарных биогеосистем, объединяемых одной схемой структурной организации, сходным средним уровнем биопродукционного процесса и совпадающим или близким ритмом функциональных связей главных компонентов комплекса.

Три грани сходства: организованное пространство (структура), организованное время (ритмика процессов) и механизм перманентного воссоздания возможности и условий развития (биопродуцирования) - служат отражением взаимодействия специфических физико-географических, главным образом климатических, факторов природной зоны и адекватных им прямых или опосредованных реакций живых организмов и их функциональных группировок.

Установление структурной схемы зональных типов биогеоценозов и выяснение функциональных ритмов их работы может быть основой анализа географических аналогов биогеоценологических систем, что перспективно для прогностической оценки естественных и антропогенных трансформаций природной среды. Зональный тип биогеоценоза принимается в качестве понятия биогеографического.

Подобно тому как молекула содержит все основные свойства вещества, биогеоценоз отражает основные показатели того наиболее активного слоя жизни на земле, который советские биологи называют "биогеоценологическим покровом" (Лавренко, 1971). Принимая во внимание, что биопродуцирование - главное свойство биогеоценозов, пространство, ими занимаемое на поверхности земли, можно назвать продуктосферой. Продуктосфера - приземной слой биосферы, основная область развития биологических и географических процессов, социальной и технической деятельности человечества.

Пограничные, переходные пространства между природными зонами (и подзонами) и районы, где наблюдаются "экологические переломы" (смена ландшафтов, границы разных природных сред и т. п.) оказываются теми участками, где зональные типы биогеоценозов могут подвергаться деформации. Эти процессы идут по пути изменений (и смены) биогеоценологической роли структурно-функциональных узлов и в направлении развития групповых адаптации близких видов, образующих в сумме экологический спектр, допускающий систему функциональной дополненности и биоценологической взаимозаменяемости этих видов.

Основные объекты структурно-динамического анализа организации биогеоценоза:

1. характер дисперсии организмов ("плотность жизни" и особенности взаимосвязи живых компонентов);
2. топография морфоструктуры;
3. функциональные узлы связей;
4. индивидуальный циклогенез комплекса;
5. ритмическая структура связей;
6. устойчивость структурной схемы;
7. биопродукционные механизмы;
8. резервы органических веществ и формы их природной консервации;
9. тенденции структурно-функциональных деформаций биогеоценоза в условиях дестабилизации окружающей среды.

Аридность и экстремальность среды и типы дисперсии организмов. Хорошим показателем общей аридности среды может служить "годовая испаряемость" - то количество воды, которое испаряется с открытой водной поверхности. Годовая испаряемость в пределах от 75 см до 100 и 120 см характеризует земли с семиаридным климатическим режимом. Таковы сухие степи и полупустыни Прикаспия. Для аридных территорий умеренного климатического пояса - пустынь северного типа (Мангышлак, Устюрт и др.) - характерна годовая испаряемость 120-175 см. Экстрааридные районы зоны южных пустынь, отличающиеся субтропическим климатическим режимом с бесснежной зимой или зимой с неустойчивым снеговым покровом, характеризуются годовой испаряемостью в пределах 175-225 см и более.

При характеристике климата важно также отразить взаимосвязь теплового и водного баланса подстилающей поверхности. Их соотношение обозначается индексом М. И. Будыко (1948): отношением радиационного баланса к сумме тепла, потребной для испарения годового количества осадков (R/L_r). Для полупустыни величина индекса Будыко колеблется от 2,3 до 3,4; для пустынь - превышает 3,4. Показательно близкое совпадение изолиний уровня годовой испаряемости, свойственного каждой аридной зоне на территории закаспийских пустынь, с границами ареалов наиболее типичных зонально-ландшафтных видов растений, птиц и млекопитающих.

Однако уровень экстремальности среды жизни определяется не только степенью аридности, но также и глубиной сезонных и суточных контрастов температуры и влажности, что имеет значение фактора, лимитирующего проявление процессов жизни и распространение организмов. Так, сочетание высокой аридности (при уровне годовой испаряемости 120-175 см и летней температуре воздуха 40°C) с максимальной сезонной и суточной контрастностью температур в пустынях северного типа, для которых типичны зимние температуры воздуха до -30 и -40°C при постоянном снежном покрове, создает эффект максимальной экстремальности. Это обстоятельство

во находит отражение в низкой численности организмов и высокой дисперсности их распределения по территории. Такой тип дисперсии можно назвать индивидуализирующей дисперсией, поскольку группировки организмов характеризуются упрощенной элементарной микрокомплексностью, где экологическая взаимообусловленность распространения отдельных видов организмов развита слабо, а основной тенденцией адаптивного процесса оказываются приспособления к факторам абиотической среды.

Характер дисперсии организмов в пустыне южного типа с экстрааридным климатическим режимом и субтропической зимой принципиально отличается от того, что наблюдается в зоне северных пустынь умеренного пояса. Если общая дисперсия, рассеянность жизни в пространстве очень высока, то в отдельных точках возникают объединения организмов, экологически связанных, образующих функциональные узлы экосистем. Этот тип дисперсии организмов можно назвать "агрегирующей дисперсией". Явление это зонально типичное и обуславливается специфическим сочетанием порциальных значений лимитирующих факторов среды. Подпокровные группировки слагаются за счет видов ксеромезофилов и даже мезофилов тропического и субтропического происхождения. Последнее, однако, оказывается возможным лишь при уменьшении сезонных, контрастов температурных градиентов. На основе этого локального подпокровного кондиционирования среды возникают условия для формирования относительно плотных поселений организмов, в которых развиваются сложные экологические связи, происходит процесс сопряженного адаптогенеза и формируются устойчивые ценотические комплексы, обладающие свойством целостности и сложной структурной организацией (см. табл. 4).

Таблица 4. Структурно-ценотические характеристики зональных типов аридных территорий

Природная зона	Основные типы дисперсии организмов	Зональный тип биогеоценотической структуры (и его варианты)	Типы биогенных средообразующих процессов	Схемы функциональных ритмов биогеокомплексов	Основные типы природных угодий	Рекомендуемые методы биогеоценотической мелиорации
Полупустыня	"Нелимитирующая" (местами в сочетании с "индивиду-	Модулирующие структуры гетерогенных био-	Зоогидропедоморфные и зоопедоморфные	Сменные ритмы степного и пустынного ти-	Злаково-чернопочвенные ассоциации, злако-	Метод повторения (умножение) очагов зоо-

	лизирующей"	геоценологических комплексов ("комплексность" биотического покрова)		пов	во-разнотравные и злаковые высокотравные в западинах	генного средообразования и облагораживание состава видов-компонентов
Северная пустыня	"Индивидуализирующая"	Несформированные ювенильные и "прислоненные" структуры	Зоолитогеоморфные	Контрастные функциональные ритмы с паузами и 2 периодами депрессий	Белополенные, солянково-поленные разреженные и солянковские низкотравные группировки	Моделирование интразональных комплексов (с обводнением)
Южная пустыня	"Агрегирующая"	Система "вложенных структур" древних подпокровных биогеоценозов и, напротив, бесструктурные молодые группировки организмов на нарушенном субстрате	Зоофитозоловые и зоозоловые	"Веер ритмов" - система функциональной дополнителности видов в биогеоценозах	Древесно-кустарниковые с осоками, южнополенные, эфемерные и крупносолянковские с подпокровными микрогруппировками растений	Метод ценнообразователя с организмами-спутниками. (Повышение ярусности ценозов в богарных условиях и при орошении)

В известной мере в силу контраста условий в этих подпокровных, рефугиальных по своему характеру, биогенных пятнах по сравнению с условиями на остальной площади пустынных равнин ценоценозические образования южных пустынь приобретают в известной мере островной характер. Последнее подтверждается присутствием малоподвижных и бескрылых форм

(и стадий развития) беспозвоночных (саксауловый сеноед, нелетающие бабочки и др.). Геологическая древность этих биогеоценотических образований неоспорима. Свидетельство того - глубокие взаимные приспособления организмов, как физиологические, так и морфологические, стенобионтность ряда видов и сложная структурная организация этих зонально типичных комплексов с узлами строгих функциональных связей. Преобладающей тенденцией адаптогенеза организмов в этих условиях оказываются приспособления их к совместному существованию и сопряженному развитию разных видов.

Касаясь структурной дифференциации подпокровных (или "подкroновых") экосистем, необходимо отметить их концентрическое строение, развитие явлений "краевого эффекта" по периферии на границе с "пустыней", выражающееся в дополнительном сгущении организмов и повышенном разнообразии форм, что происходит за счет удвоения или даже умножения возможностей при контакте двух разных сред жизни.

Система градаций температуры воздуха и особенно температуры поверхности почвогрунта, плотности и засоленности почв, освещенности и условий увлаженности в направлении от топографического центра ценоотического пятна (у корневой шейки растения ценозообразователя) к его периферии создает условия для формирования "системы вложенных структур". Наиболее типично она бывает развита под черным саксаулом, а также под другими деревьями, кустарниками и полукустарниками южной пустыни, как среди песков, так и в глинисто-лессовой пустыне (например, под солянками *Salsola pelucida* и другими солянками группы *S. crassa* и т. п.).

Каждое такое ценоотическое образование может содержать более десятка видов растений и один или несколько десятков видов животных, функционирующих в строгом зонально-специфическом ритме. Следует особо подчеркнуть биогенную природу этих образований, их первостепенную роль в биопродукционном процессе и в накоплении и консервации органического вещества.

Можно полагать, что повышение уровня аридности в южных пустынях приводит, с одной стороны, к еще большему рассеянию организмов и недоступности этой зоны для обитания ряда видов растений и животных соседних северных пустынь и полупустыни, а с другой стороны, способствует возникновению эффекта контраста условий под покровом каждого крупного растения. Биоотическая роль этих точек и пятен защищенной территории - служить экологическими рефугиями для других видов - сочленов комплекса. Таким образом, в аридных и экстрааридных районах возникают подчас плотные поселения из немногих видов организмов на ограниченной по площади, четко локализованной территории обычно с концентрической структурой подкroновых группировок организмов. Нередко подоб-

ные пятна-рефугии под саксаулом или солянками создают относительную ксеромезофильность условий, значительно большую, чем на плакоре северной пустыни. Возрастание общего уровня аридности среды в южной пустыне резко повышает биологическую ценность покровных структур и связанного с ними эффекта точечно-локальной биомелиорации среды, что создает базу для роста видового разнообразия организмов и суммарной численности животных. Этот принцип "аридного парадокса" может быть использован в мелиоративных целях для повышения выхода биопродукции с единицы площади аридных земель.

Анализ типов биогеоценотических структур приводится на примере природных комплексов пустынь и полупустынь умеренного климатического пояса (Северный Прикаспий и северные пустыни Закаспия), пустынь с субтропическим климатическим режимом (южные пустыни Туркмении) и туранских пустынь, носящих переходный характер (см. табл. 5). Климатический тип территории влияет на форму использования организмами пространства (тип "биологической дисперсии" организмов) и на ритмику биологических и биогеопроецессов. Последние ярко выявляются в средообразующей деятельности организмов.

Таблица 5. Показатели разнообразия и обилия растительного покрова засушливых земель прикаспийских и закаспийских равнин

Зона	Биотоп и природные уголья	Проективное покрытие, %	Общее обилие, на кв. м, экз.	Расстояние между растениями, м	Количество видов на площадке 1-10 кв. м, шт.	Количество экземпляров ведущего вида на 1 кв. м, шт.	Показатель годовой испаряемости, см
Полупустыня (Джаныбек)	Вершина бугра - солонец-солончак	40	17-20	0,1-0,3	2-4	10-20	75-120
	Склоны бугра - солонец-солончак	30-50	15-20	0,05-0,2	2-4	10-15	75-120
	Микрозападины	70-90	25-40	0,01-0,03	3-5	20-35	75-120
	Большие	80-95	25-40	0,01-0,03	4-6	20-40	75-120

	падины						
	Сусликовины (средневозрастные)	10-30	5-15	0,5-1,0	1-2	5-15	75-120
Северная пустыня (Приаральские Каракумы)	Такыры	0-0,5	0-3	0,10-1,0	2-4	0-2	120-175
	Бугристые грядовые пески на склонах долин	10-50	5-15	0,05-0,5	5-10	3-5	120-175
	Бугристые пески на древних водоразделах	5-20	1-10	0,10-4,0	10-20	1-3	120-175
	Барханные пески на водоразделах	ничтожно	1-2	десятки метров	1-2	1	120-175
	Колонии большой песчанки	0-5	0-3	1-10	1-20	1-2	120-175
Южная пустыня (Каракумы, Кызылкумы)	Галечниковые такыры	5-20	0-2	0,5-2	1-3	1-2	175-225
	Пески равнинные, грядово-бугристые	20-60	10-200	0,1-0,2	5-10	10-200	175-225
	Пески подвижные, барханны-ячеистые	0-20	0-5	0,05-10,0	5-20	0-3	175-225
	Барханные пески перевеваемые	ничтожно	ничтожно	100	1-3	-	175-225
	Колонии большой песчанки	0-5	0-5	0,5-10	5-20	-	175-225

Полупустыни - полузасушливые территории умеренного климатического пояса с атмосферным увлажнением 240-280 мм в год (Прикаспий), с уровнем годовой испаряемости 75-120 мм - обладают развитой малодисперсной биотой с хорошо выраженным зимним пессимумом и нерегулярным летним. Широкая модуляционность климатических показателей - основной признак окружающей природной среды полупустынь. Она вызывает резко полярные смены направлений развития природных процессов в разные годы: тенденция остепнения в годы с повышенным увлажнением сменяется тенденцией к опустыниванию в засушливые годы, что выражается в совместном обитании ксерофильных, мезоксерофильных и мезофильных форм и в сменах доминирующих видов в разные годы. Уровень атмосферного увлажнения допускает то большее, то меньшее развитие промывных процессов в почвах и вызывает соответственно резко выраженную комплексность растительного покрова, обусловленную различиями в увлажнении и свойствах почв на повышенных элементах микрорельефа и в западинах, и в просадках. Последние в большинстве случаев обязаны своим возникновением современной и прошлой деятельностью массовых видов грызунов - землероев, главным образом малого суслика - *Citellus pygmaeus*, а также степной пеструшки - *Lagurus lagurus*. Средообразование идет по типу "зоогидропедоморфных процессов", захватывая всю почвенную толщу. Тип структурной схемы зональных биогеоценозов - "комплексность гетерогенных парцелл, центрированных вокруг сусликовых бутанов" с неритмической сменой преобладающих процессов в разные годы. Характер дисперсии организмов резко различен в степеподобных парцеллах (проективное покрытие растений 90-100%) и в парцеллах пустынного характера (проективное покрытие 35-60%).

Северные пустыни - аридные территории умеренного климатического пояса с зимне-летним атмосферным увлажнением 180-220 мм в год (Устюрт, Мангышлак), с уровнем годовой испаряемости 120-175 мм - обладают сильно разреженным растительным покровом и животным населением, состоящим из малочленных, дисперсных группировок (Залетаев, 1968). Тип биологической дисперсии организмов - "индивидуализирующая дисперсия". Внутриценозные связи малочленны. Крайняя экстремальность условий подчеркивается двумя глубокими пессимумами - летней и зимней депрессией жизни. (Ежегодный регулярно устанавливающийся снеговой покров, морозы.) Атмосферное увлажнение не обеспечивает промывного режима в почвах, в связи с чем зоогенное средообразование идет по типу "зоолитогеоморфных процессов".

Схема структуры зональных биогеоценозов характеризуется истончением - максимальной утратой ярусной дифференциации, упрощенностью и обедненностью межвидовых связей, что проявляется в форме развития

либо "бесструктурных", высоко дисперсных группировок организмов инфантильного облика, либо путем локального распространения "прислоненных структур", слагаемых 2-3 видами. Адаптации к условиям абиотической среды более распространены, чем приспособления к совместному обитанию с другими видами в силу разреженности биотического покрова (проективное покрытие растительного покрова 5-10-20%).

Южные пустыни - аридные и экстрааридные территории с субтропическим климатическим режимом с зимне-весенним или осенне-зимним атмосферным увлажнением 100-150 мм в год (южные районы Туркмении и в известной мере Каракумы), с уровнем годовой испаряемости 175-225 мм и более, с глубоким летним пессимумом условий. Они обладают разреженной биотой, образующей вместе с тем локальные микросгущения в точках мелиорирующего влияния организмов - основных ценозообразователей, в результате чего возникает эффект "биотических островков". Этот зональный тип рассеяния организмов назван "агрегирующей дисперсией". Ее возникновение - результат резкого повышения биологической ценности микроклиматических укрытий, теневых пятен и точек фитогенного и зоогенного мелиорирования среды на фоне общего для зоны южных пустынь повышения уровня аридности, гипертермии и высокой инсоляции.

Относительно мезофильный характер состава видов в группировках и микроусловий в биотических островках выглядит парадоксальным при возрастании уровня аридности и экстремальности среды. Эффект последней снимается в биогенных островках, в которых возникают условия, оптимальные для групп видов организмов, что доказывается древностью микрогруппировок, сложностью взаимных адаптации видов и устойчивостью микрогрупп.

Средообразующая деятельность животных-землероев в песчаных пустынях активизирует ветровые процессы, приводя к возникновению зоофитоэловых форм рельефа песков, а в условиях плотногрунтовых пустынь - к локальным перемещениям материнских пород на поверхность почвы, с чем связаны миграции солей и сукцессии растительного покрова. В качестве ценозообразователя в южных пустынях выступают 2-3 вида растений и животных с группой видов-спутников, иногда многочисленных. Наиболее типична система: растение - ценозообразователь (саксаул, эфедра или солянка) и животное - инициатор циклогенеза и биорегулятор функциональных связей в комплексе на разных стадиях цикла (землерои - песчанки, суслики, слепушонки, мокрицы, насекомые и грызуны, повреждающие корневую систему растений, вегетативные части и древесину).

Биотические островки, как правило, организованы на основе системы "вложенных структур", отличающейся концентрической топографией частей и их функциональным соподчинением, что усиливает ценотическую

целостность системы, ее устойчивость и регенерационную способность. Система "вложенных структур" максимально развивается на базе "агрегирующей дисперсии организмов" и представляет собой зональный тип структурной схемы биогеоценозов южных пустынь. Развитие надпочвенной и внутрипочвенной ярусности - характерный элемент сложности организации биотических островков в южных пустынях в отличие от одного-, двухъярусных, упрощенных биогеоценозов северных пустынь (см.табл. 6).

Таблица 6. Особенности организации биоценозов северных и южных пустынь	
Северные пустыни	Южные пустыни
Моно- и диэдификаторность	Полиэдификаторность
Одноярусность (в типе)	Многоярусность
Структурная простота	Относительная сложность
Сравнительная молодость структур (или "омолаживающиеся" структуры в результате частых и при этом нормальных разрушений; последнее особенно в аридных горах)	Древние структуры
Преобладание хорошо подвижных форм	Преобладание ограничено подвижных форм и системы адаптогенеза "островного типа"
Дисперсия жизни в пространстве: высокая территориальная разобщенность индивидуумов. Тип "индивидуализирующей дисперсии организмов"	Дисперсия жизни в пространстве: высокая территориальная разобщенность группировок видов, объединенных в функциональные комплексы. Тип "агрегирующей дисперсии" (микроазисная система территориальной организации жизни)
Явления "краевого эффекта" развиты в малых масштабах; усиливаются в сезоны депрессии жизни	Явления "краевого эффекта" развиты в яркой форме как зонально типичный географо-ценотический фактор
Слабое развитие "зоогенной регуляции" в биогеоценозах	Хорошо развитая "зоогенная регуляция"
Явление биогенного кондиционирования среды мало типично	Биогенное кондиционирование среды - одно из типических свойств биогеоценозов, условие функционирования некоторых

Общее проективное покрытие растительного покрова в разных лито-эдафических типах южных пустынь варьирует от 0,1 до 30% со сгущениями в биотических островках до 40-80%, а в их краевых участках - до 80-90%. В связи с этим объем фитопродукции резко возрастает за счет подкроновых и бордюрных микрогруппировок растительности и концентрации животных в них.

Биогенные средообразующие процессы

Несмотря на правомерность одной из наиболее распространенных характеристик пустынь как территорий, где "органическая жизнь в них подавлена, растительный и животный мир очень скудны, а в почвах процессы миграции солевых растворов преобладают над биогенными процессами..." (Петров, 1973), нельзя не вспомнить следующее высказывание: "...влияние насекомых, грызунов как фактора, воздействующего на возобновление и продолжительность жизни фитоценозов, изучено крайне слабо. Мы склонны отводить биогенному фактору (в пустынях. - В. З.) сравнительно большую роль, так как нередко именно он играет решающую роль в жизни сообщества" (Нечаева, Приходько, 1966).

Сопоставлением этих двух, казалось бы, противоречивых высказываний, объективно отражающих реальные особенности экологии пустынь, подчеркивается диалектизм природных процессов в этой своеобразной зоне жизни. Пустыни с эколого-ценотической точки зрения - это зона "локальных биомелиораций среды", где мелиорирующий эффект достигается совокупным влиянием группировок организмов. Поэтому особенности процессов ценозообразования, средообразующая деятельность животных, растений и микроорганизмов и их ценотических комплексов представляют собой важную зонально-географическую характеристику аридных земель. Феномен кондиционирования среды ценотическими группировками организмов - это, собственно, одно из важных условий развития жизни в экстрааридных и аридных областях, и тот естественный фон, на котором протекает эволюция многих групп организмов, слагающих биоту пустынь.

Кондиционированная среда - типичное свойство сложно организованного (и, как правило, древнего) биогеоценотического комплекса в пустынях и нередко обязательное "условие работы" структурно-функциональных узлов ценотических связей. В этих точках (узлах) преобладание биогенных процессов над абиотическими в пустынях, даже в самых экстремальных условиях, несомненно. Об этом можно с достоверностью

судить по значению и преобладанию в комплексе адаптивных свойств организмов приспособлений к их совместному обитанию, адаптации к конкретным свойствам других видов-соседей по сравнению с набором адаптации к зональным условиям абиотической среды. Яркий пример тому - цилиндрическая форма тела и мезогигрофильность ночной жукелицы (*Stenolepta transcaspica* Sem.), обитающей в узких вертикальных норках землероющих мокриц (*Hemilepistus*), питающейся ими и приспособившейся к своеобразному микроклимату норок. Форма тела этого жука удобна для передвижения в шахтах нор с круглым сечением. Нет возможности далее умножать описания адаптивных свойств отдельных организмов - типичных обитателей пустынь. Их можно было бы изыскать сотни.

Непосредственными наблюдениями в Закаспии и Прикаспии было отмечено совпадение границ ареалов типичных ландшафтных видов животных и растений пустынь и полупустынь с определенными изолиниями, отражающими суммы температур воздуха за период с устойчивой температурой выше 10°C . Более того, такое же близкое совпадение было обнаружено и в распространении основных зональных типов дисперсии организмов и зональных биогеоценологических структур.

Оказалось, что на территории Прикаспия, характеризующейся суммой температур воздуха (за период с устойчивой температурой выше 10° условно можно назвать суммой "весенне-летних температур") в диапазоне от 3200° до 3600° , распространены типичные виды животных полупустыни (малый суслик, степная пеструшка, степной, белокрылый и черный жаворонки) и в растительном покрове развита характерная комплексность, свойственная полупустыням.

Это обстоятельство навело на мысль о возможности использования этой обобщенной климатической характеристики природной среды в качестве одного из существенных индикаторных показателей границ аридных зон. Действительно, при увеличении суммы температур на 400° , т. е. на территории, ограниченной изолиниями сумм "весенне-летних температур" 3600 и 4000°C , происходит четко выраженная смена биокомплексов полупустыни северо-пустынным комплексом с неизменным участием таких типичных видов, как толстохвостый тушканчик, большешкловый зуек, казахский филин, черношейная каменка; при этом белая полынь заменяет черную, двупятнистый жаворонок - степного, заяц-песчаник

русака; исчезает малый суслик и т. д. Биокомплексы характеризуются развитием индивидуализирующей формы дисперсии. В диапазоне сумм весенне-летних температур от 4000° до 4800° на узком пространстве (Прикарабогазы и юг Устюрта) происходит быстрая смена северопустынного комплекса южнопустынным. При этом на территорию переходного междузонального пространства, охватывающего сумму температур в 800° , прони-

кают некоторые виды животных и растений южной пустыни: сцинковый геккон, скотоцерка, пустынная пересмешка, буланный выюрок, гепард, каракал, барханный кот, южные полыни и тетыр. Однако биокомплексы южной пустыни здесь не получают полного развития, и можно констатировать лишь присутствие их отдельных элементов.

Территории, которым свойственны суммы весенне-летних и осенних температур выше 4800° , представляют собой собственно пустыни южного типа, в биокомплексах которых участвуют саксаульная сойка, пустынный и саксаульный воробей, пустынный жаворонок, черная каменка, туркменский филин, песчаная эфа, серая кобра, туркменский тушканчик, персидская песчанка, рыжеватая пищуха, южный подвид слепушонки и др. Для биокомплексов здесь свойственно развитие агрегирующей дисперсии и системы вложенных структур.

Рассмотрим далее вопросы средообразующих влияний растений и животных и процессы ценозообразования на примере анализа схем биогеоценотического циклогенеза в южной песчаной пустыне (Восточные Каракумы) и в комплексной зональной полупустыне (Северный Прикаспий). При этом основное внимание уделим качественной оценке явлений, схемам циклов, моментам взаимодействия основных агентов ценозообразования, сукцессиям растительности как наиболее выразительным и индикаторным явлениям и коснемся типологии зональных процессов биогенного средообразования.

Зоофитовзаимодействия в регуляции средообразующих процессов

В системе ландшафтов пустыни Каракум, второй по величине в мире, преобладающее место принадлежит разнообразным типам песчаных массивов, различающимся своим рельефом, литологией, гидрологическими условиями и особенностями сложения и структуры биогеоценозов. Животные и растения здесь наряду с факторами абиотической среды оказываются мощными агентами средообразовательного процесса, влияющими на формирование рельефа поверхности, развитие ветроэрозионных процессов, почвенно-гидрологические условия (уровень грунтовых вод, водно-физические и химические свойства почв и миграцию солей в них), на структуру и плотность поверхности почвогрунтов, особенности микроклимата и в конечном итоге на структуру биогеоценозов и сам облик ландшафтов.

Взаимодействие организма с окружающей средой складывается в сложной и динамичной системе прямых и обратных (реципрокных) взаимосвязей, определяемой как зонально своеобразным уровнем дозирования факторов среды, так и диапазоном проявления биологических свойств орга-

низмов (например, пределами объема роющей деятельности грызунов, коррелированной с численностью и состоянием их популяций и т. п., или размерами фитогенного засоления почв галофильной растительностью, или, напротив, величиной мелиорирующего влияния некоторых видов деревьев и кустарников и др.).

В число подобных многообразных корреляций входят такие, изменение которых кардинально влияет на дальнейший ход процессов в биогеоценозе, определяет само направление функциональных связей и, следовательно, отражается в цикле развития всего биогеокомплекса. Эти связи следует относить к типу регуляторных. Они влияют на особенности структуры комплекса на разных стадиях биогеоценологических циклов. Определение момента и условий проявления биорегуляторных свойств взаимодействующих видов представляет собой сущность исследования процессов зоофитогенной регуляции в биогеоценозах как одного из главнейших механизмов средообразовательного процесса. Смысл и условия "биогенных поворотов" в цикле индивидуального развития зонального типа биогеоценоза служат важной основой для прогнозирования функциональной судьбы компонентов биогеокомплексов в условиях изменяющегося природного фона окружающей среды больших регионов.

Отдельные виды животных, растений и микроорганизмов могут резко различаться между собой по величине и значимости средообразующего эффекта, который они способны вызывать. Различия эти определяются прежде всего тремя условиями: 1) направлением воздействия вида (способно ли влияние жизнедеятельности вида вызывать единичную реакцию соседнего вида и комплекса в целом, или оно оказывается началом цепи процессов, которые к тому же могут стать групповыми процессами); 2) величиной охвата структурно-функциональных ярусов биогеоценоза (так, в случае развития зоофиторегуляторных процессов в одном-двух биогеоценологических ярусах изменения в структуре комплекса окажутся временными и затем через несколько лет нивелируются полностью, что, например, происходит при влиянии степных пеструшек на растительность полупустыни. В случае же вовлечения в процессы преобразования всей биогеоценологической толщи, всех ее ярусов, средообразующий эффект деятельности вида оказывается постоянным и входит в число ведущих факторов средообразования. Пример тому - роющая деятельность малого суслика в Прикаспии, сказывающаяся буквально на всех элементах природной среды и определяющая саму морфоструктуру биогеоценозов полупустыни); 3) степенью распространенности ценологически активного вида, что непосредственно определяет ареал и, следовательно, ландшафтную типичность его средообразующего влияния (виды массовые, доминанты, непреходящие участники комплекса обладают и наибольшей средообразующей значимостью).

Основной средообразующий эффект может возникать как результат взаимодействия, группы видов (при условии их сопряженного функционирования!), но оказывается нередко итогом преимущественного влияния вида, который в этом случае по праву может быть назван главным, или ведущим, средообразователем. Чаще всего вид - ведущий средообразователь - выступает в комплексе с группой сопутствующих видов ("виды-спутники"), смены группировок которых во времени определяются этапами кондиционирования среды под влиянием жизнедеятельности вида - главного ценообразователя в разные возрастные периоды его жизни.

Участие животных в едином комплексе с растением - главным ценообразователем и его спутниками может оказывать регулирующее влияние на развитие биогеоценотических процессов, на формирование структуры биогеоценоза, на смену и особенности течения стадий биогеоценотического цикла. Таким образом, изучение видоизменений средообразующего воздействия главного ценообразователя под влиянием животных, т. е. зоорегуляции средообразовательных процессов, представляется существенным для характеристики биогеоценотического цикла в целом.

Для исследования процесса зоофитовзаимодействий в биогеоценозах южных песчаных пустынь Средней Азии были избраны зонально типичные для этих условий комплексы: 1) черного саксаула и песчанок, преимущественно полуденной и отчасти большой песчанки; 2) хвойника шишконосного и полуденной песчанки; 3) хвойника шишконосного, полуденной песчанки и черного саксаула и 4) черного саксаула, саксаулового усача и древесного паразитического гриба - пории пустынной (*Poria desertorum*).

Особенности черного саксаула как ценообразователя

Черный саксаул (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Pjlin [Н. ammodendron (С. А. Мей) Вге.]), "оджар" по-туркменски, - самый типичный вид дерева среднеазиатских пустынь; представляет собой мощный фактор ценообразования как в глинистых, гипсовых пустынях, так и в песчаных. Естественная область распространения вида охватывает всю Среднюю Азию, южные районы центральной части Казахстана, Приаралье, плато Устюрт, пригодные для его произрастания участки закаспийских пустынь Мангышлака и полуострова Бузачи и выходит за пределы СССР на юго-запад, простираясь до северных берегов Персидского залива и Суэцкого перешейка (Леонтьев, 1954). Таким образом, примерно одна половина ареала черного саксаула оказывается расположенной в области, занятой пустынями южного типа, с субтропическим климатическим режимом и бесснежной или малоснежной зимой; другая - охватывает Туранскую подзону переходного характера, се-

верные пустыни Закаспия и юга Казахстана в пределах умеренного климатического пояса с их экстремальными условиями - жарким летом и суровой, морозной и достаточно снежной зимой.

Ценозообразующая способность черного саксаула определяется относительным долголетием дерева, большим объемом его фитомассы, дающей много органического вещества и создающей "покровный эффект" - защитные условия и, следовательно, своеобразную среду для большого числа видов растений, животных, водорослей и микроорганизмов. Он влияет на водно-физические и химические свойства почвы, содействует миграции солей в толще почвогрунта и на его поверхности возникновению на почве корковых образований с фитогенным засолением и последующей сменой растительности в травянисто-кустарничковом ярусе (Базилевич, Чепурко, Родин, Мирошниченко, 1972). На полкронном пространстве формируется специфический микроклимат, отличающийся относительной мезофильностью условий. Таким образом, влияние черного саксаула служит основой экологической дифференциации среды за счет создания особых микроусловий на разных, четко выделяемых парцеллах подкронного пространства.

Черный саксаул относится к жизненной форме одноствольных или немногоствольных афильных деревьев (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). В естественных древостоях встречается высотой 5-8 м, иногда 9 м и даже 12 м, но нередко при низком уровне грунтовых вод на плотном глинистом грунте или в условиях избыточного засоления в окрестностях шоров и соленых озер образует редкостойные заросли кустарничкового облика до 1,4-2 м высоты. На кырах северо-западной части Туркмении на серо-бурых почвах встречается в виде особой экологической формы деревца, достигающего всего 1,2 м (Нечаева, 1951). Ствол начинает ветвиться дихотомически уже на высоте 50-70 см от поверхности земли. К 15-20-летнему возрасту рост дерева замедляется, и в это время ширина кроны оказывается равной ее высоте, представляя собой достаточно плотную темно-зеленую "шапку", низко нависающую над землей за счет опускания боковых сильно отклоняющихся ветвей. В Каракумах нередко встречается "плакучая форма", максимальная ширина кроны - 10-12 (14) м, средняя - 5-6 м.

Диаметр ствола спелых деревьев у поверхности почвы - 24-38 см. В исключительных случаях наблюдаются перестойные особи с очень толстым стволом, до 65 см, как, например, в черносаксауловом лесу у колодца Яр-Аджи, и даже 102 см, по замеру В. Л. Леонтьева (1954), в массиве у колодца Керт-Кую. Корневая система мощно развита, направлена в основном вертикально вниз и может достигать уровня относительно неглубоких грунтовых вод. Под загущенным или сомкнутым древостоем уровень грунтовых вод понижается из-за влияния сильной транспирации черносаксаулового леса (Леонтьев, 1954).

На закрепленных песках в долинообразных понижениях в Репетекском заповеднике (Восточные Каракумы), где грунтовые воды обнаруживаются на глубине около 7-10 м, корни черного саксаула распространяются в 4-6-метровой толще песка (Петров, 1933). В искусственных насаждениях в Бадхызе уровень грунтовых вод низкий, там корни черного саксаула прослеживались до глубины 7 м (С. Приходько и Н. Приходько, 1968), а в предгорной пустыне Карнабчуля (Самаркандская область), где уровень грунтовых вод очень низкий, корни 4-летнего черного саксаула в культуре проникают до глубины 14 м (Шамсутдинов, 1962, 1969).

Средний возраст деревьев в естественных древостоях Каракумов, лимитируемый, как выяснилось в результате исследований, комплексом экологических факторов, равен 40-43-45 годам и значительно меньше биологического возраста, достигающего 100 и более лет. Величина общей биомассы, а также соотношение надземной и подземной (корни) фитомассы и объем семенной продукции существенно изменяются в процессе индивидуального развития черного саксаула.

Вес надземной фитомассы взрослого дерева черного саксаула, по наблюдениям Р. К. Тогызаева, в Репетекском заповеднике достигает 152 кг. На приколллезных песках в Бадхызе 13-летнее дерево, по данным С. Я. Приходько, имело вес более 100 кг, при этом вес надземной части составлял 78,7 кг, а корней - 48,3 кг, т. е. в отношении 1:0,6 (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). Наибольший вес надземной фитомассы одного дерева достигает 500 кг (Леонтьев, 1954), запас древесины в среднем - 8-10 т/га, максимальный - до 60 т/га, урожай кормовой массы в естественных древостоях - около 10 ц/га, в искусственных насаждениях - 5-8-16 ц/га в воздушно-сухом состоянии (Шамсутдинов, 1969).

Плодоношение начинается в возрасте 4-6 лет (Леонтьев, 1946; Кокшарова, 1957; Пешковский, 1959), при этом в первый год плодоношения дерево дает в среднем 25 г семян (Кокшарова, 1957), во второй - до 500 г, в возрасте 7 лет - 900 г, а 10-12-летнее - 2160 г семян. Наиболее обильно плодоносят 12-35-40-летние деревья, когда с каждого можно получить от 0,2 до 10 кг семян (Нечаева и Приходько, 1966).

Урожай семян черного саксаула в культуре достаточно высок. Семена, собранные с 1 га насаждений, обеспечивают новый посев на площади 12-90 га (табл. 7).

Таблица 7. Урожай семян черного саксаула в искусственных насаждениях в подгорной глинисто-щебнистой пустыне Карнабчуль (по З. Ш. Шамсутдинову, 1971)

Возраст	Количество растений	Урожай семян, кг/га	Коэффициент размножения
---------	---------------------	---------------------	-------------------------

	на 1 га		
6	910	62,0	12,0
7	910	305,0	61,0
12	660	313,0	62,5
13	660	452,0	90,5

Черный саксаул экологически пластичен и относительно устойчив к высоким летним температурам и зимним морозам при недостатке атмосферной и почвенной влаги. Особенно хорошо переносят низкие отрицательные температуры умеренного климатического пояса деревья из популяций северной половины ареала - устьуртской и кзылкупумской. Опыты акклиматизации черного саксаула в полупустыне Северного Прикаспия, на опытной станции ВНИАЛМИ ВАСХНИЛа в окрестностях станции Харабали Астраханской области и в районе оз. Баскунчак, показали способность некоторых особей этого вида не вымерзнуть даже в условиях очень суровых зим, при температуре воздуха до -30°C . Опыты по расселению и акклиматизации черного и зайсанского саксаулов к северу и западу за пределы их естественных ареалов в настоящее время проводятся в Астраханской, Волгоградской областях и Калмыцкой АССР.

Экологическая пластичность этого вида позволяет с успехом проводить искусственное расселение его по разным типам местообитаний внутри естественного (исходного) ареала и восстанавливать сведенные массивы, что представляется наиболее перспективным с точки зрения принципов биогеоценотической мелиорации пустынь, вполне технически осуществимо и может быстро дать весьма существенный экономический эффект за счет резкого повышения продуктивности пустынных пастбищ.

Типичные местообитания черного саксаула в песчаных пустынях - это долинообразные понижения с закрепленной поверхностью среди массивов грядовых и барханно-грядовых песков (Восточные Каракумы), днища и склоны котловин в крупнобугристых песках с присутствием гипса и с относительно неглубокими грунтовыми водами (4-7-10 м). При этом в зависимости от их уровня может изменяться характер древостоя, его густота, ход возобновления, состав и обилие растений-спутников и животное население.

При близко расположенных к поверхности и не слишком засоленных грунтовых водах возникают загущенные и сомкнутые древостой с числом стволов до 400-560 на гектар, представляющие собой настоящие леса в пустыне. При этом возобновление в таких насаждениях слабое и усиливается лишь в перестойных участках, где имеются осветленные места под усохшими ветвями и на месте выпавших особей. Среди сопутствующих видов

нижнего яруса появляются в виде зарослей верблюжья колючка (*Alchagi persarum* Boiss et Buhse) и акбаш-карелиния (*Karelinia caspia* (Pall.) Less.), служащие индикатором близости грунтовых вод (например, черносаксаульники вдоль трассы первой очереди Каракумского канала, ныне почти полностью сведенные). При глубине грунтовых вод 7-12 м черносаксаульники более редкостойны (190- 260 взрослых особей на 1 га) и нередко сочетаются с эфедрой - хвойником шишконосным, особенно обильным на гипсоносных песках (обычно на буграх), и с несколькими видами кандымов (*Callygonum*). Эфедра может служить надежным индикатором значительных количеств гипса в почвогрунтах, который нередко образует массивные, порой причудливые друзы из крупных кристаллов, что столь типично для репетекских песков.

В составе растений-спутников эуксерофиты и ксеромезофиты, эфемеры и эфемероиды, злаки и однолетние солянки (*Londesia eriantha* Fisch. et Mey). При еще более глубоких грунтовых водах на полужакопленных песках черный саксаул растет в сочетании с белым саксаулом (*Haloxylon persicum*), древесным и другим кандымами, черкезом Рихтера (*Salsola richteri*) и чогином (*Aelenia subaphilla*) в Центральных, Восточных и Заунгузских Каракумах. В числе сопутствующих видов на определенных этапах ценоотического цикла добавляются настоящие псаммофиты - гораниновия (*Horaninovia ulicinia* Fisch. et Mey), гелиотропы, сминовия и др. Растет черный саксаул и на шлейфах песков, выходящих на глинистые равнины и понижения вокруг шоров и соленых озер (например, в Бадхызе), где характер древостоя и высота деревьев в зависимости от условий произрастания могут быть очень различными.

В пустынях с плотным грунтом (глинистых, гипсовых и суглинистых с серыми и серо-бурыми слабо сформированными почвами) черный саксаул также образует древостой лесного типа и редколесья. При этом может произрастать на территориях с очень глубоким залеганием грунтовых вод (глубже 20-30 м), как, например, на плато Южный Устюрт, где естественные древостой в настоящее время сильно нарушены (Викторов, 1971), и в культуре на Карнабчуле в Узбекистане (Шамсутдинов, 1969, 1971, 1973; Ибрагимов, 1975). Способен обитать саксаул и в условиях сильно расчлененного рельефа, на крутых склонах оврагов - саев, на каменистых и насыщенных щебнем пятнах делювия на обрывах - чинках плато. В горы поднимается до 500-800 м (по наблюдениям Г. М. Проскураковой и автора, в хребте Большой Балхан).

Влажность почвогрунта под черным саксаулом. Развитые деревья саксаула, создающие сильное затенение, плотную засоленную поверхностную корку на почве подкронового пространства и нередко достигающие своей мощной корневой системой горизонта грунтовых вод, существенно

вливают на распределение и динамику почвенной влаги, образуя мозаику почвенно-гидрологических условий. Последнее можно легко обнаружить при раскопке песка уже до глубины 0,5-1,0 м. Определение влажности почвогрунта проводилось в спелом эфедровом черносаксаульнике, растущем в долинообразном понижении между барханными грядами на территории Репетекского заповедника (Восточные Каракумы). Здесь, в Северной долине с несформированными песчаными почвами, под закрепленными илаком (*Saxeh physodes*) кустарниками и злаково-солянковыми группировками подкroновой растительности песками, в качестве модели было выбрано спелое дерево в возрасте около 30 лет, высотой 3,8 м и диаметром кроны 3,6X6,0 м (с характерной асимметрией). Диаметр подкroнового пространства вместе с кольцом бордюрной растительности из однолетних солянок с участием злаков и эфемерового разнотравья (4,3X6,5 м) оказался больше диаметра кроны, что объясняется ее частичным усыханием и расширением кольца бордюрной растительности в теневой зоне дерева, выходящей за пределы непосредственно проекции кроны.

Пробы почвогрунта брались с помощью почвенного бура в 7 точках, 5 из которых находились на подкroновом пространстве: 1) среди злаково-солянковых группировок бордюрной растительности с северной стороны от ствола саксаула, на границе с поляной, занятой дерниной илака; 2) на оголенном пятне фитогенного засоления под кроной к северу от дерева; 3) на пятне подкroнового засоления с южной стороны от ствола дерева на затененном его участке; 4) на пятне засоления в одном метре от предыдущей точки, но на осветленном участке под усохшей веткой и 5) на бордюрном кольце солянково-злаковой растительности с южной стороны от ствола. Две другие точки представляли собой контроль и находились на илаковых полянах к северу и к югу от дерева в 2 м от края подкroнового пятна. Влажность почвогрунта определялась в начале (6 июня) и в конце (10 августа) лета.

Исследования показали, что как в начале лета, так и в его конце почвогрунт на подкroновом пространстве черного саксаула имеет большую влажность, чем соответствующие горизонты почвы под микрогруппировками бордюрной растительности и тем более под песчано-осоковой ассоциацией на полянах (в первой декаде июня в горизонте 0-5 см под кроной на пятне фитогенного засоления - 1,1-1,2%, под солянково-злаковым бордюрным кольцом - 0,4-0,5%, на илаковой поляне (контроль) - 0,2-0,4%). На протяжении лета показатели влажности в верхних горизонтах почвогрунта (0-20-30 см) на подкroновом пространстве заметно снижаются: в горизонте 0-5 см - от 1,2% до 0,6%, в горизонте 5-20 см - от 3,0% до 0,9-1,8%.

Особенно иссушается приповерхностный горизонт почвы (0-5 см) в течение лета, и показатели его влажности на оголенном пятне засоления под кроной и под бордюрной растительностью (0,6%) в августе становятся оди-

наковыми до глубины 20 см, приближаясь к показателям влажности соответствующих горизонтов на илаковых полянах (0,4-0,3%). Однако в горизонтах почвогрунта от 20-40 см и ниже в корнеобитаемой зоне под проекцией кроны черного саксаула влажность почвы в конце лета может втрое и более (1,2-1,8%) превышать ту, что наблюдается на илаковых полянах на глубине более 40 см (0,3-0,5%).

Учитывая сказанное, можно констатировать, что взрослое дерево черного саксаула, обладающее глубокой корневой системой (до 10-14 м) и активно транспирирующее, влияет на распределение почвенной влаги, содействуя ее сохранению под уплотненной поверхностной коркой (толщиной 0,8-1,3 см) фитогенного, преимущественно сульфатного, засоления, ограничивающего непосредственное испарение с поверхности почвы. Этому способствуют также затенение кроной и более низкие температуры поверхности на подкроновом пространстве (см. рис. 5). Кроме того, в корнеобитаемой зоне средневозрастного и спелого дерева в весенне-летний период происходит подтягивание почвенной влаги из более глубоких горизонтов почвогрунта.

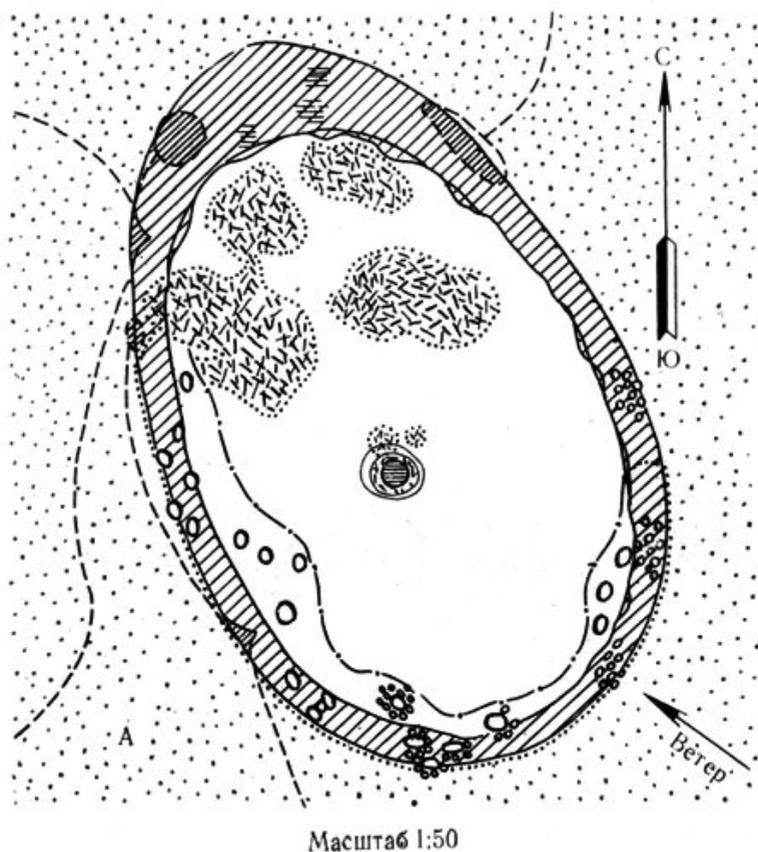
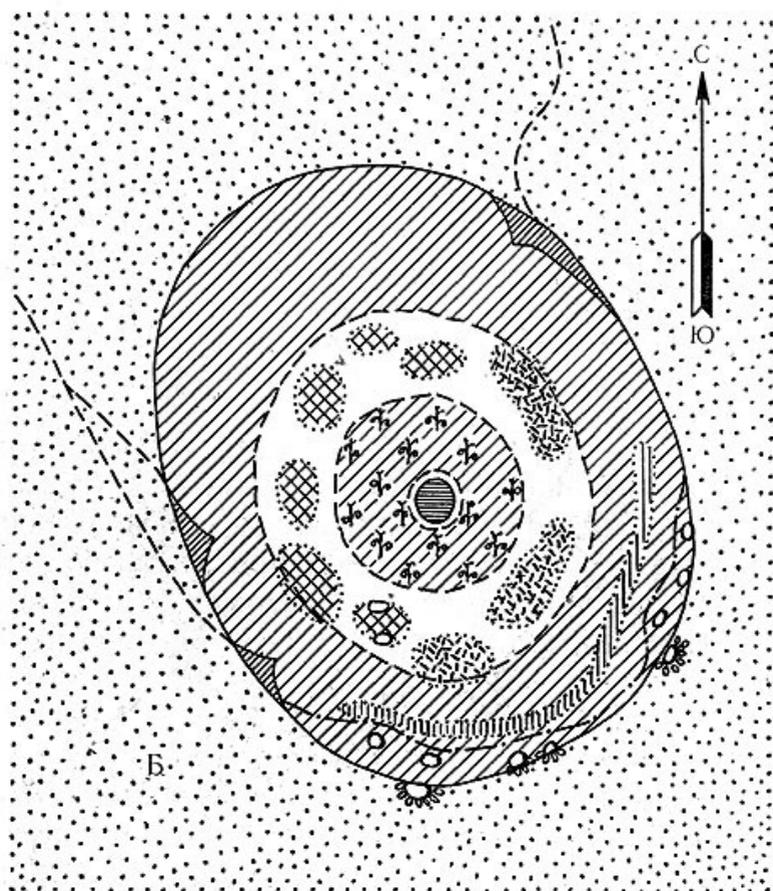


Рис. 5А. Схема подкروнового пространства черного саксаула и солянки (парцеллы подкroвного пространства) - биогeoценотичeская система 'вложенных структур' (южная пустыня, Восточные Каракумы)

В связи с этим распределение почвенной влаги по профилю вертикального разреза почвогрунта от илаковой поляны через подкroвное пространство спелого саксаула имеет вид "купола", образованного зоной повышенной влажности непосредственно под деревом вдоль оси корня со "склонами", довольно круто спадающими под бордюрным кольцом растений и еще более резко при переходе от бордюра к илаковым полянам. В течение лета этот "купол" постепенно оседает, сохраняя между тем свои общие очертания с вершиной, находящейся в центральной части подкroвного пространства.



-  приствольный «воротник» из микрогруппировок злаков (часто заячий ячмень), иногда с однолетними солянками
-  фрагменты злаково-соляноквых микрогруппировок на пятне фитогенного засоления под кроной
-  бордюрное кольцо из микрогруппировок солянок и злаков
-  пятно фитогенного (содового) засоления
-  полоса каплепадного засоления под краевыми ветвями

Рис. 5Б. Схема подкранового пространства черного саксаула и солянки

(парцеллы подпокровного пространства) - биогеоценологическая система 'воротниковых структур', туранский вариант системы 'вложенных структур' развит в районах с повышенным атмосферным увлажнением (предгорная пустыня, Карнабчуль)

Таким образом, черный саксаул оказывается экологическим агентом, создающим разнообразие почвенно-гидрологических условий и формирующим мозаичное распределение "гнезд влаги" в пустыне, длительно сохраняющихся в летний сезон под коркой засоленного пятна оголенного подкоронового пространства, которое оказывается, таким образом, не только пескозакрепителем, но и влагосохраняющим природным устройством (Залетаев, Зубкова, 1968) и играет роль сезонно действующего гидротермического рефугиума для ряда видов позвоночных и беспозвоночных животных. Свидетельством этого служит сезонная смена стадий, наблюдаемая у некоторого количества полуденных песчанок в Каракумах. Если зимой большинство их обитает в буграх эфедры шишконосной, где суше, а температурная среда более стабильна, то в летний сезон часть нор под эфедрой пустеет в связи с переселением их обитателей под соседние деревья черного саксаула. Здесь, в норах на периферийной части засоленного подкоронового пятна, создаются более комфортные для зверьков микроклиматические условия, определяемые свойствами черного саксаула как ценозообразователя, создающего в зоне своего влияния особую динамику тепла и влаги и формирующего собственные группировки растений и животных-спутников.

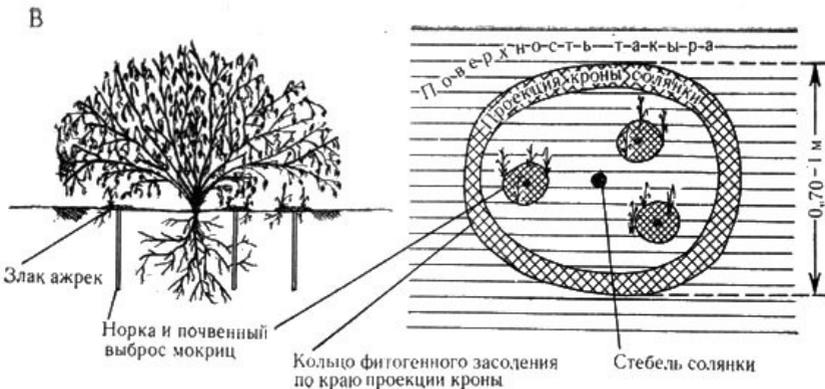


Рис. 5В. Схема подкоронового пространства черного саксаула и солянки (парцеллы подпокровного пространства) - система 'вложенных структур', развитая в ажреково-солянковом комплексе (южная такыровая пустыня, долина р. Сумбар)

Роящая деятельность песчанок - как фактор, содействующий возобновлению черного саксаула и кустарников-псаммофитов, - исследовалась в разных типах древесно-кустарниковых биогеоценозов песчаных пустынь. Наблюдения показали заметную концентрацию подроста и молодых (2-4-летних) деревьев черного саксаула, и подроста разных видов кандымов (*Calligonum setosum*, *C. turkestanicum*, *C. caput medusae*, *C. microcarpum*, *C. arborescens* и других), а также черкезов (*Salsola richteri*, *S. paletzkiana*) на колониях песчанок и у выходов из нор, расположенных небольшими группами.

Помимо фиксации многочисленных случаев активного возобновления черного саксаула и кустарников-псаммофитов в зоне нор песчанок (см. табл. 8) были проведены учеты подроста на пробных площадях в кандымово-илаковом белосаксаульнике, в том числе на участке с длительно существующей колонией больших песчанок котловино-лощинного типа и в эфедровом черносаксаульнике, типичном для условий Восточных Каракумов. На этих площадях было учтено количество и размещение нор большой и полуденной песчанок, число и распределение подроста саксаулов обоих видов и кустарников и степень приуроченности подроста к зонам нор, что отражалось процентным соотношением подроста у нор и вне зоны нор.

Таблица 8. Распределение выходов из нор больших и полуденных песчанок на колонии в кандымово-илаковом белосаксаульнике под кронами (Восточные Каракумы)

Виды деревьев и кустарников-псаммофитов	Количество деревьев и кустарников, шт/га	Большая песчанка		Полуденная песчанка		Общее число, шт/га
		число шт/га	%	число шт/га	%	
<i>Haloxylon persicum</i>	80	410	38,0	50	18,5	460
<i>Haloxylon aphyllum</i>	90	110	10,5	50	18,5	160
<i>Calligonum setosum</i>	25	35	3,5	40	14,8	75
<i>Calligonum turkestanicum</i>	35	160	15,0	25	9,2	185
<i>Ephedra strobilacea</i>	5	0	*	55	20,5	55
<i>Aellenia subaphylla</i>	10	20	2,0	0	-	20
<i>Salsola paletzkiana</i>	5	0	*	0	-	0
Поляны с <i>Carex phytodes</i> *	-	330	31,0	50	18,5	380
Всего	250	1065	100%	270	100%	1335

* (Число выходов из нор, расположенных вне подкроновых пространств.)

Пробная площадь (0,2 га) была заложена в окрестностях Казахаула за пределами Репетекского заповедника в редкостойном кандымово-илаковом белосаксаульнике с участием черного саксаула (состав насаждения представлен в табл. 8). Общее число стволов деревьев и число кустов - 250 шт/га, в том числе белого саксаула - 80 шт/га, из них: взрослых особей - 65 шт/га, подроста - 15 шт/га (18,8%); черного саксаула - 90 шт/га: взрослых - 40 шт/га и подроста - 50 шт/га (55,5%); кандыма щетинистого (*Catligonutn setosum*) - 25 шт/га: взрослых - 5 шт/га и подроста - 20 шт/га (80%); кандыма туркестанского (*Calligonum turkestanicum*) - 35 шт/га: взрослых особей - 10 шт/га и подроста - 25 шт/га (71,4%).

Кроме того, на этой площадке произрастали отдельные единичные кусты черкеза, чогона (*Aellenia subaphylla*) и борджока (*Ephera strobilacea*), последние образовали довольно развитый песчаный бугор, заселенный исключительно полуденными песчанками. На всей площадке 267 выходов из нор песчанок: большой песчанки - 213, или 1065 нор/га, полуденной песчанки - 54, или 270 нор/га. Суммарная насыщенность норами поверхности песка в кандымово-илаковом белосаксаульнике с большой колонией песчанок достигает, таким образом, 1335 нор/га.

Учет размещения нор и топографическая съемка пробной площадки показали, что из общего количества подроста (110 шт/га деревьев и кустарников-псаммофитов) непосредственно в зоне нор произрастает 71 шт/га (64,8%).

Морфоструктура биогеоценоза эфедровых черносаксаульников восточных каракумов

В системе ландшафтов южных пустынь биогеоценоз эфедровых черносаксаульников представляет собой древнюю устойчивую экосистему, что доказывается данными пыльцевого анализа о совместном распространении саксаулов и эфедры, относящимися к третичному времени. Развитый биологический комплекс черносаксаулового леса состоит из сочетания разновозрастных деревьев саксаула (в типе преобладают 20-25-летние) с обязательно сопутствующим им сложным подкроновым фитозоопочвенным образованием, называемым далее "подкроновой салфеткой", и кустов эфедры, около 2/3 которых растут на сформированных "эфедрогенных буграх". Эта система дополняется участием кандымов в различных сочетаниях видов и реже - белого саксаула.

Указанные модификации, даже в случае небольшого преобладания черного саксаула над сопутствующими породами, не изменяют данного географического типа биогеоценоза, который можно обозначить как систему: черный саксаул с "подкроновой салфеткой" - сеть ее солянково-злаковых бордюров (вокруг подкроновых салфеток) - песчанки - муравьи + эфедра (на буграх) и песчанки. В дополнительную характеристику биоком-плекса входят саксауловый усач, чернотелки, златки, саксауловый сеноед, пауки, скотоцерки, малые бормотушки, рыжехвостые славки, белокрылый дятел и древесный гриб - пория пустынная. Этот тип биогеоценоза распространен в южной песчаной пустыне по долинным понижениям, характеризующимся повышенной гипсоносностью и уплотненностью песков, сравнительно неглубоким залеганием грунтовых вод (до 8-11 м) и большой контрастностью ритмических процессов в абиотической среде и биоте.

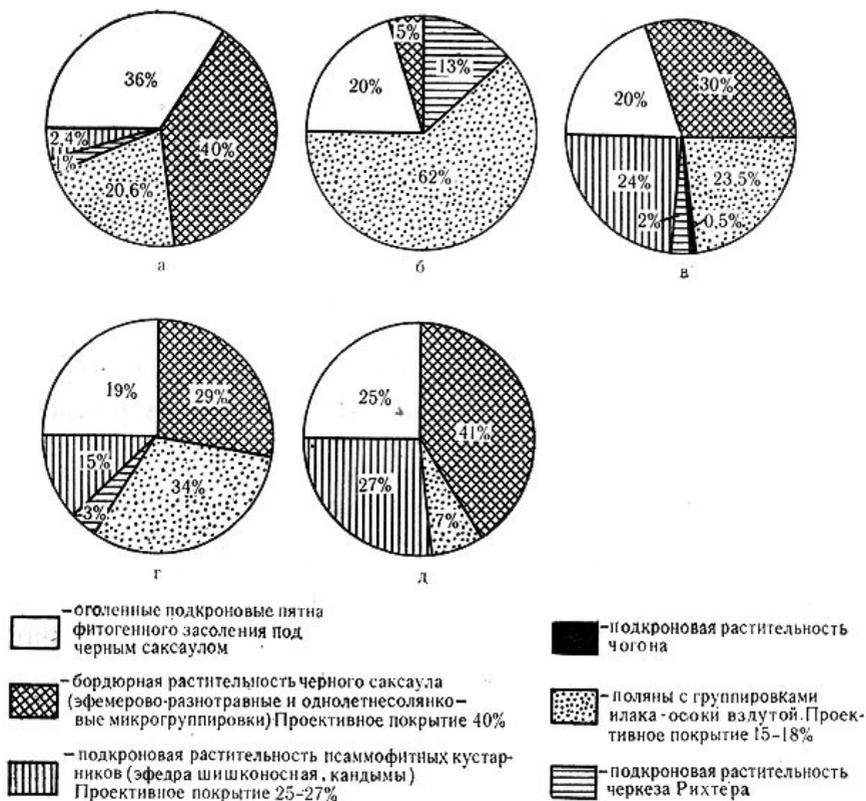


Рис. 6. Соотношение площадей парцелл в спелом черносаксаульнике с

сомкнутыми кронами (а), в редкостойном илаковом (б) и в эфедровом (в, г, д) (южная песчаная пустыня, Восточные Каракумы)

Биогеоценоз связи выражаются в высокой степени закрепленности песков, образовании пятнистого фитогенного засоления их поверхностного слоя, локальных куполообразных поднятий грунтовых вод под деревьями черного саксаула, при этом стержнем и, вероятно, функционально активным элементом в подкроновых куполах увлажнения служит корень саксаула. Закрепление поверхности песков растительностью и повышенным засолением на подкроновых салфетках, а также некоторое известное торможение ветровых потоков довольно высоким и местами густым древостоем существенно ослабляет роль чисто эоловых процессов в формировании рельефа и в жизни биогеоценоза "черносаксауловых долин" Восточных Каракумов по сравнению с биогео-ценозами барханных и других типов полукрепленных и слабо закрепленных песков (см. табл. 9). Вместе с тем зооловые процессы приобретают особенно большое значение в морфологии ландшафта и циклике развития ценоэлементарных структур. Немаловажное значение в этих процессах имеет роющая деятельность полуденной и большой песчанок и отчасти тонкопалого суслика.

Таблица 9. Интенсивность перемещения песков в Репетекском заповеднике на участках с различной закрепленностью (приемное отверстие пескоуловителя 20X20 см; по Вейсову, 1969)

Природно-территориальные комплексы (фации)	Количество кур-тарников на га, шт.	Количество улавливаемого песка, кг
Черносаксаульник с сомкнутыми кронами	400	0,001
Поляна в черносаксаульнике (20X15 м) с молодыми всходами саксаула	8	0,320
Белосаксаульник с илаковым покровом	143	0,430
Белосаксаульник с нарушенным илаковым покровом	340	3,600
Белосаксаульник без илакового покрова (на гряде)	364	10,730
Переходная полоса от оголенных песков	168	14,640

к белосаксаульникам без илакового покрова		
Межбарханное понижение среди оголенных песков	27	18,840



Рис. 7. Соотношение поселений разных видов грызунов-землероев в эфедровом черносаксаульнике (южная песчаная пустыня, Восточные Каракумы)

В целом физиономичность ландшафта долинных черносаксауловых лесов с эфедрой и морфология биогеоценоза этого типа определяются преимущественным развитием биотических процессов в отличие от биогеоценозов барханных и других слабо закрепленных песков, где, безусловно, преобладают абиотические процессы. Среди биогенных элементов ценоструктуры, которые можно обозначить как парцеллы (Дылис, Уткин, Успенская, 1963), важную функциональную роль играют подкروновые салфетки черного саксаула, сетевидная система солянково-злаковых бордюров подкроновых салфеток и эфедрогенные бугры (см. рис. 6, 7, 8).

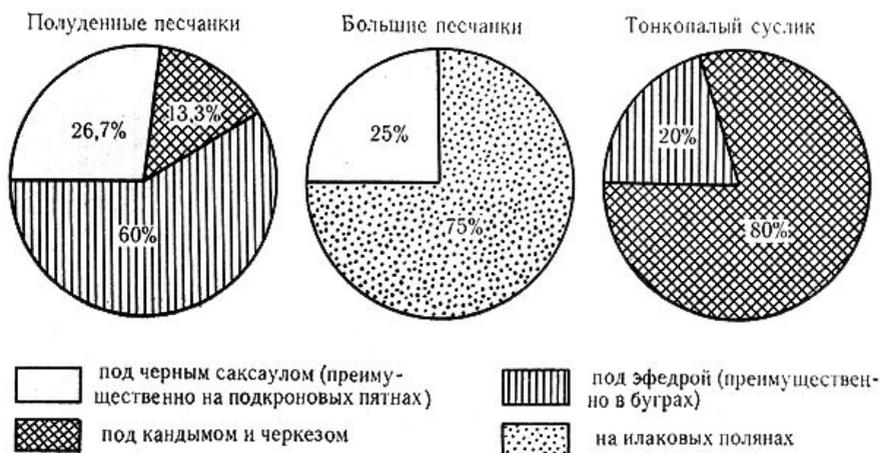


Рис. 8. Распределение поселений грызунов по парцеллам в эфедровом черносаксаульнике

Подкروновая салфетка черного саксаула - это функционально пескозакрепитель, стабилизатор солевого баланса, влагосохраняющее природное устройство, сезонно действующий термический рефугиум для наземных животных (беспозвоночных и позвоночных) и база развития "краевого эффекта" при контакте двух сред, на основе которого возникает сеть соляково-злаковых бордюров. Таким образом, подкроновые салфетки - это фактор создания множественности микроусловий в биогеоценозе и дифференциации среды жизни. Биопродукционным свойством подкроновая салфетка не обладает (см. рис. 9).

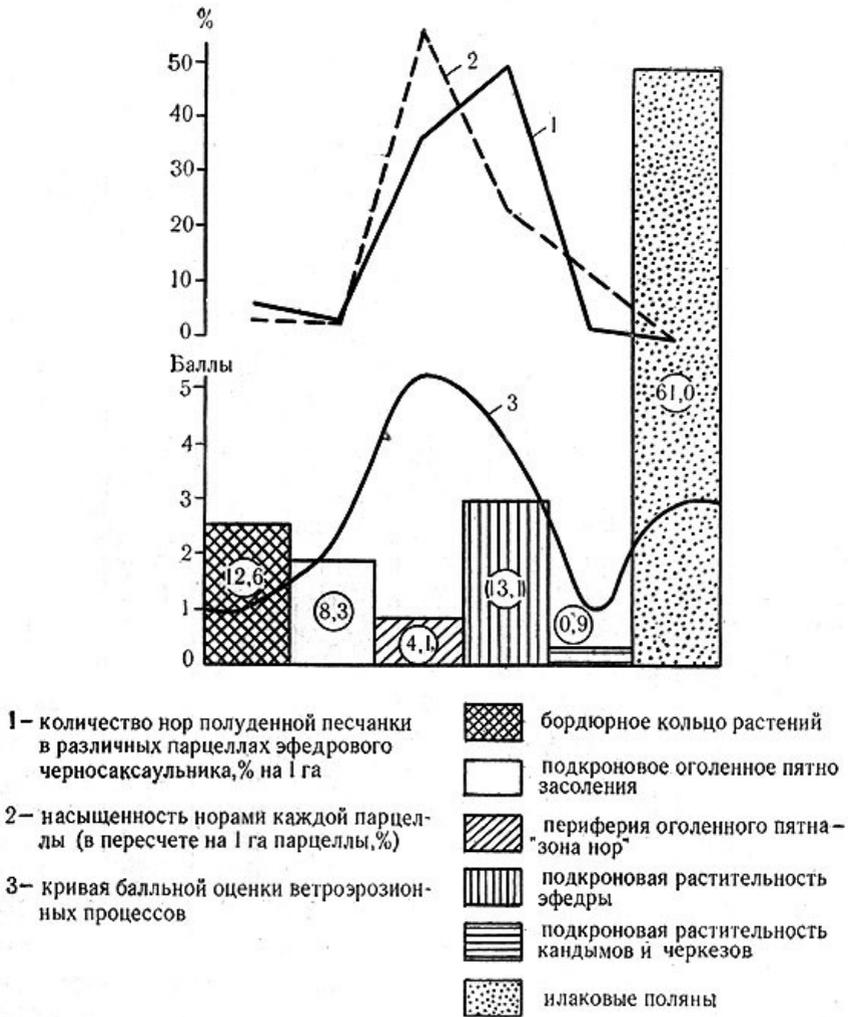


Рис. 9. Насыщенность парцелл эфедрового черносаксаульника норами полуденных песчанок и развитие ветроэрозионных процессов

Сетевидная система солянково-злаковых бордюров, возникающих по краю проекций крон, функционально - основной производитель полезной обрабатываемой части суммарной биопродукции биогеоценоза, утилизируемой животными, и вместе с тем травяные "бордюры" - место аккумуляции органического вещества, действующее перманентно, наконец, это участки развития максимальных контактов животных и растений и разных видов жи-

вотных друг с другом (см. табл. 10). Таким образом, сетевидная система бордюров - зона повышенной активности биотических процессов в биогеоценозе, в том числе узел трофических цепей и база рассеяния и разноса органического вещества. Здесь концентрируются муравейники, жуки, полужесткокрылые и пауки (см. рис. 10).

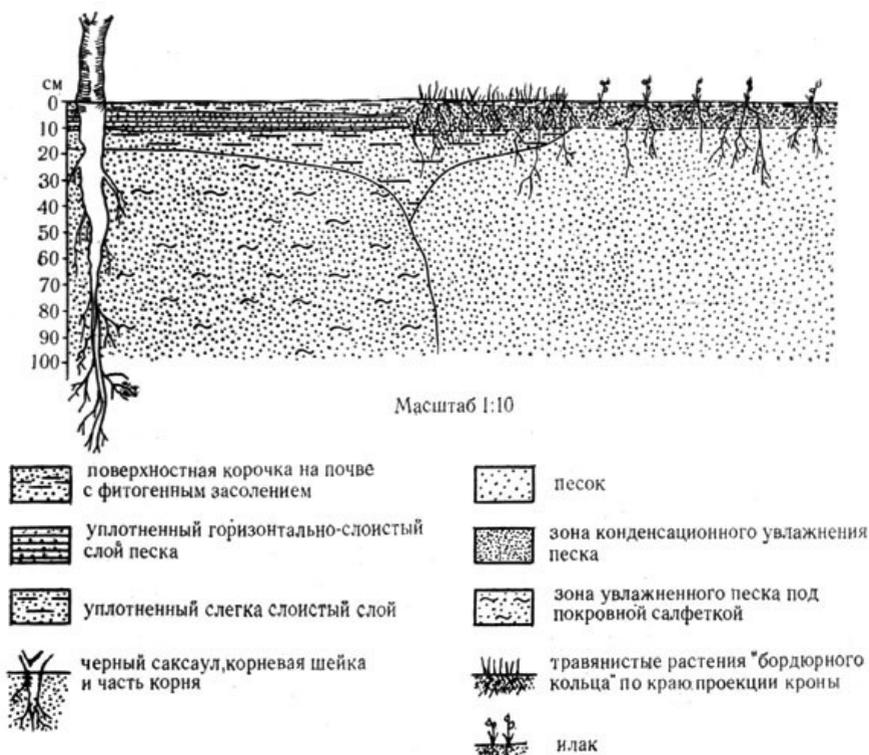


Рис. 10. Почвенный профиль через подкороновое пространство черного саксаула

Таблица 10. Фитопродукция и численность животных в основных группах растительных сообществ Восточных Каракумов¹

Растительные сообщества	Надземная фитомасса, сухой вес кг/га					Численность		
	летние однолетники	злак и весенние	разнотравье	суммарный урожай весен-	суммарная фитопродукция	позвоночных, особи/га		беспозвоночных, особи/100 м ²
						пти	боль	
								насекомы

				не- летних трав		цы	шие песча нки	е и пауки
Черносаксаульники илаково-эфедровые	52	11	88	100-600	7860-54140	5,2	6-7*	1000-2000
Белосаксаульники илаковые	10	60	23	110-430	4080	1,3	2-3	100-200
Пионерная растительность барханных песков	-	-	-	-	130-370	0,7	1	10-50

* (Численность среднего уровня. Высокая численность характеризуется в 2-3 раза большими показателями (Стальмакова, 1955).)

¹ (По Р. К. Тогызаеву (1937), П. Д. Гунину (1973), Л. В. Комаровой (1974) и В. И. Кузнецову.)

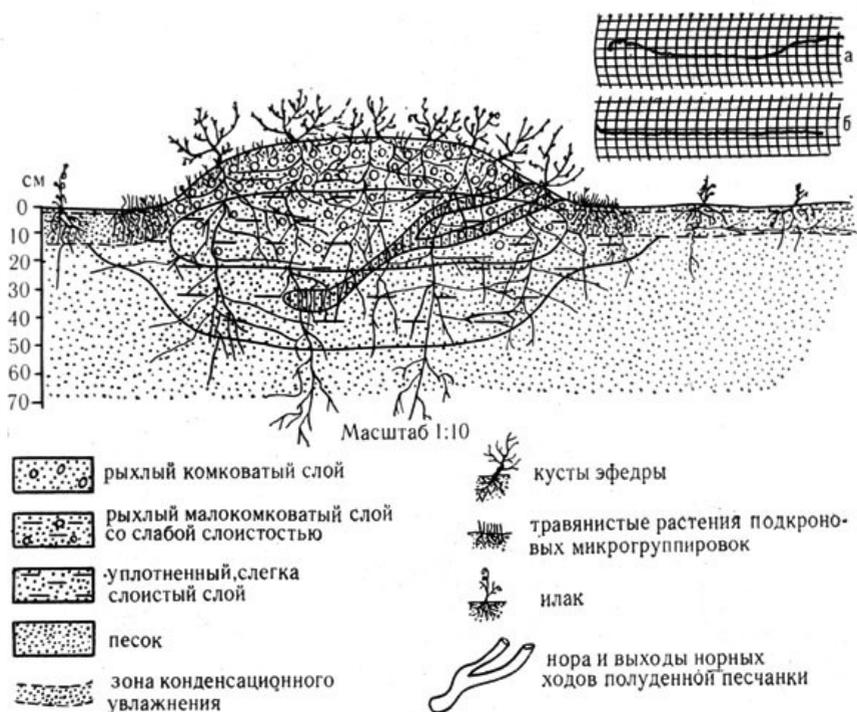


Рис. 11. Почвенный профиль через эфедрогенный бугор и кривые суточных температур на поверхности (а) и на глубине 40 см (б)

Эфедрогенные бугры высотой от 0,2 до 2 м образованы опадом эфедры, сцементированным песком, чаще всего гипсоносным. Механический и химический состав песка в бугре дается в таблицах (табл. 11, 12). Бугры представляют собой плотные почвенные образования с большим числом разнообразных по размерам воздухоносных пор, которые обильно заселяются почвенными беспозвоночными, посещаются пауками и жуками (имаго). В буграх преимущественно поселяются полуденные песчанки. Здесь же происходит накопление и разложение биомассы погибших животных (см. рис. 11). Эфедрогенные бугры характеризуются свойством относительной термостабильности. В течение суток в летнее время колебания температуры внутри бугров наименьшие по сравнению со всеми другими точками биогеоценоза, зимой суточные колебания температуры и влажности по существу нивелируются.

Таблица 11. Механический состав почвогрунтов эфедрового черносаксаульника (Восточные Каракумы)

Горизонт , см	Соли, плотны й остаток, %	Размерный состав, мм					Физическа я глина, %	Механически й состав, по Качинскому
		1- 0,05	0,05- 0,01	0,01- 0,00 5	0,005 - 0,001	<0,00 1		
Под черным саксаулом (на подкроновом пятне)								
0,5	0,27	82,1 2	11,8 6	0,76	2,33	2,93	6,02	песчаный
20	0,20	90,4 5	5,86	0,23	0,16	3,30	3,69	песчаный
40	0,20	93,4 8	1,70	0,53	0,43	3,86	4,82	песчаный
60	0,25	89,5 5	6,56	0,43	0,30	3,16	3,89	песчаный
80	0,19	93,9 5	2,83	0,16	1,66	1,40	3,82	песчаный
100	0,12	93,8 5	1,70	1,36	0,23	2,86	4,45	песчаный
Под эфедрой (хорошо развитой)								
0,5	0,15	77,7 1	16,6	0,76	2,13	2,30	5,69	песчаный
20	0,13	92,0 2	1,36	1,36	2,56	3,56	6,52	песчаный
40	0,08	94,5 5	1,73	0,93	0,56	2,23	3,72	песчаный
60	0,12	95,8 1	0,53	0,60	0,26	2,80	3,66	песчаный
80	0,09	95,0 4	1,66	0,50	0,10	2,70	3,30	песчаный
100	0,07	94,2 8	2,23	0,36	0,30	2,83	3,49	песчаный
Под эфедрой (угнетенной)								
0,5	0,12	75,6 5	19,9 3	0,16	0,96	3,30	4,42	песчаный
20	0,10	87,8	8,70	0,40	0,13	2,96	3,49	песчаный

		1						
40	0,19	89,4 1	7,63	1,43	0,10	1,43	2,96	песчаный
80	0,30	90,2 4	3,36	2,70	0,20	3,50	6,40	песчаный

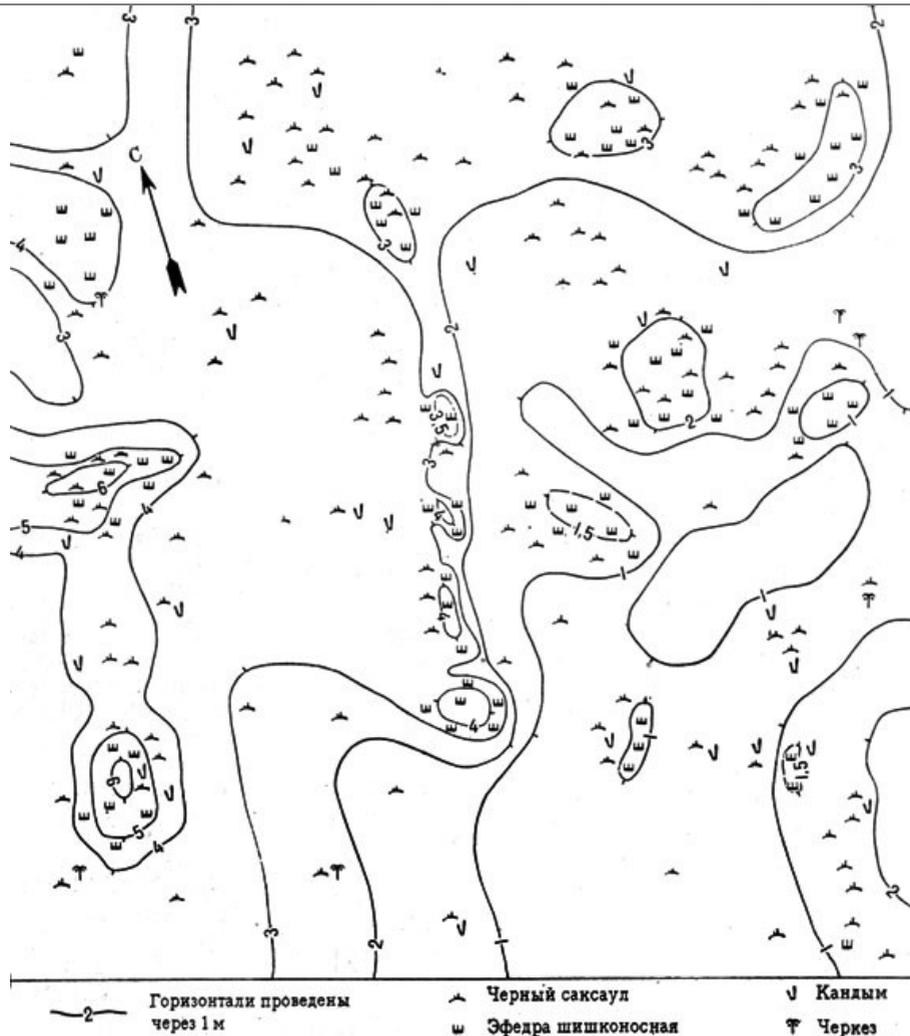


Рис. 12. Схема распределения древесно-кустарниковой растительности в эфедровом черносаксаульнике (песчаная пустыня южного типа, Восточные Каракумы. Пробная площадь 0,25 га)

В связи с этой особенностью эфедрогенные бугры, действующие как "подушки-термосы", функционально исполняют роль: 1) микробиотопа, максимально и перманентно наполненного почвенными животными (из числа которых складывается специфический животный комплекс эфедрогенных бугров); 2) места размножения некоторых наземных беспозвоночных и места обитания личиночных форм; 3) сезонного рефугиума для организмов, нуждающихся в периодических моментах термостабильности. Наряду с накоплением органического вещества животного происхождения в буграх происходит накопление, частичная консервация и переработка органических веществ растительного происхождения - в первую очередь опада эфедры и злакового разнотравья, развитого внутри куста эфедры по "крыше" и отчасти по скатам бугра и в значительной степени аналогичного покрову бордюров саксауловых подкроновых салфеток. Таким образом, от половины до 2/3 общей поверхности эфедрогенных бугров входит в систему сетевидных зон аккумуляции органического вещества биогеоценоза эфедрового черносакульника (см. рис. 12, 13).

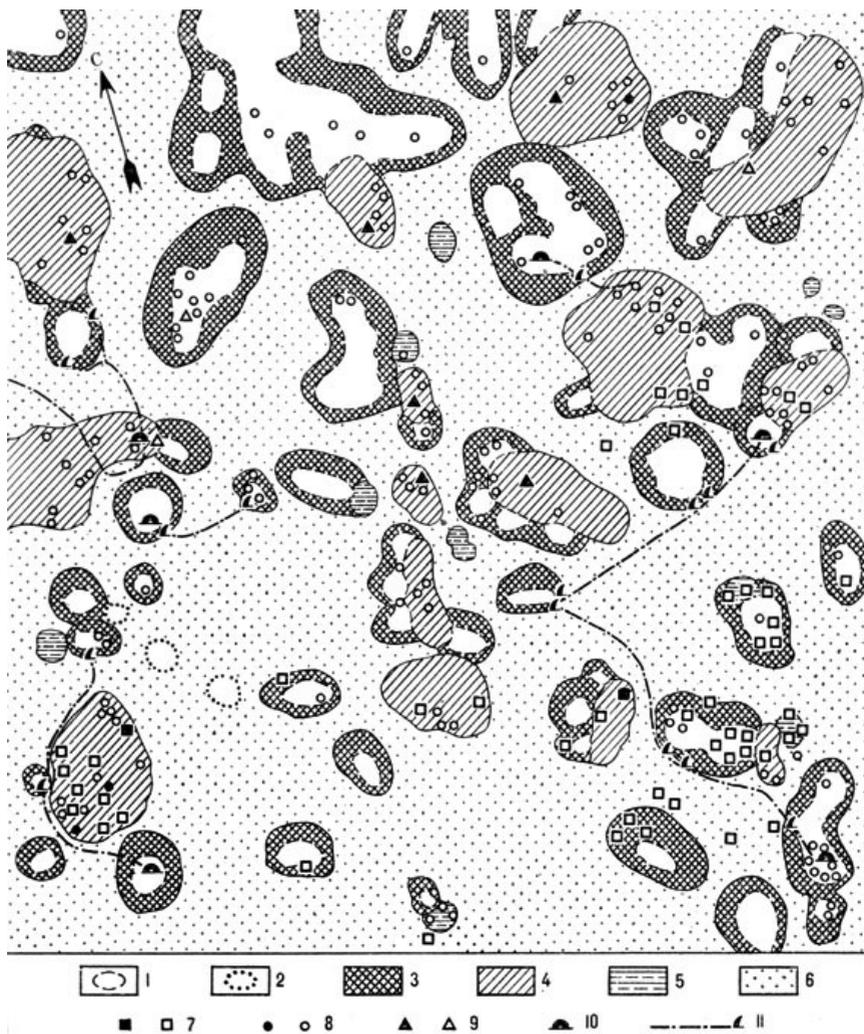


Рис. 13. Схема морфоструктуры биогеоценоза эфедрового черносаксаульника. 'Сетевидные зоны аккумуляции органического вещества', образованные подкрановой растительностью (песчаная пустыня южного типа, Восточные Каракумы. Пробная площадь 0,25 га): 1 - подкрановое пространство черного саксаула с повышенной засоленностью и уплотненностью поверхности почвы; 2 - 'реликтовое подкрановое пространство' на месте отмершего дерева; 3 - бордюрные микрогруппировки подкрановой растительности черного саксаула; 4 - подкрановые разнотравно-злаковые микрогруппировки эфедры шишконосной на эфедрогенных буграх; 5 - подкрановые

солянково-злаковые микрогруппировки кандымов; 6 - песчаные поляны, заросшие илаком; 7 - выходы из нор (жилых и нежилых) большой песчанки; 8 - полуденной песчанки; 9 - тонкопалого суслика; 10 - муравейник; 11 - муравьиная тропа и место сбора колосков

Таблица 12. Химический состав почвогрунтов в эфедровом черносаксаульнике (Восточные Каракумы) (анализ водной вытяжки, мг*экв/100 г почвы)

Горизонт, см	Соли, плотный остаток, %	Ионный состав						Сумма катионов
		SO ₄ ^{''}	HCO ₃ [']	Cl [']	Ca ^{''}	Mg ^{''}	Na [·] +K [·]	
Под черным саксаулом (на подкroновом пятне)								
0-5	0,27	1,33	1,78	0,37	0,17	1,39	1,92	3,48
5-20	0,20	0,67	1,36	0,62	3,35	0,35	1,98	2,65
20-40	0,20	0,50	1,36	0,75	0,26	0,53	1,83	2,65
40-60	0,25	1,64	0,96	1,12	0,43	0,17	3,12	3,72
60-80	0,19	0,72	0,92	0,75	0,35	0,52	1,52	2,39
80-100	0,12	0,48	0,58	0,62	0,35	0,35	0,97	1,68
Под эфедрой (хорошо развитой)								
0-5	0,15	0,29	0,22	0,50	0,87	0,17	0,57	1,01
5-20	0,13	1,04	0,44	0,25	0,43	0,35	0,95	1,73
20-40	0,08	0,29	0,54	0,37	0,35	0,26	0,59	1,20
40-60	0,12	0,98	0,49	0,37	0,26	0,43	1,14	1,84
60-80	0,09	0,38	0,45	0,50	0,61	0,35	0,37	1,33
80-100	0,07	0,102	0,52	0,50	0,52	0	0,50	1,12
Под эфедрой (угнетенной)								
0-5	0,12	0,89	0,40	0,37	0,70	3,35	0,61	1,66
5-20	0,10	0,58	0,49	0,37	0,43	0,43	0,58	1,44
20-40	0,19	0,79	0,34	1,25	1,65	0,26	0,47	2,38
40-80	0,13	0,27	0,37	1,50	1,13	0,68	0,33	2,14

Состав микрогруппировок подкroновой растительности эфедры включает в среднем около десятка видов злаков и разнотравья. В отличие от состава бордюрных микрогруппировок черного саксаула под эфедрой слабо развиваются однолетние солянки. Лондезия, как правило, не встречается, кохия Шренка - не типична. Микрогруппировки подкroновой растительно-

сти эфедры шишконосной (с распределением по экспозициям бугра) представлены ниже (на примере II фазы цикла).

Вершина бугра с "седловиной выдувания": *Bromus tectorum*, *Salsola praecox*, *Senecio subdentatus*, *Malcolmia grandiflora*, *Cutandia memohitica*, *Carex physodes*, *Hyalea pulchella*. Склон южной экспозиции: *Bromus tectorum*, *Schismus arabicus*, *Senecio subdentatus*, *Delphinium camptocarpum*, *Salsola praecox*, *Malcolmia grandiflora*, *Hyalea pulchella*, *Carex physodes*. Склон восточной экспозиции: *Bromus tectorum*, *Delphinium camptocarpum*, *Hypericum pendulum*, *Malcolmia grandiflora*. Склон северной экспозиции: *Bromus tectorum*, *Schismus arabicus*, *Silene папа*, *Senecio subdentatus*, *Delphinium camptocarpum*, *Salsola praecox*, *Carex physodes*.

Кустарники на седловине выдувания (в зоне нор): *Calligonum turkestanicum* (1 особь, выс. 124 см), *C. caput medusae* (1 особь, выс. 166 см). Склон северной экспозиции (в зоне нор): *C. caput medusae* (1 особь, выс. 162 см). Склон восточной экспозиции (в периферийной зоне нор): *Salsola richteri* (1 особь, выс. 132 см). Особенности состава микрогруппировок зависят от экспозиции склонов бугра и нарушений поверхности почвы роющей деятельностью полуденных песчанок. Последние содействуют проникновению на эфедрогенный бугор более псаммофильных видов травянистых растений, в том числе песчаной осоки (*Carex physodes*) и кустарников. Так, в местах пескоройной деятельности песчанок, в "седловинах выдувания" на буграх эфедры шишконосной поселяются кандымы: туркестанский, щетинистый, голова Медузы, солянка Рихтера (черкез) и подрост черного и белого саксаулов.

Что касается топографии микрогруппировок растений и парцелл подкоронового пространства черного саксаула, то следует отметить их концентрическое расположение в отношении ствола дерева и собственную насыщенность каждой из парцелл специфическими группировками организмов, связанных именно со своей парцеллой. Как уже отмечалось, муравьи и некоторые виды пауков концентрируются только в зоне "бордюрной растительности" по краю проекции кроны, а личинки саксаулового усача и гриб (*Poria deserlorum*) - преимущественно в зоне корневой шейки ствола и в верхней части корня дерева и т. п.

Такое размещение организмов, когда отдельные структурные элементы биогеокомплекса имеют еще и свою отчасти автономную структуру, подтверждаемую устойчивыми ценосвязями, можно назвать "системой вложенных структур". Подобный тип организации биогеоценозов характерен для южных пустынь с их высокой аридностью среды, что определяется возрастанием биологической ценности условий защищенности организмов, получающих лучшее развитие под покровом растений, изменяющих вокруг себя микроусловия ("покровный эффект").

Таблица 13. Состав подпокровных комплексов беспозвоночных животных солянок цикла *Salsola crassa*¹ (учеты под одним растением, однократные в разных районах)

Виды	Количество особей, шт.	Виды	Количество особей, шт.	Виды	Количество особей, шт.
Учет 13 октября	*	Учет 14 октября	*	Учет 15 октября	*
Такыры в долине р. Сумбар					
Zabrus morio Mén	2	Zabrus morio Mén	1	Chrysomelidae	1
Amara (Amathitis) dissors Tschitsch	1	Cicindellidae	1	Chactocnema sp.	3
Opatroides punctulatus Brulle	2	C. aenescens	7	Camponotus fedtshenkoi	1
Dissonomus tibialis Rtt.	2	Messor sp.	6	Messor sp.	1
Bothynoderes strabus	1	Monomorium sp.	1	Engistus exsangius	5
Macrotarrhus sp.	2	Simuliidae	1	Anthemina pusio Kol.	1
Cataglyphis jomud K. Arn.	1	Lepidoptera	1	Miridae sp.	1
Messor sp.	2	Engistus exsangius Stal.	1	Thysanura sp.	1
Empusa penicornis (larva)	1	Cicadelidae	1	Araneina	3
Stictopleurus angustus Rent.	1	Anacanthotermes sp.	3	*	*
Araneina	1	Araneina	3	*	*
Hemilepistus	3	Hemilepistus	7	*	*
Всего	19	*	34	*	17
Такыры приморской пустыни					

Adesmia karelini Fisch. w.	1	Metabletus parallelus Rt.	1	Amara (Harpalodema) ruthena Tschitsch	2
Opatroides punctulatus Brulle.	1	Bothynoderes sp.	2	A. (Harpalodema) ahngeriana Tschitsch	1
Dissonomus tibialis Rtt.	1	Camponotus turcestanicus	4	Aphodius sp.	1
Camponotus turcestanicus	6	Monomorium sp.	1	Bradynema signata Jak.	3
Cataglyphis setipes	1	Scantius aegyptius L.	1	Hyalocoris pilicornis Jak.	1
Monomorium sp.	1	Cercinthus lehmani Kol.	1	Engistus exsangius Stal.	3
Centrocoris voixemi Put.	3	Horventhiolus syriacus Rent.	2	Cymophyes golodnajana Stal. (на злаке Aeluropus litoralis)	2
Emblethis dilaticolis Jak.	1	Gryllidae	2	Centrocoris volxemi Put.	1
Engistus exsangius Stal.	2	Olpium sp	1	Araneina	1
Gryllidae	1	*	*	*	*
Epitetranychus sp.	2	*	*	*	*
Hemilepistus sp.	6	*	*	*	*
Scutigera sp.	1	*	*	*	*
Araneina	2	*	*	*	*
Всего	27	*	15	*	17

¹ (Определение беспозвоночных проведено в Зоологическом институте АН СССР О. Л. Крыжановским, Г. С. Медведевым и И. М. Кержнером.)

Биогеоценоз черносаксульников Каракумов организован по типу "системы вложенных структур". То же относится к группировкам растений и животных, развивающихся под покровом кустов крупных солянок (группы *Salsola crassa*), на солончаках и такыровидных участках в речных долинах. Например, в долине р. Сум-бар наблюдались группировки беспозвоночных, возникшие под защитой солянок и включавшие комплексы видов, живущих на самой солянке, на маленьких куртинках злака ажрека (*Aeluropus litoralis* Pall.), растущего вокруг выбросов из норок землероющих мокриц рода *Hemilepistus* под кроной куста солянки, и животных, населяющих норки мокриц, где сохраняется влажность и где, следовательно, могут обитать даже мезофильные организмы. В табл. 13 представлен перечень видов беспозвоночных животных, существующих под покровом солянок на такырах в Западной Туркмении.

Зоогенная регуляция элементов структурной организации эфедросаксаулового биогеоценоза в условиях песчаной пустыни

Статическая картина морфологии структуры биогеоценоза обычно индицируется топографией растительного покрова и его ярусной расчлененностью. Функциональная же обусловленность элементов структуры, а в экстремальных зонах и сам тип структурной организации биогеоценоза и циклы ее динамических трансформаций, выявляющихся нередко в средообразующем эффекте, определяются деятельностью животных, которые в условиях аридных зон выступают в роли важнейших и активных биогеоценологических агентов, регуляторов и нередко лимитирующих факторов. Этот феномен назван "зоогенной регуляцией в биогеоценозе" (Залетаев, 1973).

К категории этого явления относятся как природные процессы, которые от начала до конца развиваются "под контролем" животных, так и те процессы, которые возникают и иницируются животными в их начальной стадии, а затем в механизме их развития ведущая роль передается растениям, микроорганизмам или комплексу биотических и абиотических факторов. Таковы зооэоловые процессы (Залетаев, Зубкова, 1968), зоофитоэоловые и различные формы консервации органических веществ в природе.

В условиях биогеоценоза черносаксулового леса с участием эфедры шишконосной, типичного для гипсоносных песков пустыни Каракум, зоогенная регуляция оказывается условием, определяющим в сочетании с фитогенным засолением и эоловыми процессами формирование типичного сложнобугристого рельефа поверхности песков, закономерную смену стадий в циклическом развитии биогеоценотической структуры и лимиты "экологического возраста" черносаксулового леса.

Главнейшими агентами зоорегуляции в функциональных узлах этого зонально типичного для южных пустынь биогеоценоза оказываются полуденные песчанки с их роющей деятельностью, приуроченной к контактными участкам края проекций крон и непокрытых древесно-кустарниковой растительностью полян с илаком - песчаной осокой вздутой, в меньшей степени - большие песчанки и затем - тонкопалые суслики (см. рис. 14). Важная роль принадлежит повреждающим древесину саксаула насекомым - саксауловому усачу (*Turcmenigena varentzovi*) и златкам (*Julodis*) в сочетании с древесным грибом - порией пустынной (*Poria desertorum*). Пория развивается в ходах личинок, особенно в зоне корневой шейки дерева. Под влиянием гриба древесина становится рыхлой и сыпучей, что усиливает ценотический эффект повреждающей деятельности личинок жуков и способствует более быстрому выпадению перестойных и даже спелых деревьев.

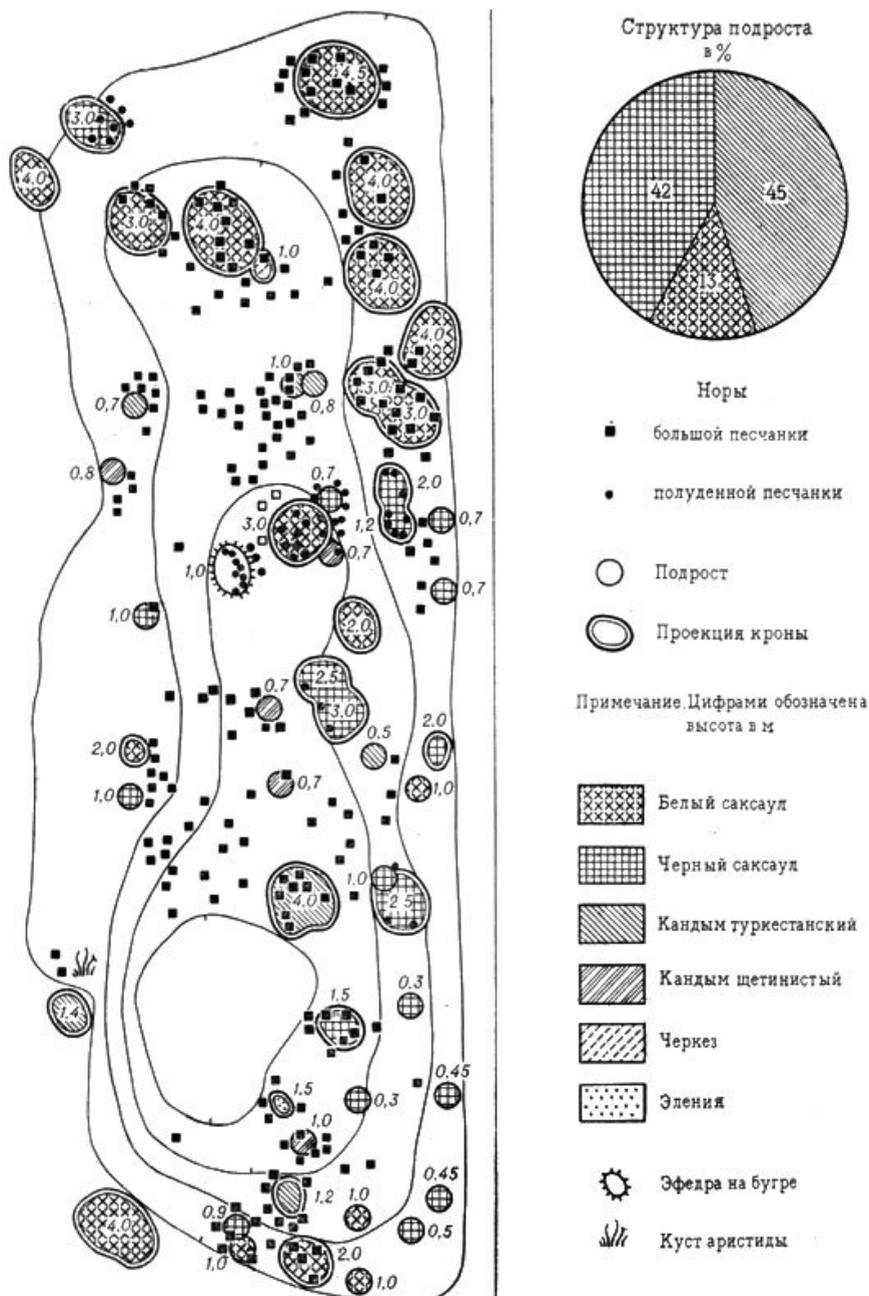


Рис. 14. Поселение большой песчанки котловинно-лощинного типа и колонии полуденной песчанки в кандымово-илаковом белосаксаульнике с уча-

ствием расселяющегося черного саксаула (песчаная пустыня южного типа, Восточные Каракумы. Пробная площадь 0,2 га)

Основные характеристики биогеоценоза эфедрового черносаксаульника в долинных понижениях в условиях Репетекского заповедника: древостой - 490-500 деревьев черного саксаула на 1 га, спелые деревья - 50-56%, отдельные кусты и куртины эфедры - в среднем 70 на 1 га (при этом 22,2% эфедровых кустов растут не на буграх, 33,3% - образуют песчаные с погребенным опадом бугры до 1 м высотой и выше и 44% кустов встречаются в виде куртин на долголетних сложных буграх - эфедровых городках зоофитозолового происхождения). Этот тип насаждения нередко бывает представлен вариантами с большей или меньшей разреженностью древостоя и кустарников (см. табл. 14).

Таблица 14. Состав насаждения эфедрового черносаксаульника (Восточные Каракумы)

Вид дерева или кустарника и их возрастная группа	Количество		Распределение				
	шт/га	%	Одиночное, шт/га	Групповое (по 2-5 шт.)		На эфедровых городках	
				Куртины, шт/га	Растения, шт/га	Число бугров, шт/га	Растения, шт/га
<i>Черный саксаул:</i>	480	52,4	96	44	204	16	180
спелые и перестойные деревья (15-40 лет)	212	23,2	60	44	132	8	20
приспевающие (5-15 лет)	112	12,1	28	12	24	12	60
подрост (1-4 года)	156	17,1	8	20	40	16	108
пень на бугре	3	0,4	-*	-	-	-	-
<i>Эфедра шишконосная:</i>	308	34,0	8	44**	188	16	112
взрослые кусты	300	33,0	-	44	188	16	112

подрост	8	1,0	8	-	-	-	-
<i>Кандымы:</i>	100	11,0	100	-	-	-	-
взрослые кусты	32	3,7	32	-	-	-	-
подрост	68	7,3	68	-	-	-	-
<i>Черкезы:</i>	24	2,6	2,4	-	-	-	-
взрослые кусты	8	0,9	8	-	-	-	-
подрост	16	1,7	16	-	-	-	-

* (Знак указывает на отсутствие в составе насаждения данной категории растений.)

** (Куртины эфедры на буграх.)

В этом типе биогеоценоза со сложной структурой бывает до двадцати поселений на 1 га полуденных песчанок, включая как заселенные, так и оставленные зверьками. Большие песчанки образуют здесь в среднем до 7 небольших поселений, тонкопалый суслик - до 1,5-3 нор на 1 га (редко 5 нор). Наибольшая численность тонкопалого суслика наблюдается в разреженных белосаксаульниках. Поселения полуденных песчанок на эфедрогенных буграх и "городках" составляют 60% от их общего количества в эфедровом черносаксаульнике; поселения под саксаулом, преимущественно на периферийной части засоленной подкроновой салфетки и в зоне ее бордюрной растительности, - 26,7%, под кандымами - 13,3%.

В эфедровом черносаксаульнике можно выделить 6 парцелл:

1. оголенные, лишенные растительности подкроновые пятна (салфетки);
2. периферийные полосы их до 0,4-0,6 м шириной (где грызунами нарушается плотная засоленная поверхностная корка и развиваются ветроэрозионные процессы, что содействует частичному рассолению почвы);
3. бордюрные кольца подкроновой растительности до 0,5-1,2 м шириной;
4. эфедрогенные бугры с кустами эфедры шишконосной и ее подкроновыми микрогруппировками;
5. подкроновая растительность кандымов и черкезов нередко на прикустовых холмиках песка, надутого ветром;
6. поляны с осокой вздутой, создающей проективное обилие от 15 до 23% и закрепляющей песок своей дерниной.

В эфедровых черносаксаульниках с разной степенью разреженности древостоя, отличающихся количественными соотношениями видов кустарников, суммарная площадь парцелл и их пропорции изменяются в довольно широком диапазоне. В прямой зависимости от соотношения площадей парцелл наряду с влиянием других факторов находится в биогеоценозе общее количество нор песчанок обоих видов и соответственно выходов из нор. Именно число последних и учитывалось на единицу площади как показатель для определения размеров роющей деятельности грызунов.

При возрастании площади подкроновых салфеток (до определенного предела, соответствующего моменту смыкания крон) коррелятивно возрастает суммарная площадь бордюрных колец из растений-спутников черного саксаула. При этом темп роста площади бордюрных группировок опережает увеличение суммарной площади подкроновых пятен фитогенного засоления. Вместе с тем увеличивается и число нор песчанок, поскольку они локализуются преимущественно по периферии подкроновой салфетки и в краевой зоне бордюрных колец растительности. Для получения более четкого представления о преимущественной приуроченности нор песчанок к тому или иному типу парцелл можно использовать простое понятие "насыщенность парцеллы норами", которое представляет собой расчет количества нор, приходящегося на суммарный гектар каждой парцеллы (как если бы вся гектарная площадка была занята только одной парцеллой). Так, если норы полуденных песчанок в периферийной части подкроновой салфетки составляют 34% общего количества нор, то насыщенность норами этого типа парцеллы оказывается равной 57%.

Кривая насыщенности парцелл норами указывает на особое значение, которое имеют в жизни черносаксаулового биогеоценоза периферия подкронового пятна фитогенного засоления, кольца бордюрной растительности и эфедрогенные бугры (см. рис. 9). Именно в этих участках биогеоценоза получают наибольшее развитие ветроэрозийные процессы, непосредственно связанные с объемом роющей деятельности песчанок и обеспечивающие вторичное усиление ее биогеоценозического эффекта. Смена ряда стадий биогеоценозического цикла во многом зависит от развития ветровых процессов в этих парцеллах, где наблюдается активизация геоморфологических явлений, изменения солевого и водного режима почвогрунтов и идущие параллельно с ними закономерные сукцессии микрогруппировок подкроновой растительности.

Прежде чем рассмотреть последовательные стадии песчанково-черносаксаулового циклогенеза, необходимо коснуться узла биоценозических связей, анализ которого может объяснить причину того явления, когда черносаксауловые древостои даже в заповедных условиях в южных пусты-

нях имеют предельный возраст 43-45 лет (в то время как в ботанических садах дерево черного саксаула способно жить более 100-150 лет).

Экологическое лимитирование возраста черносакульников в песчаных пустынях Средней Азии представляет собой результат взаимодействия нескольких факторов: деятельности личинок саксаулового усача, повреждающих древесину; температуры среды, определяющей характер локализации личинок в стволе и корне, и влияния на прочность древесины паразитического гриба - пории пустынной, поселяющегося в ходах личинок и разрушающего древесину изнутри.

Спелые деревья черного саксаула в возрасте 25- 30 лет и старше поражаются личинками усача и златок на 100%. Размеры повреждения древесины особенно возрастают у перестойных деревьев, достигших возраста 40-43 лет. В поперечном сечении корневой шейки к этому времени насчитывается до 30-46 ходов личинок. Если учесть, что ширина личиночного хода 4X8 мм, а сечение, следовательно, равно примерно 0,3 см², то легко представить себе, насколько источенной оказывается древесина в участках концентрации личинок. На разломах корневая шейка перестойного саксаула напоминает соты с непрочными, крошащимися стенками (см рис. 15). Суммарная площадь поврежденной древесины на поперечном сечении корневой шейки дерева достигает 7,3-24,5 см иногда больше, что при ее размерах (по диаметру) 14X16 см и 23X24 см представляет очень существенное повреждение, снижающее сопротивление ствола на излом. Именно поэтому перестойные деревья с тяжелой кроной и обычно с наклоненным стволом при сильных ветрах не способны выдержать совмещенных сил ветра и тяжести и нередко обрушиваются, имея еще вполне жизнеспособный ассимиляционный аппарат непродуктивные органы и нормально функционирующую корневую систему. Это явление можно назвать скорее "энтомовалом", чем ветровалом. Для перестойных черносакульников очень типична картина упавших, развалившихся стволов с живой зеленой кроной.

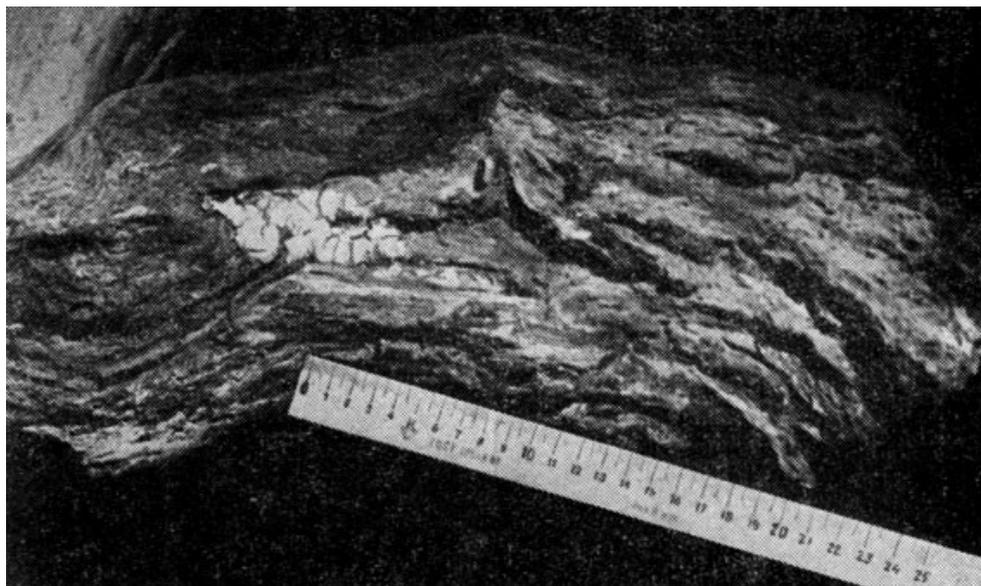


Рис. 15. Корневая шейка и верхний отрезок корня черного саксаула, поврежденные личинками саксаулового усача (видны крупные личиночные ходы и тело древесного гриба - пории пустынной, - развивающегося в ходах личинок и способствующего разрушению древесины, которая становится рыхлой и сыпучей)

Как показали наблюдения, личинки саксаулового усача и златок концентрируются в узком отрезке ствола и корня до 40-60 см длиной, прилегающем к корневой шейке. Общая длина ходов в стволовой части дерева и в корне колеблется от 24 до 63 см, обычно около 40 см (по 20-25 см в обе стороны от корневой шейки). При перенаселении комлевой части личинками длина ходов увеличивается. Причина указанного распределения личинок в древесине заключается в особенностях градиентов температуры разных точек ствола и кроны дерева.

Измерения температуры среды, проводившиеся в разных точках эфедро-саксаулового биогеоценоза, в разные сезоны, показали, что температура поверхности корневой шейки и почвы у комля черного саксаула оказывается относительно низкой и наиболее стабильной по сравнению с показателями температуры в кроне и тем более на поверхности почвы (см. рис. 16).

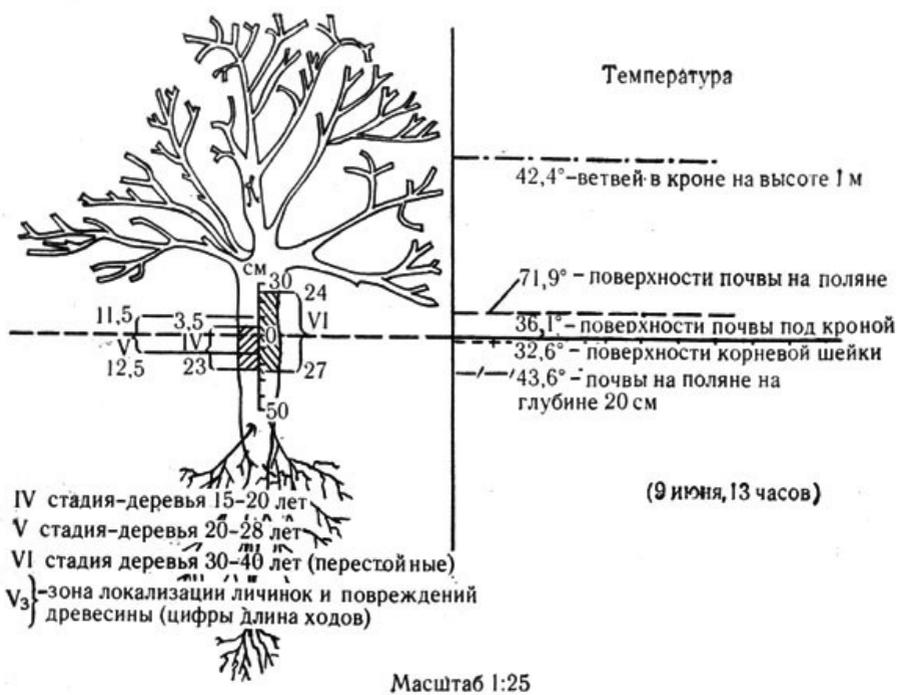


Рис. 16. Локализация личинок саксаулового усача в древесине ствола и корня черного саксаула в зависимости от температуры среды

В сезон высоких температур среды, с мая по сентябрь, комлевая часть дерева оказывается относительно менее нагреваемой точкой в биогеоценозе.

Разница температур в кроне и под комлем саксаула достигает 9-10°. Это обстоятельство вместе с отмеченной относительной стабильностью температур под комлем создает в корневой шейке деревьев и кустарников в пустыне более комфортные условия для беспозвоночных животных, чем и объясняется преимущественная локализация здесь личинок усачей и златок. Этот факт относится к явлениям того же порядка, что и "смена стадий" (Бей-Биенко, 1962), и "смена биоценологических горизонтов" (Гиляров, 1951).

Воздействие личинок на древесину усиливается в результате жизнедеятельности паразитического гриба - пории пустынной. Этот гриб проникает внутрь ствола вслед за личинками усача и разрастается затем по их ходам. Беловатое тело гриба и потемневшие, сыпучие и ломкие участки древесины вокруг него можно обыкновенно обнаружить на разломах комлевой части дерева. Химическое разрушение тканей древесины черного саксаула в

результате деятельности пории, усиливающее ломкость ствола у корневой шейки, оказывается также одним из существенных биоценологических факторов, участвующих в комплексе, лимитирующем экологический возраст черносаксаульников в Средней Азии, на уровне 43-45 лет, всюду на тех территориях, где численность саксаулового усача обеспечивает стабильное поражение древостоев.

Биогеоценологический цикл черного саксаула и сукцессия его подкрасной растительности включает 12 последовательных стадий трансформаций песчанково-черносаксаулового ценоценоза, в процессе смены которых изменяется уровень фитогенного засоления подкрасной площадки, качественный состав, обилие и морфология ее травянисто-кустарничкового бордюра и доля участия зоофитоценологических процессов. Цикл закономерно повторяется (табл. 15). Знание функциональной обусловленности биогеоценологической структуры, ее зонально типичной схемы важно при осуществлении "принципа биогеоценологической мелиорации" в практике освоения и облесения пустынных земель.

Таблица 15. Смена подкрасной растительности черного саксаула на разных стадиях развития песчанково-черносаксаулового комплекса (Восточные Каракумы)

Стадии циклогенеза	Возраст	Виды растений на подкрасном пространстве, преимущественно на "бордюрном кольце"
I стадия подростка черного саксаула	1-4 года. Высота 0,4-1,2 м	<i>Carex physodes</i> (проективное покрытие 12-15%, такое же, как на илаковых полянах)
II стадия молодого деревца. Появление под кроной пятен - скоплений опада. Проникновение на затененное подкрасное пространство злаков. Проективное покрытие подкрасной растительности увеличивается до 30-35%	5-8 лет. Высота деревца 1,2-2 м	<i>Carex physodes</i> (проективное покрытие увеличивается до 20%) <i>Bromus (Anisantha) tectorum</i> (проективное покрытие 10-20% или меньше)
III стадия "разнотравно-злакового бордюрного кольца". Начало фитогенного (содового) засоления подкрасного пространства, постепенный "уход"	8-15 лет. Высота дерева 2-4 м	<i>Bromus tectorum</i> * <i>Schismus arabicus</i> <i>Eremopyrum orientate</i> <i>Senecio subdentatus</i> <i>Microcephala lamellata</i>

<p>травянистой растительности из-под кроны и образование "бордюрного кольца" по периферии проекции кроны из злаков, преимущественно костра и шизмуса арабского, и разнотравья. Появление отдельных нор полуденных песчанок на "бордюрном кольце растений"</p>		<p><i>Ceraioccephalus falcatus</i> <i>Carex physodes</i></p>
<p>IV стадия "злаково-ромашникового бордюра оголенного подкоронового пятна ("салфетки") и сформированной "зоны нор" полуденных песчанок". Фитогенное засоление под кроной вызывает отмирание травянистой и кустарничковой растительности. Образуется оголенная солевая корка ("содовый солончак") толщиной 8-12 мм. Микрогруппировки подкороновой растительности, преимущественно шизмусово-ромашниковые и разнотравно-кохиевые концентрируются на периферии пятна засоления, где на границе двух разных сред образуют хорошо развитое кольцо растительности шириной 50-80 см, дающее втрое-вчетверо большую надземную фитомассу, чем песчаная осока с той же площади. На этой стадии формируется "зона нор" полуденных песчанок, по периферии пятна засоления и бордюрного кольца растений, стимулирующая начало ветроэрозионных процессов</p>	<p>15-20 лет. Приспевающие деревья. Высота 4-6 м. Ширина кроны обычно равна ее высоте в редкостойном черносаксаульнике (от 230 до 360 деревьев на 1 га)</p>	<p><i>Schismus arabicus</i> <i>Microcephala lamellata</i> <i>Eremopyrum orientate</i> <i>Senecio subdentatus</i> <i>Kochia schrenkiana</i> <i>Bromus tectorum</i> <i>Ceratocephalus falcatus</i> <i>Streptoloma desertorum</i> <i>Atriplex dimorphostegia</i> <i>Silene nana</i></p>
<p>V стадия "злаково-солянкового (шизмусово-лондезиевого) бордюрного кольца и развития активных зооэоловых процессов</p>	<p>20-28 (30) лет. Спелые деревья. Высота 6-8 (9) м. Начало частичного</p>	<p><i>Schismus arabicus</i> <i>Londesia eriantha</i> <i>Kochia schrenkiana</i> <i>Suaeda lipskyi</i></p>

<p>в краевой зоне нор". В зоне нор, расположенной по обе стороны бордюрного кольца растений, под воздействием роющей деятельности полуденных песчанок нарушается целостность поверхности почвогрунта, разрыхляется плотная корка засоления и активизируются ветроэрозийные процессы. Наиболее сильный вынос рыхлого материала происходит в краевой полосе по внешней стороне бордюрного кольца растений, где формируется желоб выдувания, соответствующий направлению ветровых потоков, огибающих крону и травянисто-кустарничковое кольцо. В составе "бордюра" начинают преобладать солянки. Засоление подкоронового пространства усиливается за счет вымывания солей из опада и смыва их с кроны</p>	<p>усыхания кроны</p>	<p><i>Eremopyrum orientate</i> <i>Eremopyrum buonapartis</i> <i>Ceratocephalus falcatus</i> <i>Bromus tectorum</i> <i>Atriplex dimorphostegia</i> <i>Bromus danthoniae</i></p>
<p>VI стадия "деревя на столообразном бугре и двухъярусного кольца бордюрной растительности". Зона нор расширяется в сторону ствола. На освещенных участках под усохшей кроной поселяются большие песчанки (смена преобладающего вида - "биорегулятора")</p>	<p>28-40 лет. Перестойные деревья. Частичное отмирание кроны</p>	<p>Верхний, внутренний ярус кольца (зона нор): <i>Londesia eriatha</i> <i>Kochia schrenkiana</i> <i>Schismus atabicus</i> <i>Suaeda lipskyi</i> <i>Atriplex dimorphostegia</i> <i>Streptoloma desertorum</i> <i>Ceratocephalus falcatus</i> <i>Eremopyrum buonapartis</i> <i>Bromus tectorum</i> <i>Microcephala lamellata</i> <i>Senecio subdentatus</i> <i>Silene nana</i> В тенистом пятне с северной стороны дерева (зона нор): <i>Bromus tectorum</i> <i>Schismus arabicus</i> <i>Eremopyrum orientate</i> <i>Eremopyrum buonapartis</i></p>

		<p> <i>Kochia schrenkiana</i> <i>Londesia eriantha</i> <i>Malcolmia grandiflora</i> <i>Microcephala lamellata</i> <i>Ceratocephalus falcatus</i> <i>Senecio subdentatus</i> <i>Alyssum desertorum</i> <i>Schismus culycinus</i> <i>Papaver pavoninum</i> В нижнем ярусе кольца: <i>Bromus tectorum</i> <i>Schismus arabicus</i> <i>Eremopyrum orientate</i> <i>Senecio subdentatus</i> По внешнему краю желоба выдувания: <i>Horaninowia minor</i> <i>Nonea caspica</i> <i>Arnebia decumbens</i> <i>Bromus tectorum</i> <i>Carex physodes.</i> </p>
<p> VII стадия останцового бугра с пнем и "энтомовалом". Эрозионное рассоление полкранового пятна и асимметричное сокращение его площади. Миграция однолетних солянок и злаков в направлении к пню </p>	<p>40-43-50 лет</p>	<p> Бордюрная растительность верхнего яруса кольца и околопневой поросли (зона нор): <i>Kochia schrenkiana</i> <i>Londesia eriantha</i> <i>Schismus arabicus</i> <i>Suaeda lipskyi</i> <i>Schismus culycinus</i> <i>Eremopyrum orientate</i> <i>Eremopyrum buonapartisi.</i> Бордюрная растительность нижнего яруса кольца у желоба выдувания: <i>Schismus arabicus</i> <i>Eremopyrum orientate.</i> Бордюрная растительность желоба выдувания (внешний край): <i>Horaninowia minor</i> </p>

		<p><i>Astragalus chiuensis</i> <i>Heliotropium dasycarpum</i> <i>Carex physodes</i> <i>Aristida pennata.</i></p>
<p>VIII стадия сокращающегося останцового бугра с широким выполаживающимся желобом выдувания, который заполняется продуктами активной дефляции с бугра. Нарушение целостности коры фитогенного засоления, делящейся на фрагменты норами преимущественно большой и отчасти полуденной песчанок</p>	50-70 лет	<p>Бордюрное кольцо растений на останцовом бугре нарушено, имеет вид группы пятен из микрогруппировок однолетних солянок и злаков, обычно у пня: <i>Londesia eriantha</i> <i>Kochia schrenkiana</i> <i>Sueda lipskyi</i> <i>Schismus arabicus</i> <i>Bromus tectorum</i> <i>Eremopyrum orientate</i> Растения в желобе выдувания и по его внешнему краю: <i>Horaninowia ulicina</i>, <i>H. minor</i> <i>Carex physodes</i> (вторичное наступление) <i>Salsola</i> sp. <i>Haloxylon aphyllum</i> (подрост в зоне нор и на делювии)</p>
<p>IX и X стадии выполаживания остаточного бугра за счет заполнения желоба выдувания разрушенным материалом и закрепления дерниной наступающей осоки. Активное рассоление. Корки "содового солончака" почти не остается. Сокращение числа обитаемых нор большой и особенно полуденной песчанок</p>	70-90 лет	<p>Остаточное пятно однолетне-солянковой растительности на месте бывшего пня и рядом: <i>Londesia eriantha</i> <i>Kochia schrenkiana</i> <i>Schismus arabicus</i> <i>Schismus culycinus</i>. На делювии в остаточном "желобе заполнения": <i>Horaninowia ulicina</i> <i>Aristida pennata</i> <i>Carex physodes</i></p>
<p>XI стадия образования воронки</p>	90-110-120 лет	<p>По краю воронки</p>

<p>выдувания (отрицательная форма рельефа, происходит вынос песка) на месте останцового бугра черного саксаула, представлявшего собой стабилизированный исходный уровень поверхности песка. По краю воронки встречаются норы большой песчанки (маленькие колонии) или отдельные норы тонкопалого суслика</p>		<p>выдувания: Aristida pennata Horaninovia ulicina Heliotropium arguzioides Astragalus chivensis Подрост: Calligonum setosum C. turcestanicum На месте разрушившегося пня: Carex physodes Schismus arabicus (единично) и подрост Haloxylon aphyllum У нор встречаются: Bromus tectorum Senecio subdentatus</p>
<p>XII стадия выравнивания воронки выдувания и зарастания ее песчаной осокой; ограничивается вынос песка и начинает преобладать процесс накопления подвижных частиц грунта</p>	<p>120-150 (?) лет</p>	<p>В растительном покрове доминирует на незакрепленных участках песка: Carex physodes Heliotropium argwtioides Astragalus chivensis В зоне единичных нор землероев, преимущественно больших песчанок, обычен (до 30-50%) подрост черного саксаула</p>

* (Последовательность видов в списках отражает их соотносительное преобладание на каждой стадии)

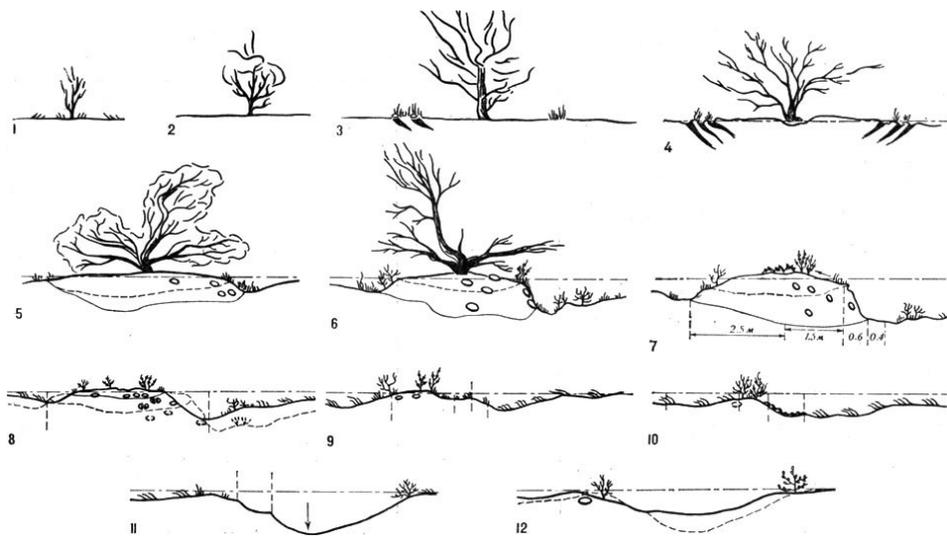


Рис. 17. Стадии биogeоценогического циклогенеза черного саксаула: 1 - первая; 2 - вторая; 3 - третья; 4 - четвертая; 5 - пятая; 6 - шестая; 7 - седьмая; 8 - восьмая; 9 - девятая; 10 - десятая; 11 - одиннадцатая; 12 - двенадцатая

Онтогенетический цикл черного саксаула - вида, в сфере жизнедеятельности которого оказываются многие виды растений и животных, описывается как пример биogeоценогического циклогенеза, включающего взаимодействия различных организмов и закономерные сукцессии подкромной растительности на разных стадиях цикла (см. рис. 17).

Рельеф "песчанково-эфедровых городков" как совокупный итог зоофитогенного и эолового формирования поверхности песчаных пустынь

В рельефе песков Восточных Каракумов на пространствах, занятых эфедровыми саксаульниками с участием кандымов и черкеза, в долинообразных понижениях характерны достаточно крупные бугры, поросшие по периферии их высокой части кустами борджока - эфедры шишконосной и заселенные колониями полуденной песчанки. На этих буграх, особенно на крупных, имеющих возраст, исчисляемый столетиями, поселяются, достигают спелости и затем отмирают деревья черного саксаула. Вокруг них формируется специфический, сопутствующий саксаулу комплекс травянистых растений, животных и фитогенных явлений в процессах почвообразования и соленакопления. На этих буграх встречаются также кусты кандымов, черкеза Рихтера и белого саксаула и немногочисленные норы тонкопалого суслика и большой песчанки. Однако перечисленные виды кустарни-

ков и животных, несмотря на обычность их присутствия, не являются ведущими формообразующими элементами комплекса и могут рассматриваться лишь как спутники и соучастники процесса.

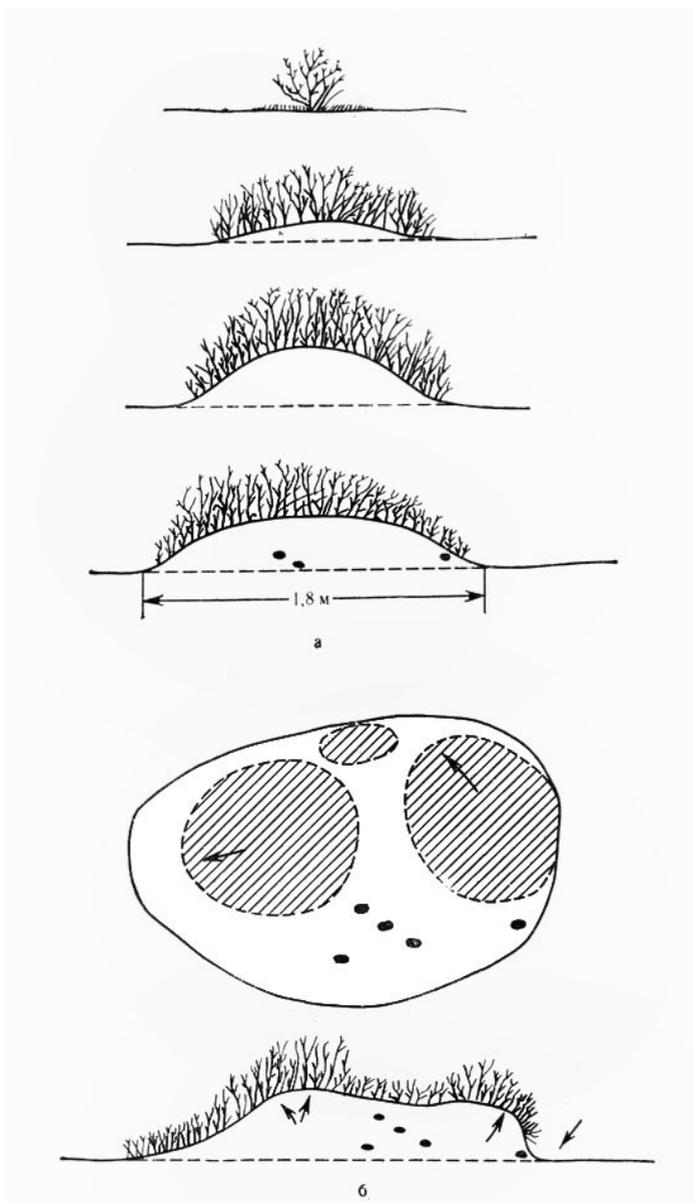


Рис. 18. Фазы развития эфедрогенного бугра под влиянием песчанок и вет-

роэрозионных процессов (стрелками обозначены направления роста бугра):
 а - простого бугра; б - бугра с седловиной выдувания

Морфологически эфедрогенные бугры варьируют от простой куполообразной формы (фаза I) высотой 1-1,5 м под шапкой эфедрового куста с группой нор полуденной песчанки в верхней трети склона до более крупных холмиков 2-3-метровой высоты с седлообразным желобом выдувания в середине верхней части по месту наибольшего развития роющей деятельности песчанок (см. рис. 18).

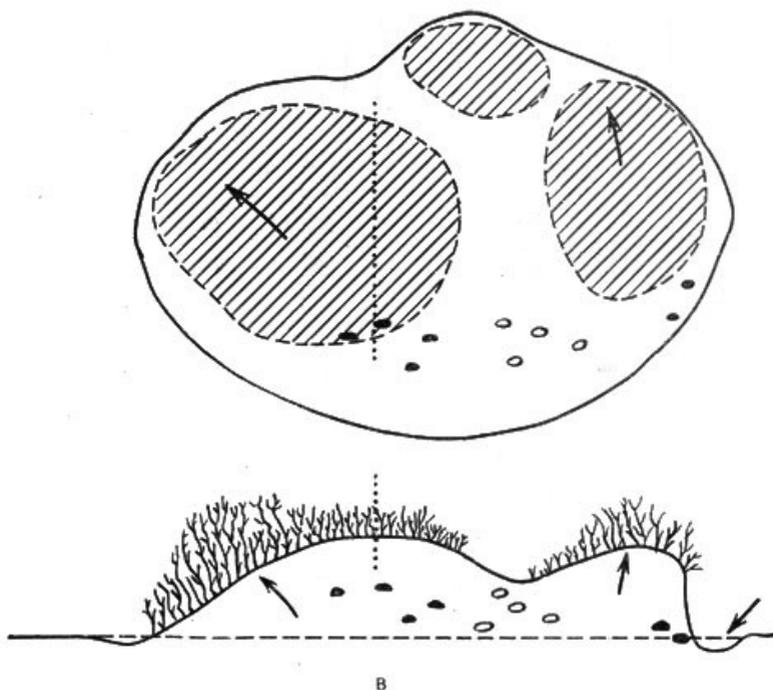
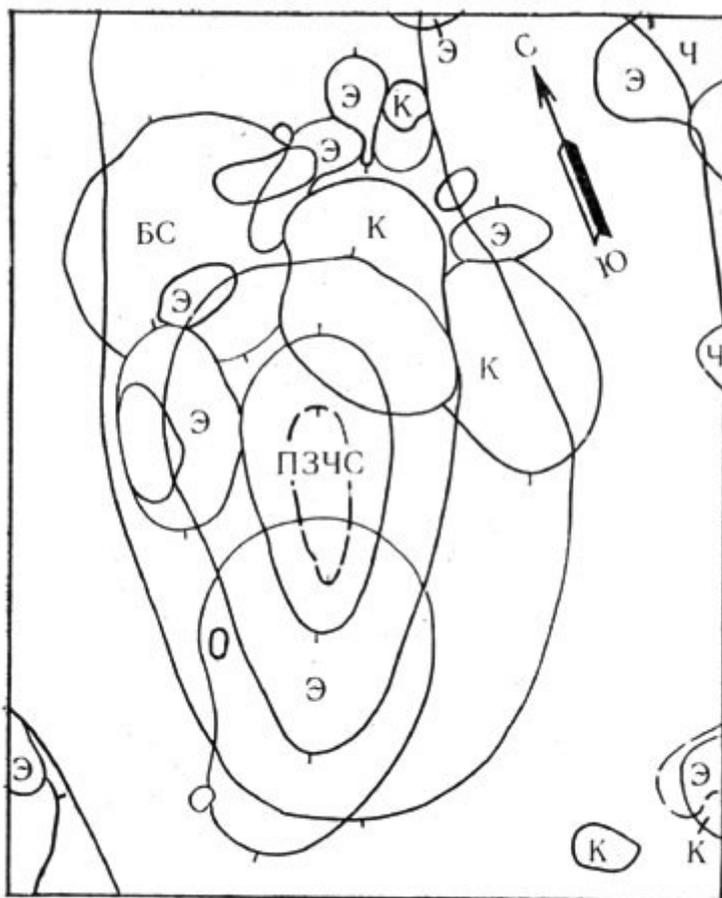


Рис. 18. Фаза развития эфедрогенного бугра под влиянием песчанок и ветро-эрозионных процессов (стрелками обозначены направления роста бугра): в - вторичного деления дочерних бугров

Наконец, нередко наблюдаются сложные бугры - широкие в основании "холмы" высотой до 3-5 м, поверх которых образовались вторичные эфедрогенные бугры. Первичный холм по прошествии многих десятков (вероятно, сотен) лет, когда достигает фазы такого эолово-биогенного "город-

ка" (Залетаев, 1973), имеет площадь основания, равную 6-15 м X 10-20 м, и от 2-3 до 8 вторичных бугров простой или седлообразной формы на своей "крыше", расположенных главным образом по ее краю, что вызывает ассоциации с укрепленным башнями древним городом (см. рис. 19).



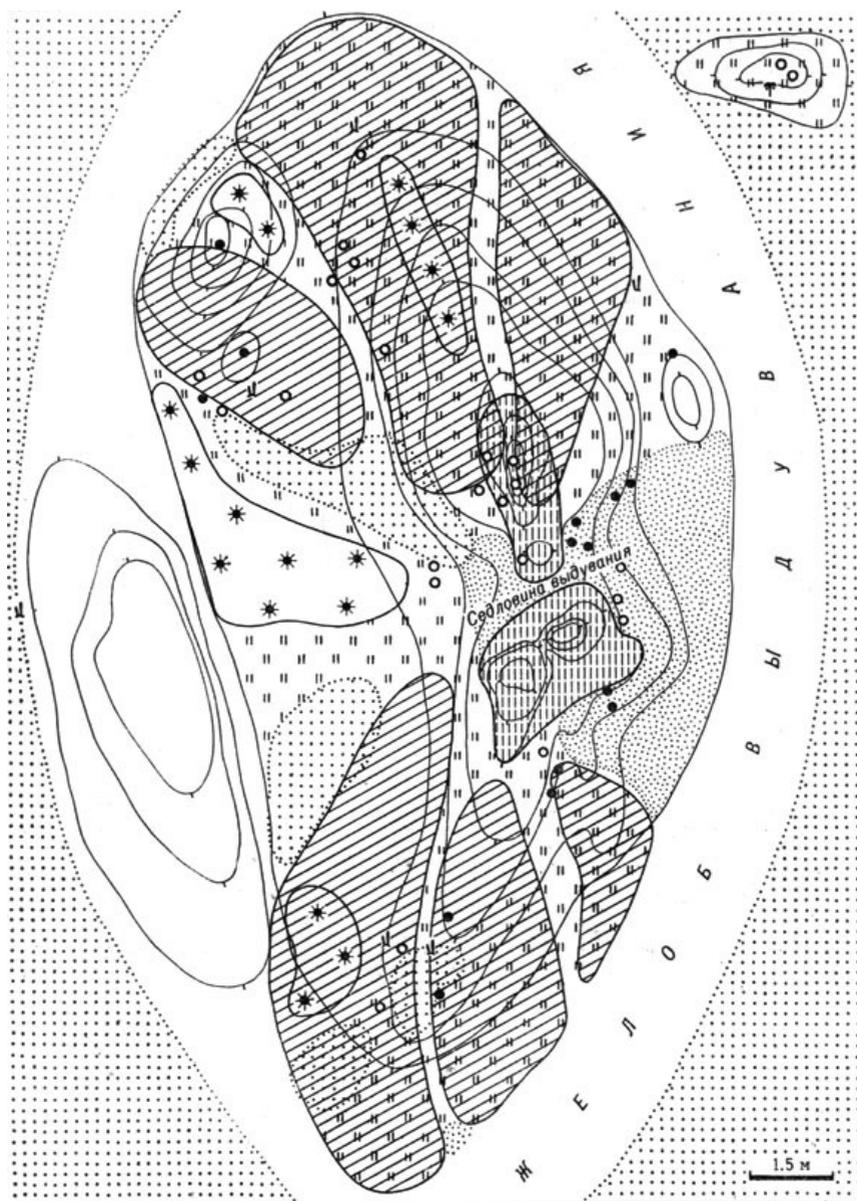
Масштаб 1:100

Рис. 19. Участок эфедрового черносаксаульника: эфедровый городок с кустами эфедры шишконосной (Э), кандыма (К), белого саксаула (БС), остаточное разрушающееся пятно подкоронового засоления на месте уже отмершего дерева черного саксаула (ПЗЧС) (фаза 4)

На буграх в эфедровом черносаксаульнике растут до 50-60% кустов борджока, в "городках" - 30-40% и 10% составляют растения, не образовавшие бугров.

Первичный подэфедровый холм образуется на основе прикустового накопления песка с включением в него обильного крупночленистого растительного опада. Гипсоносность грунта содействует скреплению поверхности бугра и формированию его специфического гидротермического режима, который благоприятствует поселению песчанок и их активной землеройной деятельности, особенно в осенне-зимний и весенний периоды (фаза I "простого бугра").

Повреждая корневую систему эфедры, полуденные песчанки вызывают локальное частичное усыхание куста, а нарушая целостность поверхности бугра норными ходами, усиливают эоловые процессы выдувания, которые фокусируются в точках пескоройной деятельности грызунов (где укрывающая роль куста ослаблена в результате его усыхания). Так образуются типичные седлообразные выдувы, обычно в центральной верхней части бугра (фаза II "зооловой седловины", см. рис. 20). В дальнейшем своем развитии процесс этот повторяется. "Разделенный" песчанками, куст эфедры размножается корневыми отпрысками и как бы блуждает по поверхности бугра. Со временем под каждым из новых двух кустов формируется по дочернему бугру, которые также заселяются песчанками, вносящими стереотипные нарушения, активизирующие эоловые процессы. Так возникает сложный бугор с постоянной тенденцией к образованию седловин в микро-рельефе (фаза III "вторичного деления дочерних бугров", или "эфедрового городка").



-  Эфедра шишконосная
-  Усохшие кусты эфедры
-  Шизмусовые микрогруппировки с участием кобры
-  Илак
-  Песчаная поверхность

-  Мох торгула
-  Кандым
-  Черкез
- Выходы из нор
полуденных песчанок
-  жилые
-  нежилые

Рис. 20. Распределение подкроновых микрогруппировок растительности на эфедрогенном бугре (фаза 2)

Накопление семян в выходах нор песчанок и под кустами эфедры и выбросы грызунов способствуют лучшему прорастанию семян черного саксаула, на что указывает его хорошее возобновление в местах активной пескоройной деятельности животных. Черный саксаул, поселившийся на песчанково-эфедровом сложном бугре, вызывает отмирание части кустов эфедры, попавших в подкроновое пространство, на котором формируется типичная фитофобная площадка с плотной поверхностной коркой фитогенного засоления - подкроновая салфетка, трансформации которой в циклогенезе саксаула были описаны выше. Следы отмерших деревьев черного саксаула на поверхности старых бугров остаются на много лет заметными по остаточным подкроновым пятнам, длительное время лишенным растительности, и по угнетенным кустам эфедры на их периферии (см. рис. 21). Это - "саксаулово-эфедровые городки" (фаза IV).

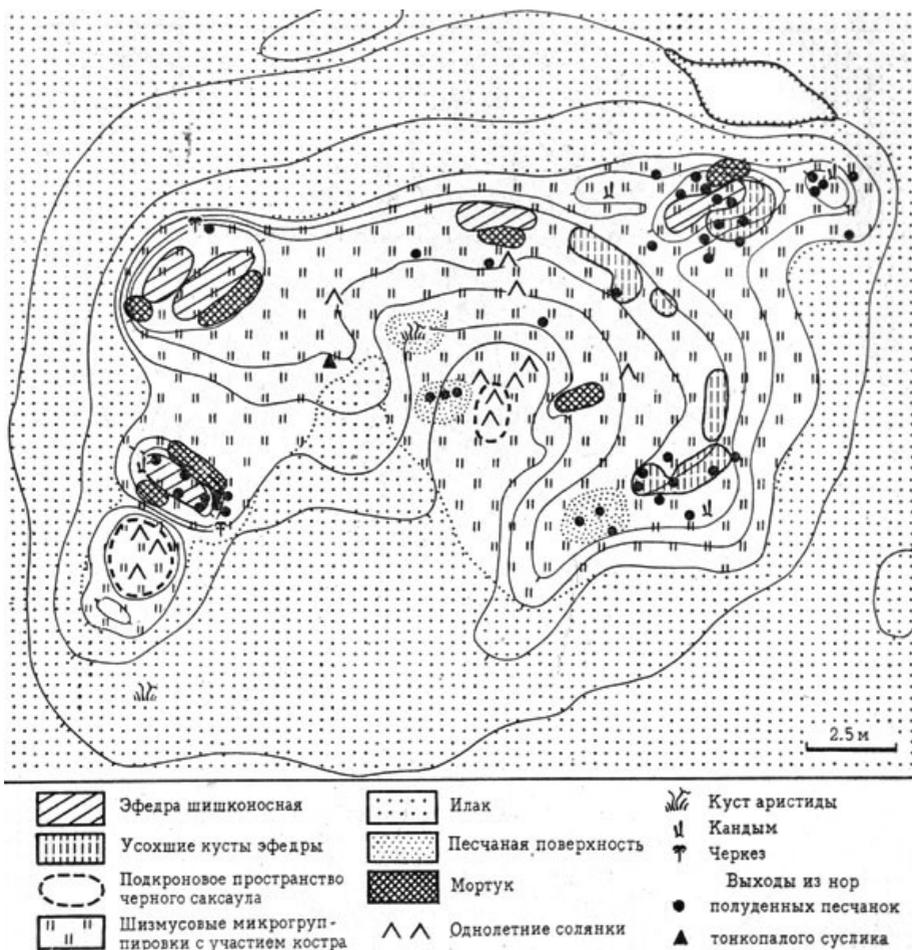


Рис. 21. Распределение подкروновых микрогруппировок растительности на саксауло-эфедровом городке (фаза 4)

Выяснение генезиса и фаз формирования песчанково-эфедровых городков позволяет считать их результатом взаимодействия фитоэоловых факторов и простой интеграции первичного цикла с включением в завершающей фазе средообразующего влияния черного саксаула. Последний, угнетая эфедру и вызывая смещение куртин в сторону от засоленной подкroновой салфетки, служит причиной образования "столовой формы" сложного городка и размещения дочерних бугров по его краям, при этом площадь его увеличивается, а морфоструктура усложняется. Таким образом, рельеф среднебугристых песков, развитый в долинообразных понижениях, занятых

эфедровыми саксаульниками в Восточных Каракумах, представляет собой классический пример рельефообразований в песчаных пустынях под влиянием зоофитозоловых процессов.

О зональной специфичности процессов зоогенного средообразования

Деятельность животных влияет на рельеф, растительность и сказывается в особенностях структуры биогеоценозов и облике ландшафтов не только в песчаных пустынях, где результаты землеройной работы оказываются точками приложения сил ветровых процессов, которые многократно усиливают и видоизменяют конечный средообразующий эффект. В аридных районах с плотным грунтом, в глинистых пустынях и полупустынях воздействие животных-землероев на природную среду может быть весьма существенным, но в этом случае характер заключительного этапа средообразующего цикла зависит уже не столько от развития ветровой эрозии, сколько от землеройной деятельности животных и почвенно-гидрологических процессов, способных активизировать миграцию солей, изменения микро- и нанорельефа. К этому добавляется еще прямое и косвенное влияние животных на растительность, которая сама по себе обладает большими средообразующими возможностями.

В зависимости от климатического фона и почвенно-гидрологических условий результаты идентичной по своему характеру "работы" землероев в различных природных зонах и областях оказываются несходными. Так, в северных пустынях Закаспия, где годовая сумма атмосферных осадков обычно не превышает 150 мм (при этом распределение снегового покрова, особенно в зимы с сильными ветрами, очень неравномерно), промывные процессы в почвах практически отсутствуют и влияние землероев на микро-рельеф ограничивается объемом их непосредственной работы по перемещению и выносу на дневную поверхность почвогрунта и подпочвы, включая материнские породы. На колониях больших песчанок, например на Мангышлаке, или даже в выбросах слепушонок, там, где почвенный слой очень тонок, можно обычно видеть белый или желтоватый мергель. Такие колонии грызунов заметны издали по белым пятнам у нор; они указывают на участие животных в перемещении литогенной основы в северных пустынях.

В условиях прикаспийской полупустыни, где годовая сумма атмосферных осадков достигает 280 мм и в особенно благоприятные годы весной почва получает значительную влагозарядку от таяния снега, местами, в понижениях лиманного типа и в западинах, наблюдаются промывные процессы, содействующие рассолению и развитию явлений остепнения, хорошо заметных в растительном покрове.

Не случайно в зональных полупустынях в прямой зависимости от особенностей микрорельефа находится типичная для этой зоны пестрота почвенных разностей и характерная комплексность растительного покрова. Как показывают наблюдения, формирование микрорельефа полупустыни обычно происходит при непосредственном участии грызунов-землероев, в первую очередь малого суслика, массового вида, практически "хозяина полупустыни". Достаточно указать, что на 1 га в Урдинском и Джаныбекском районах Уральской области или в соседних левобережных районах Волгоградской области, в окрестностях оз. Эльтон, насчитывается до 110-134 (в среднем 114) сусликовин - нор суслика, над которыми образован заросший растительностью бугор из вынесенной на поверхность почвы. Если учесть, что на той же территории находится несколько десятков временных нор с небольшими выбросами земли - в среднем 240 нор (некоторые из них в будущем превратятся в сусликовины), а также около 300-350 вертикальных нор - "колодцев" в виде шахт, не имеющих выбросов, но тем не менее активно участвующих в перераспределении влаги в толще почвы, и еще многие сотни прикопок суслика, то масштабы роющей деятельности этого вида начинают ощущаться еще до начала специальных исследований как один из важнейших и активных факторов природной среды.

Принимая во внимание, что малые суслики выносят на дневную поверхность ежегодно до 1,5 т почвы и грунта на 1 га (Молчанова, 1975), что выбросы, формирующие сусликовину, сохраняются сотни и тысячи лет (до 7-8 тыс. лет или, по подсчетам С. Н. Варшавского (1960), 3-5 тыс. лет), а вертикальные норы засыпаются и заплывают медленно и способны каждая функционировать 7-8 лет (Абатуров, Зубкова, 1971) и что помимо хорошо развитых и легко выделяемых на местности бутанов существуют остаточные, "руинные" сусликовины, скрытые высокими злаками или кустами спиреи (Залетаев, 1975), следует признать влияние этого доминантного вида грызуна на ландшафт и почвы прикаспийской полупустыни фактором зональным.

Таким образом, в глинистой полупустыне, в отличие от песчаной пустыни, основной ландшафтный средообразующий эффект достигается процессами "зоогидроморфными" или "зоогидропедоморфными". Влияние малых сусликов на почвы полупустыни, на их физико-химические свойства и распределение влаги в них оказываются существенными (Абатуров, Зубкова, 1969, 1972; Зубкова, 1971; Молчанова, 1975, и др.).

Сукцессии растительности в полупустыне, происходящие под влиянием землеройной деятельности малого суслика, непосредственно отражают изменения почвенно-гидрологических условий. А стадии зоогенной сукцессии могут служить индикатором конкретных трансформаций солевого ре-

жима и влажности почв. Процессы эти зонально типичны, они рассматриваются ниже.

Зоогенная сукцессия растительности "сусликовой полупустыни" Северного Прикаспия

Растительный покров полупустыни характеризуется специфической комплексностью и сложным структурным членением фитоценологических группировок (Каменецкая, 1952; Каменецкая, Гордеева и Ларин, 1955; Гордеева, 1959, 1962; Гордеева, Ларин, 1967; Оловянникова, 1966; Левина, 1958, 1960, 1961, 1964; Никитин, 1954, 1960, и др.). Сложность организации растительного покрова определяется как относительным разнообразием самого видового состава растений (значительно превышающим таковое в северных пустынях), так и той мозаичностью условий среды жизни, которую создает специфический мезо- и микрорельеф аллювиальной равнины Северного Прикаспия и во многом соответствующая ему пестрота почв и гидрологических условий (Роде, Польский, 1961).

По данным Ф. И. Левиной (1964), "из 605 видов роль сообществообразователей принадлежит 175 (29,0%) видам 31 семейства (из 67). В это число входит примерно 88 (14,6%) эдификаторов и 87 (14,4%) субэдификаторов основных, наиболее распространенных пустынных, степных, луговых и других растительных сообществ". Видовое разнообразие растений, характеризующееся приведенными цифрами, вместе с тем укладывается в относительно небольшое число основных схем структурной организации растительного покрова, определяющих зональный облик растительности этих глинистых геологически молодых равнин, относительно недавно (около 8 тыс. лет назад) освободившихся из-под вод второй хвалынской трансгрессии Каспийского моря ("плаккаты", по Г. Н. Высоцкому, 1927).

Аквальный характер поверхности легко прослеживается по присутствию в рельефе чередующихся достаточно обширных, но неглубоких западин лиманного типа, что типично для прибрежных зон мелководного морского водоема (Мозесон, 1954, 1956). Однако все особенности рельефа современной поверхности Северного Прикаспия нельзя объяснять ее морским палеогенезисом. В формировании нынешнего мезо- и микрорельефа полупустыни активно участвуют современные биотические (животные и растения) и абиотические факторы. А. А. Роде (1953) указывает на процессы миграции солей в подповерхностном слое солончаковых солонцов, вызывающих вспучивание и поднятие их поверхности. Известное место в динамике рельефа поверхности принадлежит смыву атмосферными осадками и отчасти эоловым процессам.

Весьма существенное значение в формировании современного рельефа имеет активная роющая деятельность грызунов, в первую очередь малых сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.), создающих холмики выброшенной земли - сусликовины, сохраняющиеся многие десятки и сотни лет (Динесман, 1968; Ходашова, Динесман, 1961; Варшавский, 1960). Суммарная площадь сусликовин - заметных в рельефе холмиков в Джаныбекском районе составляет 4% территории, или 8% площади солончаковых солонцов (Зубкова, 1971) - основного "субстрата", на котором располагаются практически все жилые, активно функционирующие сусликовины. Максимальная же суммарная площадь сусликовин в Прикаспии может равняться 5-10% площади (Формозов, Ходашева, Голов, 1954).

Известно, что нарушение поверхности почвы землероями вызывает сложную цепь циклических процессов, изменяет условия водопроницаемости поверхности, регулирует и "организует" сток атмосферной влаги и, следовательно, непосредственно влияет на гидрологический и солевой режим почв (Иозефович, 1928; Иванов, 1950; Ходашова и Динесман, 1961; Абатуров, Зубкова, 1969, 1972; Зубкова, 1971). Растительный покров полупустыни оказывается объектом как прямого влияния грызунов, так и многообразных косвенных воздействий результатов их роющей деятельности.

В настоящее время этим вопросам посвящена уже значительная специальная литература (Воронов, 1954; Формозов, Воронов, 1939; Формозов, Ходашова, Голов, 1954; Варшавский, Ротшильд, 1960; Ротшильд, 1969; Левина, 1964; Залетаев и Зубкова, 1968; Молчанова, 1975, и др.). Однако многие аспекты влияния животных на растительность, на генезис фитоценологических группировок, структуру биогеоценозов и ход сукцессионных процессов, а также биогеографическая оценка зональных схем зоогенных воздействий на растительность аридных земель представляют собой еще обширное поле для исследований.

Исследования воздействия млекопитающих на растительность полупустыни в Северном Прикаспии были начаты автором в 1959 г. и затем после перерыва продолжены в 1967-1974 гг. Наблюдения проводились главным образом в Джаныбекском и Урдинском районах Уральской области Казахской ССР, кроме того, была обследована территория Волжско-Уральского междуречья, от г. Гурьева на север до с. Калмыкове и далее на запад и северо-запад через Фурманово и Александров Гай до г. Энгельса на Волге. Пробные площадки размером от 0,01 га до 0,25 га картировались с инструментальной нивелировкой рельефа, отмечались детали распределения растительности и последствия роющей деятельности малых сусликов (сусликовины, временные норы, прикопки, вертикальные ("колодцы") и наклонные норные ходы, полузаплавшие норы, лункообразные углубления на месте старых, занесенных, обвалившихся и заплавших ходов, главным образом

вертикальных, просадки в почве, ваннообразные и нередко подковообразные, образующиеся в случае соединения двух-трех ваннообразных понижений на месте осевшей почвы вокруг норного хода). Особо отмечались в рельефе и растительном покрове следы осевших, давно заброшенных, если так можно выразиться, "руинных сусликовин", возраст которых достигает нескольких сот лет.

Специфическая для жилых сусликовин асимметрия контуров, почвенно-гидрологических показателей и концентрических пятен растительного покрова может быть последовательно прослежена на всех стадиях сложного и длительного цикла модификаций сусликовины, вплоть до момента ее почти полного "поглощения" регенерировавшим покровом чернополынных ассоциаций или в иных случаях при "злаковом поглощении", когда злаки поселяются на образовавшихся круговых, как бы "опоясывающих" сусликовину просадках и затем смещаются на сусликовину, особенно при ее постепенном оседании. В западинах происходит существенное изменение характера увлажнения, а следом и травянистой растительности, которая трансформируется в направлении развития лугово-степных группировок видов. Одновременно начинают формироваться светло-каштановые степные почвы западин.

Стойкость стандартной, типичной только для сусликовин формы асимметрии этих почвенно-растительных концентров позволяет с достаточной степенью уверенности использовать эти чисто морфологические показатели для опознания и выделения мест расположения прежде активных биогеоэкологических структур бесспорно зоогенного происхождения.

Развитая сусликовина в возрасте нескольких десятков лет представляет собой холмик выброшенной сусликами и метаморфизовавшейся почвы диаметром 2-4 м и высотой 0,2-0,4 м. В связи с тем что вход в нору располагается обычно не на самой вершине холмика, а несколько смещен к его периферии, выброшенная почва неравномерно распределяется по поверхности первичного бугра, что создает характерную асимметрию. Процесс смыва рыхлого почвенного материала атмосферными осадками не выравнивает поверхность бугра, а нередко усугубляет различия в крутизне склонов относительно односторонне направленным стоком.

Асимметричность формы сусликовин, легко определяемая на глаз, фиксируется при нивелирной съемке местности и продолжается в асимметрии почвенных характеристик различных экспозиций сусликовины, о чем можно судить косвенно по размещению крупных кустов листовенничных солянок (*Salsola larcina*) и однолетней многолистной солянки (*S. fotiosa*) и петросимонии (*Petrositonia triandra*), поселяющихся на "перезревающих" сусликовинах в возрасте нескольких десятков лет.

Характерный тип асимметрии сусликовин удалось обнаружить при картировании растительности и на участках, где холмики обычной средней высоты отсутствовали, а в микрорельефе возможно было заметить лишь слабо приподнятые пуповиноподобные вздутия поверхности, однако с тем же типичным контуром, повторенным и подчеркнутым топографией растительных группировок. Эти "руинные бутаны" располагались в периферийной зоне злаковых западин, где жилые сусликовины никогда не встречаются из-за весеннего затопления понижений в рельефе. При этом в зависимости от индивидуального возраста почвенно-растительного комплекса, представляющего собой отпечаток прежней деятельности сусликов, состав видов в группировках растений может быть различным, а рисунок структуры остается неизменным. Столь же устойчиво индицируется растительностью и типичная подковообразная форма "опоясывающих" сусликовину (или ее след) просадок, занятых то злаково-ромашниковым покровом, то злаками.

В объективном характере выделенного морфоструктурного признака убеждает отражение его на картосхемах разными исследователями, не ставившими перед собой задачу установить преемственность между молодыми зоогенными структурами растительного покрова и комплексностью полупустыни или вообще не включавшими деятельность животных в сферу своих наблюдений. Так, асимметричная форма сусликовин, их растительного покрова и пятен "послесусликовинной растительности" хорошо видны на схеме заповедного участка полупустыни (Джаныбекский стационар) по съемке в 1952 г. (Роде, Польский, 1961) и на картосхемах, снятых Ф. Я. Левиной (1964) в различных районах полупустыни Волжско-Уральского междуречья (см. рис. 22).

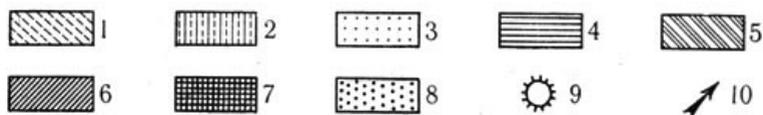
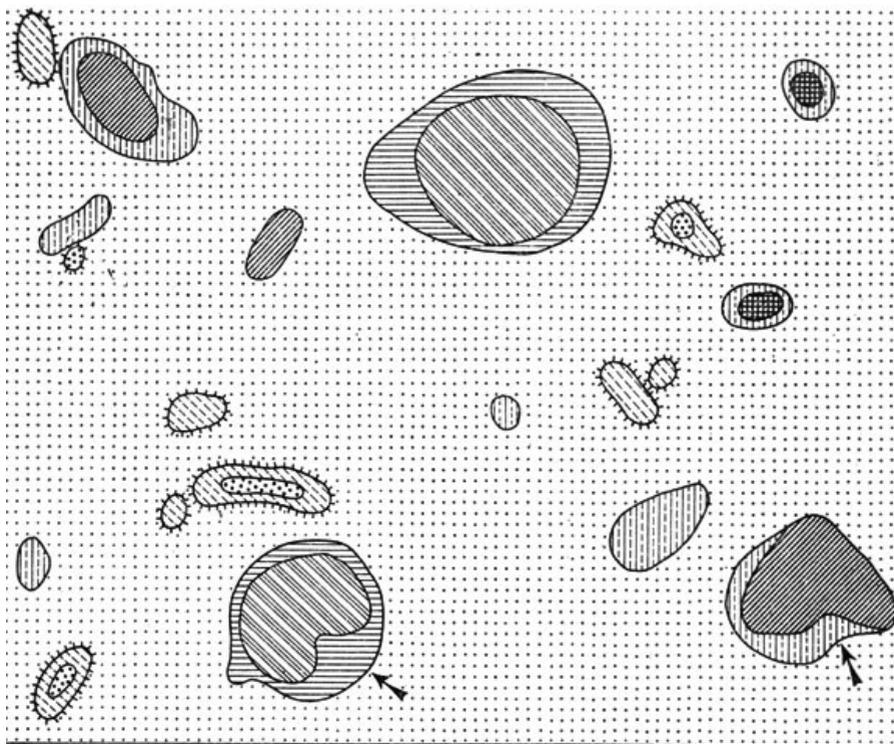


Рис. 22. Ассоциации пятнистого слабоостепенно-пустынного микрокомплекса (по Левиной, 1964): 1 - солянково-чернополынная на сусликовинах; 2 - типчаково-ромашниково белополынная; 3 - острецово-чернополынно-кокпековая на лугово-степных солончаковых солонцах наноповышенных участков; 4 - злаково-прутняково-ромашниковая по краям неглубоких микрозападин и в небольших нанозападинах на светло-каштановых солонцеватых почвах; 5 - типчаково-ковылковая с участием житняка; 6 - житняково-типчаково-тырсиковая; 7 - грудницево-типчаково-житняковая; 8 - острецовая с участием ромашника на сусликовинах; 9 - сусликовина; 10 - асимметричность топографии микрогруппировок растительности на месте руинных сусликовин

Выявление "руинных сусликовин" позволяет понять объективный ход развития сукцессии растительного покрова, имеющей в своей основе

землеройную деятельность малых сусликов, и оценить общие размеры трансформирующего воздействия сусликов на растительность полупустыни.

В условиях засушливых зон с типичной для них разреженностью растительного покрова и относительно небольшой наземной фитомассой животные (как позвоночные, так и беспозвоночные) оказывают весьма существенное влияние на растительность, на объем фитопродукции, возобновление и распространение ряда видов, в том числе эдификаторов некоторых зональных сообществ (в полупустыне это черная полынь - *Artemisia paruciflora*). Расселение специфических комплексов зоогенной растительности связано с точками землеройной деятельности грызунов, нарушающих целостность первичного почвенно-растительного покрова.

В конкретных случаях воздействие животных оказывается различным: от прямого выедания растительной массы и повреждения семян и корневых систем до изменения среды жизни, включая "скотосбой" - вытаптывание растений и уплотнение почвы (преимущественно копытными), изменения микрорельефа и почвенно-гидрологических условий. Это касается в первую очередь грызунов и некоторых массовых видов беспозвоночных (таких, например, как в пустынях землеройные мокрицы), которые выступают как мощный биогеоценотический фактор и могут рассматриваться в качестве зонального фактора средообразования. Участие грызунов-землероев в формировании зональных биокомплексов и в поддержании процессов их биогеоценотического циклогенеза ярко проявляется в условиях полупустыни Северного Прикаспия, где малым сусликам принадлежит основная ценозо-регуляторная роль.

Существование зоогенных сукцессии растительности, связанное с деятельностью малых сусликов, специально отмечалось многими исследователями (Формозов, Ходашева, Голов, 1954; Ходашева, Динесман, 1961; Левина, 1961, 1964; Молчанова, 1973). Однако до настоящего времени анализ стадий сукцессионного процесса и выявление долголетних "следовых" изменений растительности, что важно для понимания механизма биогеоценотического процесса в полупустынях, не были проведены.

В обширной монографии по растительности полупустыни Северного Прикаспия Ф. Я. Левина (1964) посвящает специальный раздел зоогенным сменам, рассматривая их как род экзодинамических сукцессии. Ею отмечается ряд видов галофитного покрова молодых сусликовин (*Lepidium perfoliatum*, *Salsola foliosa*, *S. brachiata*), последующее преобладание разреженных группировок полукустарничков и развитие на заброшенных сусликовинах группировок ромашника со злаками. Однако картины зоогенной динамики смен растительности и причинных основ изменений структуры фитокомплексов в работе не дается. Особое внимание Ф. Я. Левина уделяет рассмотрению влияния на растительность степной пеструшки. Оно оказывается

действительно существенным в годы всплеск массового размножения этого грызуна.

Однако глубина, длительность и постоянство влияния пеструшек неосизмеримы с масштабом средообразующей деятельности в полупустыне малых сусликов. И если изменения в растительном покрове, возникающие в годы высокой численности степной пеструшки, при всей их значительности и своеобразии нивелируются на протяжении нескольких лет и, таким образом, оказываются в масштабе процессов средообразования все же эпизодическими (они не вызывают глубоких перестроек почвенно-гидрологических условий и обширного ряда сопутствующих процессов), то землеройная деятельность малого суслика, охватывая практически всю продукционно-активную толщу зонального биогеоценоза полупустыни, выступает как фактор средообразования геологического масштаба, способный формировать облик территории и зонально обусловленный тип - схему узловых биогенных процессов в ландшафте полупустыни на протяжении тысячелетий.

Не анализируя все стороны ценозообразующей и геологической роли малых сусликов в полупустыне Прикаспия и оставляя в стороне вопросы потребления сусликами фитомассы, рассмотрим лишь то воздействие на растительность их роющей деятельности, которое проявляется в изменении состава и структуры растительного покрова и в последовательных этапах смены (сукцессии) растительности на бутанах сусликов и прилежащих к ним участках. Этапы - стадии зоогенной сукцессии растительности - суть результат сложного комплекса взаимосвязанных трансформацией рельефа, гидрологических условий и почв.

При высокой численности сусликовин, типичной для Прикаспия (местами до 200 и более на 1 га, включая нежилые и "руинные"), собственно зоогенные фитогруппировки на жилых бутанах и соседняя растительность, измененная также в результате деятельности малых сусликов, занимает большую часть территории, определяя комплексный характер растительного покрова и весь облик ландшафта прикаспийской полупустыни (см. рис. 23).

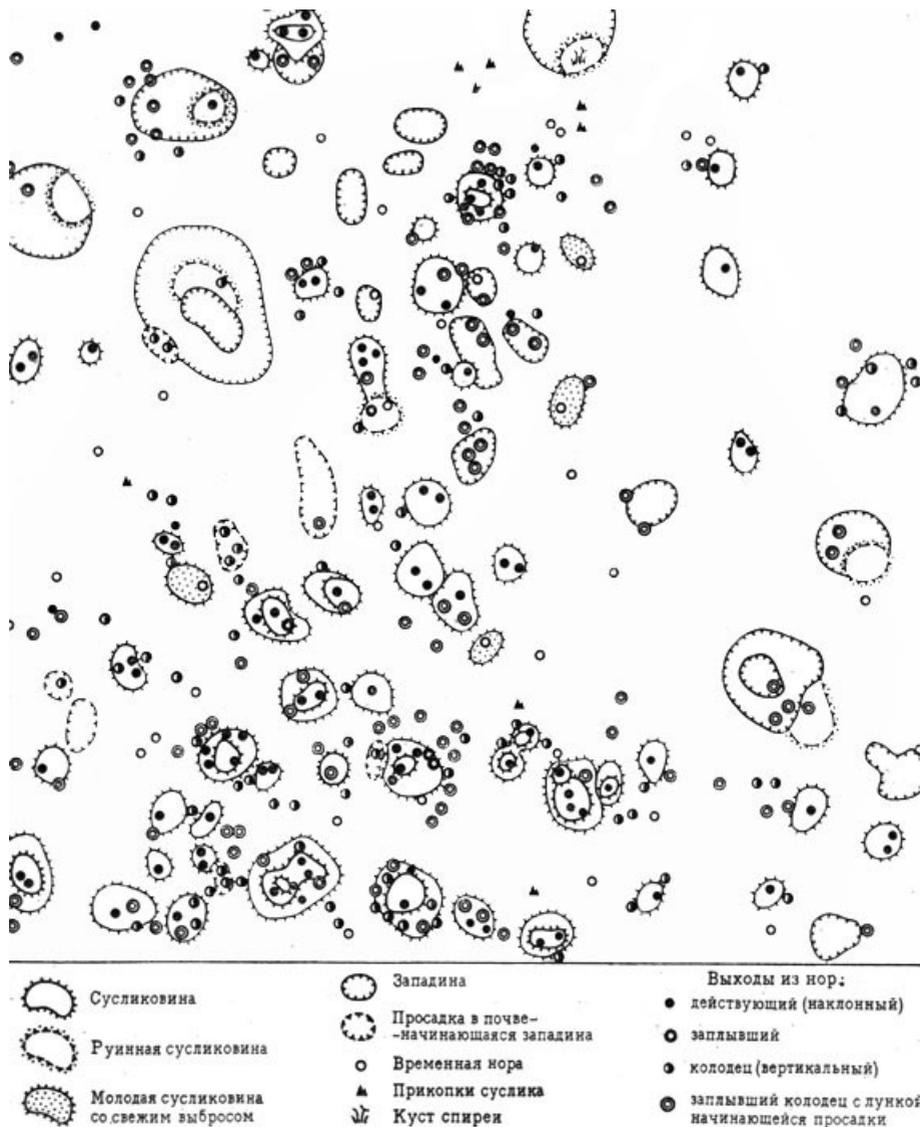


Рис. 23. Размещение сусликовин и выходов из нор малого суслика в глинистой полупустыне (Северный Прикаспий. Пробная площадь 0,25 га)

Установленный сукцессионный ряд включает 10 стадий, каждая из которых отличается своей спецификой (особенностями микрораспределения растений и структуры растительных группировок) и разной индивидуальной длительностью существования. В названии каждой стадии отмечается лишь

одна из главных особенностей ее растительного покрова, что само по себе помимо приводимых ниже характеристик стадий облегчает выделение их на местности уже по физиономическим признакам. Стадии подразделяются на восходящий ряд развития сукцессии (I-IV стадии - обитаемые бутаны), на этап регенерирования первичного растительного покрова и возврата на сусликовину группировок коренной растительности солончаковых солонцов - ассоциаций черной полыни (V, или одна из более ранних стадий, если она представляет собой заброшенный необитаемый бутан, хорошо выделяемый в рельефе среди участков солончаковых солонцов) и на регрессивный ряд, когда на деградирующей, необитаемой сусликовине, подверженной эрозийным процессам и глубоким изменениям почвенного покрова, или уже на осевшем остаточном бутане развиваются группировки растений сухостепного и даже лугово-степного характера (VI-X стадии - заброшенные сусликами, давно необитаемые и "руинные сусликовины" уже утратившие форму бутана и иногда лишь слабо выделяющиеся в рельефе на стадиях VIII-X).

- I стадия "свежего выброса почвы" на первичной, неизменной растительности солончакового солонца.
- II стадия "бордюрного кольца растений" вокруг молодой сусликовины.
- III стадия "разнотравного бугра" средневозрастной сформировавшейся сусликовины над обитаемой норой.
- IV стадия "солянковых маяков" (перезревший бутан с функционирующей норой, расположенной асимметрично лишь на части бугра).
- V стадия "полынного поглощения" (заброшенный необитаемый сусликами бутан, на который возвратились группировки коренной чернополынной растительности с окружающих солончаковых солонцов).
- VI стадия "злаково-ромашниковой подковы" (отмирающий необитаемый бутан асимметрично с двух (или с одной) сторон окружен измененной растительностью, поселяющейся в понижениях - просянках, возникших на месте старых вертикальных ходов вокруг сусликовины. Группировки растительности резко асимметричны. Одной из сторон старый бутан смыкается с прутняково-полынной коренной растительностью соседнего солончакового солонца).
- VII стадия "злакового опоясывания" (необитаемый, слегка осевший бутан окружен почти полностью или полностью, кольцом злаков, растущих в просянках почвы, сливающихся в серпообразную западину. При этом сохраняется асимметрия растительного покрова).
- VIII стадия "центрирования бордюрного комплекса растительности западин на руинном бутане" (сильно осевший, иногда слабо

заметный из-за окружающих высоких злаков уплощенный бугор бывшего бутана, зарастающий в центре своеобразной группировкой видов, типичных для краевой зоны больших долговременно существующих западин и падинных понижений лиманного типа: майский полынок (*Artemisia austriaca*), грудница волосистая (*Linosyris villosa*), молочай волнистый (*Euphorbia undulata*), оносма (*Onosma setosum*) единично, прутняк (*Kochia prostrata*), острец (*Eneurolepidium ramosum*), татарник (*Onopordum acanthium*), мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), тонконог (*Koeleria glauca*), астрагалы (*Astragalus brachylobus* et *A. virgatus*), кермек сарептский и изредка тысячелистник (*Achillea nobilis*), костер (*Bromus tectorum*) и др.).

- IX стадия "злакового поглощения" (заметный в рельефе, но уплощенный и осевший руинный бутан, зарастающий почти сплошь злаками, главным образом житняком пустынным (*Agropyron desertorum*) и острцом. При этом все же отмечается концентрическое расположение растительности на бывшем бутане и асимметрия ее группировок прежнего типа. В окружающей западине в разных соотношениях господствуют житняк гребневидный (*Agropyron retiniforme*) и житняк пустынный.
- X стадия "кустарниковых куртин" (совершенно осевший бутан, скрытый злаками: житняками и ковылями и одним-двумя кустами или даже зарослями таволги зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia*), обнаруживающийся под покровом этой растительности на глаз или при нивелирной съемке внутри округлой или слегка вытянутой западины, но всегда несколько ближе к ее краю, что повторяет специфическую асимметрию растительных группировок, связанную с генезисом бутана и особенно четко выраженную на стадиях VIII и IX).

Ход сукцессии определяется до IV стадии роющей деятельностью сусликов. Следует однако учитывать, что суслики нередко забрасывают свои бутаны на любой стадии, и тогда начинаются процессы регенерации почв и возврата коренной растительности солончаковых солонцов (до V и даже VI). В годы высокой численности, вновь поселяясь на заброшенной ранее и "постаревшей" сусликовине (если даже это была молодая или средневозрастная), суслики способны оживить и активизировать замерший циклогенез, остановив происходящую регенерацию чернопопынной растительности окружающих солонцов и стимулируя дальнейшие этапы сукцессии. Однако со стадии VI и далее смены растительных группировок происходят автономно, без непосредственного участия сусликов, целиком на основе геоморфологических и почвенно-гидрологических процессов, обусловленных тем не менее предыдущей роющей деятельностью зверьков, предпо-

делившей полностью направление, характер и этапы не только смен растительности, но и закономерных трансформаций всего биогеоценотического комплекса, типичного для прикаспийской полупустыни.

После четырех стадий, когда суслики оставляют развитый бутан, процесс разделяется в зависимости от начального положения сусликовины в мезорельефе, размера водосборной площади и возможностей развития просадок поверхности. В первом случае при расположении сусликовины на наиболее повышенных участках солончаковых солонцов, где увлажнение атмосферными осадками минимально (в силу сдувания снегового покрова, большего промерзания почвы и лучшего стока) и где, следовательно, промывания почвы не происходит, начинается относительно быстрая регенерация первичных чернополынных группировок.

Во втором случае, если сусликовина находится на более пониженных склоновых участках солончаковых солонцов, в полосе, соседствующей с падинами, где несколько лучше условия увлажнения почвы, наблюдается обычное образование просадок поверхности в зоне разброса вертикальных нор. Здесь сукцессия растительности получает дальнейшее автономное развитие, охватывая площадь не только остаточной оседающей сусликовины, но и прилегающие участки с выходами полужасыпанных вертикальных нор. Эта ветвь сукцессии характеризуется тенденцией к спонтанному расширению своей площади, однако в пределах, определяемых моментом остановки развития просадок и сформированием относительно плотного злакового задернения.

При изменении площади, охваченной сукцессией, общая форма ее и конфигурация границ растительных группировок внутри сукцессионного поля сохраняет свою первичную зоогенную схему асимметрии. Эта ветвь сукцессии характеризуется развитием и сменой группировок злаков и светло-каштановых почв, поглощающих в итоге руинный бугорок бывшей сусликовины. Нередко именно на нем поселяются куст или целая заросль спиреи зверобоелистной. В таких зарослях обычно возникают колонии обыкновенных полевков и устраивают норы домовые мыши.

Анализ стадий зоогенной сукцессии растительности глинистой полупустыни (Северный Прикаспий)

Стадия I - свежего выброса почвы на первичной, неизменной растительности. Возраст 1-7-10 лет. Показатель возраста - наличие вертикальных ходов-"колодцев" вокруг выброса, иногда похожего внешне на временную нору, но все же представляющего собой начальную стадию сусликовины, поскольку вертикальный ход указывает на присутствие гнездовой каме-

ры, из которой суслик выходит весной, после зимней спячки, прорывая каждый раз новый "колодец". Поэтому число "колодцев" или их остатков равно количеству зим и на год или два меньше возраста сусликовины, поскольку в первый год сусликовица могла использоваться лишь как временная нора.

Почвенный выброс ежегодно обновляется и почти не зарастает растительностью. Растения, свойственные нано- и микроповышениям с солончаковыми солонцами, преимущественно кусты черной полыни, отчасти прутняка, прорастают выброшенную толщу почвы. Бордюрное кольцо растений практически не выражено. Проективное покрытие на выбросе 5-10%. Мощность развития куста полыни несколько превышает таковую на участке соседнего солончакового солонца в связи с лучшим влагонакоплением в весеннее время на выбросе рыхлой почвы с еще не сформированной структурой. Свежий выброс, как правило, обогащен легкорастворимыми солями. "Сумма солей в нем достигает 1,68%. Преобладают ионы SO_4 " (19,9 мг*экв/100 г почвы), Na^+ (14,95), Ca^{++} (6,47) и Cl^- (4,99). Характерно, что ионов Na^+ содержится здесь в 2 раза больше, чем Ca^{++} . Особенно много выносятся на поверхность гипса. В свежевыброшенном материале количество его, оцениваемое по содержанию нерастворимого в воде SO_4 ", достигает 23 мг*экв/100 г почвы, а под выбросом в надсолонцовом и солонцовом горизонтах не превышает 3,2 мг*экв (Зубкова, 1971)*. Соленасыщенность свежих выбросов, очевидно, мешает их быстрому зарастанию.

(Изучение химического состава почв "молодых", "средневозрастных" и "старых" сусликовин, заброшенных сусликами, и влияния выбросов на химические свойства солончаковых солонцов было проведено Л. В. Зубковой на Джаныбекском стационаре АН СССР (Зубкова, 1971). Это дает возможность идентифицировать II, III и IV стадии сукцессионного ряда с изменениями солевого режима почв. Исследований почв V-X стадий не проводилось.)

Стадия II - бордюрного кольца растений вокруг молодой сусликовины (см. рис. 24). Возраст 10-20 лет. Выбросы почвы за ряд лет образуют относительно небольшой по размерам бугорок диаметром 1,0-1,5 м и высотой 10-15 см. Его особенность в отличие от "первичного выброса" состоит в том, что не вся поверхность бугра покрыта свежеперерытой почвой, поднятой в текущем году. Следовательно, в периферийных частях молодого бугра, там, где суслики не нарушили толщу ранее вынесенной ими почвы вторичным ее перекапыванием, начинается специфический почвообразовательный процесс в "перемешанной" зоогенной почвенной массе над погребенной поверхностью солончакового солонца.

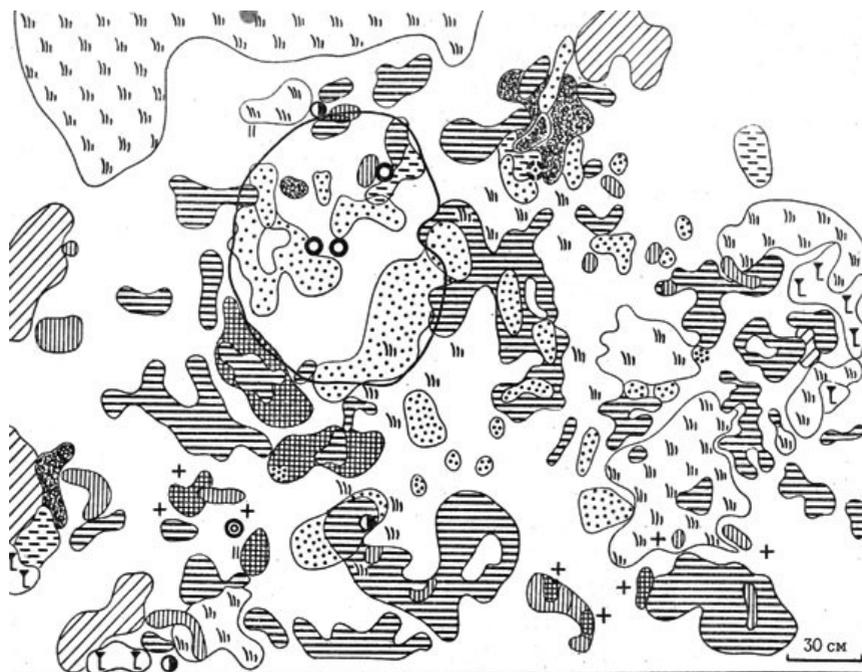


Рис. 24. Растительность сусликовин малого суслика на стадии 2

('бордюрного кольца растений')

На молодом бутане поселяются растения, корневая система которых развивается уже в толще вынесенной сусликами почвы и вместе с тем проникает под погребенную прежнюю поверхность надсолонцового горизонта. Во влажные годы на молодом бутане хорошо приживается семенное возобновление черной полыни и прутняка.

Состав видов: черная полынь (эдификатор), прутняк и мятлик луковичный (реже). Кусты черной полыни достигают мощного развития и большей высоты, чем на соседнем солонце, не затронутом деятельностью землероев, что объясняется лучшей влагообеспеченностью молодого бутана. Более высоким оказывается и содержание влаги в каждом кусте полыни на молодом бутане по сравнению со сравнимым кустом ее на солончаковом солонце (влажность средней пробы по 40 стеблей годовичного прироста черной полыни, собранных с молодой сусликовины в августе, равнялась 69%, а пробы с соседнего участка солончакового солонца - 57%).

Для молодого бутана характерно относительно хорошее развитие эфемеров, во влажные годы - в особенности дескурайнии (*Descurainia sophia*) и отчасти перечника пронзенно-листного (*Lepidium perfoliatum*), в сухие - мортука пшеничного (*Eremopyrum triticeum*) и бурачка (*Alissum desertorum*). Достаточно обычен на молодых бутанах прутняк и в меньшей степени, по их периферии, - солянка многолистная.

Главная особенность растительного покрова молодого бутана - ясно выраженное "бордюрное кольцо", образованное особенно мощно развитыми кустами черной полыни и прутняка, часто с участием мятлика луковичного, растущими загущенными куртинками по его периферии, в зоне контакта "молодой почвы" и солончакового солонца. Иногда в бордюрном кольце растут мортука пшеничный и мортука восточный (*Eremopyrum orientate*), рогоплодник песчаный - эбелек (*Ceratocarpus arenarius*) и весной - гусиные луки (*Gagea bulbifera* et *G. pusilla*).

Средняя высота стеблей годовичного прироста черной полыни (пробы по 40 стеблей с каждого курганчика взяты в августе) на вершине молодой сусликовины составила 19,2 см, а в ее бордюрном кольце - 23,7 см, при максимуме - 29,0 см. Проективное покрытие на молодой сусликовине-15 - 20% (иногда 25%), в бордюрном кольце - 50 - 70%. Заселение ее собственной растительностью в особенности по периферии и на склонах коррелируется с началом почвообразовательного процесса в толще вынесенного сусликами на дневную поверхность почвенного материала, утратившего свою первичную структуру и насыщенного солями.

Главная особенность почвообразования в вынесенном зоогенном материале - начало вымывания солей атмосферными осадками и происходящее

параллельно с этим быстрое изменение соотношения различных ионов в молодой почве формирующейся сусликовины. Содержание гипса на этой стадии в молодых сусликовинах существенно сокращается, по данным Л. В. Зубковой (1971), до 8,2 мг экв/100 г почвы. Сумма солей в молодой сусликовине уменьшается до 0,5%, т. е. втрое по сравнению со свежим выбросом. Одновременно в надсолонцовом горизонте погребенной почвы общее содержание солей возрастает с 0,08 до 0,52%.

В связи с тем что скорость выноса солей натрия оказалась выше, чем солей кальция, соотношение их быстро изменяется. И если в свежем выбросе (I стадия) содержание солей натрия вдвое превышало количество солей кальция, то в почве молодой сусликовины, где уже происходят процессы промывания и сноса атмосферными осадками, напротив, содержание кальция становится в 2 раза больше, чем натрия, что свидетельствует о мелиоративном эффекте (Ходашева и Динесман, 1961; Зубкова, 1971), начинающемся на II стадии биогеоценологических трансформаций "сусликового комплекса". При этом мелиорируется не только молодая почва, но отчасти и погребенный под ней солонцовый горизонт, где также происходит некоторое накопление солей кальция.

Хорошее развитие бордюрного кольца растений, образованного главным образом теми же видами, которые населяют соседние участки солончаковых солонцов, объясняется эффектом частичной мелиорации узкой концентрической полоски солонца, примыкающей к подножию сусликовины, и, вероятно, несколько лучшей влагообеспеченностью периферийной части сусликовины. Происходящее в контактной зоне молодой сусликовины и солонца слабое рассоление достаточно благоприятно для черной полыни, прутняка, мятлика луковичного и некоторых эфемеров по сравнению с условиями соседнего солонца, что обуславливает их загущенное произрастание в "бордюрном кольце" и пышное развитие отдельных кустов. Однако этой узколокальной и относительно слабой мелиорации оказывается мало, чтобы обеспечить существенное или коренное изменение состава видов растений как в краевых участках, так и на поверхности начавшей рассоляться молодой сусликовины.

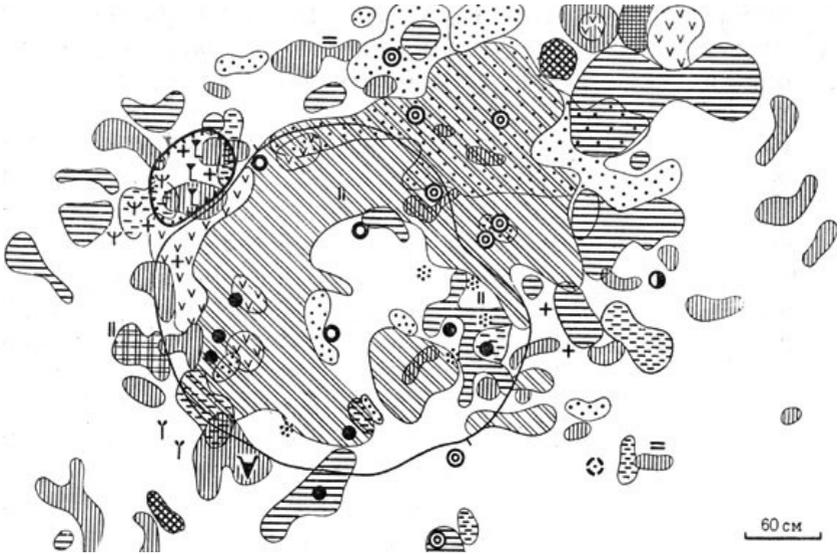


Рис. 25а. Растительность сусликовин малого сулика на стадии 3 ('разнотравного бугра') (условные обозначения, как на рис. 24)

Стадия III - разнотравного бугра - средневозрастная сформировавшаяся (зрелая) сусликовина над обитаемой норой (см. рис. 25). Возраст от 20 и более до нескольких десятков лет.

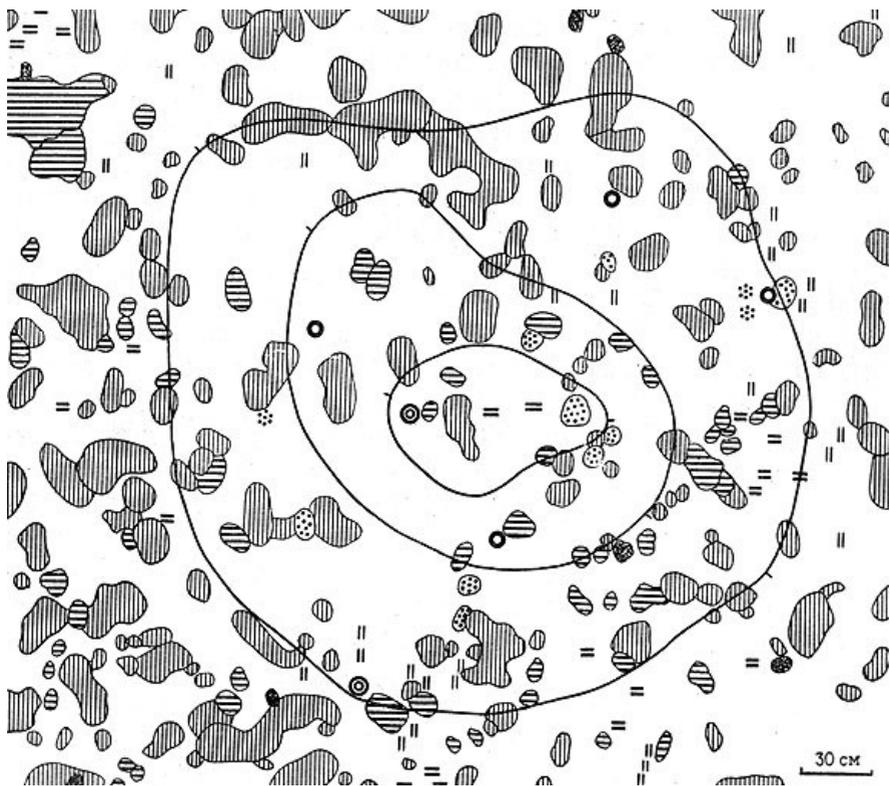


Рис. 25б. Растительность сусликовин малого суслика на стадии 5 ('попынного поглощения') (условные обозначения, как на рис. 24)

Зрелая сусликовина достигает средних и максимальных размеров, в полупустыне Волжско-Уральского междуречья диаметр ее 2-4 м при высоте 20-40 см (Ф. Я. Левина (1964) указывает максимум высоты 50 см). Сусликовина резко выделяется среди растительности солончакового солонца (ассоциации черной полыни, преимущественно прутняково-чернопопынные, камфоросмово-чернопопынные и др.) разнообразным набором видов растений, хорошо развитым и загущенным травостоем. Свежие же прикопки сусликов остаются оголенными.

На поверхности сусликовины доминирует ксерофильное разнотравье, включая некоторые сорняки, весной и в самом начале лета вегетируют эфемеры (во влажные годы обильно). В большинстве случаев несколько видов образуют более или менее плотные куртины, делящие поверхность бугра на отдельные сегменты: главным образом перечник пронзеннолистный (*Lepidium perfoliatum*), липучка прямая (*Lappula stricta*), эфемер дескурайния (*Descurainia sophiae*). Иногда один из этих видов мощно разрастается, захва-

тывая практически всю сусликовину, и лишь ее периферия выделяется разнообразием трав, образующих прерывистое бордюрное кольцо. Среди видов, сопутствующих названным доминантам, на вершине и склонах зрелой сусликовины наблюдаются субдоминанты: острец (*Eneurolepidium gamosum*), мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), ромашник (*Pugethrum achilleifolium*), прутняк (*Kochia prostrata*). Отдельными особями на стадии "разнотравного бугра" встречаются сорняки: марь белая (*Chenopodium album*), лебеда татарская (*Atriplex tatarica*) и редко (*A. sphaeromorpha*) яснотка стеблеобъемлющая (*Lamium amplexicaule*), кермек Гмелина (*Limonium gmelinii*), горец отклоненный (*Polygonum patulum*), мортук пшеничный (*Eremopyrum triticeum*), рогоглавник пряморогий (*Ceratocephalus orthoceras*), реже бурячок (*Alisum desertorum*), шизмус (*Schistnus arabicus*), тонконог (*Koeleria gracilis*) и тырсик (*Stipa sareptana*), ранневесенний астрагал (*Astragalus contortuplicatus*), эфемер однолетник и ферула голая (*Ferula nuda*). Изредка можно обнаружить отдельные кустики черной полыни, не образующие здесь многолетних куртин.

Бордюрное кольцо обычно относительно узкое, в нем преобладают ромашник, рогоплодник песчаный - эбелек, очень типичны липучка прямая, мортук восточный и мортук пшеничный (в бордюре обильнее, чем на вершине сусликовины), прутняк, черная полынь, мятлик луковичный, рогоглавник пряморогий, изредка костер и отдельные растения эхинопсилон ачитковидного (*Echinopsilon sedoides*) и однолетника крупки (*Draba nemogosa*). В случае близости к бордюру просадки в почве вокруг заплывшего вертикального хода нередко добавляются вероника (*Veronica verna*), желтушник (*Erysimum lecanthemum*) и житняк пустынный (*Agropyron desertorum*). Набор видов бордюрного кольца характеризуется большим разнообразием (10-15 видов) и мало отличается от состава растительного покрова поверхности самой сусликовины на стадии разнотравного бугра (12-17 видов, из них 10-12 общие с бордюрным кольцом и лишь 2-3 вида общие с растительным покровом солончакового солонца). Здесь сочетаются виды - ксеромезофилы и такие широко распространенные в аридных зонах ксерофилы, как эбелек, мортук восточный и рогоглавник.

Однако высота и мощность развития растений и степень загущенности их в бордюрном кольце на стадии разнотравного бугра мало отличается от тех же показателей на основной поверхности сусликовины. Кроме того, кольцо прерывисто и асимметрично, наиболее выражено оно с той стороны бугана, где суслики омолаживают его поверхность, вынося из глубины новую почву. Таким образом, кольцо растений на стадии III характеризуется значительным качественным разнообразием состава видов, но почти не выделяется обилием и высотой растений, чем принципиально отличается от стадии II (бордюр которой включает всего 2-3 вида, тех же, что на соседнем

солонце). Обилием же особей и габитусом растений бордюрное кольцо на стадии II выделяется значительно сильнее. Проективное покрытие: на поверхности сусликовины - 50-75%, в бордюрном кольце (прерывистом, выраженном не всегда четко) - 60-85%.

Особенности состава растительного покрова зрелой сусликовины на стадии разнотравного бугра, включающего эвримезофитные, ксеромезофитные, галомезофитные и эвригаллофитные виды, - это повышенные показатели обилия и хорошее развитие индивидов по сравнению с растениями на ненарушенных солонцовых почвах и на заброшенных старых сусликовинах. Такой характер покрова можно объяснить дальнейшими специфическими зоогенными трансформациями в почве бутана, связанными с изменением водного и солевого режима, с процессами вымывания и миграции солей, с изменением соотношения ионов кальция и натрия в толще выброшенной сусликами почвы, а также и в погребенном солонцовом горизонте в пользу кальция. Процессы рассоления и дальнейшей естественной мелиорации поверхностных слоев типичны для данной стадии. В разные по увлажнению годы темпы этого процесса, очевидно, существенно отличаются.

Почвенный профиль сформировавшейся жилой сусликовины специфичен и резко отличается от такового как на ненарушенном сусликами солончаковом солонце, так и на молодом бутане. Химические свойства солончакового солонца, оказавшегося погребенным под развитым бутаном, также существенно изменяются. Соли из выброшенного сусликами почвенного материала атмосферной влагой частично вымываются и накапливаются в погребенных надсолонцовом и солонцовом горизонтах. В зрелых обитаемых сусликовинах "содержание солей в верхнем слое (0-9 см) уменьшается по сравнению с молодой сусликовиной в 3,5 раза. В нижележащих слоях сусликовины (и в выбросе, и в сомкнувшемся с ним погребенном надсолонцовом горизонте) содержание солей по сравнению с молодой сусликовиной несколько увеличивается (с 0,56 до 0,76-0,91%). Возрастает оно и в погребенном солонцовом горизонте по сравнению с ненарушенной почвой (с 1,01 до 1,70%)" (Зубкова, 1971). В надсолонцовом и солонцовом горизонтах накапливаются помимо сульфатов и хлориды.

В толще выброшенной почвы в сусликовине отношение натрия к кальцию последовательно уменьшается, снижаясь до 0,3.

В погребенном солонцовом горизонте содержание кальция увеличивается по сравнению с ненарушенной почвой с 0,4-0,7 до 5,8 мг*экв/100 г почвы, тогда как содержание натрия почти не изменяется. Таким образом, отношение натрия к кальцию в надсолонцовом и солонцовом горизонтах уменьшается с 18,6 до 2,4. Содержание гипса (определяется по количеству нерастворимого в воде SO_4) в поверхностном слое почвы - 0,9 см. На средневозрастной сусликовине оно уменьшается до 1,6 мг*экв/100 г почвы по

сравнению с 23 мг*экв/100 г почвы в свежевыброшенном на поверхность материале.

Следовательно, выявленные и описанные выше изменения растительности зрелой ("средневозрастной") сусликовины могут быть объяснены рассолением приповерхностного слоя молодой почвы бутана, выносимой сусликами на протяжении десятков лет, лучшей ее влагообеспеченностью в периоды увлажнения атмосферными осадками и благоприятными для растительности изменениями солевого режима погребенной под бутаном почвы. Зоогенная мелиорация солончакового солонца, получающая заметное развитие впервые на этой стадии биогеоценотического цикла, основывается прежде всего на локальном изменении водного режима в результате весьма значительной землеройной деятельности малых сусликов, формирующей своеобразный мелкобугорчатый "сусликовый рельеф" полупустыни.

Рельефообразующая деятельность сусликов в полупустыне способствует организации стока, перераспределению атмосферной влаги и изменению влагообеспеченности отдельных участков. Условия промачивания и промывания почв сказываются на перемещении почвенной влаги, явлениях капиллярности почв и на различном испарении с поверхностей, измененных землероями.

Глубокие изменения растительности (ее состава и обилия) на стадии "разнотравного бугра" оказываются результатом и одновременно индикатором сложного комплекса почвенно-гидрологических процессов, в основе которых лежит дрящущая десятилетия землеройная деятельность сусликов (явление "зоогидропедоморфоза"). В итоге разнообразие растительного покрова сусликовины на стадии III в 5-7 раз превосходит состав видов на солонце и на сусликовине II стадии за счет главным образом ксеромезофильных форм и эфемеров. Показатели обилия в 3-4 раза превышают таковые на солонце и в покрове на стадии II.

Длительность течения стадии разнотравного бугра, равная иногда многим десяткам лет, ограничивается моментом, когда суслики надолго покинут "перезревшую" сусликовину и процессы изменения почвы и растительности здесь пойдут в ином направлении. В процессе же развития крупной сусликовины в пределах стадии III происходит неравномерное старение одних периферийных участков и "омоложение" других - тех, где суслики продолжают активно перекапывать и выносить на поверхность почву. В результате возникает типичная для стадии разнотравного бугра асимметрия растительного покрова и наблюдается изменчивость вариантов разнотравья с довольно характерным увеличением в травостое мари, лебеды, татарника, молочая волнистого. Одновременно появляются однолетники - солянка многолистная и петросимония однотычинковая.

Стадия IV - солянковых маяков. Возраст около 40-50 лет и более. Перезревший бутан с периодически функционирующей асимметрично расположенной на его склоне норой. Происходит дальнейшее рассоление выброшенного на поверхность материала с уменьшением содержания солей до 0,05%, при одновременном накоплении солей в погребенном солонцовом горизонте и в нижней части почвенного профиля под перезревшей сусликовиной, начиная с верхнего подсолонцового горизонта. Последнее может происходить за счет подтягивания солей снизу в связи с особенностями водного режима таких сусликовин. Появление на бутане на этой стадии крупных, издали заметных солянок - листовничной и итцегека (*S. aphilla*), имеющих глубокую корневую систему, свидетельствует об увеличении солености солонцового и подсолонцового горизонтов.

Стадия V - "попынного поглощения". Представляет собой возвращение чернопопынной растительности на поверхность заброшенного бутана и регенерацию ее первичных группировок, что соответствует процессу восстановления в толще давно вынесенной почвы солевого режима, близкого к таковому на ненарушенном солончаковом солонце. Важное значение для коренного чернопопынника имеет сходство солевого состава верхних горизонтов почвы над солонцовым горизонтом (0-20 см), в которых непосредственно сосредоточивается основная масса корней черной полыни. Сравнение содержания обменных оснований в почве в надсолонцовом горизонте ненарушенного солончакового солонца и в почве заброшенной сусликовины (в горизонте 0-10 см) указывает на их экологическую равноценность (соответственно: Ca²⁺ - 11,6 и 13,2 мг*экв/100 г почвы; Mg²⁺ - 3,2 и 2,8; K⁺ - 2,05 и 1,61; Na⁺ - 1,44 и 1,44; сумма солей - 18,29 и 19,05 мг*экв/100 г почвы (Зубкова, 1971). Этой стадией завершается первый короткий разнотравный ряд сукцессионных преобразований растительности.

"Злаковый ряд" сукцессии от стадии "солянковых маяков" ведет непосредственно к стадии "злаково-ромашниковой подковы" (VI, см. рис. 26) и связан в своем развитии с постепенным переходом от непромывного водного режима почв к периодически промывному на стадиях "злакового поглощения" (IX) и "кустарниковых куртин" (X), когда появляется и наращается гумусовый горизонт. Этапы смены растительности соответствуют постепенному формированию в растущих просадках светло-каштановых солонцеватых почв на стадиях: "злаково-ромашниковой подковы" (VI), "злакового опоясывания" (VII) и "центрирования бордюрного комплекса растительности западин на руинном бутане" (VIII) и в итоге темноцветных черноземовидных почв в западинах с покровом из злаков (житняков и ковылей) и куртинами кустарников: таволги зверобоелистной и городчатой (IX и X).

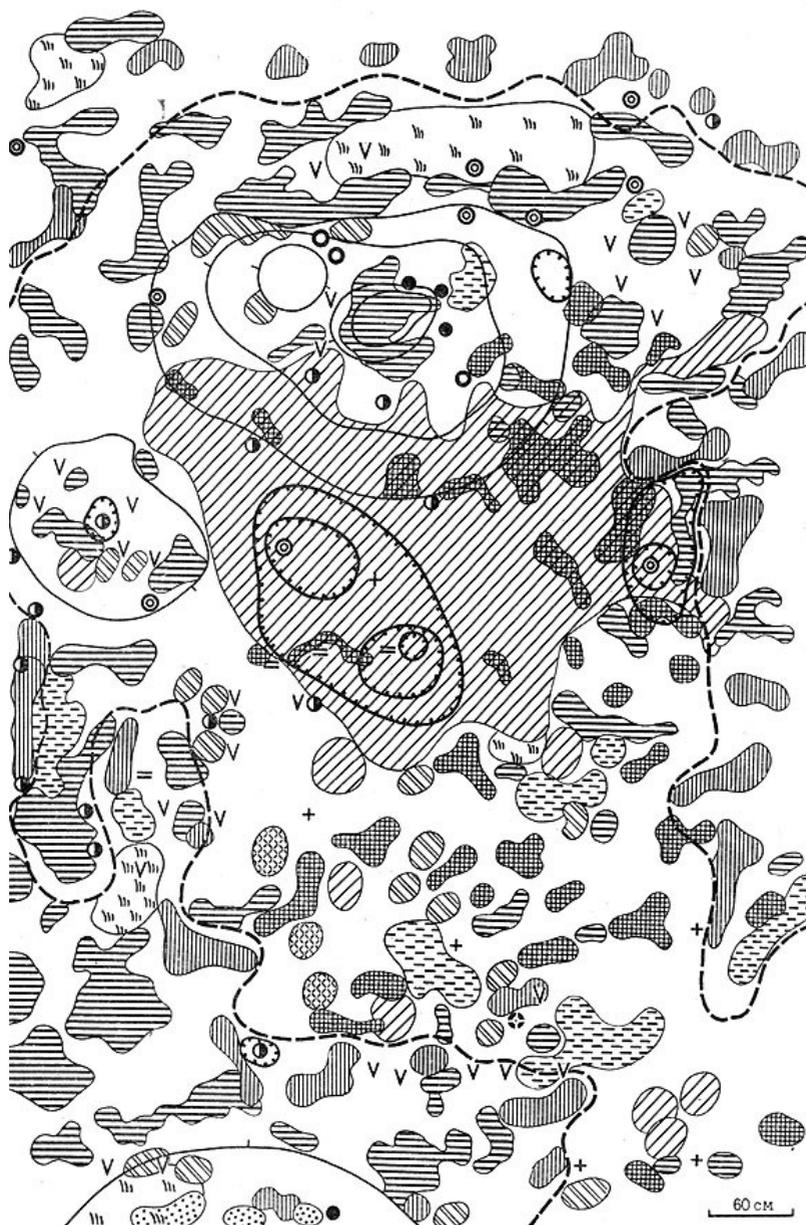


Рис. 26. Растительность сусликовин малого суслика на стадии 6 ('злаково-ромашниковой подковы') (условные обозначения, как на рис. 24)

Итак, зоогенная сукцессия растительности в глинистой полупустыне имеет основой сусликовины, представляющие собой точки нарушения плоскостного рельефа, почвенно-гидрологических условий и целостности первичного растительного покрова. Основная особенность роющей деятельности малых сусликов в отличие от других видов грызунов в этой природной зоне - охват всей толщи биогеоценоза (всех его горизонтов), что позволяет рассматривать землеройную деятельность этого вида в условиях семиаридного климатического режима с атмосферным увлажнением, допускающим частичное промывание почв, как важнейший зональный фактор средообразования.

Деятельность сусликов служит стартовым моментом для почвенно-гидрологических процессов, которые затем развиваются автономно и отражаются в структуре биогеоценоза и в специфической топографии растительных группировок. В этом смысле малые суслики "сделали" прикаспийскую полупустыню. Типичная для Северного Прикаспия, легко выделяемая подковообразная асимметрия концентрической топографии растительных группировок представляет собой "сусликовое клеймо", сохраняющееся в схеме структурной организации биогеоценотического покрова на разных стадиях его развития.

О некоторых биогеоценологических и зонально-ландшафтных параметрах зоогенного средообразования в аридных зонах

Результирующий эффект зоогенного средообразования отражает зонально-географическую специфичность структурно-функциональной организации биогеоценозов и служит обычно интегральным итогом взаимодействия животных с другими компонентами биогеоценотического комплекса. При этом ведущая роль в цепи связей "средообразующего цикла" в различных природных зонах переходит к разным парам взаимодействующих факторов: в первом случае это "животное-почва", во втором - "животное-растения", в третьем - "животное-животное" и т. п. Итог зоогенного средообразования может рассматриваться как возникновение нового качества, которое в свою очередь служит отправным моментом в развитии зонального ландшафта.

Зоогенные средообразующие циклы различаются по сложности, по числу участвующих в них компонентов, по длительности и могут при их анализе члениваться на функциональные периоды. Обычно деятельность животных не имеет однозначной эффективности на всех отрезках-периодах средообразующего процесса. В больших и сложных циклах деятельность животных имеет прежде всего иницирующее всю цепь процессов значение.

После первого периода ведущая роль в средообразующем комплексе переходит к другому или к другим факторам, что иногда сопровождается и некоторым пространственным (топографическим) смещением точек главной активности процесса. Так, за рядом биогенных явлений могут последовать периоды, протекание которых полностью обеспечивается группой абиотических факторов, тем не менее эта заключительная часть средообразующего цикла не могла бы осуществиться без начальной деятельности животных и, следовательно, входит как закономерный этап в общий цикл зоогенного средообразования.

Развитие цикла зоогенного средообразования может в конкретных условиях аридных зон включать в схеме "стартовый период" непосредственной средообразующей деятельности животных (обеспечивается одним-двумя видами) явления "первичной сукцессионности", когда различные компоненты биогеоценоза отвечают первой реакцией на вносимые деятельностью животных изменения, "концентрацию процесса" - выявление основных тенденций и направления процесса, уже затрагивающего схему структурно-функциональной организации биогеоценоза и вносящего в него существенные изменения.

Следующий период можно назвать "эстафетным" в силу характерного для него эффекта передачи основной средообразующей функции другим компонентам (биотическим и абиотическим), вовлеченным в процесс позже и получившим в его развитии наращивание своей функции. В дальнейшем весь процесс средообразования, вызванный первоначально деятельностью животных, может развиваться иногда совершенно автономно.

Общий "биогеоценотический эффект" средообразующего процесса, отражающийся в особенностях морфоструктуры биогеоценоза, на своей заключительной стадии может характеризоваться полным исключением активной средообразующей деятельности биологических агентов, и дальнейшее течение и завершение, если так можно выразиться, "шлейфового периода" обеспечивается взаимодействием определенной группы абиотических факторов, связи которых тем не менее оказываются достаточно четко обусловленными предшествующей функцией биологических агентов.

Зональная типизация процессов зоогенного средообразования может быть проведена по принципу выделения ведущих взаимодействующих факторов и различия функциональных характеристик (той или иной множественности связей), по особенностям пространственного выражения в ландшафте, т. е. по типу топографического рисунка суммарного итога зоогенного средообразования.

В аридных зонах можно выделить четыре типа процесса: 1) зоопедо-гидроморфный (глинистая полупустыня), 2) зоолито (педо)- и зоолитогеоморфный - фитоморфный (северная пустыня), 3) зоофитоэоловый геоморф-

ный (южные песчаные пустыни) и 4) зоозоогелиотермный (такыры и такыровидные пространства южных пустынь, главным образом в экстрааридных условиях).

По функциональным характеристикам в схеме выделяются три типа средообразования: 1) "монофакторный" (активная средообразующая роль принадлежит одному виду животного), 2) "комплекторный" (средообразование в этом случае - итог деятельности комплекса видов животных) и 3) сложный зоогенно-фитогенный биогеоценотический циклогенез.

По характеру пространственного выражения результатов зоогенного средообразования можно различать: 1) эпипокровный, трансзональный тип (средообразующая деятельность животных, проявляясь на значительных пространствах природной зоны, оказывается фактором, преимущественно определяющим облик ее основного ландшафта, как, например, в глинистой полупустыне Прикаспия); 2) "мозаичный, макроплощадковый" (результаты средообразующей деятельности определяют, несмотря на их мозаичное проявление, облик целых урочищ, как, например, рельеф саксаулово-эфедровой песчаной пустыни); 3) "диффузный микролинзовый тип" (деятельность животных обнаруживается лишь в отдельных точках, в результате чего образуются зоогенные "линзы" среди одного типа генетически близких типов природных угодий, происходит формирование специфических "островных" биогеоценотических комплексов),

Средообразующая деятельность животных наибольшее значение имеет в открытых ландшафтах, где ее результаты проецируются на поверхности земли, получая то или иное морфометрическое выражение, что в свою очередь облегчает поиск и исследование функциональных связей компонентов биогеоценотического цикла, участвующих в средообразовательном процессе.

Явление "зоогенной регуляции" в биогеоценозах не исчерпывается "зоогенным средообразованием" и помимо процессов, находящих отражение в морфологии зональных ландшафтов и природных угодий, охватывает также в известной мере интразональные процессы, проявляется в регуляции трофических связей, транспортной функции комплекса в отношении вещества и энергии и др.

Биогеографические и экологические феномены экстремных зон жизни и вопрос о зональной самостоятельности южных и северных пустынь

Природные области на земле, где условия жизни обеспечивают существование лишь ограниченного числа видов и особей, объединяются под биогеографическим понятием "экстремные зоны жизни". К ним относятся равнинные и горные пустыни умеренного климатического пояса, субтропиков и тропиков, высокогорья, Арктика и Антарктика. Несмотря на разобщенность и несходство природных условий и фаун, экстремные зоны характеризуются общностью важнейших экологических и биогеографических феноменов, что выявляется при исследовании распространения животных, анализе фенологической и экологической структур авифауны, территориальной дифференциации животного населения и формирования микрогруппировок.

Специфическая роль микрокомплексов животных в биогеоценозах и индивидуальные морфофизиологические и этологические адаптации видов, сопряженные с системой групповых адаптации, определяющих механизмы внутриценозных взаимодействий, представляют собой те параметры биоты, по которым развиваются процессы биологических и биогеографических аналогий и выявляются закономерности экологического сходства ценотических группировок в неродственных по происхождению биотах из отдаленных географических областей. Поиск биогеографических и структурно-ценотических аналогий - важный метод исследования путей микроэволюции и процессов ценогенеза.

Среди особенностей "географического экстремума" особенно существенно постоянство лимитирующих жизнь абиотических факторов. В этих условиях одни виды находят рубеж своего распространения, другие существуют лишь в состоянии "биотического экстремума", иногда даже не осуществляя такой важной функции вида, как размножение; некоторые, напротив, имеют в этих зонах жизненный оптимум и достигают высоких показателей численности и биопродуктивности, создавая локальные крупные скопления.

Биологические и экологические феномены экстремных зон: 1) эврибионтность видов при широком диапазоне энергобаланса или, напротив, 2) крайняя специализация, свойственная сезонным обитателям экстремных зон, находящим здесь периоды кратковременных оптимумов; 3) полифагия; 4) способность к длительному голоданию, спячке и анабиозу; 5) широкий диапазон изменчивости биологических свойств видов; 6) периодическое выпадение отдельных функций (например, явление "nonbreeding" - "неразмно-

жение", типичное для некоторых видов птиц австралийских пустынь (Keast, 1959) и "холостование" (Залетаев, 1961, 1968), известное в фауне пустынь Средней Азии и Казахстана; 7) ускорение некоторых биологических функций и мобилизация физиологических и генетических резервов видов, в том числе увеличение плодовитости у некоторых видов и "внутриродовая мультипликация выводков"; 8) смена экологического значения старых биологических свойств видов, что происходит при расселении и освоении видами новых биотопов на основе явления "универсальности экологических и этологических реакций", т. е. использования видом прежнего стереотипа поведения для осуществления новой биологической функции при изменении среды жизни; 9) инверсия фенологических спектров видов у отдельных географических популяций вида в экстремных условиях; 10) образование эколого-функциональных агрегаций близких видов, взаимно дополняющих друг друга в механизме внутривидовых связей, что типично для переходных районов между зонами и вообще для условий "экологических переломов", где факторы среды отличаются повышенной динамичностью ("модуляционностью"); 11) ослабление связей птиц с территорией, на основе чего происходят непериодические откочевки, флюктуации численности и границ ареалов у птиц (Чельцов-Бебутов, 1957; Линдеман, Залетаев, 1974) и неустойчивость гнездования некоторых видов. Парадоксальность реакций организма и популяций животных характерны в условиях постоянного воздействия лимитирующих факторов среды.

В экстремальных условиях широкое развитие получают явления "краевого эффекта" и "реакции на чужую среду". Первое представляет собой сгущение органической жизни у экологических барьеров, обусловленное не только невозможностью или затрудненностью дальнейшего распространения, но и возникновением у предела распространения в известном смысле благоприятных условий для некоторых видов животных за счет локального увеличения экологического разнообразия среды жизни в зоне - полосе контакта двух разнородных сред, что представляет одну из качественных характеристик любой природно-зональной или экологической границы.

"Реакция организма на чужую среду" складывается из комплекса стрессорных реакций организма, находящегося в нестабильных условиях экстремальной среды. При этом организм вынужден мобилизовать свои биологические и генетические возможности, что может выражаться в форме повышенной биологической активности, высокой подвижности особей, усилении энергетических процессов в организме, активизации репродукционной функции и в итоге в возрастании биопродукции и биомассы самой популяции вида, находящейся в условиях экстремума.

Именно на основе явлений "краевого эффекта" и "реакций организма на чужую среду" в экстремальных условиях возникают "зоны вторичного

оптимума жизни", или "зоны оптимума второго порядка" (Залетаев, 1960, 1963, 1968). Это те пространства суши или акватории, где при недостатке жизненных ресурсов и предельности факторов среды для большинства видов животных, растений и микроорганизмов, населяющих сопредельные участки, в узкой, обычно пограничной полосе между двумя разными природными средами (например, граница засоленных уплотненных участков грунта и песков в пустынях, переход от равнинной пустыни к условиям горных склонов, снеговая линия в высокогорье, кромка льдов на море или поверхностная пленка в водоемах и т. п.) образуются устойчивые концентрации живых организмов, нередко с большой суммарной биомассой в отдельных локальных очагах.

Эти концентрации создаются немногими видами, иногда даже одним, находящим здесь свой биологический оптимум за счет отсутствия конкурирующих видов, а также в результате выработки достаточно глубоких, специфических и даже иногда уникальных приспособительных свойств, обеспечивающих ему процветание в экстремной зоне, поддерживаемое успешной репродукцией (пример - многие виды пауков и двукрылых) или временное благоденствие на основе использования в качестве кормового объекта другого вида, также создавшего популяцию с большой биомассой (водоплавающие птицы и обильный планктон в зоне опреснения у кромки морских льдов в районах "холодных зимовок" и т. п.).

В структуре населения птиц в этих условиях возникают географически специфичные малочленные комплексы видов, отличающиеся стабильностью состава при нестабильности их территориального размещения, и сезонные флуктуации в периодических явлениях. Последнее оказывается сопряженным с неустойчивостью режима погоды, что описано на примере дестабилизации циклов размножения у некоторых видов птиц в пустынях Австралии (Keast, 1959) и в южноафриканских пустынях (Mogou, 1964). Для условий пустынь Средней Азии, Казахстана, Центральной Азии и, вероятно, Северной Африки характерно формирование специфической феноструктуры авифауны со своеобразным, зонально типичным ритмом смены сезонных аспектов и устойчивой "зональной схемой" их соотношений (Залетаев, 1957).

Отмеченные особенности биоты экстремных зон жизни вызывают своеобразные формы микроэволюционного процесса и ускорение адаптивной радиации как у позвоночных, так и у беспозвоночных животных. При этом наряду с приспособлениями к основному климатическому фону среды складывается особое, но очень распространенное в этих условиях направление приспособительной эволюции, а именно адаптации организмов к микроусловиям среды, к микроклимату убежищ и к условиям биогенной кондиционированной среды. Эти свойства организмов и их комплексов в экстрем-

ных зонах находят многочисленное подтверждение в условиях пустынь, полупустынь и "холодных пустынь" горных областей. Примеры этих явлений могли бы составить толстый том специальных исследований и были бы полезны для изучения закономерностей ценозообразования и проблем органической эволюции.

Своеобразие биот разных природных зон аридных областей позволяет подойти к рассмотрению еще одного более частного вопроса о зональной самостоятельности южных субтропических и северных пустынь умеренного климатического пояса с позиций географической биогеоценологии, основываясь в первую очередь на принципиальных различиях в формировании биогеоценологических структур этих типов пустынь и ведущих тенденций и направлений адаптогенеза животных.

О зональной самостоятельности субтропических и северных пустынь умеренного пояса

Структурная организация биогеоценоза представляет собой итог взаимодействия абиотических факторов и комплекса живых организмов, формирующих биогенный облик зоны. Идентичная деятельность и сходный набор реакций организмов в различных природных зонах приводят к качественно иным (даже противоположным) результатам в зависимости от различий и специфики "природного экрана" зоны, на который падают биогенные воздействия. Поэтому не столько видовой состав животного населения (это особенно относится к широко распространенным видам), сколько результаты жизнедеятельности видов оказываются важной эколого-географической характеристикой природной зоны и индикатором нередко скрытых зонально специфических процессов взаимодействия в биогеоценозах. Примером этого служит своеобразие средообразующей деятельности землероющих млекопитающих в различных природных зонах, вызывающей в северных пустынях "зоолитогеоморфные" процессы, а в южных пустынях - "зоофитозоловые".

Способом оценки зональной специфичности биогеоценоза может быть анализ возникновения (эмергентности) нового качественного признака - основного свойства комплекса, зависящего от того или иного соотношения взаимодействующих факторов среды и их дозы, что вызывает неадекватную суммарную реакцию организмов. Так, относительно небольшие различия уровня аридности среды (прослеживаются по показателям относительной испаряемости) в пустынях при сходной водообеспеченности территорий определяют резко различную "биологическую стоимость" покровного эффекта, что немедленно отражается в структурной организации биогеоце-

нозов. При этом изменяется их зональная схема. Для северных пустынь характерна "индивидуализирующая дисперсия" организмов, для южных - "агрегирующая дисперсия", когда под покровом растения - ценозообразователя формируется система "вложенных структур" с достаточно многочисленным и нередко генетически сложным комплексом организмов (см. рис. 5).

Глубокие отличия северных и южных пустынь на территории Средней Азии и Казахстана проявляются не только в экологии видов (в северных пустынях у птиц типична перелетность, а в южных - оседлость и т. п.), своеобразии средообразующей деятельности животных, в различии типов дисперсии организмов и зональных схем биогеоценотических структур, но и в составе комплексов животных и своеобразии их исторического генезиса, связанного с геологической историей Северной Африки, Передней и Средней Азии и с длительной стабильностью экологической обстановки во многих регионах бассейна океана Тетис и производных морских водоемов. Примером может служить несформированность, экологическая "молодость" зоологических комплексов и биогеоценотических структур приморских пустынь, имеющая давний геологический возраст на пространствах, "омолаживаемых" периодическими морскими трансгрессиями. Качественное своеобразие фаунистических комплексов, биогеоценотических структур и всего цикла биогенных процессов в северных и южных пустынях может служить основой для выделения их в ранг самостоятельных природных зон.

Часть II. Распространение и экология птиц и млекопитающих (на примере избранных видов)

Распространение и экология птиц северных пустынь Закаспия

Зональные северные пустыни на территории Мангышлака, полуострова Бузачи и Устюрта населяют 273 вида птиц. Однако среди этого разнообразия на долю пролетных и прилетающих на зимовку из более высоких широт приходится 91,2% от состава фауны. Число видов птиц, обитающих в биотопах собственно пустыни, достигает всего 49. Принимая во внимание типично пустынные виды, можно рассчитать индекс пустынности авифауны, который здесь равен 29,4% (Залетаев, 1968). В состав этого сравнительно небольшого количества наряду с оседлыми (19,3%) птицами входят откочевывающие на зиму в соседние районы южных пустынь Туркмении и настоящие мигранты, также составляющие экологическое ядро пустынной фауны и обнаруживающие глубокие связи с историей закаспийских пустынь, - пустынные зуйки, биология и детали распространения которых остаются еще недостаточно изученными, рябки, типичные для всей области сахаро-аравийских и среднеазиатских пустынь (Hue et Etchecopar, 1957), и весьма характерные для северных и приморских пустынь туркестанский баблан, казахский и каспийский филины. Последние представляют собой эндемичные закаспийские подвиды. Распространение и экология этих птиц рассматриваются ниже.

Экспедиционные и стационарные исследования автора в пустынях и полупустынях, имевшие целью изучение экологии и распространение позвоночных животных, были начаты в 1951 г. на Мангышлаке, полуострове Бузачи и Западном Устюрте (северные пустыни), где продолжались до 1960 г. На территории Туркменской ССР (южные пустыни) работа проводилась с 1957 по 1973 г., в Узбекской и Таджикской ССР (туранская подзона) - в 1964, 1972 и 1973 гг., в полупустынях Северного Казахстана - с 1959 по 1974 г.

Туркестанский балобан (*Falco cherrug coatsi* Dem.)

(Сокол-балобан (казахское название - "ительги") - наиболее любимая и высоко ценяемая местным казахским населением ловчая птица. В народных легендах наделяется необычайной смелостью.)

Балобаны этого подвида гнездятся в северных пустынях Мангышлака, по западному и юго-западному чинку Устюрта, в Прикарабагазье, на чинке Капланкыра. В этих местах, в природных угодьях глинисто-каменистой и глинистой пустыни при наличии останцов и останцовых гор, скалистых чинков или развалин построек и мавзолеев, удобных для размещения гнезд, птица достаточно обыкновенна.

Гнездовой биотоп - чинки плато и скалистые склоны останцов, где в нишах на отвесных известняковых и меловых скалах или на карнизах выветривания располагаются довольно массивные гнезда (рис. 4). В подобных местах обычно можно найти воду либо в виде луж на сорах, либо временных ручьев и ям с дождевой водой. Наличие водоисточников наряду с такими условиями, как места, удобные для устройства гнезд, и пища - важные факторы распределения вида по территории.

Распространение туркестанского балобана в Северном Закаспии неравномерно. Горный Мангышлак, в том числе окрестности Таучика и западный чинк Устюрта, - самые северо-западные пункты гнездовой подвида. Во всей приморской части исследуемой области, несмотря на то что на скалистых береговых чинках Мангышлака имеется много удобных для размещения гнезд карнизов и ниш, балобаны нигде не гнездятся. Встречи соколов у побережья во внегнездовое время (29 сентября, Баутинская коса) можно отнести, по-видимому, к птицам как туркестанского, так и обыкновенного подвида. На полуострове Бузачи сокол был замечен лишь однажды (29 июня в окрестностях Турума, к юго-востоку от Бурунчука). В горном Мангышлаке балобаны в небольшом числе гнездятся в северном хребте Актау и западном Каратау (где есть вода). Здесь гнезда их были известны еще И. А. Долгушину (1948). Несколько больше соколов на юго-востоке Мангышлака (окрестности колодцев Чопаната и Акпан).

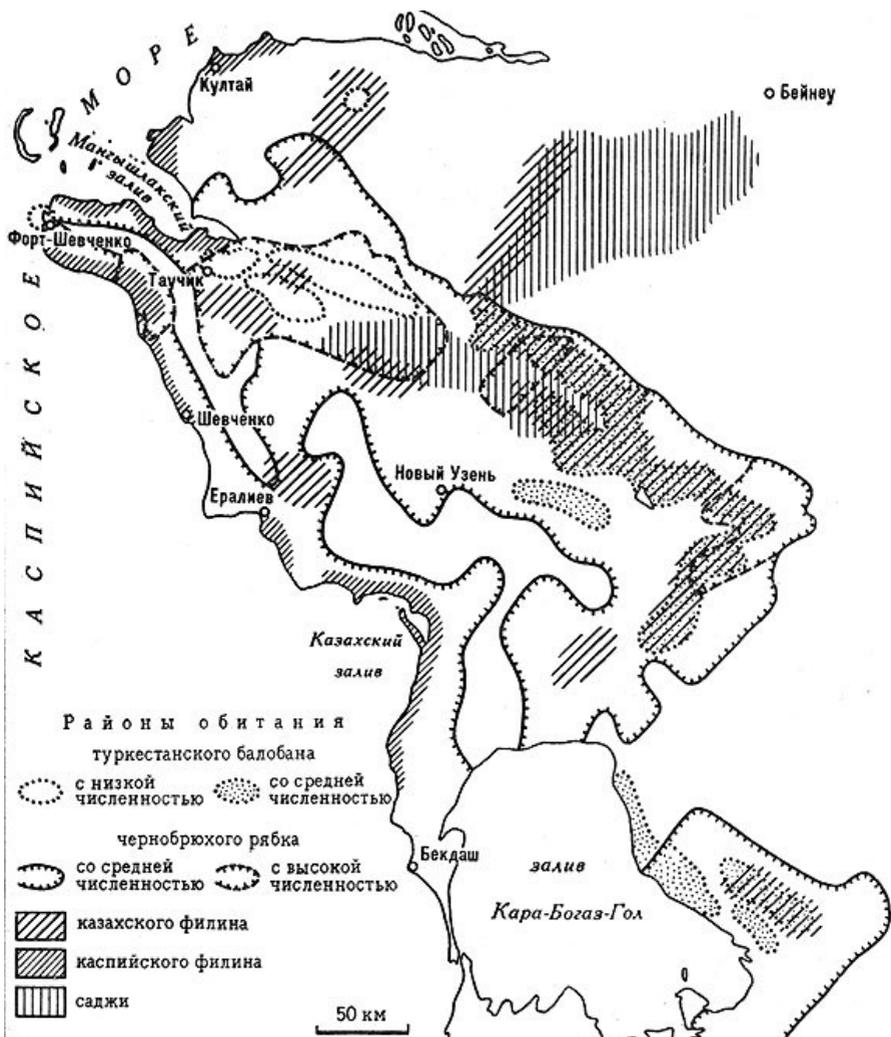


Рис. 27. Распространение ландшафтных видов птиц северной пустыни

Юго-западный чинк и останцы вблизи его следует считать районом преимущественного обитания туркестанских балобанов в исследуемой области. На юго-западном чинке Устюрта живет до десятка пар балобанов (см. рис. 27). На чинке от колодца Кугусем к югу на 35 км были известны три гнезда с выводками, еще одна пара держалась в долине Туще-Кендырли. и один сокол был встречен южнее, между урочищами Кызылсай и Баскарасай. В северо-западной части впадины Карынжарык в тот же год соколы жили в

урочище Кызыл-су, гнездо с выводком было найдено южнее колодца Чопаната, один сокол был встречен у колодца Акпан.

Гнезда устраиваются из веток караганы, саксаула, джужгуна, тамариска и некоторого количества стеблей сухих трав. Одно гнездо используется парой в течение нескольких лет. К гнездованию соколы приступают в апреле (16/IV на чинке Каплан-Кыра самка уже насиживала). Кладка состоит из трех яиц. Вылет молодых как в горном Мангышлаке, так и на юго-западе Устюрта происходит в последних числах мая и в июне. Время подъема на крыло молодых варьирует как на севере, так и на юге исследуемой области. Так, 27 мая 1947 г. И. А. Долгушин (1948) нашел гнездо с пуховыми птенцами, у которых только еще пробивались маховые и рулевые перья и были они не длиннее 1,5 см. Птенцы эти оперились и стали подлетывать лишь к 20 июня. Но уже 29 мая у Таучика тот же исследователь видел вполне оперившегося птенца, доставленного из Актау.

Южнее колодца Чопаната на меловом останцовом кряже (30 мая) было найдено гнездо балобана с полностью оперившимися тремя птенцами-слетками (см. табл. 16). На юго-западном чинке Устюрта 1-6 июня птенцы еще не покидали гнезд, а 9 июня, в 9 км южнее колодца Кугусем, были обнаружены 3 птенца, только что вылетевшие из гнезда. Летали они еще слабо и держались рядом с гнездом.

Таблица 16. Размеры и вес птенцов-слетков туркестанского балобана

Дата	Район	Длина тела, мм	Размах крыльев, мм	Вес, г	Упитанность, баллы
29/V	Южный Мангышлак	479	1033	250	1
13/VI	Западный чинк Устюрта	474	1067	760	2
13/VI	Западный чинк Устюрта	526	1138	1015	3

Из других гнезд в окрестностях того же колодца птенцы еще не вылетали. В одном из них они были еще пуховыми. Пищей балобанам на Мангышлаке и Устюрте, судя по находкам остатков ее у гнезд и на основе визуальных наблюдений, служат грызуны (больше всего песчанки) и птицы: жаворонки, голуби и др.

Туркестанские балобаны, гнездящиеся в северной части ареала, где зима довольно сурова, совершают более или менее значительные откочевки

к югу. Остается не-выясненным, откочевывают ли южноустюртские балобаны.

Филин (*Bubo bubo* L.)

(Казахское название филина "уку" или "укю" звукоподражательно. То же название "уку", "угу" или "хуви" используется туркменами и всеми другими народами Средней Азии. С филином у казахов и туркмен связаны поверья и приметы.)

В закаспийских пустынях и на восточном побережье Каспийского моря филин - гнездящаяся, полуоседлая и пролетная птица. По нашим наблюдениям, на Мангышлаке в непосредственном соседстве обитают две различные популяции филинов. Птицы, входящие в них, отличаются некоторыми морфологическими признаками (окраской, цветом и особенностями рисунка) и экологией (характером питания, биотопическим распределением, особенностями годового цикла жизни).

Одна из популяций - перелетная. Она занимает внутренние районы пустыни на Устюрте, Мангышлаке и полуострове Бузачи. Это типичные казахские филины (*Bubo bubo turcomanus* Eversmann).

Другая популяция обитает в западной, приморской, части Мангышлака и распространена вдоль побережья Каспия на юг до Ералиева и южнее до Бекдаша, а к северу - на всем побережье Мангышлака, полуострова Бузачи в узкой прибрежной полосе и далее на северо-восточных и северных берегах Каспия (см. рис. 27). Филины приморской популяции оседлы или полуоседлы и отличаются более темной, рыжеватой окраской. Они выделены в особый подвид*, названный каспийским филином - *Bubo b. glatkovi* Zaletaev (Залетаев, 1962).

* (Включен в обзор палеоарктической фауны птиц (Vaurie, 1963, 1965).)

Казахский филин (*Bubo bubo turcomanus* Eversmann, 1835)

Одна из характерных птиц арало-каспийской северной пустыни - эндемичная форма, распространенная на гнездовье на Устюрте, полуострове Бузачи и Мангышлаке, за исключением приморской полосы, где не гнездится, но обычно появляется в пролетное время и зимой. Южная граница распространения проходит по южному чинку Устюрта и по северному берегу залива Кара-Богаз-Гол, где филин неоднократно наблюдался Н. М. Михелем (1941) по обрывистым берегам между Сартасом и Чагала в ущелье у мыса Каракин. Самым южным пунктом, где удалось встретить этого филина в

гнездовое время, были окрестности колодца Кугусем на юго-западном чинке Устюрта (12 июня).

Имеется указание Н. А. Зарудного (1896), что этот филин гнездится "кое-где в горах между заливом Кара-Богаз-Гол и Красноводском". Но уже в Большом Балхане обитает южнопустынная форма - закаспийский филин (*V. b. omissus* Dem.) (Г. П. Дементьев, 1932 и 1952). Северная граница ареала казахской формы точно не установлена. Во всяком случае филины, гнездящиеся на северном чинке Устюрта, принадлежат к подвиду *V. b. tugromanus* Eversmann. Мнение В. Н. Бостанжогло (1911) о том, что "распространение туркменского (синоним казахского. - В. 3.) филина во всяком случае простирается далеко на север" и выходит за пределы Северного Прикаспия и Приаралья, едва ли верно, в особенности если иметь в виду гнездовой ареал. А. И. Иванов (1953) в качестве ареала казахской формы указывает на "степи от Волги до верховьев Иртыша", что основывается, быть может, на упоминавшемся высказывании В. Н. Бостанжогло и оказывается неточным.

Область распространения казахского филина в негнездовое время (осенью, зимой и весной) значительно шире только что описанного гнездового ареала. Казахский филин - перелетная птица. Лишь в Северном Прикарабогазые он ведет, по-видимому, полуоседлый образ жизни, предпринимая местные кочевки, направленные главным образом к морю.

Основная масса филинов зимует в Западной Туркмении от Кара-Богаз-Гола на севере до Гасан-Кули на юге и, быть может, в долине р. Гюргень (Горган) и еще южнее по побережью Каспия. Больше всего филинов у юго-восточного побережья моря, где они питаются преимущественно водоплавающими птицами и болотными курочками (Ю. А. Исаков, К. А. Воробьев, 1940). В небольшом количестве филины зимуют в подгорной полосе Копетдага (есть экземпляры, добытые у Ашхабада в декабре) и проникают к востоку до Амударьи (Дементьев, 1952). Таким образом, область зимовок этой формы начинается непосредственно от южных границ гнездового ареала и захватывает почти всю Туркмению. Отдельные особи встречаются зимой у побережья и севернее, в пределах своей гнездовой области, например на мысе Тюб-Караган, около которого на море существуют зимовочные скопления водоплавающих птиц. (В середине февраля на косе у Баутино были добыты два филина, один из которых оказался казахским, а другой, более темный, принадлежал к каспийскому подвиду.)

Численность филинов на зимовках у юго-восточного побережья Каспия довольно высока в силу значительной концентрации их на узкой прибрежной полосе. Во время существовавшего в прошлом промысла филинов на зимовье (ради перьев, использовавшихся для экспорта и продажи казахскому населению) в Туркмении добывали за зиму до 500-600 птиц (М. Айвазов, 1906). Уже эта цифра позволяет судить о высокой численности

филинов в прошлом. В настоящее время специальный промысел не ведется, но в небольшом количестве филины все же добываются охотниками.

Нерегулярные залеты казахских филинов отмечались в Саратовской области (ноябрь) и под Гурьевом (Бостанжогло, 1911). В типичной закаспийской северной пустыне с ее суровой, морозной и снежной зимой казахские филины в холодный сезон отсутствуют из-за плохой кормовой базы. Регулярный характер откочевок казахского филина на юг гнездовой области отмечен Г. П. Дементьевым (1952). На зимовках в Западной Туркмении казахские филины появляются в октябре, главным образом во второй половине месяца, и остаются до начала февраля или даже до половины марта.

Весеннее движение казахских филинов на север удалось наблюдать на западном побережье Мангышлака в течение всей второй половины марта (начинается оно, по-видимому, раньше). Это был настоящий пролет. Птицы встречались ежедневно. Днем они отдыхали в открытой степи (а не среди береговых скал) и были очень осторожны. Иногда днем можно было видеть перелетающих птиц. Уже засветло они начинали охотиться, что легко понять в связи с малой доступностью грызунов в начале весны. В апреле на побережье казахские филины уже не встречаются.

Типичные местообитания этой птицы - участки глинисто-каменистой и глинистой пустыни, рассеченные оврагами, промоинами с выходами коренных пород и россыпями камней (Мангышлак), либо каменистые чинки плато, склоны останцовых возвышенностей и кряжей с нишами и карнизами выветривания (чинк Устюрта и южные районы Мангышлака), либо просто слабоволнистая глинистая равнина с песчаными участками (Бузачи). Эти пустынные территории имеют бедный растительный покров с проективным покрытием поверхности примерно от 50 до 10%. Всюду проглядывает белесовато-серая или кремоватая поверхность земли, совершенно оголенные пространства чередуются с редкими растеньицами пустынных полукустарничков.

Гнездовые местообитания казахского филина заселены тушканчиками: земляным зайчиком, малым тушканчиком, тушканчиком Северцова и реже большим тушканчиком, в песках обычен мохноногий тушканчик. Из других грызунов на супесчаных равнинах и глинистых склонах обыкновенны колонии больших песчанок, на глинистых плато - колонии краснохвостых песчанок, на песчаных и супесчаных участках у оврагов и промоин на Мангышлаке, Бузачи и Западном Устюрте встречаются зайцы-толаи, почти повсеместно - ушастые ежи. На юго-западе Устюрта в небольшом количестве водятся длинноиглые ежи. Самые многочисленные среди птиц пустынных равнин - малый и серый жаворонки, каменки-плясуньи, а на каменистых участках - плешанки черно-пегие и черношейные.

Гнездование сравнительно позднее. В начале июля в гнезде филина на п-ове Бузачи были обнаружены два еще не полностью оперившихся птенца. На Мангышлаке 4 июля встречен выводок из двух молодых птенцов с родителями (Долгушин, 1948). На юго-востоке Мангышлака 18 июля птенцы были еще несамостоятельными.

В кладке казахского филина обычно три яйца, столько же и птенцов в выводке. Следует заметить, что время вывода птенцов казахского филина совпадает с моментом появления в пустыне молодых тушканчиков (на юго-востоке Мангышлака молодые тушканчики Северцова становятся многочисленными в середине июня, молодые малые тушканчики и земляные зайчики начинают встречаться в пустыне несколько раньше, на юго-западе Устюрта - уже в первых числах июня). Тушканчики как самые многочисленные ночные грызуны, по-видимому, основные кормовые объекты филинов в северных пустынях. В полупустыне филины выкармливают птенцов сусликами и пеструшками.

Для характеристики казахского филина как типичной пустынной птицы важно отметить такую деталь его поведения, как обычное для него длительное пребывание на солнце вне укрытия даже в период летней жары. Аналогичные наблюдения в полупустыне сделал В. Н. Бостанжогло (1911). "Этот филин, - пишет он, - проводит день сидя на камне... особенно не избегая солнца". Организм казахского филина, по-видимому, хорошо приспособлен к перенесению больших доз инсоляции и высокой температуры воздуха, что свойственно только типичным пустынным птицам. Именно этой особенностью объясняется возможность открытого гнездования (когда яйца, птенцы и насиживающая птица не укрыты в тени), а также поздние сроки размножения, при которых вывод птенцов, их рост и развитие приходится на июнь и июль.

Окраска казахского филина - серовато-белая (в отдельных случаях почти чисто белая) с мелкими частыми черноватыми пестринами - гармонирует со светлыми сероватыми камнями, покрытыми пятнами лишайников, а также с белесо-серым грунтом каменистой пустыни, с низкорослыми полукустарниками. Приходилось наблюдать, как отлетевший сравнительно недалеко и севший прямо среди открытой степи в небольшой ложине филин становился совершенно незаметным, словно растворившимся на глазах.

По внешним признакам (окраске и размерам тела) казахский филин представляет собой переходное звено между южнопустынной мелкой закаспийской формой (*Bubo b. omissus* Dem., 1932) и крупным западносибирским филином (*B. b. sibiricus* Gloger, 1833). При этом по основному фону окраски он ближе к западносибирскому подвиду, а по характеру темного рисунка на оперении - к южнопустынному. Такие черты биологии этой птицы, как перелетность, сезонная смена биотопов и кормов (летом преимущественно

грызуны и ежи, а зимой почти исключительно птицы), и морфологические особенности (в частности, резко выраженный криптический характер окраски) характеризуют казахского филина как птицу, хорошо приспособленную к специфическим природным условиям северных пустынь Закаспия. Узкий ареал подвида служит еще одним свидетельством тесной связи этой формы с геологической историей и палеогеографией Устюрта и Мангышлака, позволяя предполагать в казахском филине автохтона этой своеобразной пустынной области.

Каспийский филин (*Bubo bubo gladkovi* Zaletaev, 1962)

Филины, населяющие прибрежную полосу Мангышлака, отличаются от типичных казахских филинов, обитающих во внутренних пустынных районах, как по окраске, так и по экологии и образу жизни. Эти птицы образуют особую приморскую популяцию. Наблюдения проводились в семи пунктах западного и северного побережий Мангышлака на протяжении 350-400 км береговой линии (на мысе Джыланды, Меловом, Скалистом, в ущелье у Сауры, у Форт-Шевченко, на мысе Тюб-Караган и в Сары-Таше).

Филины этой популяции распространены на побережье Мангышлака на юг до Бекдаша, чему способствует скальный характер берегов. Зимой филины встречаются и несколько южнее (пролив Кара-Богаз-Гол, 29 января). Северная граница ареала не вполне установлена. В коллекции Зоологического музея Академии наук СССР в Ленинграде хранятся три экземпляра филинов: один - из Оренбургской губернии (август), другой - из Астраханской губернии, в районе оз. Баскунчак (31 августа), и еще одна птица - также из Астраханской губернии. Все они оказались по окраске аналогичными собранным в приморской части Мангышлака.

Район распространения этих филинов на Мангышлаке тянется в виде узкой ленты вдоль самого берега моря. Нигде в глубине пустыни филины этого подвида не попадались. Они живут на чинках плато, обрывающихся к морю, среди береговых скал, главным образом на высоких каменистых мысах, в течение дня эти филины скрываются от жары и солнца в тени скал или в нишах и пещерах на чинке.

В отличие от казахских филинов, живущих в глубине пустыни, каспийские оседлы или полуоседлы. Весной, когда вдоль побережья шел пролет светлых казахских филинов, птицы приморской популяции (темные) были уже на своих гнездовьях и хорошо отличались от мигрирующих филинов поведением: держались в скалах, а не в открытой степи, ближе подпускали, а поднятые улетали не так далеко и скоро снова возвращались. Для гнезда они выбирают ниши верхней части берегового чинка, образовавшие-

ся в результате выветривания известняков. Полость ниши с боков и частично спереди бывает защищена каменными стенками, дно обычно покрыто мягким слоем тонкой известняковой пыли.

Размножение у каспийского филина происходит примерно в те же сроки (или немного раньше), что и у казахского. На мысе Скалистом 29 июня найден довольно крупный птенец в мезоптиле, который уже пытался перепархивать. Выводок состоял лишь из одного этого птенца. На мысе Меловом 30 июня встречен выводок из четырех филинят, уже довольно хорошо летавших, хотя маховые перья у них отрасли еще не полностью.

Максимальное число птенцов у каспийских филинов четыре. Для казахского филина такие большие выводки неизвестны. У закаспийского филина (*B. b. omissus* Dem.), гнездящегося в южной пустыне, в выводках два, реже, один птенец (Дементьева, 1952).

Питание филинов на морском побережье в течение всего года состоит преимущественно из птиц, в том числе водоплавающих. В желудках у всех вскрытых филинов обнаружены остатки чернетей, пустельги, хохлатого и серых жаворонков и других птиц. У шести филинов найдены кости и иглы ушастых ежей, два водяных ужа и остатки грызунов - больших песчанок, которые местами устраивают колонии у самого берега на узкой песчано-ракушечниковой полосе между чинком и морем. На мысах, где обитают филины, среди камней под чинком вместе с погадками можно видеть довольно много остатков птиц (крыльев, спинок и перьев), растерзанных в разное время; чаще всего встречались остатки хохлатых чернетей, чирков-свистунов, гоголей, крякв и зеленоногой камышницы. Кости птиц и иглы ежей составляли основное содержимое погадок.

Изредка летом филины появляются днем на открытых береговых косах, где обычно отдыхают крачки и чайки. Быть может, именно они привлекают хищников. Резкой сезонной смены кормов и местообитаний у филинов, живущих в течение всего года на Каспийском побережье, не происходит.

Несмотря на то что условия северной пустыни на восточном побережье неизменны вплоть до самого моря, узкая береговая полоса, в особенности пространство между береговым чинком и урезом воды, характеризуется своим особым микроклиматом, меньшей суточной и сезонной амплитудой колебаний температур в результате выравнивающего влияния моря, большей влажностью воздуха, выпадением рос, иным, чем в пустыне, режимом конвективного движения масс воздуха, бризовыми ветрами и т. д.

Возможно, что условия микроклимата береговой полосы наряду с условиями питания привели к возникновению наследственных адаптивных черт филинов приморской популяции, сказывающихся на поведении, годо-

вом цикле жизни и, быть может, некоторых особенностях физиологии организма.

При рассмотрении особенностей окраски темных филинов возникает мысль, не является ли она следствием особых условий прибрежной полосы. Быть может, основной тон окраски оперения и большая общая интенсивность рисунка пера (но не характер и форма рисунка) зависят от иного, чем в глубине пустыни, характера окисления липоидов. Значение окислительных процессов в тканях организма птиц для возникновения той или иной окраски подчеркивается в работах Г. П. Дементьева (1946, 1948, 1957).

По особенностям распределения рисунка на оперении темные филины приморской популяции отличаются от любого из известных подвидов, при этом они ближе не к азиатским формам, а к европейским - южнорусскому филину (*Bubo b. ruthenus* Zhitkow et But.), и в особенности к распространенному по другую, западную, сторону Каспия, в Предкавказье, в южной части Украины и на Кавказе южному филину (*B. b. interpositus* Rotsch. et Hart). Заметим, кстати, что мангышлакские филины приморской популяции оказались больше похожими на сравнительно светлых филинов того же подвида, обитающего в горах Кавказа, Крыма и Малой Азии.

Восточный чернобрюхий рябок (*Pterocles orientalis arenarius* Pall.)

(Казахское название птицы "кара-баур" - "черная печень".)

На Мангышлаке, полуострове Бузачи и Устюрте этот вид рябков обычен на гнездовье и пролете. Небольшая часть популяции, по-видимому, ежегодно не участвует в размножении. Распространение чернобрюхих рябков в северной половине закаспийских пустынь неравномерно. Местами в горном Мангышлаке и в предчинковой полосе Западного Устюрта они многочисленны. Несколько меньше их в восточной предустьюртской части Мангышлака и на полуострове Бузачи, на плато Тюб-Караган малочисленны. На обширных безводных пространствах юга плато Мангышлак и на севере Устюрта, по-видимому, не гнездятся. И. А. Долгушин (1948) считает, что чернобрюхий рябок на северо-западе Устюрта распространен до 44°40' с. ш. Но от 44°08' с. ш. рябки нам уже не попадались. Севернее его заменяет сажга. На маршруте от Красноводска до Бекдаша (через Чагыл, Капланкыр, Чагала и Саргас, всего около 727 км) за период с 13 по 19 апреля были отмечены лишь две птицы.

Рябки нуждаются в водопоях. Их неравномерное распределение в значительной степени определяется наличием немногочисленных редко разбросанных по всей территории исследуемой области водоемов. В связи с созданием новых водоемов и расширением зоны культурных земель в западной половине Мангышлака распределение рябков, особенно в количественном выражении, может изменяться в сторону увеличения.

Гнездовые биотопы: биюргунники с участием тас-биюргуна, сочетающиеся с пятнами полыни на увалистой глинисто-щебенистой равнине (главным образом на Западном Устюрте) или слабо волнистые равнины со злаками и белой полынью на супесчаном грунте (в основном на полуострове Бузачи и на юго-востоке Мангышлака). Ассоциация белой полыни (*Artemisia terraealba*) включает еркек (*Agropyrum sibiricum*). Кусты полыни нередко достигают мощного развития. Наличие водоемов, хотя бы удаленных на 10-20 км, - неперемное условие для гнездования чернобрюхих рябков.

Рябки охотно посещают поля и встречаются в других природных угодах: в полынной пустыне на глинистом плато с разреженным растительным покровом, на белополыльнике с участием кеурека и т. п.

Пролет не носит массового характера. Весеннее появление рябков на севере Мангышлака отмечено 1 апреля (у Сака-кудука) и 10 апреля (пары, одиночки и группки по три-четыре птицы на плато Тюб-Караган); 11 апреля две несомненно пролетные стаи по 10 и 20 птиц были встречены в долине с северной стороны хребта Каратау, близ Шепте. Две добытые из этих стай самки были хорошо упитаны (+3 балла). Фолликулы в яичнике этих птиц оказались увеличенными. Три наиболее крупные фолликула одной из них достигали 7 мм, 5,7 и 5 мм в поперечнике, диаметр фолликул в яичнике другой самки не превышал 3,9 и 3,8 мм. Птицы весили: первая - 445,5 г и вторая - 444,0 г.

На юге Мангышлака прилет более ранний. Первые рябки (пара) встречены 24 марта в заливе Кендырли, 30 марта - еще пара у мыса Мелового. В северо-западной Туркмении у озер Соленое и Ясха пролетная стая наблюдалась 31 марта, а в районе Игды - 6 апреля (Г. П. Дементьев, М. К. Караев, Н. Н. Карташов, 1955). Прилет на Эмбу отмечен П. П. Сушкиным (1909) 12 апреля. Осенью рябки еще встречались в начале октября (две птицы у Сегенды 4 октября). Отлет происходит постепенно. Зимуют они частично на юге Туркмении к северу до Джебела (А. К. Рустамов, 1954; Е. Л. Шестоперов, 1937). Отмечены в небольшом числе в первых числах февраля в районе Гасан-Кули.

Таблица 17 (1). Состояние половых желез и упитанность у чернобрюхих рябков, добытых на Мангышлаке, полуострове Бузачи и Западном Устюрте

Дата добычи	Место добычи	Размер гонад (левой и правой), мм	Вес птицы, г	Упитанность, балл
Самцы				
30/V	Юго-восточная часть Мангышлака, северная окраина впадины Карынжарык	12,9X6,1 13,7X5,2 (железы набухшие)	440	3
17/VI	Юго-восточная часть Мангышлака, 10 км южнее колодца Саз (в песках)	12,3X7,5 13,4X8,3 (железы набухшие)	219	2
20/VI	Горный Мангышлак, 5 км восточнее Шаира (на биоргуннике с полынью и кеуреком)	12,5X7,2 12,6X7,6 (железы набухшие)	435	2
23/VI	Горный Мангышлак. Окрестности Таучика	15,0* (железы набухшие)	-	-
28/VI	Северная часть Мангышлака, Саура	11,0X7,1 12,0X7,8 (железы набухшие, но уже начинают спадать)	360	2
29/VI	Северный Мангышлак. Мыс Скалистый	10,3X7,0 9,3X5,8	458	2
29/VI	Горный Мангышлак. Близ Туще-кудука (на полыннике)	9,8* 8,0*	-	1
18/VII	Юго-восточная часть Мангышлака, у колодца Жанаша (окраина песков Бостанкум)	11,3* 8,2*	402	1

* (Длина гонад.)

Период гнездования длится долго. Время начала кладки сильно варьирует; возможно наличие двух кладок за сезон как на юге, так и на севере Мангышлака. Колебания сроков размножения связаны с различиями в

возрасте и физиологическим состоянием птиц. Начало кладки - в первой половине или в середине мая. В районе Ханги-баба 13 мая найдено гнездо с двумя свежими яйцами (Долгушин, 1948). 8 июня на юго-западе Устюрта в окрестностях колодца Ельчибек был встречен выводок из трех пуховых птенцов трехдневного возраста (при выводке была самка, которая пыталась отвлечь, имитируя поведение раненой птицы; самец держался поодаль). Принимая во внимание, что срок насиживания у чернобрюхого рябка немногим меньше месяца, можно сделать заключение, что кладка на юго-западе Устюрта происходила в конце первой половины мая. В конце мая встречаются самцы с набухшими половыми железами, готовыми к функционированию (см. табл. 17).

Таблица 17 (2). Состояние половых желез и упитанность у чернобрюхих рябков, добытых на Мангышлаке, полуострове Бузачи и Западном Устюрте

Дата добычи	Место добычи	Размер яичника, мм	Диаметр фолликул, мм	Вес птицы, г	Упитанность, балл
Самцы					
11/IV	Горный Мангышлак, 7 км севернее Шетпе	22,7X13,1	7,0 5,0 5,7 4,3 3,4 3,0 2,9 2,9 2,7 2,5 2,0 1,4 1,0, остальные того же размера и мельче	445,5	3
11/IV	Горный Мангышлак, 7 км севернее Шетпе	17,7X13,1	3,9 3,8 3,8 3,5 3,5 3,4 2,7 2,7 2,6 2,2 1,0, остальные того же размера и мельче	425,5	3
11/IV	Горный Мангышлак, 0,5 км севернее Шетпе	16,9X15,5	4,4 4,4 3,5 3,1 3,1 3,0 3,0 2,8	444,0	3

			2,4 2,3 2,1 2,0 1,9 1,7 1,6 1,4 1,1 1,0, ос- тальные того же раз- мера и мельче		
30/V	Юго-восточная часть Мангышлака, 3 км западнее ко- лодца Бесокты	*	9,7 9,1 5,2 4,0 3,0 2,7 2,7 1,9 1,5, остальные мельче	425	1
8/VI	На западе Устюрта, 2 км восточнее ко- лодца Ельчибек (биюргунник ске- уреком на плато со щебенистыми буграми)	20,4X13,4	9,1 4,4 4,4 3,1 2,2 1,7 0,8 0,8 остальные мельче	400	1
17/VI	Юго-восточная часть Мангышлака, 10 км южнее ко- лодца Саз (в закрепленных песках)	*	5,7 4,0	313	2
19/VI	Бузачи западнее Туще-кудука в окрестностях Кембелек-сора	*	14,0 12,0 8,0 и мельче	*	2
2/ШV	Мангышлак, запад- ное побережье, окрестности колод- ца Ак-шукур (южнее мыса Ска- листого)	*	1,3 1,1, остальные мельче	*	1

Начало вторых или запоздалых кладок происходит примерно в середине июня. В песках Саузек, южнее колодца Саз, 17 июня была добыта пара

рябков. У самки в яйцевом обнаружено вполне сформированное с пестринами яйцо, но еще с эластичной скорлупой. У самца, добытого тут же, были набухшие гонады: 13,4*8,3 и 12,3*7,5 мм.

Гнездо с тремя сильно насыщенными яйцами было найдено в северо-западной части Устюрта близ Моната 24 июня (Долгушин, 1948). Эмбрион заполнял всю полость яйца, и до вылупления оставалось один-два дня. Сильно запоздалые кладки на Эмбе встречались даже в середине сентября (Сушкин, 1909). На юго-востоке Мангышлака, в окрестностях колодца Жанаша, рябки держатся в парах вплоть до 20-х чисел июня. Вполне вероятно, что в это время имеются еще нелетные выводки.

Чернобрюхие рябки откладывают три яйца, из которых одно бывает иногда неоплодотворенным. Этим обстоятельством и постэмбриональной смертностью птенцов объясняется типичное число (четыре-пять) в семейной стае. Там, где рябков много, семьи скоро объединяются в стаи по 8, 15-16 и 17 птиц. Иной состав (3, 6, 7 особей) - результат гибели отдельных птиц.

Вес неоплодотворенного яйца, найденного в гнезде 19 июля, - 26,9 г. Размеры его 49,9X33,1 мм, что превышало максимальные величины, приводимые Е. К. Спангенбергом (1936) для восточной части ареала вида. Гнездо было расположено среди белополынного на супеси, севернее колодца Кындыкты (район Тузбаирсора). Оно представляло собой неглубокую ямку (диаметр ее - 20,2 см, глубина - 4,3 см). Никакой выстилки в гнезде не было. По периферии лунки - слабозаметный валик из песка, образовавшийся, очевидно, в результате движения насиживающей птицы.

Вылупившиеся птицы, по-видимому, в первый или на второй день покидают гнездо, и весь выводок бродит в окрестностях.

Семья чернобрюхих рябков из трех пуховых птенцов двух-трехдневного возраста с родителями была встречена на западе Устюрта близ чинка у колодца Ельчибек 8 июня.

Птицы держались среди редкого биюргунника с участием тас-биюргуна и кеурека на глинистом плато со щепнем. Покрытие растительностью не превышало 25%. Цвет грунта серый, слабокремеватый с темными пятнами от черных лишайников и темных камней. На этом почти голом субстрате заметить пуховых птенцов очень трудно. Они видны, пока движутся, но стоит им остановиться и замереть, как они словно растворяются на глазах. Стоя прямо над птенцами, их можно легко потерять на пестром субстрате, поскольку они почти неотличимы от небольших кусочков щепня, испещренных желтыми и черноватыми лишайниками, или от маленьких округлых кустика тас-биюргуна. Сходство их пухового наряда с окраской и другими особенностями субстрата поразительно. Эффекту покровительственной окраски способствует поведение птенцов, которые после короткой пробежки надолго затаиваются около какого-нибудь предмета: кустика тас-

биюргуна или маленького камешка. При этом птенцы закрывают глаза, что способствует более полной маскировке. Чтобы снова обнаружить птенцов, приходится нагибаться к земле и выискивать среди щебня округлые очертания прижавшегося к земле птенца с положенной на землю головой. Только прикосновение к птенцу может заставить его сдвинуться.

Пуховой птенец чернобрюхого рябка до этой находки не был описан. Птенец западного подвида по экземпляру из Африки - "ржаво-бурый с черными пестринами (Лош)" (Дементьев, 1951). Сравнение пуховых птенцов из Африки и из Средней Азии может способствовать выявлению степени сходства этих географических форм. Указанные обстоятельства побуждают нас привести описание пухового птенца восточного чернобрюхого рябка (см. табл. 18).

Таблица 18. Размеры и вес пуховых птенцов восточного чернобрюхого рябка (Западный Устюрт)

Возраст, дни	Длина тела, мм	Длина крыла, мм		Размах крыльев, мм	Длина клюва, мм	Длина цевки, мм	Упитанность, балл	Вес птенца, г
		с пухом	без пуха					
2-3	98	25	20,1	102	8,0	15,4	0	18,9
3-4	104	24	18,0	102	8,4	14,3	0	18,0

Пуховой покров короткий, блестящий, местами матовый. Птенцы кажутся плюшевыми. Окраска спины состоит из сложного рисунка черных и белых смыкающихся кругами линий и коричневато-охристого поля между ними. Брюшко светлое, желтовато-белое, на груди, зобе и шее примешивается розовато-кремовый оттенок, голова грязновато-кремовато-коричневая с желтовато-белыми пестринками. Рисунок пухового покрова совпадает с окраской деталей поверхности субстрата тех биотопов пустыни, которые населены этой птицей. (В то время как пуховые птенцы чернобрюхих рябков окрашены гетерохромно, взрослые птицы представляют собой пример гомохромной пустынной окраски.) Радужина у птенцов бурая. Клюв серо-роговой с беловатым "яйцовым зубом". Цевка грязно-серая с желтым оттенком, с передней стороны - в пуху вплоть до пальцев. Ноги, в особенности пальцы, непропорционально велики, массивны. Опорная площадка ноги (т. е. ширина "пятки" + длина среднего пальца) у птиц в возрасте 3-4 суток равна 14,8 мм при длине цевки 14,3 мм. Средний палец - 10,1 мм, внутренний - 7,2 мм, внешний - 6,8 мм. Длина крыла, не считая пуха, - 18 мм. "Волоски" пуха на конце крыла составляют 6 мм. Массивность ног и толщина их кож-

ных покровов - адаптивные черты, выработавшиеся для передвижения по сильно нагретому, плотному и притом шероховатому ("склеротизированному") субстрату со щебнем и дресвой, на котором легко повредить ноги (ожог, царапины и т. п.). У взрослых чернобрюхих рябков в еще большей степени, чем у птенцов, развиваются на ногах (на "пятке" и на "подошве") грубые плотные ороговелые эпителиальные покровы. Пуховые птенцы издают односложный, довольно короткий мелодичный писк. Линька взрослых птиц происходит в июне, июле и продолжается в августе. Птицы, имеющие гнезда или выводки, участвуют в линьке. У самца, добытого 20 июня в окрестностях Шаира, контурные перья на боках тела у хвоста были в трубках.

Рябки активны в течение всего дня. Не заметно, чтобы они искали в дневные часы тень, как это делают в пустыне все воробьиные, кеклики и некоторые хищники. Даже птенцы рябков проводят день под ярким солнцем. Этот вид можно считать типичным гелиофилом и термофилом. В первой половине июня на западе Устюрта движение рябков на водопой начинается приблизительно через 1,5-2 часа после восхода солнца. Оно продолжается часа полтора. У воды утром рябки проводят немного времени - всего 15-20 минут. В некоторых случаях стаи прилетают к воде позже и задерживаются здесь до 10 часов (Саура, 28 июня), иногда, наоборот, раньше, уже в 6 часов (Таучик, 26 июня). Утреннее движение чернобрюхих рябков на водопой очень характерно и ярко выражено. Отдельные птицы и группки по 2, 3, 5, 8, 9, 16, 17, 18 птиц летят обычно невысоко над землей. В воздухе то и дело слышится характерная хрипловатая трель, издаваемая птицами.

Второе посещение водоемов происходит в предвечерние часы и не выглядит как единовременный массовый лет. Отдельных птиц и группки их удавалось встречать у воды с 17 до 19 часов, но иногда и в 14 часов.

Кормиться рябки начинают с восхода солнца. И у птиц, прилетевших на водопой, зоб и желудок бывают уже заполненными семенами. В полдень они отдыхают, нередко в пыли на солнцепеке или у кустов полыни. В начале второй половины дня они вновь кормятся. Некоторые особи не прекращают кормежку и в середине дня. К 15 часам зоб бывает переполнен семенами. Перед сумерками кормежка заканчивается. Описанный суточный цикл, характерный для лета, в другие сезоны отчасти изменяется. Движение к водоемам становится менее четко выраженным. Кормятся же рябки в весеннее время и осенью по существу в течение всего дня.

Пищей чернобрюхим рябкам служат различные семена пустынных трав (яйцеплодного астрагала, архар-джапака, белой полыни, по-видимому, кеурека и шведок) и в меньшей степени - насекомые и пауки.

Характерная манера поведения рябков - затаивание, что связано с наличием покровительственной "пустынной" окраски. Осенью рябки более подвижны и, пожалуй, менее доверчивы. С момента прилета и до середины

лета взрослые птицы бывают хорошо упитаны (2 и 3 балла); упитанность их падает в период размножения. Численность чернобрюхого рябка на Мангышлаке, полуострове Бузачи и западе Устюрта регулируется естественными факторами. Влияние сельского, хозяйства и охоты минимально. Коренное население и жители новых поселков мало охотятся на эту птицу, хотя чернобрюхий рябок - отличный объект индивидуальной спортивной охоты. Для обеспечения сохранности популяции рябков важно наличие открытых доступных птицам водоисточников, организация охраны и регламентированная охота, главным образом у водопоев.

Большеклювый зук (*Charadrius leschenaulti* Less.)

(Казахское название птицы "бальшикиши".)

Большеклювый зук - один из типичных обитателей плотногогрунтовых северных пустынь Закаспия. В силу стенотопности вида распространение оказывается мозаичным. Для гнездовой зук использует участки равнинной глинистой и глинисто-каменистой пустыни с такыровидными пятнами обнаженного грунта и с разреженной растительностью из биюргуна (*Anabasis salsa*) или из биюргуна с белой полынью (*Artemisia terraealba*), на щебнистых участках иногда с тас-биюргуном (*Nanaphyton erinaceum*). Общее проективное покрытие растительности на участках, где численность зуйков максимальна, составляет 10-25%. С появлением злаков (*Eremophyton orientale*, *Agropyrum sibiricum*) в растительном покрове и с увеличением суммарного проективного покрытия (до 30-50%) местность становится менее пригодной для этих куликов и в таких местах никогда не наблюдается их максимальной численности. Дальнейшее повышение плотности травостоя практически исключает обитание вида.

Отсутствие воды не лимитирует их распространения. Зуйки могут быть встречены на гнездовье в глубоких и совершенно безводных районах пустыни. Тем не менее в пролетное время и в период кочевков объединенных выводков они охотно посещают любые водоемы, и можно констатировать их временную концентрацию на пляжах восточного побережья Каспия.

На Мангышлаке и западе Устюрта большеклювый зук - обычный гнездящийся вид, однако распространен он далеко не повсеместно. Северная граница ареала вида проходит от полуострова Бузачи на северную часть Устюрта, захватывая большую часть Мангышлака и плато Устюрт (см. рис. 28). Внутри ареала распределение зуйка не сплошное и соответствует распространению лишь тех типичных природных угодий северной пустыни, которые характеризуются высокой дисперсией растительного покрова и общей экстремальностью облика природных угодий. Уже незначительные

внешние изменения природной обстановки в сторону большей мезофильности вызывают замещение большеклювого зуйка каспийским. Особенно это заметно у северного предела распространения рассматриваемого вида.

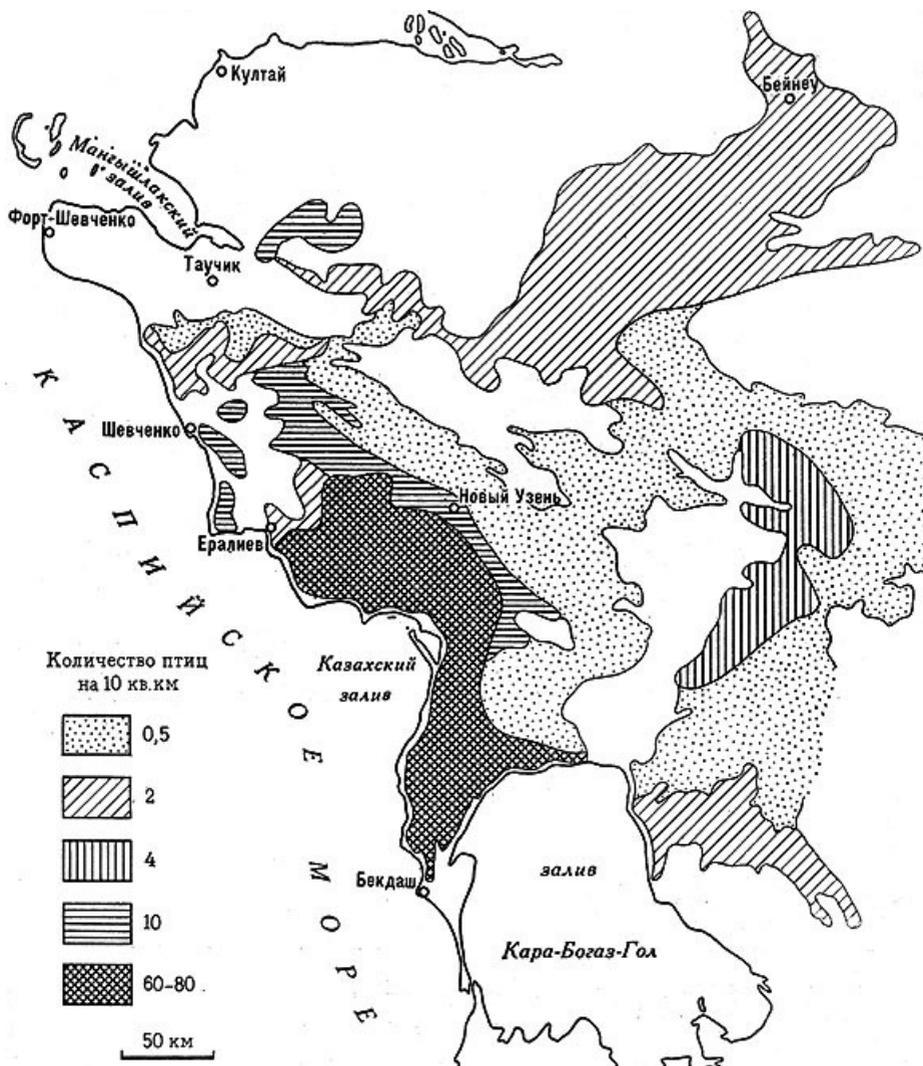


Рис. 28. Распределение и численность большеклювого зуйка в северной пустыне

Вдоль Каспийского побережья большеклювый зук распространен на севере до южных склонов плато Мангышлак (Сегенды), обитает в районе

впадины Карагие, далее, к востоку, - на всем плато южной части Мангышлака. В районе мозаичных массивов песков юго-восточной части Мангышлака этот вид не обнаружен и, по-видимому, не гнездится. На Устюрте обитает в юго-западной и западной части, на севере плато постепенно заменяется каспийским зуйком. Осенью был встречен у сора Асмантай-Матай (на севере Устюрта) среди щебенистой полынно-биюргуновой пустыни (Долгушин, 1948). С Устюрта без перерыва распространяется на северо-восточную часть Мангышлака, где встречается на плотных глинистых такырах и такыровидных равнинах с северной стороны Актау вдоль кряжа до залива Кочак и южной части полуострова Бузачи. А. К. Рустамов (1954) нашел большеклювого зуйка на юге Устюрта в качестве обыкновенной гнездящейся птицы. Четко выраженная северная граница ареала зуйка проходит от 44° с. ш. на берегу Каспийского моря до $44^{\circ}35'$ с. ш. на северо-востоке Мангышлака и, по-видимому, до 45° с. ш. на Устюрте. Обращает внимание близкое совпадение границы ареала с направлением и положением северной границы зоны годовой испаряемости 1200-1500 мм; характеризующей уровень аридности природной среды (см. рис. 29, 30).

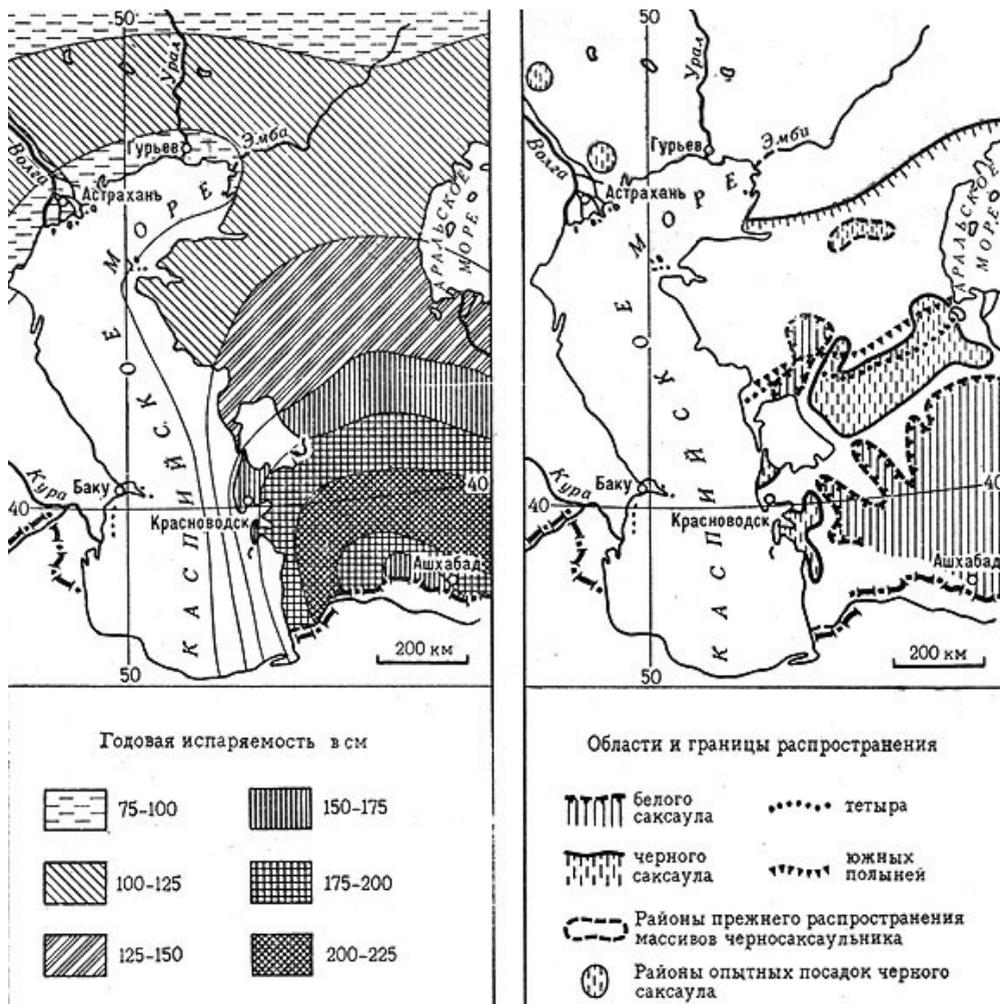


Рис. 29. Годовая испаряемость и распространение типичных видов растений в закаспийских пустынях (корреляция северной границы ареалов южнопустынных видов полей и тетыра с зоной годовой испаряемости 150-175 см)

На всей северной четверти территории Мангышлака (зона годовой испаряемости 1000-1200 мм), за исключением крайнего северо-востока, большеклювый зуек замещен каспийским.

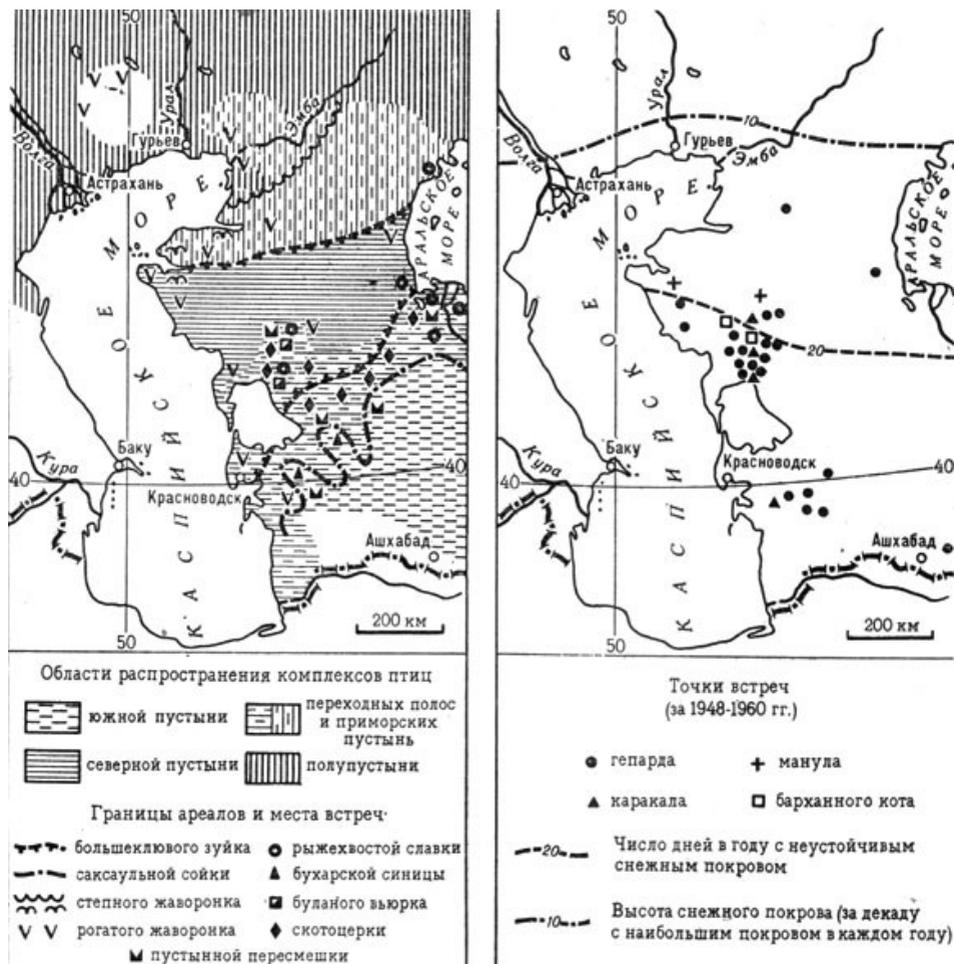


Рис. 30. Распространение ландшафтных видов птиц и млекопитающих в закаспийских пустынях (корреляция северной границы ареалов южнопустынных видов с границей зимы с неустойчивым снежным покровом)

Численность большеклювого зуйка внутри гнездового ареала на отдельных участках существенно различается. В приморской полосе Мангышлака (начиная от северной границы ареала, в направлении на юг) она изменяется следующим образом. Между Сегенды и мысом Меловым (в полосе 40-50 км от границы ареала) зуйки встречались редко. Гнезд не найдено, но холостые птицы и летные молодые попадались регулярно (добыт взрослый самец, вероятно, не участвовавший в размножении (29 мая), и молодая самка (29 июня)). Численность зуйков - приблизительно одна птица на 5 км².

Дальше к югу от мыса Мелового зуйки гнездятся нормально (добыты пуховой птенец и взрослый самец). Численность их до Аше-сора и Ералиева на приморской низменности (в полосе протяженностью 50-60 км) - две птицы (или одна пара) на 2 км². Начиная с южного берега впадины Карагие и мыса Джиланды (в 90-100 км от северной границы ареала), численность большеклювых зуйков на плато в приморской полосе достигает максимума - шесть птиц (местами даже 3, 4, 5 пар) на 1 км². Это уровень наибольших показателей для вида в гнездовое время на всей территории закаспийских пустынь.

Смена природных угодий в прибрежной полосе Мангышлака от северной границы ареала большеклювого зуйка к югу происходит в следующем порядке: на пространстве от Сегенды до Мелового распространены белополынные с биюргуном и полынные на глинистых плато, злаково-полынные и солянково-полынные ассоциации в долинах впадины Кошкарата и Карагие и на приморских низменностях и полынно-злаковые комплексы на супесях и песках. Щебнистых площадей практически нет. Природные угодья, заселяемые большеклювыми зуйками, здесь сочетаются с биотопами, совершенно не соответствующими биологическим потребностям вида. На полосе шириной 30-40 км от берега моря, на которой был проведен учет численности птиц, заселяемые зуйками угодья составляют не меньше половины или даже около 2/3 всей площади. Между мысом Меловым и Ералиевом больше половины территории занимают природные угодья, в которых большеклювые зуйки не гнездятся. Пространства к югу от южного берега Карагие и мыса Джиланды почти сплошь занимают разреженные полынные биюргунники на плотном глинистом и щебенистом грунте, т. е. наиболее характерные для большеклювого зуйка природные угодья. Именно этим обстоятельством и следует объяснить высокую численность вида на гнездовье даже сравнительно близко от границы ареала.

При продвижении в направлении на восток от берега Каспийского моря численность этого вида резко падает уже в 30-40 км от берега (от шести и даже местами восьми птиц на 1 км² в прибрежной полосе до одной птицы на 20 км² в 100-150 км от моря) и сохраняется на низком уровне на протяжении всего плато в южной части Мангышлака вплоть до Устюрта, где в западных предчинковых участках (окрестности колодца Кугусем) повышается до одной птицы на 2,5 км² или одной пары на 5 км². Создается впечатление, что на предчинковых пространствах плато (как на Мангышлаке, так и на Устюрте) возникают "зоны повышенной численности" вида. Увеличение численности здесь связано с распространением в предчинковой полосе щебенистых грунтов и небольших такыров, в чем обнаруживается некоторая ландшафтная аналогия предчинковых пространств Западного Устюрта и приморской полосы на плато Мангышлак.

Для южного Устюрта (западная часть плато) А. К. Рустамов (1954) приводит высокую численность гнездящихся зуйков: 5-6 пар на 10 км маршрута между колодцами Крык-секиз и Тамды и 11 птиц за двухчасовую экскурсию в окрестностях колодца Кош-аджи. В юго-восточной части плато (у колодцев Казахлы и Узункую) численность зуйков меньше. В восточной части Прикарабогазья в середине апреля численность зуйков была очень низкой. В то же время у северных берегов Кара-Богаз-Гола большеклювые зуйки встречались чаще (на 26 км маршрута в окрестностях Сартаса 19 апреля были встречены три зуйка).

Периодические явления. Весной большеклювые зуйки прилетают на Мангышлак во второй половине марта. (19 марта два одиночных зуйка на западном берегу северной карабогазской косы. Пролет в это время уже заканчивался. 22 марта в прибрежной полосе к северу от Бекдаша зуйки были уже на своих гнездовых местах. В большинстве случаев они встречались по три или две птицы, реже по одной.) В этот период отмечено начало брачных игр. В предвечерние часы можно было наблюдать, как зуйки с криком летали низко над землей, гоняясь друг за другом. У четырех самцов, добытых 23-27 марта на мысе Джиланды и в окрестностях, половые железы были увеличены и выглядели набухшими (см. табл.19).

Таблица 19 (1). Размеры половых желез у большеклювых зуйков в разные сезоны				
Сезон	Дата	Место добычи	Размер гонад (левой и правой), мм	
Самцы				
Весна	23/III	Южный Мангышлак, мыс Адамташ	8,5X5,7	6,5X4,8
	27/III	Южный Мангышлак, мыс Джиланды	7,7X4,9	8,0X5,0
	27/III	Там же	8,1X5,5	8,5X4,6
	27/III	Там же	7,5X4,6	7,0X4,4
	31/III	Северный Мангышлак, западное побережье у Сауры (песчаный берег моря)	9,5X6,1	7,7X5,5
	31/III	Там же	9,1X4,7	6,3X4,6
	31/III	Там же	7,9X5,5	5,4X4,7
Лето	8/VI	Юго-западный Устюрт	4,9X2,6	3,7X2,4
	14/VI	Западный Устюрт, 2 км севернее колодца Кугусем	3,4X2,5	3,3X2,1

19/VI	Юг полуострова Бузачи, южнее Кембелек-сора	5,5*	3,8*
30/VI	Южный Мангышлак, такыровая равнина близ морского побережья у сора Кара-куль	4,8X2,4	4,6X2,2

* (Длина гонад.)

В то же время зуйки изредка встречались на берегу моря у воды, где держались по одной-две птицы. По-видимому, продолжался прилет молодой части популяции. Весенний пролет зуйков происходит как в пустыне, так и вдоль морского побережья; предпочтения околородным угодьям зуйки в это пору не проявляют. Больших стай во время пролета не образуется. На маршруте в 136 км вдоль восточного побережья Каспия от мыса Суэ до Ералиево за период с 22 по 27 марта учтено 57 большеклювых зуйков, т. е. 4,2 птицы на 1 км².

Таблица 19 (1). Размеры половых желез у большеклювых зуйков в разные сезоны

Сезон	Дата	Место добычи	Размер яичника, мм	Диаметр фолликул, мм
Самки				
Весна	31/III	Северный Мангышлак, западное побережье у Сауры (песчаный берег моря)	12,5X16,5	14.8, 6.7, 3.7, 2.7, 1.0, остальные мельче
	31/III	Там же	11,7X7,5	4.2, 2.0, 0.6, остальные такие же и мельче
	31/III	Там же	-	15.0, 6.5, 3.0, 2.4, 0.8, остальные мельче
	29/IV	Южный Мангышлак, плато восточнее Ералиево	-	6.1, 3.9, 3.5, 3.4, 3.3, 2.9, 2.8, 2.6, 1.4, 1.0
Лето	29/VI	Мангышлак, плато у побережья моря южнее Акшукура	7,9X3,3	1.1, 1.0, 0.8, и мельче

Весной, пока еще прилетевшие зуйки не осели на местах гнездовых, их можно встретить иногда севернее границы гнездового ареала. На берегу моря у Сауры 31 марта были обнаружены одновременно четыре пары зуйков, которые держались на песчаном пляже у самой воды вместе с чернозобиками. И самцы и самки были хорошо упитаны, некоторые даже ожирев-

шие, половые железы самцов оказались увеличены, у двух самок в яичнике фолликулы диаметром 15,0 и 14,8 мм.

Кладка из трех яиц обычно происходит в последних числах апреля - начале мая. (29 апреля на плато у впадины Карагие в гнезде среди чистого биоргунника было два яйца.) Насиживают и самка и самец, на гнезде сидят крепко. При опасности с гнезда не взлетают, а не спеша отходят, после чего поднимаются в воздух и довольно далеко отлетают понизу. Сидящая в гнезде птица сливается с одноцветным сероватым фоном субстрата. Отыскать гнездо оказывается трудно. В негнездовое время большеклювые зуйки держатся очень осторожно, при приближении человека сначала отбегают, затем взлетают, описывая дугу. В период насиживания зуйки малоподвижны и малозаметны, поэтому при наблюдениях с автомобиля обычная ширина учетной полосы не должна превышать 50 м (т. е. меньше, чем в негнездовое время).

Гнезда большеклювых зуйков обычно располагаются на значительном расстоянии друг от друга. Во всяком случае колониального гнездования этого вида, как указывают Е. Л. Шестоперов (1938) и А. К. Рустамов (1954), для территории Туркмении, Мангышлака и Устюрта ни разу наблюдать не удалось. Лишь однажды встретились две пары неподалеку друг от друга. Период размножения несколько растянут. Выводок пуховых птенцов в возрасте трех-четырёх дней был встречен на Западном Устюрте, у колодца Кугусем, 10 июня. Выводок подросших птенцов величиной с морского зуйка с пробивающимися из трубочек кроющими маховыми с пухом на голове, шее, спине и груди был встречен 19 июня на юге полуострова Бузачи, южнее Кембелек-сора. 30 июня восточнее сора Каракуль, на юго-западе Мангышлака, был встречен выводок пуховых птенцов не более двух-трехдневного возраста (см. рис. 28). Первые молодые большеклювые зуйки поднимаются на крыло в окрестностях Ералиево в конце первой декады июня (13 июня у берега залива был добыт молодой зук, недавно начавший летать; на затылке еще сохранялся пух, вес птицы 62,2 г). Молодая хорошо летавшая самка была добыта из стаи (вес 75,8 г).

Выводок большеклювого зуйка состоит обычно из трех птенцов (соответственно величине полной кладки). Два из встреченных выводков (у колодца Кугусем и у сора Каракуль) имели по три птенца, один (у Кембелек-сора) состоял из двух подросших птенцов. Вместе с выводком долго держатся оба родителя, но в двух случаях с выводками были только самцы.

Некоторая часть популяции не принимает участия в размножении. Бродячие стайки холостых птиц охотно посещают открытые низкие берега моря и соленых озер. С 13 июня на берегу залива Александрбай с каждым днем зуйков становилось все больше. В стайках было по четыре-десять птиц. Самец, добытый 12 июня, оказался очень хорошо упитанным (вес 91

г). Другой, взрослый, не размножающийся (29 мая южнее мыса Сыгынды), весил 86,5 г.

Увеличение численности большеклювых зуйков на морских берегах со второй декады июня происходит за счет появления летных выводков куликов. Низкие открытые берега моря становятся обязательным местом их пребывания. В это время происходит объединение выводков. Выводки с родителями (четыре-пять птиц) сливаются обычно в стайки по 10-15, изредка даже до 40 птиц.

Конец июня, июль - время начала кочевков, которые завершаются довольно ранним отлетом. На плато юго-восточнее Акшукура на 25 км маршрута, проходившего не далее 7-10 км от моря, 29 июня подряд встретились три кочующие стайки, состоявшие из 40, 12 и 20 птиц, включая молодых и взрослых зуйков. В тот же день на берегу моря у Коскудука сразу после захода солнца была замечена стайка из семи куликов, которые с характерными трельками летели от берега моря в пустыню. В первой декаде августа большеклювые зуйки ни в пустыне, ни на морском берегу уже не отмечались.

По-видимому, отлет происходит в июле. На местах зимовки в Восточной Африке молодые зуйки появляются в июле - августе (Mackworth-Pred and Grant, 1952). Область зимовок простирается до Южной Африки и Мадагаскара. Известны встречи зуйков близ Кейптауна. Восточные районы зимовок охватывают побережье Южной и Юго-восточной Азии и острова.

Линька начинается в июне. У самца, добытого 12 июня, отмечена замена контурных перьев. Смена маховых и рулевых перьев происходит на местах зимовки, и там же завершается осенняя линька мелкого пера и начинается весенняя (Козлова, 1957). То, что основная линька у этого вида отнесена на период зимовки, связано, по-видимому, с ранним летним отлетом зуйков.

Упитанность птиц в момент прилета весной высокая. Подкожные жировые отложения у самцов хорошо развиты на груди и брюшке. Несшаяся самка (30 апреля) была средней упитанности; самцы, водившие выводки птенцов в июне, имели также среднюю упитанность. Подкожный жир у них был развит только под птерилиями. Молодые летные птицы в июне обычно средне-упитанны, напротив, неразмножавшиеся взрослые птицы в это же время сильно жиреют.

Дневная активность у большеклювых зуйков начинается с рассвета и длится примерно до полуночи, когда еще можно слышать голоса перелетающих птиц. Наиболее подвижны зуйки утром, в течение часа-двух от восхода солнца, когда в пустыне даже летом еще прохладно, и перед вечером. В жаркое время дня зуйки малоподвижны и молчаливы. Тем не менее не удалось заметить, чтобы в полуденную жару зуйки искали укрытия в тени. Их

нередко приходилось видеть на голых такырах и на такыровидных "блюдцах", лишенных высшей растительности. На закате солнца и в сумерки зуйки ведут себя наиболее оживленно: часто слышится их короткий тонкий свист, переходящий в сухую трельку. Кажется, что птицы перекликаются. Вечером можно наблюдать их перелетающими низко над землей.

В конце марта и в апреле, когда температуры воздуха и поверхности грунта в пустыне еще низки, брачные игры зуйков происходят не только перед вечером, но и в дневные часы. Во второй половине июня стайки из объединившихся выводков раз или два в сутки посещают морские берега. В ранние утренние часы кулики кормятся в пустыне, затем между 8-11 часами появляются у воды. Некоторые держатся у моря в течение всего дня. Но особенно заметно движение стаек к воде перед вечером (в 17-19 часов). Одни из них начинают покидать побережье сразу после захода солнца, другие улетают в пустыню уже в темноте, немногие ночуют на берегу моря. В желудках добытых зуйков обнаружены остатки различных насекомых, больше всего жуков, в том числе жужелиц и навозников, фаланг, зеленые растительные остатки и песчинки. В гнездовое время большинство птиц обходится без питья, пополняя запас влаги в организме за счет пищи. Это позволяет зуйкам обитать в безводных районах пустыни.

Обращают на себя внимание некоторые черты этих куликов как характерных обитателей северной пустыни. Так же, как чернобрюхие рябки, большеклювые зуйки обычно не ищут укрытия в тени в дневные часы. Они легко переносят не только высокую температуру воздуха, достигающую в июне - июле 45° - 47° С, но и большой нагрев поверхности грунта (до 52° - 55° С). Однако, быть может, именно различия в температуре поверхности грунта тех или иных природных угодий пустыни объясняют некоторые детали в распределении зуйков и их поведении. Особенно охотно они селятся на участках глинистой и каменистой пустыни, если на них имеются свободные от высшей растительности такыровидные площадки. В этих местах птицы встречаются чаще, чем на чистом биюргуннике с лишайниковым покровом, который сообщает субстрату черноватый цвет. Температура светлой, беловатой поверхности такыровидного "блюдца" оказывается несколько ниже, чем поверхности грунта на биюргуннике с лишайником, больше нагреваемом (на 1° - $1,5^{\circ}$) из-за темной окраски субстрата. Зуйки, по-видимому, используют это свойство такыров, охотно посещая их в период зноя.

Ограниченная подвижность птиц днем может быть связана с тем, что при перебежках птица должна ступать на нагретый грунт, тогда как стоя она сохраняет под собой не столь нагретое пятно; кроме того, неподвижная птица меньше расходует энергии и меньше перегревается. В отличие от взрослых зуйков пуховые птенцы "ищут" более низкие температуры, стремясь укрыться от солнца в тени кустиков полыни или солянок. По-

видимому, свойства гелиофильности и термофильности развиваются и совершенствуются постепенно в ходе онтогенеза. Большеклювого зуйка в числе немногих других видов птиц пустыни (например, рябков) можно отнести к группе гелиофилов-термофилов, хорошо приспособленных к существованию в аридных условиях северных пустынь.

Особенности распределения птиц в пустынных горах (проникновение равнинных птиц в аридные горы)

Горы в пустынях представляют собой своеобразную область жизни, характеризующуюся сложным сочетанием элементов горного ландшафта, трансформированного сильным влиянием аридного климата, и фрагментов зональной пустыни, проникающих в горы до значительной высоты.

Разнообразие экспозиций, крутизны склонов и высотных положений сходных биотопов создают множественность условий, в которых обитают животные. Это приводит, с одной стороны, к возникновению известной эврибионтности у некоторых обитателей гор (что позволяет им шире использовать территорию) и, с другой стороны, к образованию специализированных форм организмов, использующих те экологические ниши, которые имеют переходный характер и возникают при "наложении" пустынных условий на горные поднятия.

Однако большая или меньшая высота гор и те влияния окружающей пустыни, которые определяются в первую очередь ее климатическим типом и близостью или удаленностью моря, делают это "наложение" неодинаковым в различных зонах и регионах. Так, на высокогорных плато таких азиатских горных систем и стран, как Тянь-Шань, Памир и Тибет, возникает своеобразный тип "холодных пустынь", имеющих сходный облик на разных широтах, без четкой зависимости от типа зональной пустыни, простирающейся далеко внизу на подгорной равнине, отделенной от высокогорной рядом высотных поясов с их особым растительным и животным миром.

Горы средней высоты, не имеющие альпийского пояса, но с достаточно выраженной вертикальной зональностью (в Средней Азии Копетдаг с хребтом Кюрен-даг, Большой Балхан, Кугитанг, Султануиздаг и др.), испытывают уже существенное влияние окружающей их пустыни, сказывающееся на составе и особенностях структуры группировок растений и животных опустыненных склонов гор. Экологическое сходство условий в разных горных хребтах наибольшее в их верхних поясах (субальпийские луга и арчевники) и по ущельям, где возникают близкие условия затенения и водообеспеченности и где нередко развивается растительность фриганного типа и лесосады с характерным для них разнообразием птичьего населения, вклю-

чающего славок, бормотушек, иранию, сорокопутов, краснокрылых чечевичников, овсянку Бьюкенена, каменных дроздов и горихвосток. Именно такое сходство демонстрируют заросшие ущелья Копетдага (район Кара-Кала) и Закавказья и в несколько обедненном варианте - Большого Балхана.

Безлесные склоны нижнего и среднего пояса гор среди пустыни и пустынные низкогорья носят уже печать той пустынной зоны, в которой они расположены, что выражается как в составе растительного покрова и фауны в чем-то общих с плакорной пустыней, так и отчасти в сходстве группировок организмов, приобретающих в горах особую специфичность. Так, например, опустыненные склоны хребтов Копетдага, Большого и Малого Балхана заселены видами птиц южной (субтропической) пустыни: пустынным жаворонком, скотоцеркой и пустынным выюром с добавлением видов, широко распространенных в аридной области Средней Азии и Казахстана, - двупятнистым и рогатым жаворонками и полевым коньком (в южных пустынях - туркестанский подвид).

Пустынные низкогорья Мангышлака резко отличаются от гор южной пустыни по составу животного населения и растительности, имеют меньшее видовое разнообразие и должны рассматриваться как скальные, петрофильные варианты биоты северных пустынь (умеренного климатического пояса). В этих низкогорьях преобладают малый, рогатый и двупятнистый жаворонки, полевой конек (номинального европейского подвида) и встречаются типичные представители фауны северной пустыни - большеклювый и каспийский зуйки, поднимающиеся на достаточно обширные платообразные площадки в Каратау.

Итак, пустынные низкогорья, останцовые горы и относительно невысокие хребты со слабовыраженной вертикальной поясностью (характерно выпадение некоторых высотных поясов, например лесного), расположенные среди пустыни, а также опустыненные нижние части склонов высоких горных поднятий, граничащие с плакорной пустыней, могут объединяться под понятием "аридные горы". Многие процессы в их биоте обуславливаются засушливостью и слабой водообеспеченностью территории на фоне высоких температур воздуха и поверхности грунта в условиях повышенной инсоляции, что экологически сближает открытые биотопы аридных склонов с условиями окружающей пустыни и позволяет расселяться по ним некоторым равнинно-пустынным видам до значительных высот. Вместе с тем нельзя не обратить внимание на экологическую специфику аридных гор как скального природного образования, что непосредственно отражается на составе видов животных. Другой их особенностью оказывается ограниченность площади пустынных биотопов на склонах. Размеры ее строго лимитируют возможность обитания в горах каждого равнинного вида, в связи с тем что минимальная величина индивидуальных гнездовых участков равнинно-

пустынных видов птиц может превышать размеры пустынных площадок в горах. Кроме того, протяженность однородного биотопа определяет объем доступных кормов, что также служит условием возможности проникновения равнинного вида в горы. Так, размеры площадок пустынного биотопа в горах, которые меньше величины индивидуального участка большеклювого зуйка, становятся препятствием для расселения этого вида в горные массивы. Можно полагать, что весьма небольшие размеры "рощиц" саксаула на горных склонах в Копетдаге и Большом Балхане служат основным препятствием для поселения в них саксаульного воробья (*Passer ammodendri*) и обуславливают малочисленность в горах пустынного вьюрка (*Rhodospiza obsoleta*). Не поднимаются на опустыненные горные склоны джек и чернобрюхий рябок, обладающие обширными индивидуальными участками.

Экологическая специфика аридных гор заключается также и в том, что, сохраняя физиономические черты горного сооружения и неся на себе печать пустынного климата, они обладают значительным количеством биотопов переходного горно-пустынного характера с большой мозаичностью микроклиматических условий, с присутствием мезофильных участков и разнообразием субстрата и группировок растительности.

Эти переходные биотопы иногда представляют собой островки пустынной растительности, в том числе древесно-кустарниковой (куртины и отдельные деревья черного саксаула), пополненной видами-петрофилами и населенной обедненными и измененными пустынными комплексами животных. Вместе с тем для них характерно присутствие горных видов, перенесших в той или иной степени "сдвиги" в экологии и морфофизиологических показателях в связи с процессами адаптивной специализации в столь специфических условиях. К таковым из млекопитающих следует отнести рыжеватую пищуху, представляющую собой экологический тип горно-пустынного животного (Сапаргельдыев, Залетаев, 1968; Сапаргельдыев, 1969). Этот горный по происхождению вид хорошо приспособлен к обитанию в пустынной зоне, что отражается как в стереотипе поведения пищухи, так и в морфофункциональных показателях организма. Действительно, "переходный характер" среды жизни представляет в общем смысле большой диапазон условий, в которых протекает непрерывный эволюционный процесс совершенствования связей организмов с природной средой.

Именно такого характера области оказываются наиболее часто местом активной дивергенции и адаптивного радиирования форм. Так, для островного хребта Большой Балхан известен свой особый подвид арчевого дубоноса - *Muscerobas carnipes speculigerus* Brandt, уклоняющаяся форма полевого жаворонка и балханский подвид рыжеватой пищухи (*Ochotona rufescens schucurovi* Nephth.). Изучение особенностей экологии и этологии, с одной стороны, и своеобразия физиологических отклонений и морфологиче-

ских структур организмов - с другой, особенно тех видов и подвидов, прародительские формы которых были либо горными, либо равнинными животными, в этих условиях представляет большой теоретический интерес.

Территориальные контакты равнинного и горного экологофаунистических комплексов птиц в условиях аридных гор Туркмении характеризуются специфическими особенностями, которые можно рассматривать как типичные для аридных зон.

Общая картина распределения птиц в пустынных горах (основные исследования проводились в Копетдаге, на Большом Балхане, Туркестанском хребте и в горных поднятиях Мангышлака) отличается как бы смешением экологофаунистических группировок птиц различного экологического характера на относительно небольшом пространстве на разных высотах не только в сезон послегнездовых перемещений видов, но и в период размножения. Ряд горных скальных видов отмечены обитающими на небольших высотах. Более того, некоторые из них выходят в предгорья на подгорную равнину, однако лишь в относительно узкую ее полосу, непосредственно примыкающую главным образом к горловинам горных долин и ущелий. Эти участки содержат вынесенный со склонов обломочный материал, насыщенный дресвой и щебнем, и характеризуются расчлененным мезо- и микро-рельефом, наличием сухих русл временных водотоков, иногда системой оврагов и участков бедлендов.

Вместе с тем отмечено проникновение равнинных птиц в горы. Среди них типичные виды плакорной пустыни, принадлежащие по своему происхождению преимущественно к сахаро-аравийскому орнитофаунистическому комплексу. Необходимо указать также на формирование в специфических биотопах ближайшего предгорья особого "подгорного комплекса видов" с большим или меньшим участием в нем как горно-скальных, так и равнинно-пустынных птиц.

Наличие на предгорных равнинах отдельных скальных выходов, обломков коренных пород, дресвы и щебня и даже сравнительно небольшого вертикального расчленения рельефа оказалось достаточным для обитания таких широко распространенных птиц горно-скального комплекса, как малый и большой скалистые поползни, синий и пестрый каменные дрозды, скалистая ласточка, черный и белобрюхий стрижи, а в условиях Копетдага и королевских вьюрков. Вместе с тем было отмечено проникновение птиц пустынного авикомплекса равнин (скоточерка, пустынный и двупятнистый жаворонки, туркестанский полевой конек и др.) в аридные горы, где эти виды встречались преимущественно на оголенных плоских участках по склонам, на уплощенных "коньках хребтов" и вершинах водораздельных поднятий, покрытых несколько измененными пустынями или пустынно-степными группировками растений. Физиономически эти участки напоминают пус-

тынные "островки", поднятые над подгорной пустыней иногда на несколько сот метров.

В травянисто-кустарниковом покрове их участвуют на Большом Балхане южные полыни, прутняк, ромашник, пустынные злаки, костер (*Bretnus tectorum*), мор-тук (*Egemonium orientate*), ковыли и некоторые эфемеры и эфемероиды, в том числе луки и мачки, в Копетдаге, например, те же виды - до высоты, превышающей 1 тыс. м. Иногда на пустынных участках в горах растут отдельные кусты или небольшие куртины древесно-кустарниковой растительности пустынных равнин. Так, Г. Е. Проскураковой (1964) в хребте Большой Бал-хан обнаружены хорошо развитые деревья черного саксаула на высоте 800 м над уровнем моря.

Вместе с древесно-кустарниковой растительностью пустыни поднимается в горы такой типичный дендрофильный вид южных пустынь, как скотоцера, которую неоднократно приходилось наблюдать в группках черного саксаула на южном склоне Большого Балхана, в окрестностях ущелья Бяш-Гаудан и в массиве Кара-Балхан в 12 км к востоку и северо-востоку от колодца Аджи-Кую на высоте 400 и 500 м от подножия (30 апреля и 2 мая). Две пары скотоцерак держались постоянно у нескольких небольших деревьев черного саксаула, выражали беспокойство и вели себя как у гнезд. Помимо скотоцерак на саксауле и пустынных кустарничках были отмечены: тугайный соловей - *Cercotrichas galactotes familiaris* Menetries (одиночная птица 24 апреля выше родника Дам-Дам), пустынный вьюрок (четыре птицы 30 апреля), певчие славки - *Sylvia hortensis crassirostris* Cretzschm (две пары высоко на южном склоне Большого Балхана около 500 м над уровнем моря). Певчие славки интенсивно строили гнезда. Одновременно на значительной высоте в горах были отмечены индийский и среднеазиатский жуланы, которые держались по одной-две птицы.

В пору весеннего движения птиц среди куртин кустарников и у отдельных деревьев (арча, инжир) достаточно высоко в горах концентрируются немногочисленные пролетные дендрофильные виды. Среди них серые и малые мухоловки, серые славки, веснички, европейские жуланы и кукушки. Интересно отметить, что некоторые дендрофилы, имеющие возможность поселиться и размножиться в горах и обладающие значительной экологической пластичностью, при отсутствии древесно-кустарниковых насаждений, дупел и полудупел устраивают гнезда на земле и в щелях между камнями, соседствуя в этих случаях с типичными видами горного комплекса. Так, две пары обыкновенных горихвосток (*Phoenicurus phoenicurus*) гнездились в верховье ущелья Бяш-Гаудан, расположив свои гнезда прямо на земле у камней, при этом одно гнездо было всего лишь в нескольких шагах от гнезда горной овсянки (*Emberiza cia*), устроенного также под кустиком травы. В гнездах и у горихвосток и у овсянки 29 апреля были птенцы.

Сборный комплекс дендрофилов из местных и пролетных птиц за период наблюдений между 25 апреля и 14 мая на горных склонах, в ущельях и долинах хребтов Большой Балхан и Копетдаг включал 21 вид. Что касается певчей славки, то этот вид характерен для ксерофильных кустарников средиземноморского типа, разрастающихся преимущественно на каменистых возвышенностях, для садов и опустыненной фриганы.

К числу равнинно-пустынных птиц, нормально проникающих в аридные горы запада Туркмении, относятся восемь форм: закаспийский пустынный жаворонок (*Ammomanes deserti parvirostris* Harte), туркестанский полевой конек (*Anthus campestris griseus* Nicoll), двупятнистый жаворонок (*Melanocorypha bimaculata* Men), рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris albigula* Br.), скотоцерка (*Scolocerca inquieta platyura* Sev.), индийский жулан (*Lanius cristatus indicus*), среднеазиатский жулан (*Lanius cristatus phoenicuroides* Zar.), пустынный выюрок (*Rhodospiza obsoleta* Licht.) (последние три птицы встречаются редко).

Аналогичное явление наблюдается в Северной Африке. Так, в горах Ахаггар (с высотами до 9 тыс. футов и вертикальной поясностью) встречается шесть равнинных видов: *Oenanthe leucopyga*, *Corvus ruficollis*, *Falco barmicus*, *Sylvia melanocephala*, *Pica pica*, *Aquila chrysaetos*. Наряду с пустынными видами в горы Ахаггар поднимаются еще шесть видов птиц, характерных для египетских оазисов Сива, Бахарийя, Карга и Дакла: *Athene noctua*, *Columba livia*, *Sireptopelia sinegalensis*, *Streptopelia turtur*, *Cercotrichas galactotes*, *Hippolais palida*. А в составе населения птиц горного массива Тибести можно встретить 12 упомянутых для Ахаггара видов и еще 4 европейских: *Neotis denhani*, *Streptopelia (decaocto) roseogrisea*, *Cercomela melanura*, *Passer luteus* (Moreau, 1966).

В состав горно-скального комплекса входят 20 видов: малый скалистый поползень, большой скалистый поползень, синий каменный дрозд, пестрый каменный дрозд, скалистая ласточка, каменный воробей, горная овсянка, черная каменка, белобрюхий стриж, черный стриж, клушица, корольский выюрок, арчевый дубонос, бородач, белоголовый сип, черный гриф, стервятник, беркут, обыкновенная пустельга, кеклик.

В ущельях, особенно у воды, как правило, держатся буланая совка, обыкновенная горлица, пустынная курочка, обыкновенная горихвостка и 10 видов из списка горно-скального комплекса (отмеченные).

Особо следует оговорить существование и весьма стабильное размещение подгорного ксерофильного комплекса птиц-петрофилов. В его составе выделяется наибольшей стенотопностью черношейная каменка, которая обычно совершенно не поднимается в горы и даже не заселяет внутренние части ущелий, далеко внедряющихся в горный массив Большого Балхана, точно так же как избегает она и плоских равнин без вертикального рас-

членения рельефа. В целом подгорный комплекс птиц-петрофилов состоит в условиях Западной Туркмении из 13 видов*: черношейная каменка, черная каменка, обыкновенная каменка, пустынный снегирь, рогатый жаворонок, пустынный жаворонок, туркестанский полевой конек, двупятнистый жаворонок, пустынный ворон, пустынная курочка, пустынный сыч, малый жаворонок, каменный воробей.

** (Четыре вида из этого списка (жаворонки, кроме малого, и полевой конек), как отмечалось, проникают высоко в горы.)*

Итак, крайняя бедность древесно-кустарниковой растительности и характерная слабая выраженность вертикальной поясности аридных гор Западной Туркмении, отличающихся к тому же в основном небольшими абсолютными и относительными высотами, по существу исключают многие из тех экологических ограничений для расселения равнинных птиц, которые возникают в условиях очень высоких гор, превысивших, так сказать, высотный барьер аридизации. Четкие пределы вертикального распространения в горах для многих видов определяются резкими изменениями среды жизни при переходе от одного высотного пояса к другому. Именно вертикальная зональность в горах умеренных широт побуждает равнинных птиц пользоваться речными долинами и ущельями как "экологическими руслами" при расселении в горы (Ф. И. Страутман, 1957). В аридных горах пустынных зон экологическая функция долин и ущелий оказывается совершенно иной. Например, глубокие, скалистые и безлесные ущелья южного и восточного склонов Большого Балхана, иногда напоминающие каньоны, напротив, как бы "выливают" горную фауну на предгорную равнину и служат руслами расселения горных форм в направлении к пустынной равнине. Однако горные виды не идут на равнину дальше узкой подгорной полосы.

В то же время птицы пустынных равнин, пользуясь "островками" метаморфизированной пустыни на склонах гор и на бровках водораздельных хребтов, словно по ступеням лестницы пустынных биотопов, поднимаются высоко в аридные горы, во многих случаях минуя ущелья и долины, где, кстати, местами возникают более мезофильные условия, чем на склонах, в особенности на скатах северной экспозиции.

Этот тип расселения равнинных птиц в горы можно назвать "лестничным" (см. рис. 31). При этом в горах на пустынных островках возникает обычно обедненный равнинный авиокомплекс, поскольку для поселения многих видов равнинных птиц, таких, как авдотка, рябки, джек, саксаульная сойка, пустынный и саксаульный воробей и другие, необходимо не только наличие соответствующего биотопа, но и достаточной площади этого биотопа, которую он занимает среди инородного ландшафта. В большинстве случаев в нагорный пустынный комплекс не входят виды, требующие значительных индивидуальных участков.

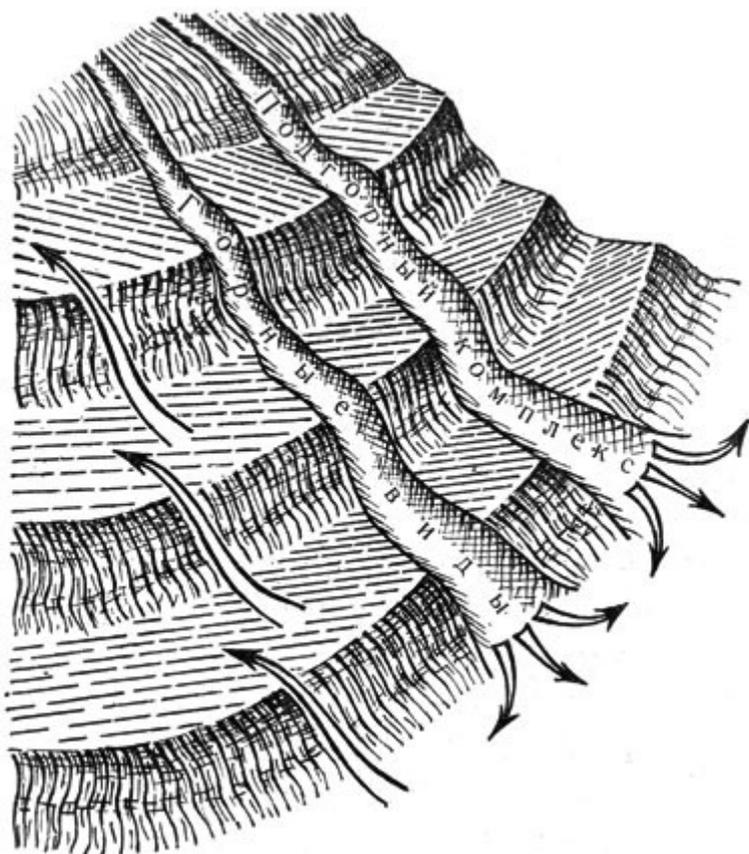


Рис. 31. Схема 'лестничного' проникновения равнинных птиц в аридные горы

На маленьких площадках (до 1 га) пустынного облика с каменистым субстратом могут держаться и гнездиться пустынные жаворонки, которые поднимаются по южным склонам Большого Балхана (восточнее Небит-Дага) до высоты 400-500 м. Для поселения туркестанского полевого конька и двупятнистого жаворонка требуются обычно уже большие, до десятка и более гектаров, участки на горных склонах, занятые пустынно-степной растительностью с заметным участием невысоких пустынных злаков.

В связи с особенностями распределения птиц горно-скального и пустынного комплексов в аридных горах возникает значительная топографическая (биотопическая) и биологическая (в первую очередь трофическая) разобщенность видов этих экологически своеобразных группировок, что

приводит к неустойчивости и нерегулярности биоценотических связей таких соседей и усиливает картину мозаики островных поселений. Вместе с тем у птиц, связанных с пятнами древесно-кустарниковой растительности, и горных, хотя они принадлежат к различным экологическим группировкам, могут складываться более тесные связи на основе совпадения их кормовых участков и гнездового соседства (совместное гнездование и общие кормовые площади у горной овсянки, обыкновенной горихвостки, каменного воробья, малого скалистого поползня и каменного дрозда в Большом Балхане или туркестанского полевого конька, каменного воробья и пустынной курочки, синего каменного дрозда и удода в Кюрендаге и Копетдаге и т. п.).

Пунктами наибольших контактов горных и равнинных видов оказываются устьевые участки долин и ущелий при выходе их на подгорную равнину и подошвы горных склонов при наличии скал и вертикального расчленения мезорельефа. К этим же местам приурочен и упоминавшийся выше характерный подгорный комплекс птиц-петрофилов, возникший на основе контакта экологически разных сред. Именно здесь наблюдается качественное разнообразие и наибольшие показатели численности птичьего населения.

Описанные явления, типичные для аридных гор пустынных зон, можно рассматривать в качестве зонально-специфических феноменов, которые отражают особенности контакта экологически различных комплексов птиц. Важнейшие среди них: 1) "лестничный тип" проникновения равнинных птиц в аридные горы и формирование на опустыненных горных склонах обедненных равнинно-пустынных авикомплексов; 2) экологическая функция долин и ущелий в условиях пустынь как проводников-русл, по которым птицы горного комплекса "стекают" к подгорной равнине, и, наконец, 3) "контактный комплекс птиц-петрофилов" с большим или меньшим участием как горных, так и равнинно-пустынных видов в ближайшей подгорной полосе и особенно в устьевых участках долин и ущелий, где хорошо выражен процесс выноса каменного материала и делювия.

Распространение и экология некоторых видов млекопитающих

Фауна млекопитающих пустынь Средней Азии и Казахстана характеризуется большим своеобразием, что находит отражение как в присутствии видов, связанных в своем генезисе с историей древних палеоарктических очагов и пустынного формообразования в Северной Африке и Центральной Азии, так и в наличии большого числа эндемиков, несомненно аборигенного туранского происхождения (Гептнер, 1938, 1945). Териофауна

закаспийских пустынь включает экологические группировки видов-псаммофилов и видов обитателей плотно-грунтовых пустынь. Наибольшим своеобразием отличается первая. В составе ее - эндемичные виды и роды, в том числе специализированные формы тушканчиков, диких кошек и др.

Огромное количество публикаций по экологии и численности млекопитающих, хранителей природно-очаговых инфекций животных и человека, грызунов - вредителей сельскохозяйственных культур и пастбищ, охотничье-промысловых зверей в настоящее время дает возможность подойти к обобщению материалов и выявлению основ формирования эколого-географических комплексов животных, что могло бы быть предметом специального исследования. Здесь же возможно лишь кратко коснуться тех немногих видов, о распространении и экологии которых в условиях закаспийских пустынь известно еще очень мало или численность которых претерпела в недавнее время существенные изменения. К первым относятся гепард и барханный кот, ко вторым - в первую очередь джейран и другие копытные. Краткие сведения о численности и размещении на Мангышлаке, полуострове Бузачи и Устюрте джейранов и сайгаков в 50-х годах, приводимые ниже, указывают на масштабы изменений в животном мире, происходящих в связи с промышленным освоением территории пустынь в условиях нерегламентированного промысла.

Дикие кошки (семейство Felidae) Мангышлака и Западного Устюрта - одна из характерных для пустынь, но слабо изученных групп млекопитающих. Они всюду относительно немногочисленны, а такие виды, как гепард и манул, крайне редки. Скудность сведений об этих животных связана с тем, что они ведут скрытый, преимущественно ночной, образ жизни. Ряд видов этого семейства обнаруживает глубокие и древние связи с природной средой аридных областей (что отражается в адаптивном стереотипе поведения и в признаках хорошо выраженной морфологической специализации, как у гепарда и барханного кота).

Гепард (*Acinonyx jubatus venations* Griffith, 1821)

До настоящего времени материалы по распространению и биологии закаспийского гепарда в зоологической литературе остаются в значительной степени фрагментарными. В монографии "Звери СССР и прилегающих стран" (Огнев, 1937) суммируются подчас противоречивые сведения предшествовавших авторов. Мнения расходились как относительно области распространения, так и особенностей местообитаний этого интересного зверя и его численности. Брандт (1852) сообщал о распространении гепарда на восточном берегу Каспия. Для Мангышлака гепард впервые был указан Г. С.

Карелиным (1883). Этот же автор упоминает его под именем "гривастый тигр" для Большого Балхана. Сведения Г. С. Карелина с тех пор больше не подтверждались. Быть может, этот факт позволил С. И. Билькевичу (1918) писать, что гепард распространен, за исключением бывших Мангышлакского и Красноводского уездов, в горах, на равнинах и в тугаях, особенно по Теджену, Мургабу, Сумбару.

Н. А. Северцов (1873) приводил гепарда для Каратау, западных отрогов Тянь-Шаня, низовьев Сырдарьи и долины Зеравшана. М. Н. Богданов (1882) считал гепарда обычным в дельте и камышах Амударьи за Куны-Ургенчем. Радде и Вальтер (1889) относили этот вид к самым распространенным и достаточно обыкновенным в Туркмении. Но уже Н. А. Зарудный (1915) писал, что гепард встречается в ничтожном количестве по нижнему течению Сырдарьи и Амударьи. В настоящее время в "Определителе млекопитающих СССР" об ареале гепарда говорится: "В СССР найден только в Южной Туркмении по Атреку, в Копетдаге, в долинах Мургаба и Теджена в районе г. Кушки. Заходит на Устюрт и Мангышлак. Очень редкий зверь нашей фауны" (Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1965). Б. С. Виноградов (1952) сообщал о наличии гепарда в Красноводской области между станциями Ахча-Куйма и Перевальная, но при этом подчеркивал, что гепард "является в настоящее время одним из самых редких представителей фауны".

В. Г. Гептнер (1949) указал гепарда для Бадхыза, Центрального Копетдага и предгорий Больших Балханов. Г. П. Дементьев (1955) отметил в ноябре 1949 г. следы гепарда в северной Туркмении у Большого Соленого озера близ Ясха, на западном отрезке Узбоя, и по опросным данным писал, что гепарды там встречаются регулярно, хотя и в небольшом числе. Для территории Восточного Устюрта В. С. Бажанов (1951) приводит только один случай захода одиночно державшегося гепарда откуда-то с запада вслед за стадом джейранов в урочище Чурук (апрель 1941 г.).

Мнение о необычайно узком современном ареале гепарда, занимающем лишь самый юг Туркмении, оказалось недостаточно обоснованным. Более поздние сведения автора о распространении гепарда на Мангышлаке и юго-западной части Устюрта значительно расширяют представление о современном ареале зверя в этой части Закаспия. Гепард хорошо известен казахскому населению Мангышлака под названием "алабарс" - "пестрый барс" или "пятнистый барс". Все приводимые ниже данные о поимке или встречах гепардов за период с 1947 по 1960 г. относятся по преимуществу к южной части Мангышлака и к юго-западному чинку Устюрта.

Северная граница большинства известных встреч зверя проходит по широте мыса Мелового (43°38'с. ш.). В эти пределы не укладываются лишь два наблюдения, отличающиеся некоторой неопределенностью (см. рис. 30).

В 1953 г. в конце мая близ северного берега Кара-Богаз-Гола, в 4-6 км от Чагалы, в направлении к колодцу Тюе-Баткан, Ю. Г. Вишениным были встречены следы и царапины на почве вокруг свежего кала гепарда, состоящего из шерсти джейрана. В сентябре 1954 г. Г. А. Чарепов видел следы одного гепарда под западным чинком Устюрта, в 7-9 км южнее колодца Аккум, около понижения с выходами солей и соленых вод. В июле того же года от геологов было получено сообщение, что несколько южнее Шетпе ночью в свет автомобильных фар попал крупный зверь ("не волк!"), который большими скачками быстро вышел из освещенной полосы. Последнее сообщение кажется очень неопределенным, однако другого крупного зверя размером с волка, кроме гепарда, на Мангышлаке нет.

Начиная с 1948 г. местные охотники-казахи почти каждый год встречали гепардов и добывали их случайно капканами, поставленными на джейранов или волков. При этом все решительно утверждали, что до 1948 г. гепарды на Мангышлаке не встречались и найти их можно было только в Большом Балхане. Некоторые охотники пытались даже объяснить это "появление" гепардов, связывая его с ашхабадским землетрясением. Эти соображения ошибочны уже потому, что до землетрясения, происшедшего в октябре 1948 г., на Мангышлаке было добыто пять гепардов; кроме того, места, охваченные землетрясением, слишком удалены от исследуемого района. Вместе с тем сведения об "отсутствии" (или, быть может, о крайней редкости) гепардов на Мангышлаке до 1948 г. заслуживают доверия. Привлекает внимание параллелизм этого явления у гепарда и каракала*. Опытный охотник, проводник нашего отряда Нур Ундаганов указывал, что он не помнит случая, чтобы кто-нибудь встречал или добывал гепарда на Мангышлаке или Устюрте в 30-х - начале 40-х годов.

** (Местные охотники сообщают о каракале, что этот зверь будто бы отсутствовал на Мангышлаке до 1948 г. и стал позже обыкновенным на юге Мангышлака, особенно во впадине Карынжарык.)*

1948 год оказался в особенности богат случаями поимки гепардов. В июне в окрестностях колодцев Акпан (43°38' с. ш.) среди пересеченной глинистой равнины с пухляками и щелчистыми участками, с крупными известняковыми конкрециями на поверхности земли, в районе одноименного шора (который охотно посещают джейраны) и небольшого соленого ручья охотником Замановым был добыт крупный самец гепарда. Этот гепард оказался примерно в 1,5 раза крупнее волка. Летом того же года в районе Кызылсая и Бас-Карасая были пойманы два гепарда. Местность здесь представляет собой невысокое лёссовое плато, рассеченное широкими, оврагами. Затем в сентябре на западном чинке Устюрта близ колодца Кугусем в джейраньи капканы одновременно попали два гепарда - самец и самка. Чинк здесь местами прорезывается небольшими оврагами, на склоне- заросли курчавки и

караганы, отдельные кусты черного саксаула, имеется несколько пресных родников. Это место населено аркалами (*Ovis orientalis arcal*), которые здесь не только обычны, но были относительно многочисленны еще в 50-х годах.

В урочище Унере во впадине Карынжарык в волчий капкан попала взрослая крупная самка гепарда, немногим больше вояка. В Унере есть вода, заросли белого саксаула, тамарисков и тростников.

В мае 1951 г. в 20 км на юг от Сенека на плато с биюргуном и полынью охотник Ж. Джурасов поймал в джейраний капкан небольшого гепарда самца размером не больше среднего волка. Капкан был установлен прямо на старой дороге около места, где до этого стояли юрты.

Летчик С. П. Щеглов сообщил, что в начале августа 1952 г. севернее колодца Бинеу, на севере Устюрта, он заметил с самолета крупную пятнистую кошку размером крупнее волка. Самолет снизился до 50 м, но лежавший зверь даже не встал, а лишь ударил хвостом о землю. Можно предположить, что это был гепард. В таком случае это самый северный пункт встречи гепарда из тех, которые удалось отметить.

В январе 1955 г. на самом юге Мангышлака, близ колодца Карынжарык, охотник Т. Косаяков поймал капканом одного гепарда.

В марте того же года в прибрежной части Мангышлака, в 11 км к востоку от Ералиева, на плато с биюргуном и полыньей близ впадины Карагие, в капкан, поставленный на джейранов, попал крупный взрослый гепард-самец. Зверь вместе с капканом ушел в Карагие, где в 3,5 км от места установки капкана залег в неглубоком, но узком овраге. Там он был добыт охотником К. Сулейменовым. Автору удалось посетить место охоты и произвести измерения туши зверя.

Распространение гепарда совершенно четко связано с распространением пустынных копытных и отчасти зайцев-толаев. Но опесчаненные равнины и шлейфы песков, выходящих на глинистые и такыровые участки, оказываются одновременно местами обитания гепарда и каракала. Оба зверя охотно посещают места, изобилующие зайцами-толаями.

В условиях Мангышлака каракал продолжает оставаться, как и на большей части ареала вида, преимущественно обитателем полужакрепленных и закрепленных песков с белым саксаулом, джужгуном и другими кустарниками, хотя встречается под чинком на юго-западе Устюрта на плотных грунтах, но и там главным образом в оврагах с саксаулом (в том числе черным), зарослями тамарикса и небольшими куртинами тростников у родников и ручьев. Не последнюю роль в распределении гепарда имеет вода, поскольку этот зверь нуждается в водопоях.

Манул (*Felis manul* Pall, 1778)

Сведения о распространении этой кошки крайне скудны. Манул редок всюду, и это обстоятельство сильно затрудняет выяснение его современного ареала. Н. А. Бобринский, Б. А. Кузнецов и А. П. Кузякин (1944) указывают манула для Восточного и Центрального Казахстана и для Южной Туркмении, а сообщение о единственном случае его добычи в астраханских степях они подвергают сомнению. Б. С. Виноградов (1952) указывает манула в качестве редкого зверя для гор Больших Балханов, сообщая при этом, что в районе Джебела встречаются "красные" кошки, принадлежащие к подвиду, описанному С. И. Огневым (1928). Первое указание на распространение манула в горах Западной Туркмении, встречается у Г. С. Карелина (1883). Однако о распространении этого зверя на Мангышлаке и Устюрте Карелин ничего не говорит. Нет таких указаний и в сводной работе Б. А. Кузнецова (1948).

Таким образом, в известный ныне ареал манула не включались Устюрт и Мангышлак, где имеются биотопы, вполне соответствующие потребностям этого вида. Манул - обитатель плотногогрунтовой, чаще щебнистой пустыни с пересеченным рельефом и пустынных предгорий и гор.

Действительно, большинство опытных охотников Мангышлака даже не знает этой кошки. Тем не менее манулы обитают на Мангышлаке (вероятно, и по чинку Устюрта), но представляют здесь исключительную редкость. В апреле 1955 г. одна шкура манула была доставлена в Таучик охотником, добывшим зверя где-то на пути от Даусты (на западе Устюрта) к Таучику. Шкура была ярко-рыжей окраски и, по-видимому, принадлежала подвиду *Felis manul ferrugineus* Ognevi (казахи называли эту кошку "кызыл-малин"). Можно предполагать, что именно этот подвид населяет Мангышлак и Западный Устюрт.

Относительно туркменской популяции манулов Г. П. Дементьев предполагал, что она состоит из двух цветовых форм, одна из которых, темная, описана С. И. Огневым в качестве закаспийского подвида, а другая, светлая, кажется неотличимой от форм, добываемых на большей (восточной) части ареала вида за пределами Туркмении. Значительно расширяет представление о распространении манула сообщение А. В. Афанасьева и А. А. Слудского (1947) о добыче этого зверя на останцах в северной части песков Кызылкум (Сырдарьинский район) в 1946 г. и в среднем течении р. Эмбы (Байганенский район) в 1942 г.

Барханный кот (*Felis margarita* Loche, 1858)

Распространение барханного кота связано с большими массивами барханных песков. Это типичный псаммофил, о чем свидетельствуют особенности его лап, пальцы которых покрыты довольно густой шерстью. До последнего времени эти кошки были известны для нескольких мест в Каракумах, откуда и описан подвид (Огнев, 1934): для песков южных и центральных Кызылкумов (Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1944), для западных Кызылкумов юго-восточнее Тахтакупыр (Наумов, Сыроечковский, 1953); Виноградов (1952) нашел барханного кота довольно обыкновенным для Красноводской области к югу за Узбоем.

В качестве самой северной точки встречи кота в Туркмении С. И. Огнев (1935) указывал на Джебел, но сведения эти, по-видимому, не вполне верны. Местами в Средней Азии барханный кот вполне обычен, а в песчаных местностях Каракумов даже превосходит по численности широко распространенную степную кошку (Г. П. Дементьев, 1955).

Для Мангышлака барханный кот вообще никогда не был указан. Однако в южной части Мангышлака в июне 1955 г. автору удалось отметить барханного кота в песчаном массиве Тюесу. Эти барханные пески поросли джугуном и представляют собой типичный биотоп зверя. Барханный кот здесь редок, но казахи-охотники знают его под названием севин. Весной того же года две кошки были добыты местным охотником, вероятно во впадине Карынжарык.

Пункт встречи этого вида близ Сенека оказался самым северным из известных до сих пор случаев находок зверя в Средней Азии и Казахстане. Таким образом, через пески на юге Мангышлака проходит северная граница распространения этого вида, а само его обитание здесь вносит в фаунистический облик Мангышлака элемент пустынь южного типа.

Джейран (*Gazella subgutturosa* Gldenstaedt, 1780)

В недавнем прошлом эта газель была характернейшим животным мангышлакских равнин. Она обитает в глинисто-каменистой пустыне, охотно посещает каменистые россыпи и вместе с тем встречается среди песчаных дюн у берега моря и на участках закрепленных песков во внутренних районах полуострова. О ее численности можно составить представление по следующим данным учета: на маршруте в 76 км (на юго-восток от мыса Скалистого вдоль побережья) 8 июня 1951 г. было встречено 196 животных. Они держались небольшими табунками по три - шесть голов, иногда поодиночке или парами, в последнем случае это, как правило, были самки с сосу-

щими детенышами. В засушливую пору перемещаются ближе к побережью. По ночам они ходят к морю на водопой, а на рассвете возвращаются в степь. Поэтому учет в утренние часы дает наиболее точные сведения о численности животных. В годы с достаточным увлажнением, когда в пустыне зеленеют травы, весной и в первую половину лета, джейраны держатся далеко от берегов в глубине степи, используя для водопоев дождевые лужи на такырах.

К осени они перемещаются к морским берегам. Таким образом, несомненно, что джейраны на Мангышлаке ежегодно совершают сезонную миграцию из центральных степных и пустынных районов к Каспийскому побережью. Но в разные годы эта миграция протекает не в один и тот же срок. Время перемещения животных связано с состоянием пастбищ. При этом обилие травостоя зависит от многоснежности прошлой зимы и достаточного весеннего увлажнения. В засушливые годы джейраны очень рано, уже в мае, подкочевывают к побережью. Наоборот, в годы с достаточным увлажнением они появляются у берегов только к осени.

Северная граница распространения джейрана в Закаспии проходит через полуостров Бузачи и по северному чинку Устюрта. Изредка в передовых обвалах Устюрта, чаще при подошве Мангышлакских гор отмечал их Г. С. Карелин (1883). На Мангышлаке, в 50-х г. у Форт-Шевченко и Сары-Таша, джейран был обычен, а южнее мыса Скалистого и у Ералиева многочислен. Резкое сокращение численности произошло в 60-х годах. Вид внесен в "Красную книгу".

На полуострове Бузачи есть сайгаки (*Saiga tatarica* L.), при этом их больше, чем джейранов. Осенью джейраны собираются здесь в большие табуны и отходят на юг. Сайгаки к зиме откочевывают к северу в сторону Эмбы и Гурьева. По данным А. А. Слудского, "сайга в декабре в большом количестве держится между Эмбой и Устюртом" (Бажанов, 1951). Это места их зимовок. На полуострове Бузачи встречаются оба этих вида наших степных и пустынных антилоп. Однако джейраны преимущественно занимают пространства внутренних районов полуострова, сайгаки же придерживаются восточной его части с большими слабоволнистыми пространствами плотногогрунтовой степи.

Свыше 100 лет тому назад Г. С. Карелин встречал сайгаков на Устюрте во множестве - стада иногда состояли из 2000 голов. В 1974 г. их численность достигала 199 тыс. голов (Фадеев, 1975).

Интересно отметить некоторые непериодические заходы этих животных, например, на Тюленьи острова (40-60 км севернее Форт-Шевченко) зимой 1949- 1950 гг. и к югу от границ своего ареала. В обычные на Мангышлаке засушливые годы сайгаки, как правило, не встречаются южнее Форт-Шевченко. Влажным и кормным летом 1952 г. отдельные особи и не-

большие группки заходили вдоль восточного берега моря далеко на юг, в район поселка Ералиева. Летом 1954 г., отличавшимся необычайной влажностью, сайгаки небольшими группами встречались вплоть до самого юга Мангышлака. Напротив, в засушливое лето 1955 г. сайгаки встречались лишь изредка и не южнее горной части Мангышлака. Заходы сайгаков далеко на юг объясняются обилием кормов и повышенной влажностью этих лет.

О единстве и путях происхождения пустынной фауны позвоночных животных Закаспия

Закаспийские пустыни представляют собой систему разнотипных пустынных ландшафтов, носящих в большинстве характер "прибрежных морских пустынных территорий" с бедными фитозоокомплексами. Эта особенность связана с историей арало-каспийских равнин и плато, бывших в течение длительного отрезка геологического времени ареной трансгрессий и регрессий морских водоемов - океана Тетис и его производных (в том числе Каспия). В связи с этим обстоятельством возникает на первый взгляд парадоксальная ситуация, когда геологически "молодая суша", недавно освободившаяся от вод моря, оказывается носителем древнего ландшафта, мало изменившегося с начала третичного времени и имеющего в целом аридный приморско-пустынный облик.

Рептилии, птицы и млекопитающие пустынь в Закаспии образуют зонально специфичные, экологически пустынные группировки видов и форм различного происхождения и разного уровня экологической и морфофизиологической (адаптивной по характеру) дифференциации. Среди них заметное место принадлежит видам сахарского и переднеазиатского происхождения, образующим, как правило, в Закаспии свои особые подвиды. В отдельных пунктах закаспийских пустынь, например в останцово-скальных и кустарниковых природных угодьях Мангышлака, возникают группировки животных, близко имитирующих зоокомплексы Средиземноморья (группа каменок, овсянки и бормотушки). Вместе с тем пустыни Закаспия населены широко распространенными видами монголо-гобийского происхождения, не создавшими на территории Закаспия особых географических форм.

Наряду с иммиграционными элементами в составе фауны позвоночных существует большая группа видов и подвидов аборигенного происхождения. Однако уровень морфологической обособленности местных форм не одинаков в разных классах животных. У рептилий и млекопитающих она достигает обычно видового ранга (виды - эндемики Закаспия), у птиц же главным образом подвидового.

В связи с этим существует точка зрения, отрицающая целостный характер происхождения фауны Закаспия. Если для млекопитающих и рептилий допускается существование самостоятельного "туркестанского центра пустынного формообразования", то фауна птиц до настоящего времени признается специалистами малоспецифичной, носящей сборный "конгломератный" характер (Рустамов, 1954).

Основанием для этого мнения служит преимущественное развитие у птиц эндемизма лишь подвидового ранга. По-видимому, эта точка зрения неправомерна, так как при этом не анализируются направления и особенности адаптивного процесса в разных группах животных, не учитывается различие темпов адаптивной эволюции в классах и отрядах животных. В исследованиях микро-эволюционного процесса существенное место должно занимать изучение физиологических и этологических адаптации, дополняющих морфологические приспособления.

Рептилии и мелкие млекопитающие, тесно связанные в своей биологии с характером субстрата, образуют специализированные псаммофильные и петрофильные формы. Морфологические адаптации у этих животных ярко выражены, глубоки и расцениваются как видовые признаки. Темпы формообразования высоки. Процесс физиологического приспособления и этология в этих классах позвоночных стали исследоваться лишь в недавние годы.

У птиц, менее связанных с субстратом и способных к смене биотопов, адаптивный процесс пошел по пути преимущественного совершенствования физиологических приспособлений к обитанию в условиях засушливого климата с высокой инсоляцией и перегревом и в направлении создания стойких этологических стереотипов адаптивного характера. Это позволило птицам освоить засушливые территории закаспийских северных пустынь и создать свои не менее специфичные формы, чем в классах рептилий и млекопитающих, однако слабо обособленных морфологически, несмотря на древность их происхождения, глубину и совершенство "климатической специализации" (Залетаев, 1968).

Темпы адаптивного процесса в условиях среды, отличавшихся малой изменчивостью и стабильностью основных показателей, могли быть медленными, а результаты высокосоввершенными. Таким образом, птицы не нарушают общей схемы происхождения эндемичной пустынной фауны Закаспия. Однако основное направление адаптивного процесса (физиологические и этологические климатоадаптации) и медленные темпы приспособительной эволюции в классе птиц принципиально отличаются от таковых у млекопитающих и рептилий.

В итоге следует констатировать существование древнего, но и поныне действующего "закаспийского приморско-пустынного очага пустынного формообразования", отличающегося низкими темпами эволюционного

процесса и преобладанием в различных классах позвоночных исходных направлений специализации. Происхождение аборигенной фауны позвоночных закаспийских пустынь можно считать, таким образом, единым и целостным процессом, гармонично связанным с геологической историей этой своеобразной пустынной области, охватывающей северную и южную подзоны пустынь.

Часть III. Современные изменения природных комплексов и животного мира пустынь и вопросы их охраны

Трансформация природных комплексов пустынь

Пустыни представляют собой область сосредоточения важнейших ресурсов неживой природы и высокой потенциальной биологической продуктивности. С середины нашего столетия история освоения пустынь вступила в качественно новый этап, когда оазисная (диффузная) система сменилась сплошным, тотальным использованием территории и природных ресурсов засушливых зон (Залетаев, 1968). Проведение новой системы освоения основывается на возможности проникновения людей и технических средств в глубинные районы аридных земель. Применение мощных технических средств без прогнозных разработок при внедрении эксплуатационных систем и без должного комплексного биологического и географического контроля за последствиями может привести к возникновению крупных нарушений в балансе природных связей зоны, в том числе технико-химических деформаций зональных типов биогеоценозов.

Нарушения целостности природных комплексов вследствие неравномерного или полного изъятия их функционально важных компонентов (в результате применения неправильной системы хозяйства, не учитывающей природные особенности зоны и тенденции их развития), недопустимое потребление той части биологической продукции комплекса, которая служит в природе основой устойчивости комплексов и обеспечивает систему естественного воспроизводства ресурсов и самовосстановления популяций животных и растений, почвенных типов и биогеоценозов, могут быть следствием непродуманного наступления на пустыни. Нарушения в биокомплексах в аридных зонах могут быстро приобрести планетарные масштабы, и не учитывать этого нельзя.

Характерными чертами нового периода в истории освоения пустынь в эпоху научно-технической революции оказываются следующие:

1. использование современной техники, включая мощные и мобильные транспортные средства, применение которых сделало бессмысленными понятие "недоступные участки";
2. появление такого нового для зоны пустынь, очень сильного фактора воздействия на природу, как временное население, достаточно многочисленное, в силу большого проникновения в пустыню поисковых экспедиций и производственных бригад;
3. возникновение нового оседлого населения, пришедшего из других районов страны, как правило, не знакомого с древней культурой пустынной зоны и приносящего с собой новые способы и темпы воздействия на природу;
4. крайне слабый контроль за случайной, т. е. непланируемой, деятельностью нового постоянного и особенно временного населения, которая служит причиной иногда очень глубоких изменений в природной среде и влияет на численность животных (ее масштабы нельзя недооценивать);
5. широкое плановое (в СССР) преобразование всего природного комплекса пустынь. В наибольшей степени этой цели служит обводнение больших районов пустыни, проведение каналов, оросительной сети, создание водохранилищ и строительство крупных животноводческих хозяйств на базе научно обоснованной системы улучшения пастбищ путем их фитомелиорации (Нечаева, Приходько, 1966; Шамсутдинов, 1959, 1973, и др.).

Особенность современного этапа освоения пустынь - опережение темпов внедрения новой техники в практическую работу по эксплуатации природных ресурсов по сравнению с темпами развития научных исследований, прогнозов и научных обоснований планов изменения в хозяйственных целях природного комплекса пустынь.

Научными основами рационального использования природных ресурсов пустынных зон должны служить биогеоэкологические, биогеографические, экологические, биогеохимические и агробиогеоэкономические исследования. Все эти комплексные направления переживают младенческий возраст, а агробиогеоэкономика как наука с ее новым подходом к анализу антропоприродных связей, со своими методами и системой взглядов еще не сложилась, потребность же в этой природно-социальной науке очевидна.

Природопользовательский комплекс как в научном, так и в практическом отношении должен включать в качестве необходимого элемента систему охраны целостности важнейших зональных типов биогеоценозов, их структуры и схемы энергообмена, обязательное сохранение естественных сил самовосстановления популяций и комплекса в целом. Все эти исследо-

вания и практические мероприятия должны проводиться уже с самых первых шагов по освоению ресурсов засушливых земель, включая этап их первичного научного обследования, ибо ведущиеся в больших масштабах научно-производственная геологическая разведка и топографическая съемка, осуществляемые поисковыми партиями, оснащенными современными транспортными средствами, уже способны вносить существенные нарушения в природу.

В условиях тотального освоения природы возникает качественно новый, подчас парадоксальный цикл антропобиогеосвязей. Явление антропических извращений биологического значения природных свойств видов "для самих этих видов" в новых условиях использования природных ресурсов становится важной закономерностью нового этапа освоения пустынь на современном технико-химическом уровне. Внимание и усилия по развитию социально-природной прогностики становятся важнейшей перспективой научного прогресса в области исследования и практической организации сложных контактов человека и природы в аридных зонах.

Охрана животного мира пустынь

Влияние человека на животный мир пустынь многосторонне и идет разными путями. Один из этих путей - косвенное влияние через изменение пустынного ландшафта и естественной растительности, в том числе сведение древесно-кустарниковых зарослей (саксаула и кандыма) на топливо. Выпас скота приводит в результате выедания трав и скотосбоя к смене растительного покрова как в песчаных, так и в глинистых пустынях. Вместе с появлением большого количества домашних животных и влиянием их на растительность изменяются и условия жизни многих диких пустынных животных: уплотняется почва, изменяются состав и запасы кормов, первоначально растительного, а затем и животного происхождения, так как смена растительности тотчас отражается на составе видов и численности насекомых. Некоторые пустынные виды исчезают, в то же время появляются новые, свойственные культурному ландшафту, или из немногочисленных становятся массовыми (например, мухи, кровососущие двукрылые и др.). Фауна беспозвоночных в целом при антропогенных воздействиях оказывается беднее по числу видов и ординарнее по составу.

Изменения в растительности и населении насекомых отражаются на составе, численности и распределении птиц. Например, в местах выпаса увеличивается численность хохлатых жаворонков, удонов, козодоев и иногда пустынных сучей.

В то же время территории, где растительность сбита скотом, становятся малопригодными для выпаса диких копытных, и, таким образом, площадь естественных пастбищ джейранов, сайгаков и куланов сокращается. Смена растительности и сокращение фитомассы кормов отражаются на составе населения грызунов, на распределении и численности зерноядных птиц.

При условии перевыпаса на песчанопустынных пастбищах остается лишь пионерная пескозакрепительная растительность или возникает ландшафт подвижных барханных песков, что в свою очередь приводит к возрастанию численности таких типичных песколюбов (псаммофилов) - обитателей незакрепленных песков, как гребнепалый и мохноногий тушканчики, песчаные и ушастые круглоголовки и др. Вместе с тем эти территории становятся совершенно непригодными для существования богатой фауны кустарниковой песчаной пустыни с ее пушными зверями - дикими кошками, лисицами, зайцами-песчаниками, множеством птиц, пресмыкающихся и насекомых.

Орошаемое земледелие, как уже говорилось, до неузнаваемости изменяет облик пустынных территорий, создавая специфический ландшафт "культурных земель" с монокультурами хлопка, риса, бахчевых или оазисно-садовой растительностью. При этом происходит качественное обеднение коренной пустынной фауны позвоночных и беспозвоночных животных, ее упрощение и в известной мере нивелирование зональных свойств. Но некоторые типичные животные пустынь тем не менее хорошо приспособляются к новым условиям, и численность их достигает нормальных или даже повышенных показателей. Например, некоторые пустынные грызуны нередко встречаются в населенных пунктах. Так, известному исследователю пустынной фауны профессору Б. С. Виноградову приходилось выкапывать тушканчиков из нор прямо на одной из площадей города Термеза. На окраинах Самарканда и Карши тот же исследователь обнаружил желтых сусликов. В селениях нередко красхвостая песчанка и серый хомячок, который становится обычным домовым вредителем даже в таких больших городах, как Ашхабад. Приходилось наблюдать малых тушканчиков, земляных зайчиков, слепушонок и ушастых ежей на культурных землях, а некоторых (тушканчики и ежи) - в городах и поселках. Легко приспособляются к измененному человеком ландшафту пустыни лисицы, степные кошки, перьяшки. Даже джейраны, если они не преследуются и не истребляются, могут посещать культурные земли и встречаться поблизости от населенных пунктов. Распространение же рукокрылых в пустынной зоне непосредственно связано с постройками человека, около которых всегда можно видеть по вечерам различных летучих мышей.

Очень быстро и заметно сказывается на фауне пустынь их обводнение, проведение каналов, устройство водохранилищ и озер. Появление открытой водной поверхности в пустыне вызывает местные изменения направления пролета птиц, задержку некоторых видов на кормежке и даже изменения в составе летней фауны. К воде стягиваются и копытные животные пустыни. Например, в фауну птиц пустынь Мангышлака уже по прошествии шести-восьми лет после образования многочисленных, хотя и небольших водоемов - прудов и ручьев около артезианских скважин - добавилось несколько новых видов птиц, ранее не обитавших в этом регионе. Произошло изменение ареалов некоторых видов, изменились направления пролетных путей водоплавающих птиц, таких, как гусь-пискулька, который стал появляться в глубине пустыни, а не только у берегов Каспия.

В 1960 г. автору удалось обнаружить в центральных районах Мангышлака кулика - белохвостую пигалицу, которая ранее никогда здесь не встречалась. Северная граница распространения этой птицы проходила еще совсем недавно почти на 500 км южнее, в пределах Туркмении. В том же году весной были встречены на Мангышлаке журавли-красавки и белые аисты (залет). Расширение ареалов некоторых других видов происходит под влиянием иных биологических факторов, и изменение облика ландшафта может лишь способствовать или тормозить течение естественных процессов. Расселяется к северу вдоль окраин Устюрта рыжехвостая славка, главным образом по мезофильным угодьям в пустыне (Варшавский, 1963). Явление расселения животных стало типичным в условиях антропогенных изменений в природе осваиваемых пустынь.

Масштабы изменений в животном мире, которые вызываются преобразованием облика ландшафтов пустынь, очень велики и еще в полной мере не учтены. Проведение специальных исследований в целях прогнозирования перспектив динамики фауны уже стало одной из насущных задач в комплексе научно-исследовательских работ по освоению природы пустынь, что особенно важно при подготовке планов перераспределения стока сибирских рек и обводнения огромных территорий в Казахстане и Средней Азии.

Осваивая природу пустынь и строя свое культурное хозяйство, человек сознательно вводит в естественные комплексы новые и подчас очень активные сочлены. Таким оказывается в первую очередь домашний скот. В результате естественные природные комплексы постепенно и весьма сильно меняют свой облик. Запасы кормов (растительные ресурсы) получают дополнительную нагрузку в виде нового потребителя, и численность диких травоядных и зерноядных животных в итоге может сокращаться. В этих случаях происходит замена дикого природного компонента биоценоза новым, введенным человеком.

Можно предполагать, что во многих случаях умелое использование запасов диких животных и растений окажется экономичнее, чем полная замена их малопродуктивным скотом, если учесть хотя бы поразительную приспособляемость организмов коренных обитателей пустыни к своеобразным природным условиям зоны. Быть может, следует еще немало подумать о возможностях использования тех животных ресурсов пустыни, которые остались в стороне и считаются бесполезными, обратить внимание на диких животных, например грызунов, на которых ныне смотрят лишь как на потребителей растительной биомассы, пищевых конкурентов или вредителей диких и культурных растений. Правда, при этом придется столкнуться с сопротивлением традиционного отношения людей к определенным видам животных и с необходимостью формирования новых вкусов. (Известно, однако, что в районах Западного Казахстана и Нижнего Поволжья население употребляет в пищу малых сусликов, мясо которых отличается хорошими вкусовыми качествами, а жир считается полезным).

Итак, от вопросов влияния хозяйственной деятельности людей на животный мир пустынь через изменение ландшафтов, и в первую очередь растительности, мы перешли к проблеме непосредственного освоения животных ресурсов пустынной зоны и прямого влияния человека на численность и распространение млекопитающих, птиц и пресмыкающихся. Особый вопрос в этой проблеме представляет плановое, направленное изменение животного мира пустынь по мере их освоения и обогащение современной местной фауны путем акклиматизации и реакклиматизации ценных видов.

Охрана млекопитающих пустынь. В пустынях СССР обитает около 50 видов млекопитающих (в Каракумах отмечено 42 вида), среди них ценные охотничьи и промысловые животные (копытные, пушные звери и многочисленные грызуны - потребители дикой травянистой и древесной растительности, вредители культурных посевов, переносчики опасных инфекций животных и человека).

Практическое значение для человека имеют как массовые, так и некоторые редкие виды. Естественно полагать, что значение массовых видов в жизни человека особенно велико. Можно вместе с тем предположить, что влияние человека на массовые виды меньше, чем на редкие. Однако, как показывает опыт освоения человеком ресурсов дикой фауны пустынь, эта логика не оправдывается, и возникают на первый взгляд парадоксальные обратные связи: численность и само существование массовых, особенно стадных, видов в большей мере подвержены влиянию со стороны человека, чем численность и благоденствие видов редких или малочисленных.

Дело в том, что массовые виды имеют наибольшее значение в экономике природы и соответственно имеют особую привлекательность и дос-

тупность для практического использования их человеком. А значит, и интенсивность использования массовых видов во много раз больше, чем редких и малочисленных, которые рассеяны по территории и малодоступны.

Современный человек с его новыми возможностями непосредственного воздействия на запасы животных на больших территориях приобрел значение специфического мощного фактора, активно вторгающегося в природу. Охота и промысел копытных пустыни (джейран, сайга особенно) в прошлом коренным образом отличались от промысла тех же животных в последние десятилетия. В новых условиях утрачивается биологическая целесообразность некоторых свойств диких видов, выработанных в процессе эволюции. Возьмем, к примеру, явление стадности. Для животных открытых пространств, широко кочующих в поисках пищи (как газели, антилопы, дикие лошади и др.), стадность биологически полезна и оправдана хотя бы потому, что при этом уменьшается вероятность встречи каждого отдельного животного с хищником. Кроме того, меньшей становится доступность жертв: стадо легче обнаруживает опасность и может даже обороняться. Такое же значение имела стадность для копытных, когда они встречались с одиночным местным охотником, действия которого могли быть приравнены к действиям хищного зверя. Стадность оставалась целесообразным приспособлением. В настоящее время при новых способах промысла свойство стадности стало вредным для копытных.

В вопросах эксплуатации животных ресурсов важны три основных момента: 1) научно обоснованная плановость добычи животных, исключая всякую самодеятельность, браконьерство и перевыполнение планов, которое в данном случае является недопустимым нарушением норм добычи; 2) средние размеры промысла не должны превышать изъятия такой части популяции взрослых животных, которая восполняется за счет подрастающих, переходящих в категорию половозрелых особей, и 3) во все периоды использования животных ресурсов, в том числе в моменты вынужденной особенно интенсивной их эксплуатации, основное внимание должно быть обращено на сохранение восстановительных сил природы.

Это означает, во-первых, что даже при необходимости максимального изъятия животных какого-либо вида не должен превышать критический уровень минимальной численности животных, обеспечивающей возможность существования вида, как такового, с его потенциальной способностью восстановления оптимальной численности в будущем; во-вторых, изменение среды обитания под влиянием хозяйственной деятельности людей не должно исключать возможность нормального существования данного вида хотя бы в условиях измененного природного комплекса и вновь возникающих биоценологических связей. В случае нарушения уже одного из этих упомянутых моментов соз-

даются условия для постепенного или даже быстрого вымирания вида, в том числе и массового, или для резкого сокращения его ареала.

Подтверждение этого правила можно видеть на примере диких лошадей Европы и Азии - тарпана и лошади Пржевальского, уже не встречающихся в пределах нашей страны, куланов, ныне сохранившихся только в Бадхызском заповеднике в Туркмении, на острове Барсакельмес в Аральском море, а за пределами СССР - в МНР и Китае. О былом широком распространении куланов в закаспийских пустынях можно судить по названиям отдельных урочищ и плато на Устюрте и Мангышлаке. В дневниках известного путешественника Г. С. Карелина за 1832 г. есть указания на нахождение больших стад дикой лошади (*Equus caballus*) на севере Устюрта. Издавший дневники Г. С. Карелина зоолог, профессор М. Н. Богданов писал в 1883 г., что эти сведения относятся не к дикой лошади, а к кулану, который до сих пор (т. е. до последней четверти прошлого столетия) встречался в тех же местах в значительном количестве.

Причинами катастрофического сокращения численности и вымирания диких непарнокопытных послужили непосредственное преследование их человеком, сокращение площади естественных пастбищ в результате изменения пустынной растительности и вытеснения с них диких стад стадами домашних животных и изменение территории (появление дорог, населенных пунктов), затруднившее характерные для этих животных широкие сезонные миграции.

В изменившихся условиях прежние эволюционно выработавшиеся адаптации у животных становятся иногда вредными для вида. Быстрота изменений условий среды в результате антропогенных влияний как бы ставит органическую эволюцию, идущую по пути адаптивных специализаций, "в тупик". Лучше выживают и даже процветают малоспециализированные, эврибионтные организмы, способные обитать в измененных биотопах, переходить на новые доступные кормовые объекты, включаясь в иные трофические цепи. Такие виды оказываются строителями биогеоценозов в измененных условиях, быстро расселяются по антропогенным угольям, вдоль каналов, транспортных путей, линий электропередач, в культурной зоне старых оазисов и новостроек.

Иногда вторжение этих видов в сложившиеся биогеокомплексы затрудняет воспроизводство и возобновление видов-коренных строителей ценоза, вызывает их вытеснение, что нарушает основные функциональные связи внутриценозного механизма и приводит к быстрой дигрессии всего комплекса.

Интересный пример изменения состояния популяции за сравнительно короткое время представляет сайга, населяющая аридные территории, преимущественно полупустыни и северные пустыни. В первой четверти

нашего столетия численность этих своеобразных животных в результате неумеренного промысла и джутов сократилась так, что вид считался на грани исчезновения. После полного запрета охоты на сайгу в СССР при сложившихся благоприятных условиях к середине столетия численность зверя на правобережье Волги достигла 500 тыс. особей. Еще большей по численности оказалась казахстанская популяция сайги, населяющая большую территорию от левого берега Волги до Балхаша. К осени 1974 г. ее численность возросла до 1,7 млн. голов. В результате организованного промысла в некоторые годы заготавливались тысячи тонн мяса сайги (отличающегося превосходными качествами) и шкуры.

Редкие виды животных пустынь. К числу интересных и ценных животных пустынь относятся и некоторые редкие млекопитающие, например: дикие кошки (гепард, каракал, барханный кот), бараны (аркалы). Редким называют вид, который обитает в небольшом числе на большой территории. Некоторые из них в силу определенных эволюционно сложившихся требований организма к среде обитания (стенобионтность и стенотопность) заселяют лишь немногие подходящие для них природные уголья. И таким образом популяция вида оказывается очень рассеянной по территории. Это, так сказать, топографически редкие виды.

Биологические редкие виды при всех благоприятных условиях среды не достигают высокой численности в силу таких своих биологических особенностей, как низкая плодовитость и потребность в обширном индивидуальном участке для каждой пары (характерно, например, для многих крупных хищников, нормальное существование которых, может быть обеспечено лишь при разделении территории на огромные охотничьи участки).

Редким может быть в некоторых частях ареала вовсе не редкий вид (например, у границы его распространения). Назовем это явление "географической редкостью". Наконец, редкость других видов неестественна, вызвана сокращением их численности под прямым или косвенным влиянием деятельности человека и поддерживается сложившимися условиями. Это "антропическая редкость" вида. При изменении условий жизни вида, прекращении промысла или восстановлении типичной среды обитания численность вида может быть восстановлена и даже увеличена до оптимума, и тогда вид перестанет быть редким.

Роль некоторых видов в цепи природных связей комплекса (в биогеоценозе), несмотря на их редкость, оказывается очень существенной, что относится, в частности, к хищникам.

В числе относительно редких (топографически редких) видов в некоторых районах пустынь оказываются стенотопные грызуны (толстохвостые и гребнепалые тушканчики), длинноиглый еж, из копытных - кабан, из птиц - дрофа-красотка (джек), большеклювый зуек, полевой конек, черно-

шейная и пустынная каменки и др. К биологически редким видам, населяющим пустыни Средней Азии и Казахстана, относятся каракал, гепард, манул, барханный кот, крупные хищные птицы: беркут, туркестанский змеяед, туркестанский сокол-балобан и др. В северных пустынях между Каспийским и Аральским морями очень редкими животными считаются малый суслик и заяц-русак, так как в этом районе проходит южный предел их распространения.

Исчезновение кулана на большей части Средней Азии и Казахстана - результат прежде всего перепромысла в конце прошлого и начале нашего века. В тех местах, где копытные находятся под охраной (Бадхызский заповедник), или там, где они малодоступны для промысла (например, аркал на западных и южных чинках Устюрта), численность животных достигает средних показателей.

Нет сомнения, что массовые ценные виды, ставшие редкими, заслуживают охраны и изучения с целью восстановления их численности до промысловых размеров. Но могут ли иметь практическое значение и ценность биологически редкие животные, всегда встречающиеся лишь в небольшом числе? Этот вопрос сложен, так как для понимания практического значения вида в хозяйстве и жизни людей важно знать его биологическую роль в природных связях.

Даже редкое животное может оказаться существенным звеном в цепи взаимосвязей природного комплекса. Например, редкий вид может быть промежуточным хозяином паразита, а значит, роль его в природе очень важна. Хищники, несмотря на их малую численность, исполняют роль естественных регуляторов численности других животных, при этом нередко становятся фактором оздоровления популяций животных, которые служат им пищей ("популяции жертв" для ее биологического процветания нужен хищник или заменяющий хищника "пресс" рационального промысла).

Иногда при устранении одного из хищных видов возникают условия для проявления хищничества или других нежелательных потенциальных качеств со стороны другого вида. Смену экологической роли разных видов при искусственных или естественных "перестановках" внутри ценозов необходимо предвидеть. Известно, например, что уничтожение камышовых луней в некоторых охотничьих хозяйствах в дельте Волги привело к резкому увеличению численности и усилению хищничества серых ворон. При этом ущерб, приносимый воронами, разоряющими гнезда многих видов птиц (серые вороны пьют яйца и поедают птенцов), может превосходить масштабы вредной деятельности луней. К тому же борьба с воронами трудна и малоэффективна.

Коснувшись лишь некоторых биологических явлений, имеющих значение в общей проблеме охраны фауны, необходимо еще раз подчерк-

нуть мысль о том, что во всех случаях биологической мелиорации, включающей регулирование численности видов, "перестановки" и искусственно вызванные смены одного вида другим, совершенно необходимо учитывать современную и потенциальную роль каждого вида, в том числе самого редкого, пытаться предвидеть и спланировать скорый и отдаленный результаты направленного воздействия на биологические комплексы и построить свою работу с учетом тенденций развития биогеоценозов антропогенного ландшафта.

Охрана птиц пустынь. В пустынной зоне Палеоарктики обитает немного видов птиц. В различных районах южной зоны пустынь в Средней Азии гнездится от 20 до 30 видов, а в северной зоне (пустыни умеренного пояса) - 30-60 видов. Среди коренного населения гнездящихся видов есть типичные обитатели пустынь, приспособленные к "жизни на пределе"; есть виды, широко распространенные по всем аридным землям, включая полупустыни и сухие степи, и, наконец, виды-космополиты.

В числе настоящих пустынных птиц имеются как редкие или относительно немногочисленные формы (авдотка, казахский, туркменский и гималайский филины, дрофа-красотка, красные утки, большеклювый зуек и др.), так и массовые виды (чернобрюхий и белобрюхий рябки, саджа и кеклик). Наибольшее практическое значение, безусловно, имеют массовые виды. Они - основные слагающие биоконплексов, на них охотятся с ружьем, и, естественно, они нуждаются в первоочередной охране и установлении строго лимитированного регулируемого промысла. Рябки и саджа - стайные виды, непременно посещающие водопои. По утрам и вечерам сотни этих птиц собираются с большой площади окрестных пустынь у водоемов или родничков. Картина летящих стая за стай рябков над молчаливой, голой и тусклой равниной запоминается видевшему ее навсегда.

Жители среднеазиатских и казахстанских пустынь мало охотятся на птиц вообще, предпочитая пернатой дичи зверей, в первую очередь копытных и отчасти зайцев. Таким образом, аборигенный промысел птиц не сказывался и не сказывается катастрофически на их численности. Напротив, влияния нового населения на численность птиц нельзя недооценивать.

За последние 10-15 лет заметно снизилась в закаспийских пустынях численность рябков, которых добывают больше всего у водоемов даже в гнездовое время. Дрофа-красотка в некоторых районах пустынь стала крайне редкой птицей также в результате охоты. Особый вопрос представляет истребление непромысловых птиц (канюков-курганников, пустельги, орлов, ценных ловчих птиц - балобанов и многих видов воробьиных и куликов).

Через пустыни проходят пути пролета многих видов, гнездящихся севернее, в том числе водоплавающих и куликов. Некоторые, особенно осенью, задерживаются в оазисах, у водоемов и на каспийском побережье. А в

отдельных районах южных пустынь с их теплой бесснежной зимой возникают массовые зимовки птиц.

Такие сравнительно крупные водоемы в Туркмении, как озера Келифского Узбоя, водохранилища, созданные людьми каналы и водоемы у буровых скважин в различных районах Средней Азии, концентрируют зимой тысячи речных уток, хохлатых чернетей, красноносых нырков, гусей, лысух, серых и белых цапель, некоторых куликов, хищников и разных воробьиных. Организация правильного промысла и охраны пролетных и зимующих в пустынной зоне птиц представляет важный, еще недостаточно изученный вопрос в проблеме охраны фауны пустынь. Еще слабо организована служба учета запасов пернатой дичи и прогнозов изменения численности отдельных видов. Не найдены надежные критерии для прогноза численности зимующих птиц, не создана устойчивая система рационального промысла.

Большие запасы дичи в одних районах недопромышляются или не используются вовсе, а в других допускаются превышения норм промысла.

Охрана пресмыкающихся пустынь. Обилие тепла создает благоприятные условия для жизни пойкилотермных, нетеплокровных животных. Разные группы рептилий (ящерицы, змеи, черепахи) населяют глинистые, каменистые и песчаные пустыни. В закаспийских северных пустынях обитает в различных районах от 15 до 20 видов пресмыкающихся, в южных число видов местами почти удваивается.

Пройдите летом по небольшому такыровидному участку вдоль арыка где-нибудь в Туркмении или Узбекистане. То там, то здесь из-под ног, из-за чахлах кустиков солянок выбегают и вновь прячутся такырные круглоголовки, тонкие ящерки из рода *Eremias*. В пустыне с плотным грунтом нередки степная агама, ядовитый щитомордник, стрела-змея и полозы. В песках рептилий еще больше. Рядом с маленькой песчаной круглоголовкой можно встретить довольно крупную ушастую, различных ящерок, степных черепах, а ночью в свете фонаря - сцинкового, каспийского и других гекконов, стеновых удавчиков, ядовитую песчаную эфу.

В южных пустынях встречаются серые вараны. Южные районы Средней Азии населяют, кроме того, самые ядовитые змеи - гюрза и серая кобра.

Среди пресмыкающихся, как и в любом другом классе животного мира, есть полезные и вредные для человека виды. Однако биологическая роль отдельных видов рептилий в биоценозах пустынь и практическое значение их для человека еще слабо изучены. Вопросы эти очень сложны. Например, биологическая роль ядовитых змей сложна и далеко еще не выяснена; с одной стороны, они уничтожают некоторых полезных животных, с

другой - как хищники осуществляют "биологический контроль" за состоянием популяции жертв.

К числу безусловно полезных животных можно отнести травоядных стенных черепах. Как известно, черепахи съедобны и вкусны, но население Средней Азии и Казахстана не использует их в пищу. Полезны многие насекомоядные ящерицы (круглоголовки, ящерики, агамы), уничтожающие немало вредных насекомых и в свою очередь являющиеся пищевыми объектами для ценных пушных зверей и охотничьих птиц. Круглоголовок, ящерок и других пресмыкающихся поедают лисы-караганки, корсаки, степные кошки и, по-видимому, другие виды диких кошек пустынь (манул, барханный кот и каракал). Такырные круглоголовки встречаются в желудках дроф-красоток, пустельг и пустынных сычей.

Промысловые виды в Средней Азии - только змеи. По мнению некоторых зоологов, в ряде районов в периоды интенсивного промысла численность змей заметно снижается. Несомненно, вопросы регулирования и лимитирования промысла и охраны промысловых видов должны распространяться и на промысел змей. Это тем более важно, что естественные Запасы, численность рептилий и условия восстановления нормальной средней численности их после промысла в различных природных угодьях пустынь до сих пор не изучены.

В настоящее время нельзя представить себе действительную численность и размеры суммарной биомассы пресмыкающихся в природных угодьях южных и тем более северных пустынь, что очень затрудняет правильное понимание их биологической роли в природных комплексах и оценку их практического значения. Среди рептилий, обитающих в СССР, есть интересные виды, ставшие теперь редкими, например серый варан. Этот вид заслуживает безусловной и строгой охраны. Безрассудное уничтожение пресмыкающихся, особенно змей, в том числе неядовитых и по сути дела полезных, и традиционное отвращение ко всем рептилиям, которое нередко встречается среди населения, особенно у новых поселенцев пустынь, следует признать вредным. Многие рептилии, если отнести к ним без предубеждения, не только полезны, но и красивы (например, изящные и быстрые ящерики, гекконы, круглоголовки). В настоящее время в СССР рептилии взяты под охрану закона и их неконтролируемая добыча запрещена.

Формирование животного населения каналов и водохранилищ в пустынях и закономерности расселения видов

Обводнение засушливых земель быстро и эффективно изменяет экологическую обстановку, создавая условия для проникновения в глубинные

районы пустыни мезофильных и гидрофильных видов животных различных классов и отрядов от птиц и млекопитающих до беспозвоночных, в том числе обитателей водной среды, и рыб. На берегах каналов и водохранилищ складываются новые биоценозы, в составе которых мезофилам и гидрофилам принадлежит заметная, а иногда ведущая роль. Процессы формирования новых влаголюбивых биокомплексов типичны в наше время для биоты среднеазиатских пустынь в связи с многократным возрастанием площади новых орошаемых земель, возникающих вдоль Каракумского, Аму-Бухарского и других каналов, крупных водораспределительных сооружений, коллекторов и водохранилищ.

Ценогические группировки животных в зоне орошения и обводнения входят в биологический контакт с пустынными биокомплексами, внося в них изменения, которые, таким образом, существенно расширяют зоны непосредственного экологического влияния нового водоема. Процесс радиирования изменений в ценогических связях животных от нового водоема в глубь пустыни и соответственно биогенное расширение зоны влияния новой открытой водной поверхности в пустыне представляют собой одну из наиболее общих (но еще слабо изученную и мало учитываемую в практических работах по обводнению и орошению засушливых земель) экологических закономерностей быстро изменяемой человеком природной среды аридных зон.

Три процесса: 1) активное и пассивное расселение животных, 2) формирование новых антропогенных мезо-гидрофильных группировок животных и растений, постепенно складывающихся в относительно устойчивые экологические системы на берегах искусственных водоемов, и, наконец, 3) биогенное расширение зон влияния водоемов на ценогические связи пустынных биокомплексов - представляют собой фундаментальные и типические явления при широком освоении целины пустынь в условиях научно-технического прогресса в наше время.

Опыт изучения состава новых комплексов птиц, возникших на каналах и водохранилищах (по наблюдениям на Каракумском и Аму-Бухарском каналах), особенностей животного населения орошаемых полей, примеров расселения птиц в пустыне вдоль линий электропередач дают материал для анализа общих закономерностей расселения видов.

Типы и стадии расселения и закономерности движения численности расселяющихся видов

Расселение - сложное биологическое явление, широко распространенное в животном мире (Elton, 1956; Элтон, 1962; Мальчевский, 1969; За-

летаев, 1974). Оно происходит в различных формах и сопровождается комплексом экологических и этологических перестроек как у индивидов, так и у популяций. По большей части перестройки представляют собой интегральную реакцию особи и популяции на необходимость освоения новых территорий и новой среды жизни.

Следует строго различать: 1) регулярные ежегодные расселения молодой части популяции, представляющие собой ритмический компенсаторный механизм, обеспечивающий известную устойчивость популяции, "стремящейся" к оптимальному балансу со средой, и 2) нерегулярное освоение видом или отдельными популяциями дополнительных территорий как внутри видового ареала, так и вне его. Собственно, под термином "расселение вида" обычно понимают завоевание им новых территорий, расширяющее ареал.

Интродукция животного на совершенно новой для него территории или спонтанный завоз могут вызвать затем его расселение, которое отличается от естественного процесса лишь антропогенным источником и иногда ускоренными темпами, что обеспечивается незанятостью подходящих экологических ниш на новой территории, наличием обильного нового корма или отсутствием пищевых конкурентов, хищников и паразитов. Поскольку расселение интродуцированных видов исследовано обычно лучше, чем случаи естественного расселения, оно может быть использовано в качестве природной модели для изучения характера движения численности при расселении и этолого-экологических механизмов "акклиматизационного эффекта", возникающего на стадии закрепления вида на новой территории.

Катастрофические нерегулярные или носящие циклический характер выселения отдельных или нескольких популяций за пределы видового ареала, что, как правило, связано с возникновением крайних условий для жизни вида на значительной части видового ареала (пример - массовые передвижения в западном направлении сажки в прошлом и выселения кедровок), нельзя относить к категории "расселения", поскольку такие выселения обычно не завершаются закреплением вида на новой территории и не сопровождаются комплексом этолого-экологических, адаптивных по своему характеру перестроек у особей и популяций, занявших новые территории. Характер пространственного движения численности и темпы выселений резко отличаются от нормальной картины расселения вида.

Принципиально различны с биогеографической точки зрения: 1) "внутриареальные расселения", представляющие собой захват видом территорий, оставшихся свободными в кружеве ареала, внутри пространства, очерченного границами области распространения вида, и 2) "внеареальные расселения", расширяющие пределы обитания вида. В обоих случаях расселение приводит к увеличению площади, занятой видом, однако в первом

случае перед видом возникают задачи преодоления лишь экологических барьеров, а во втором вид должен преодолевать как экологические преграды того же порядка, так и более мощные климатические и ландшафтные рубежи.

Внутриареальные расселения могут возникать в результате изменений в среде обитания (в том числе антропогенных) на соседних, незанятых видом территориях, когда уменьшаются экологические различия местности и создаются условия для возникновения сходных биотопов. Таковы расселения птиц и млекопитающих вдоль создаваемых в пустынях каналов и древесно-кустарниковых насаждений на пастбищах и у аулов. Иногда же внутриареальное расселение представляет собой вторичное (реверсивное) заселение территорий прежнего обитания вида, ставшее возможным при увеличении численности в изолированной популяции, либо, наконец, внутриареальные расселения оказываются компенсаторными пространственными сдвигами популяции, вытесненной со своей основной территории природными агентами или хозяйственной деятельностью людей (последнее особенно существенно для районов нового освоения).

Внеареальные расселения (или собственно расселение) представлены двумя основными типами, различающимися как побудительными причинами, так и характером течения процесса.

Тип расселения (I) - "внеареальное растекание" возникает в случае оптимальной или несколько избыточной плотности популяции (вида в целом или географической популяции, занимающей в ареале краевое положение) и представляет собой нормальный процесс территориальной экспансии благоденствующей популяции, который происходит умеренными темпами, связанными со скоростью размножения. Этот процесс не выглядит как массовое явление. Успех такого расселения в достаточно стабильных условиях среды невысок и имеет для популяции преимущественно функциональное значение в качестве образователя буферной зоны и лишь отчасти поиска нового пространства и новой среды. Пример этого типа расселения можно видеть в продвижении к северу рыжехвостой славки в условиях Приаралья (Варшавский, 1962) или в захвате малым сусликом новых территорий в Прикаспии (Лавровский, 1959).

В случае заметных динамических перестроек в среде жизни как за пределами ареала вида, так и внутри ареала "внеареальное растекание" приобретает особенно большое значение для вида. Масштабы его существенно возрастают, увеличивается вероятность успеха закрепления вида на новой территории. При этом вид занимает здесь в первую очередь биотопы, сходные с коренными. Возникают условия, когда начинаются биогеоэкологические перестройки на вновь занятых видом территориях и создается перспектива относительного ускорения микроэволюционного процесса у самого

вида (в связи с проявлением функциональных инверсий некоторых свойств вида, усилением изменчивости и развитием процесса дивергенции признаков).

Следует особо отметить, что "внеареальное растекание" направлено в основном в сторону наименьших преград. В связи с тем что устойчивость и уровень лимитирующего значения различных границ ареала (например, северной и южной) неоднозначны, вероятность внеареального растекания всегда выше у наименее устойчивой границы, и чаще всего не у той, которая определяется климатическими факторами. Последние вносят наиболее существенные и устойчивые изменения в среду. Кроме того, преодоление климатических рубежей ставит перед организмом нередко трудную задачу физиологической перестройки.

Этот тип расселения проявляется особенно в случае исчезновения на соседних территориях вне ареала вида биоценологических агентов (хищников или видов-конкурентов и т. п.), препятствовавших распространению исследуемого вида; при возникновении на соседних территориях в результате антропогенных изменений среды биотопов, сходных с коренными для данного вида, или при образовании доступных для вида свободных экологических ниш, либо при интродукции вида в совершенно новый регион с ненасыщенным биоценологическим комплексом.

Тип расселения (II) - "внеареальный скачок" наблюдается в условиях высокой численности популяции (чаще всего пространственно изолированной, занимающей пограничный район в ареале вида), что сопровождается большим внутривидовым давлением и возникновением начальной стадии стрессовой ситуации. В этом случае расселение может происходить в любом направлении, в том числе в сторону наиболее строго лимитированной границы ареала, при этом не обязательно туда, где обеспечивается лучшая возможность закрепления вида на новой территории. Внеареальный скачок протекает как массовое выселение, отличаясь высоким темпом начала процесса, и, таким образом, носит характер "взрыва". Однако длительность и общие масштабы внеареального скачка крайне изменчивы. Темпы освоения видом новой территории в одних особо благоприятных условиях (в первую очередь при наличии незанятых экологических ниш) могут оставаться высокими, в других замедляться, что связано с освоением организмом новых жизненных условий, в том числе экологически не свойственных виду биотопов.

Внеареальный скачок представляет собой более редкую форму территориальной экспансии вида, чем внеареальное растекание. Успех скачка во многих случаях негарантирован. Этот тип расселения имеет, по-видимому, большее эволюционное значение, ставя расселяющуюся популяцию перед необходимостью выжить в новых экологических условиях или

погибнуть, что активизирует процессы этолого-экологических перестроек, физиолого-биохимического адаптогенеза, нарушения генетического равновесия и, наконец, морфогенеза, способствуя, таким образом, интенсификации дивергенции.

Интродукция вида в отдаленный регион, но в типичную для вида природную зону на другом континенте или, напротив, в иную, не свойственную животному зону может быть моделью разных форм внеареального скачка. Среди них основные: "инвазионный взрыв" - быстрое, массовое и успешное заселение новой территории; "инвазионный хлопок" - неудавшееся расселение по типу "взрыва", когда популяция, несмотря на начавшийся адаптогенез, не смогла закрепиться на новой территории, и "порциальный инвазионный взрыв", представляющий собой достаточно массовое, но замедленное расселение (в том числе и в сторону наиболее лимитированной границы ареала), когда освоение территории и новых экологических условий происходит в несколько последовательных периодов. (Пример - расселение майны в Средней Азии, начавшееся в первом десятилетии нашего века и продолжающееся уже 65-70 лет; при этом в ряде мест после первого появления вида в ближайшие же два-три года происходит бурное нарастание его численности. Так, в селении Артуч в Таджикистане до 1957 г., по И. А. Абдусаломову (1973), майна не встречалась, а "в 1960 г. уже была здесь обычной гнездящейся птицей".)

Разные типы расселения животных, существенно отличаясь как по побудительным причинам, масштабам и характеру течения, так и по биогеоценотической и эволюционной значимости, характеризуются в целом общей схемой генерализованных стадий течения процесса. Это лучше всего видно при анализе движения численности расселяющейся популяции во времени и по территории..

Следует выделять пять стадий расселения:

- I стадия - "предрасселение", характеризующееся высоким уровнем численности особей в популяции, создающим базу для расселения, и возрастанием внутривидового давления, вызывающим этолого-физиологическую (нередко стрессовую на стадии "аларм-реакции") ситуацию, которая исполняет роль стартового сигнала к началу расселенческого движения животных;
- II стадия - "поиск" или "расселительный поиск" - период сравнительно ограниченных кочевек небольшого количества особей, которые служат для определения (поиска) основного первоначального направления экспансии;
- III стадия - "волна расселения" - массовое движение большого числа особей, при этом зона повышенной численности с показателями,

превышающими средние показатели плотности популяции внутри видового ареала, радирует от центра (базы) расселения; экологическое значение волны расселения-внесение существенных деформаций и сдвигов в трофические цепи и биогеоценозы осваиваемой территории;

- IV стадия - "первичное оседание", - выражающееся в падении численности до величины нормальных средних на большей части ареала вида показателей; в некоторых случаях за мощным всплеском численности следует относительно кратковременная депрессия (заволнован, "бегущая" депрессия), после которой также устанавливается нормальный режим динамики численности с характерными для вида средними показателями. Основная биологическая особенность "стадии первичного оседания" - начало этологических и экологических перестроек организма, пытающегося сохраниться и закрепиться в новых для него условиях; происходит нередко смена основного пищевого объекта, некоторые старые экологические свойства приобретают новое биологическое значение ("инвертируются"), вид использует в новых условиях в первую очередь те свои экологические реакции, которые отличаются свойством универсальности. Этот комплекс этолого-экологических перестроек можно назвать "первичным акклиматизационным синдромом". Его биологический смысл в резкой активизации эволюционных механизмов, при этом наибольшую ценность приобретают усиление изменчивости и свойство пластичности. Стадия первичного оседания характеризуется неустойчивостью и несбалансированностью ценотических связей в результате нарушений в природном комплексе, возникающих при вторжении нового вида;
- V стадия - "натурализационное закрепление", характеризующееся нормализацией режима динамики численности, постепенным формированием обновленного или нового этолого-экологического стереотипа у особей расселившейся популяции и образованием систем биогеоценологических цепей и циклов с необходимым участием вида-пришельца. На этой стадии происходит активный процесс эволюционных преобразований расселившейся формы. Особенно активизируются генетические механизмы преобразований (возрастает генетическая разнокачественность в популяции, усиливаются, вероятно, кариологическая изменчивость и мутагенный процесс, генный обмен с исходной формой может нарушаться). Естественный отбор приобретает стабилизирующее направление, вызывая в некоторых случаях хорошо выраженный морфогенез. Формируются биопродукционные нормы, обеспечивающие воспроизводительный оптимум и биоцено-

тическое благоденствие популяции. Указанные тенденции развития биологических процессов при расселении видов заслуживают глубокого изучения на конкретных объектах как из числа позвоночных, так и беспозвоночных животных.

Характер пространственного движения численности несколько изменяется в зависимости от типа расселения и особенностей местности, на которой оно происходит. При внеареальном растекании кривая подъема численности расселяющегося вида более пологая и за ней может не следовать заволновая, "бегущая" депрессия численности. При внеареальном скачке, особенно в случае его бурного течения, кривая подъема численности очень крутая и за пиком нередко наблюдается период депрессии, завершающийся умеренным подъемом численности. Однако во всех случаях расселения на континенте пространственное радиирование зоны повышенной численности вида ("волна расселения") от центра движения животных - обязательный признак процесса. Оно должно рассматриваться в качестве экологического правила.

Особый вид приобретает кривая изменения численности при расселении на морские острова или при заселении островных по характеру экологических условий изолированных участков - "пятен чужеродного ландшафта" среди массива зональных ландшафтов, например: нового оазиса, островного хребта среди равнины и др. (см. рис. 32). В случае отсутствия биологических преград (конкурентов и врагов) расселяющийся на остров вид наращивает численность до заполнения всех доступных ему экологических ниш, исчерпание их служит (до стадии "натурализационного закрепления") основным ограничивающим экспансию фактором. Кривая заселения в этом случае представляет собой сумму кривых, обрывающихся на подъеме (Fisher, 1952).

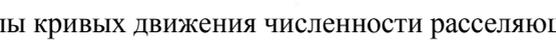
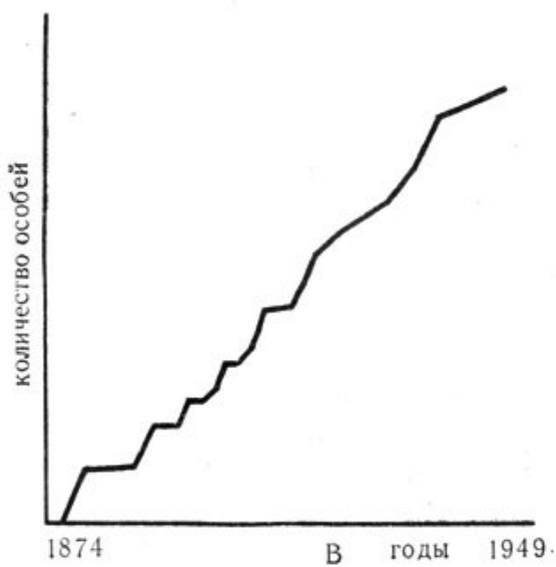
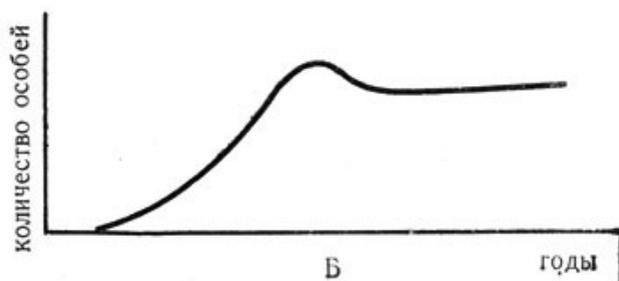
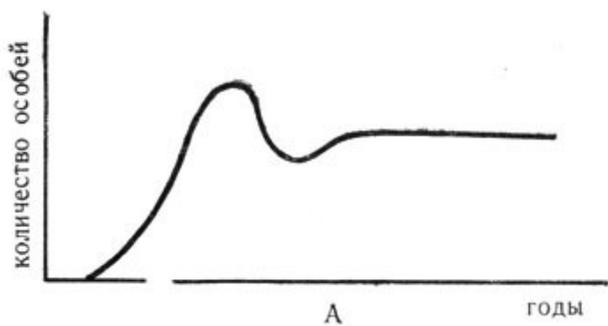


Рис. 32. Типы кривых движения численности расселяющегося вида (в зоне

экспансии, на точке вне прежнего ареала): А - внеареальный скачок; Б - внеареальное растекание; В - расселение на острова (ступенчатая кривая отражает расселение в группе островов, по J. Fisher, 1952)

Исследование закономерностей расселения животных и анализ конкретных ситуаций с позиций популяционной экологии, биогеоценологии и эволюционизма представляются актуальной научной задачей в силу постоянного возрастания динамичности природной среды и животного населения, что оказывается неизбежным результатом колоссально возросших в последние десятилетия масштабов мелиорации и антропогенных деформаций природных комплексов, в том числе в засушливых зонах. В этих условиях возможности, частота и масштабы расселений увеличиваются, а соответственно значение этого процесса в явлениях спонтанных и планируемых трансформаций биоконплексов и влияние его на темпы микроэволюционных преобразований, таким образом, существенно возрастают. Научное прогнозирование расселения животных ныне становится практической потребностью. При этом изучение расселительных потенций отдельных видов, определение условий и состояния "предрасселения", а также возможные направления сдвигов в комплексе этолого-экологического стереотипа расселяющегося вида представляют собой первые исследовательские задачи.

Новые зимовки птиц в обводненных районах пустынь

Область южных пустынь на территории Средней Азии характеризуется субтропическим типом атмосферной циркуляции (Алисов, 1956), безморозной и бесснежной зимой в самых южных прикопетдагских районах и обычно теплой зимой с коротким периодом зимних холодов и неустойчивым, нерегулярно ложащимся снежным покровом на большей части Каракумов, где водоемы, как правило, не замерзают. Такой характер зимы обусловил широкое развитие у птиц явления оседлости - 60,7% видов в составе фауны Каракумов (Рустамов, 1954). Многие виды птиц тех популяций, которые распространены в северных пустынях с их суровой морозной и снежной зимой, совершают перелеты или регулярно откочевывают к югу, в субтропики, относясь, таким образом, к категории перелетных. Те же самые виды птиц (например, чернобрюхие и белобрюхие рябки, балобаны, курганники, орлы-беркуты, филины и др.), принадлежащие к южнопустынным популяциям, оседлы и лишь периодически кочуют по району своего обитания. Сюда же, в область южных пустынь, прилетают на зимовку многие виды, гнездящиеся в более высоких широтах. Таким образом, зимняя авифауна южных пустынь по составу видов оказывается богаче северопустынной:

почти в 2,5 раза в плакорных условиях пустыни (доля зимнего аспекта 22,7% в Западной Туркмении и 9,5% на Устюрте и Мангышлаке) и в 4 раза (38,7 и 9,5%) с учетом обводненных районов и культурных земель на территории Туркмении.

Следовательно, климатические условия зоны южных пустынь Средней Азии создают для птиц благоприятные возможности зимовки, что обусловливается отсутствием здесь периода глубокой зимней депрессии, столь характерного для северных пустынь и полупустынь. В южных пустынях осенью и зимой наблюдается вегетация некоторых видов травянистых растений, развивается достаточно разнообразная фауна беспозвоночных, ведущих активную жизнь, даже несмотря на кратковременные похолодания.

Так, в саксаульниках Восточных Каракумов в декабре и январе можно наблюдать массовое развитие личиночных стадий и нимф саксаулового сеноеда. Эти маленькие насекомые сохраняют подвижность даже при морозе $2-3^{\circ}\text{C}$ и способны перемещаться по стволам черного и белого саксаулов. Произведенные в декабре 1969 г. в эфедровых черносаксаульниках в Репетском заповеднике учеты биомассы саксаулового сеноеда дали цифру 53 кг/га сырого веса этих беспозвоночных. В сборы попало несколько видов клопов, бабочек, пядениц, совок, мух, муравьев, жуков и других видов насекомых и большое число мелких пауков. Этот краткий перечень указывает на наличие достаточно обильной и разнообразной кормовой базы для птиц в зимний сезон. Активно протекает жизнь беспозвоночных и в водоемах, которые на протяжении большинства зим не замерзают.

Благоприятный режим температур и хорошая кормовая база служат главными предпосылками для формирования зимовочных скоплений в зоне южных пустынь. Действительно, как показали наблюдения, проводившиеся на Каракумском канале и на вновь созданных водохранилищах по его трассе, появление новых, пригодных для обитания птиц биотопов на искусственно созданных акваториях и прибрежных угодьях, а также расширение площади орошаемых полей необычайно быстро сказываются на численности зимующих птиц, способствуя концентрации многих зимующих и оседлых видов у водоемов и формированию в кратчайшие сроки новых зимовочных районов.

Последнее сопряжено с наблюдающимся изменением направлений сезонных миграций и кочевок птиц, с возникновением новых путей пролета и со смещением районов локализации некоторых географических популяций. Новый зимовочный район на озерах Келифского Узбоя, наполнившихся водой в 60-х годах, на фильтрационных озерах вдоль трассы Каракумского канала, главным образом в районе Нички, и на Хауз-Ханском и Тедженских водохранилищах, где наблюдаются многотысячные (до 1 млн. особей водоплавающих птиц) скопления птиц, стал базой для перемещения во

внутренние районы Туркмении лысух и уток, зимовавших ранее у восточного побережья Каспия, в те годы, когда условия на морских зимовках сильно ухудшались из-за штормов и резких похолоданий.

Эти наблюдения позволяют сделать вывод о том, что внутренние районы пустынь Туркмении, включая среднее и нижнее течение Амударьи, Мургаба и Теджена, представляют зоогеографически единую с Восточным Каспием зимовочную область водоплавающих птиц, несмотря на то что на этой обширной территории существуют давно сложившиеся пролетные пути ряда географических популяций уток, гусей, пастушковых, поганок и некоторых видов хищных птиц, мигрирующих главным образом из районов Западной и Средней Сибири, где расположены их гнездовые ареалы. Точно так же через закаспийские пустыни и вдоль восточного побережья Каспия происходит пролет сибирских подвидов полевых жаворонков (*Alauda arvensis dulcivox* Brooks), сибирских подвидов садовой, черноголовой и серой славок и славки-завирушки (*Sylvia borin pallida* Johansen, *S. atricapilla rhiphaea* Snig., *S. communis rubicola* Stres, *S. curruca blythi* Ticehurst et Whistler), сибирской печальной теньковки (*Phylloscopus collybitus tristis* Blyth), сибирских подвидов серой и малой мухоловок (*Muscicapa striata naumanni* Poche, *M. parva albicilla* Pall.), западносибирской белой трясогузки (*Motacilla alba dukhunensis* Sykes) и др.

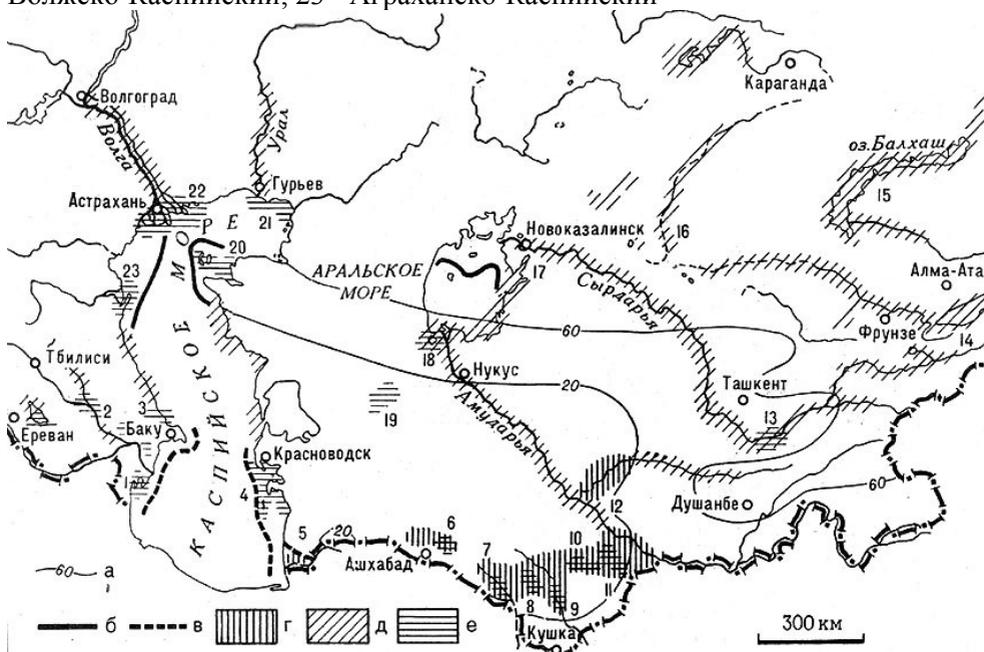
Зимовки на внутренних водоемах Туркмении относятся к географическому типу "теплых" зимовок (Залетаев, 1960, 1962). В январе 1968 г. было проведено их обследование с самолета и вертолета с последующим дублированием учетов с суши и на воде.

Зимовки водоплавающих птиц на внутренних водоемах Туркмении

Основные пресноводные водоемы, где зимуют водоплавающие птицы, расположены в южных и восточных районах Туркмении. Первостепенное значение для зимовки имеют озера Келифского Узбоя и система крупных водохранилищ, сочетающихся с поливными землями и большим числом мелководных фильтрационных озер, возникших вдоль Каракумского канала. Общая площадь основных водохранилищ равна 312,5 км², в том числе Хауз-Ханское - 140 км², 1-е Тедженское - 31 км², Иолотанское - 10 км², Куртлинское - 11,3 км² и Спортивное - 3,3 км². Акватория фильтрационных озер весьма изменчива, площадь их и других мелких водоемов остается точно неучтенной, однако в целом она превышает суммарную площадь всех водохранилищ. Районы зимовок в Южной Туркмении имеют хорошую кормовую базу (солянки, водная растительность и поля пшеницы), водоемы большую часть зимы не замерзают и, таким образом, способны вмещать

многотысячные скопления водоплавающих птиц. С наполнением водохранилищ произошло очень быстрое формирование зимовок и район Келифских озер и каракумских водохранилищ приобрел значение области крупных осенне-зимних концентраций птиц, основных в Средней Азии (см. рис. 33).

Рис. 33. Схема зон и районов зимовок птиц в северных областях Средней Азии и в Казахстане: а - изолинии числа дней в году со снежным покровом; б - граница зоны 'холодных зимовок' на морях соответствует кромке льдов; в - граница зоны 'теплых зимовок' на морях; г - районы зимовок водоплавающих птиц в пустынях (на водоемах и орошаемых землях); д - места временных концентраций птиц в полосе непостоянных ('мерцающих') зимовок; е - места массовых концентраций промысловых водоплавающих птиц. Основные районы зимовок водоплавающих птиц: 1 - Кызылагаджский; 2 - Озерно-Куринский; 3 - Самур-Дивичинский; 4 - Краснодарско-Челекенский; 5 - Гасан-Кулийский; 6 - Ашхабадско-Куртлинский; 7 - Тедженский; 8 - Хауз-Ханский; 9 - Иолотанский; 10 - Озерно-Каракумский; 11 - Келифский (Озерно-Амударьинский); 12 - Бухарский; 13 - Кайраккумский; 14 - Иссык-Кульский; 15 - Балхашский; 16 - Сарысу (озерный); 17 - Арало-Сырдарьинский; 18 - Арало-Амударьинский; 19 - Сарыкамышский; 20 - Кулалы-Бузачинский; 21 - Урало-Эмбенский; 22 - Волжско-Каспийский; 23 - Аграханско-Каспийский



Другой, меньший район зимовок - р. Амударья, немногочисленные пойменные озера и прилегающие поливные поля. Экологическая емкость и значение его как места массовой зимовки птиц невелики. Утратили свое значение озера Большое и Малое Делили в Западной Туркмении, что произошло одновременно с резким оскудением морских зимовок у Гасан-Кули и перемещением основных скоплений птиц в Красноводский, Северный и Южный Челекенские заливы. Большие осенне-зимние концентрации наблюдаются в настоящее время в Сары-камышской котловине.

Конкретную картину распределения и численности птиц на келифско-каракумских зимовках удалось наблюдать в 1966-1968 гг., которые характеризовались необычайно мягкими, беснежными зимами с чрезвычайно кратковременным приходом холодов. В январе 1967 г. водохранилища замерзли лишь частично у берегов на два-три дня. В зиму 1967/68 г. внутренние водоемы Туркмении вообще не замерзли, ночные морозы до $2-5^{\circ}$ наблюдались на водохранилищах по Каракумскому каналу лишь в первой декаде декабря. В середине января дневная температура воздуха поднималась до 25 и 29° С. Однако даже кратковременные похолодания вызывали отлет одних видов к югу и перемещение других с морских каспийских зимовок на пресноводные, изменение соотношения видов птиц в концентрациях и значительные колебания их общей численности.

С внутренними водоемами в Туркмении связаны около 50 видов птиц: речные утки - 6, нырковые - 8, крохали - 3, земляные утки - 2, серый гусь, лебедь-кликун, поганки - 4, веслоногие - 4, пастушковые - 3, чайки - 6 и 6 видов дневных хищных птиц и филин. Были отмечены одиночные фламинго. В первую половину зимы основные концентрации зимующих птиц состоят из лысух, чирков-свистунков, белоглазых нырков и крякв. Довольно много в эту пору появляется хохлатых чернетей. После прихода холодов численность белоглазых нырков, чирков и отчасти лысух сокращается за счет их отлета дальше к югу. Этому способствует также и промысел водоплавающих, особенно результативный при похолоданиях.

Основной контингент птиц в скоплениях на водохранилищах в январе составляют кряквы и лысухи, к которым присоединяются гоголи, новые количества хохлатых и морских чернетей и крохалей (главным образом длинноносых), перемещающихся в период похолоданий и штормовых ветров с морских зимовок на материковые водоемы.

Общая численность водоплавающих птиц одновременно на внутренних водоемах Туркмении в середине января 1967 г. равнялась 176-180 тыс. особей. При этом не менее $2/3$ суммарной акватории внутренних водоемов (в первую очередь фильтрационные озера в зоне Каракумского канала, поливные поля Тедженского и Мургабского оазисов, р. Амударья с поймен-

ными озерами, реки и водотоки прикопетдагского района - Сум-бар, Чандыр, Атрек и другие, озера Большое и Малое Делили и озера по Узбою) не было охвачено учетом. Принимая во внимание это обстоятельство, общую численность зимующих птиц на внутренних водоемах Туркмении в январе 1967 г., вероятно, следует оценивать ориентировочно в 600-700 тыс. особей. Кроме того, в 1967 г. учетчикам были доступны не более 1/4 или 1/3 водоемов Келифского Узбоя (авиаучет не проводился). Следовательно, общее количество птиц, зимующих на внутренних водоемах Туркмении, должно было быть больше указанной цифры (Ташлиев, 1973).

Зима 1967/68 г. была не менее благоприятной, хотя на отдельных водоемах картина зимовки и число птиц, судя по учетам в январе 1967 и 1968 гг., существенно различались. Так, 14 января 1967 г. (первый всесоюзный учет водоплавающих птиц) на Спортивном водохранилище в окрестностях Ашхабада было отмечено около 250 крякв, до 70-100 чирков-свистунков, 70 нырковых уток, 2 лебедя-кликун и 150 лысух, всего около 600 птиц, а 14 января 1968 г. (второй всесоюзный учет) на том же водохранилище удалось отметить до 6 тыс. водоплавающих птиц, т. е. в 10 раз больше: 2,1 тыс. крякв, до 100 чирков-свистунков, 120-150 серых уток, около 350-400 хохлатых чернетей, 50-80 красноносых нырков, 50 красноголовых нырков, до 40-50 гоголей, около 100 длинноносых и около 50 больших крохалей, единичных (до 10 особей) морских чернетей, красных уток, лутков и савок, одного лебедя-кликун и не менее 2,7 тыс. лысух. Кроме того, на водохранилище держались чемги, серощекие и черношейные поганки, обыкновенные и сизые чайки и 22 большие белые цапли.

Это увеличение числа зимующих птиц можно объяснить как мягкостью погоды, так и особенно введением постоянного запрета охоты на Спортивном водохранилище. Следует заметить, что соседнее Куртлинское водохранилище (более заросшее водной растительностью и втрое превышающее по площади Спортивное, т. е. представляющее для зимовки водоплавающих большее удобство) оказалось почти совершенно лишенным птиц, что объясняется постоянным беспокойством их на этом водоеме в период формирования зимовочных скоплений, поскольку в ноябре и декабре там производилась массовая охота.

В январе 1968 г. на внутренних водоемах Туркмении был проведен авиаучет зимующих птиц, местами дублировавшийся наземными наблюдениями. Общее число зимующих водоплавающих птиц было определено в размерах до 1,4-1,5 млн. особей, при этом более половины общего количества приходилось на долю лысух. Возможно, что приведенные цифры все же несколько занижены, что обычно для учетов на водоемах с прибрежными тростниковыми зарослями. Только на Келифских озерах в этот период было отмечено свыше 1 млн. птиц. Половину из них составляли лысухи, затем

массовые скопления образовывали красноносые нырки, а остальное количество приходилось на долю красноголовых нырков, крякв, лутков, белоглазых, морских и хохлатых чернетей, серых уток, гоголей и небольшого числа бакланов.

Несмотря на относительно высокие общие показатели численности зимующих видов, многие водоемы имели довольно бедное население птиц. Распределение скоплений по акватории области материковых зимовок оказалось очень неравномерным. Вместе с тем экологическая емкость внутренних водоемов Туркмении допускает почти трех-пятикратное увеличение контингента зимующих птиц без проведения каких-либо зоомелиоративных мероприятий. Оценивая суммарную численность водоплавающих на зимовках в Средней Азии, следует учитывать, что в мягкие зимы большое количество птиц надолго задерживается на огромном водоеме в Сарыкамышской котловине, где наблюдается несколько иное соотношение видов (преобладают лысухи, кряквы, красноносые и затем уже другие нырки), кроме того, длительно сохраняются в такие зимы скопления птиц на Каспии, в зоне "холодных зимовок" (кулалы-бузачинская концентрация).

Беспокойство птиц охотниками и промыслом в момент формирования зимовок во второй половине ноября - начале декабря вредно сказывается на величине и устойчивости скоплений. В связи с этим возникла необходимость в целях сохранения запасов зимующих водоплавающих птиц в стране осуществить сокращение сроков охоты на зимовках и запретить охоту на несколько лет.

Большое значение для увеличения численности уток, пастушковых и фазанов может иметь организация в районе Келифских озер и в Наразымтугае на правом берегу Амударьи нового озерно-тугайного государственного заповедника. Охраняемая территория в восточных районах Туркменской ССР послужит увеличению запасов промысловых птиц севернее расположенных областей Казахстана и Сибири, а также станет очагом возрождения уникальной популяции бухарского оленя хангула в республике и резервацией для повышения численности джейранов и кабанов. Превращение ныне существующего здесь сезонного заказника в постоянный государственный заповедник всесоюзного значения представляет одну из актуальных задач охраны природы в Средней Азии.

Применение фенологических методов в экологии и зоогеографии

Сезонная ритмика периодических явлений в жизни животных представляет собой интегральный показатель уровня адаптированности организма к зонально специфическим условиям среды жизни и дает возмож-

ность судить об основных тенденциях адаптогенеза видов, их относительном возрасте и косвенно о генезисе фауны.

Для фенологических наблюдений в экологических и зоогеографических целях могут быть применены и используются специальные методики, основанные на биогеоценологических и зонально-географических принципах. Наибольший интерес представляет изучение фенологии репродуктивных циклов животных и антропогенных сдвигов в них (что может в ряде случаев рассматриваться как спонтанный эксперимент, отражающийся на микроэволюционном процессе: имеются в виду изменения плодовитости и разнокачественность потомства, появившегося при сдвиге периода репродукции и развивающегося в условиях "невидоспецифичного сезона").

В аутоэкологических исследованиях перспективно использование "метода сопряженных ритмограмм" феноспектров популяции вида и важнейших для вида сезонно проявляющихся факторов среды. При этом должно быть обращено основное внимание на установление корреляций, имеющих "биологическую активность", т. е. обуславливающих тот или иной характер течения процессов в популяции, сказывающихся на состоянии организма особей (например, их созревании), на обязательной сезонной смене кормов и т. п. Те фенологические факторы среды, приспособленность к которым стала уже биологической потребностью, свойством организма и закреплена генетической памятью популяции (наследуется), можно назвать "фенодискриминантными факторами". Изменения в их проявлении в разные годы имеет существенное экологическое значение. Применение анализа экологических фенодискриминантов перспективно в прогностических целях.

В отличие от них факторы среды, имеющие даже яркое сезонное проявление, но не затрагивающие сезонной ритмической схемы периодических явлений в популяции того или иного вида и не коррелированные с определенными биологическими свойствами организма, могут быть названы "фенофлотирующими факторами" (от flotation - "всплывание"). Установление набора фенодискриминантов для основных доминантных видов - важный элемент фенологического изучения экологии видов и их роли в биогеоценозах ("метод видовых фенодискриминантов").

Фенологические методы могут найти широкое применение в зоогеографии для зональных характеристик фауны, для оценки ее экологической специфичности и анализа генезиса фаунистических комплексов крупных регионов. "Метод сравнительного анализа соотношений сезонных аспектов фауны" неоднократно применялся для анализа авифауны аридных зон (Залетаев, 1958, 1961, 1968; Ташлиев, 1973). Удобной графической формой анализа служат "крестообразные диаграммы", подобные "розе ветров".

"Метод биофеногрупп" основывается на анализе сходства ритмической схемы фенологических спектров различных экологических группировок видов с последующим анализом соотносительной роли этих групп в составе фауны: процент доли каждой группы в общем количестве видов и процент количественного участия ее в средних показателях суммарной численности птиц (например, определенного региона). Методом можно пользоваться как индикатором уровня экологической специализации фауны, как биогеографическим показателем основных направлений адаптогенеза видов при изучении явления географических аналогов в зональных фаунах и региональных фаунистических комплексах.

Географо-ценогические и экологические проблемы природной среды в условиях научно-технического прогресса

Природная среда во второй половине нашего столетия практически на всех континентах и во всех географических зонах, как видно на примере пустынь, оказалась охваченной процессами быстрых изменений. Однако оценка масштабов и значимости этих изменений в большинстве случаев еще не выходит за пределы субъективных суждений. Несомненным же при этом остается то обстоятельство, что техническая оснащенность, энерговооруженность, владение химическими, биологическими и военными средствами воздействия на окружающую среду при высокой хозяйственно-экономической активности человечества на фоне острых экономико-политических и межгосударственных разногласий дают в руки различных социальных групп мощные средства для осуществления макрорегиональных и даже глобальных трансформаций в биосфере. Последние необходимо прогнозировать и превентивно регулировать.

Социально-культурное развитие человечества на данном его этапе стало одним из важнейших факторов преобразования географической среды и по существу ввело эволюцию биосферы в качественно новую фазу - фазу глобального распространения антропогенных сдвигов в природных процессах и уже поставило перед эволюцией органического мира специфические проблемы адаптогенеза и индивидуального развития в быстро изменяющейся среде и ценозообразования на основе новых связей организмов, мобилизующих свои биологические потенции.

Изменяющаяся среда жизни с ее деформированными экосистемами, "смятой" биотой и перераспределяющимися в пространстве (расселяющимися или резко сокращающими ареалы) организмами продолжает подчиняться общим зональным и региональным географическим закономерностям развития. Это выдвигает ряд острых актуальных эколого-

географических, ценоотических и биологических проблем, исследование и практическое разрешение которых представляется чрезвычайно важным для охраны окружающей среды и прогноза ее дальнейших изменений.

"Теоретической основой современных конструктивных подходов в географии служит концепция о тесной взаимной связи и взаимодействии всех компонентов географической среды, особенно усложняющихся под влиянием их хозяйственного использования. Наличие в сложных и динамических системах природно-географических структур определенных "опорных механизмов", контролирующих внутренние связи между различными компонентами среды, дает возможность управлять до известной степени этими связями, добиваясь определенных изменений в сочетании тех или иных компонентов, и прогнозировать их" (Герасимов, Калесник, 1968).

Среди актуальных биогеографических и экологических проблем быстро изменяющейся окружающей среды следует выделить три важнейшие: проблему "активного природного экрана", "смятых биот" и "целостности биологических систем различных уровней организации". В условиях широкого освоения засушливых земель разработка этих проблем имеет первостепенное значение и будет приобретать все большую остроту и значимость, поскольку сама их постановка вызвана условиями научно-технического прогресса. В настоящее время реализация крупных макрорегиональных проектов инженерного и сельскохозяйственного преобразования природной среды пустынных зон невозможна и не должна осуществляться без долгосрочного комплексного научного прогноза в отношении биологических и географических последствий хозяйственной деятельности.

Сущность проблемы "активного природного экрана" состоит в том, что сходные или просто одинаковые по своему характеру воздействия на природную среду хозяйственной (или военной) деятельности общества в условиях различных природных зон или разных по климатическому и ландшафтно-ценоотическому фону регионов приводят к совершенно неравнозначным результатам и стимулируют начало вовсе не сходных природных процессов. Одни из них могут оказываться временными, с последующим возвратом к исходной природной ситуации, другие же представляют собой начало нового средообразовательного циклогенеза, определяемого тем не менее зональными свойствами, биологической глубиной "природного экрана", на который падают эти воздействия.

При этом возможно "пробуждение" тех, казалось бы, ранее несущественных свойств, которые при новых перестройках в биогеокомплексах активизируются и начинают играть существенную или даже ведущую роль в процессах средообразования, определяя характер и направление дальнейшей работы функциональных узлов экосистем. Последнее, собственно, и есть пробуждение дремлющих процессов, что определяет активизацию природ-

ного экрана, которая может иметь биотический характер (часто) или происходить на основе экзогенных абиотических явлений.

Наиболее ярким примером этого может служить неожиданное проявление морских абразионных процессов, размывание береговой линии в случае безвозвратной гибели прибрежных мангровых зарослей под влиянием химических агентов-дефолиантов и гербицидов, примененных США в 60-х годах в системе "военного экоцида" во Вьетнаме (Westing, 1970; Galston, 1974).

При этом наиболее ранимыми оказываются, с одной стороны, специализированные биогеоценозы со сложной структурой (как тропические, так и субтропические, пустынные) в центральных областях природных зон, отличающихся относительной стабильностью условий по сравнению с их краевыми территориями, а с другой - упрощенные "рыхлые" биогеоценозы экстремальных областей жизни, где выпадение какого-либо вида растения или животного, обеспечивающего один из биогенных узлов связей, вызывает трудно компенсируемые нарушения структуры или гибель биокомплекса. В условиях быстро изменяющейся среды жизни ярко выявляется диалектическая противоречивость природных процессов, их потенциальная двузначность, что обнаруживается иногда в парадоксах биологических реакций организма, кажущихся неадекватными окружающей среде.

Естественным прототипом антропогенной активизации природного экрана служит, как было показано, средообразующая деятельность животных, например грызунов-землероев. Одинаковое по характеру механическое перемещение почвы и грунта этими животными в разных природных зонах приводит к совершенно различным результатам. Так, в условиях сухой степи и полупустыни в результате роющей деятельности малых сусликов изменяется микрорельеф местности и условия локального увлажнения, а следом возникает сложный комплекс почвенно-гидрологических процессов, сопровождающийся миграцией солей и закономерной сменой растительного покрова. В условиях южной (субтропической) пустыни сходная "работа" землероев, преимущественно большой и полуденной песчанок и тонкопалого суслика, определяет развитие зоофитозоловых процессов, приводящих к формированию специфического бугристого рельефа "саксаулово-эфедровых городков" в кустарниковой песчаной пустыне (Каракумы). При расселении грызунов на новые территории, например, при отступлении береговой линии Каспийского моря благодаря деятельности землероев активизируются процессы изменения растительного покрова с проникновением по сусликовинам некоторых специфических, в том числе сорных, видов. Как видно, исследование антропогенных деформаций в природной среде может основываться на анализе природных аналогий, служащих в этом случае их естественной моделью.

Одним из важнейших разделов проблемы активного природного экрана оказывается анализ последствий техногенеза, по-разному проявляющихся в условиях различных природных зон и не однозначно влияющих на биологический кругооборот веществ. "Техногенез, - по определению М. А. Глазовской (1972), - т. е. совокупность геохимических процессов, связанных с технической деятельностью людей, сопровождается извлечением из окружающей среды, концентрацией и перегруппировкой широкого ряда химических элементов и их минеральных и органических соединений. На всех этапах этого процесса некоторая часть продуктов техногенеза подвергается вторичному рассеянию и включается в миграционные циклы, свойственные той или иной ландшафтно-геохимической природной системе".

"В одних ландшафтно-геохимических условиях продукты техногенеза долго сохраняются и накапливаются в количествах, превышающих устойчивость данной природой ландшафтно-геохимической системы, активно включаются в биологический кругооборот и влияют, часто отрицательно, на живое вещество ландшафта. В других условиях те же самые по количеству и качеству продукты техногенеза легко "перерабатываются" природными ландшафтно-геохимическими процессами, быстро разлагаются, подвергаются ряду химических преобразований, рассеиваются на больших пространствах, в результате чего концентрация их понижается; или, наоборот, они преобразуются в настолько устойчивые инертные формы, что выводятся из общего миграционного потока и не включаются в биологический кругооборот. В этих случаях ландшафт легко "самоочищается" от продуктов техногенеза и, следовательно, обладает значительно большей устойчивостью по отношению к техногенным воздействиям".

Скорость разложения опада, год	Поступление энергии с опадом, кал/см ² в год					
	30—50	60—120	125—200	200—300	400—500	700—800
100		П ³				
50—100	П ³	П ⁴				
15—20			П ⁶			
7—14				П ⁸		
4—9				П ⁹		
5,1—1			П ⁹	П ¹⁰		
5,1—1	П ⁸	П ⁹				П ¹³

Таблица 20. Группировка технобиогеом по вероятной интенсивности разложения минеральных и органических продуктов техногенеза в почвах (П) (Глазовская М. А., 1972)

Прогноз влияния техногенных процессов на ландшафты М. А. Глазовская основывает на разделении "всей совокупности изучаемых природных систем на прогнозные группы", названные "технобиогеомами". Ею предлагается группировка технобиогеом по вероятной интенсивности разложения минеральных и органических продуктов техногенеза в почвах (см. табл. 20) и в атмосфере (см. табл. 21) и деление территории СССР по признаку распространения этих групп.

Число дней с грозами в году	Ультрафиолетовая радиация, кал. час/м ² в год								
	100	100—200	200—300	300—400	400—500	500—600	600—700	700—800	800
1	A ²								
1—15		A ⁴							
5—10		A ⁵	A ⁶	A ⁷					A ¹²
10—20				A ⁸	A ⁹	A ¹⁰	A ¹¹		
20—25				A ⁹	A ¹⁰	A ¹¹			
25—30				A ¹⁰	A ¹¹	A ¹²	A ¹³	A ¹⁴	A ¹⁴
30—45									A ¹⁵

Таблица 21. Группировка технобиогеом по вероятной интенсивности разложения продуктов техногенеза в атмосфере (А)

Следует заметить при этом, что Прикаспийская полупустыня, северные и южные пустыни, переходная, туранская подзона между ними, травяная саванна Бадхыза, предгорная пустыня Тянь-Шаня и западной части Памира, пустынные и полупустынные территории Закавказья и в известной мере лесостепье Европейской части СССР и Западной Сибири оказались сходными по показателям поступления энергии с опадом в пределах от 200 до 300 кал/см² при скорости разложения опада 7-14 лет, в то время как полупустыни Центрального Казахстана и все степные ландшафты от р. Дуная на западе до Алтая на востоке вошли в группу технобиогеом, характеризующихся скоростью разложения опада либо 4-9 лет при том же количестве энергии (200-300 кал/см²), поступающей с опадом, либо 5,1 - 1 год при поступлении энергии в этом случае в пределах 125-200 кал/см².

Перспективность этого комплексного географо-биогеохимического подхода к анализу развития природной среды, нарушенной техногенными воздействиями, несомненна. Вместе с тем необходима дальнейшая региональная детализация анализа с учетом специфики антропогенных перестроек биогеоценологических комплексов, выражающихся в сукцессионных сменах растительного покрова и животного населения, способных резко изменять суммарную биопroduкцию с единицы территории как в сторону

уменьшения, так и в сторону ее увеличения при определенных условиях (развитие сорной растительности и массовых видов животных). И то и другое не может не сказаться на характеристике технобиогеом, что выдвигает задачу исследования региональных аномалий в пространственном распределении типологических групп технобиогеом М. А. Глазовской.

Наряду с несомненной зональной обусловленностью последствий техногенных процессов и существованием их региональных биоценологических аномалий следует отметить элементы "универсальности", свойственные механическим нарушениям окружающей среды (целостности субстрата, почв, грунта и в итоге биогеоценологического покрова) в различных ландшафтно-зональных условиях. В природе это явление можно наблюдать на примере преимущественного расселения по точкам землеройной деятельности грызунов группировок сорной растительности, состоящей из видов эврибионтных, экологически пластичных и устойчивых, способных обитать на несформированных почвах.

Обширные инженерные, строительные, поисковые и водохозяйственные работы, проводящиеся в наше время практически на всей территории засушливых земель Средней Азии и Казахстана, привели к возникновению специфического субстрата для развития биоконплексов растений и животных в виде так называемого техногенного грунта, в том числе "техногенных песков". Основное свойство их - нарушение естественной природной структуры почвы и грунта (физико-химических свойств, слоистости, гранулометрического и солевого состава, особенностей распределения влаги и т. п.) и разрушение первичного растительного покрова и животного населения. В результате восстановление растительности и биоконплексов техногенных песков происходит медленно с большими затруднениями и отличается от процессов регенерации биоконплексов на ненарушенном субстрате.

Примеры этого можно видеть при посадках древесно-кустарниковой растительности на отвалах песков и на пульпе от землесосных снарядов из перемешанных супесчаных и суглинистых грунтов по трассе Каракумского, Аму-Бухарского и других каналов в Средней Азии. Разработка систем фито- и биогеомелиорации техногенных грунтов с учетом их индивидуальной специфики в различных регионах и особенностей фона зональных факторов окружающей среды представляет собой в наше время при реализации проектов крупного гидротехнического строительства в Средней Азии и Казахстане (проекты межбассейнового перераспределения стока рек и расширения зоны орошаемого земледелия) важнейшую и ответственную научно-практическую задачу, требующую не только инженерно-технического, но в первую очередь и комплексного географического, экологического и географо-ценологического прогноза. Изменения природной среды могут охватывать не только узкую полосу, примыкающую к искусственным водотокам, но и

трансформировать экологическую обстановку в больших регионах, вызывая расселение некоторых видов животных, смещение границ их ареалов и биологические перестройки в биогеоценологических комплексах.

Именно перспектива глубоких преобразований природной среды на обширных территориях выдвигает перед экологами и биогеографами сложную, прогностическую по своей направленности проблему трансформированных "смятых биот". Сущность ее - анализ возникновения новых биологических комплексов, формирующихся на основе различных реакций организмов, разной "податливости" видов на антропогенные воздействия (механические, химические и биологические). При этом одни виды полностью выпадают из состава комплекса, другие сокращаются в числе или переходят в иные биотопы, изменяется их поведение, образ жизни и плодовитость, некоторые же, напротив, могут резко повышать свою численность, расселяться, занимая освободившиеся экологические ниши, мобилизуя свои биологические потенции и обнаруживая неожиданно ранее неизвестные свойства и потребности.

В этом сложном процессе изменения соотношения видов организмов в комплексе (биогеоценозе, экосистеме) на фоне трансформации свойств самих организмов (подчас с изменением их экологического профиля и функциональной роли) происходит рождение нового комплекса как нового качества (эмергентный признак), определяющего тенденции дальнейшего развития всей экосистемы.

Проблема "смятых биот" может быть легче понята, если позволить образное сравнение. Представим биоту (совокупности всех живых организмов: животных, растений и микроорганизмов) какого-либо региона, зоны или всей планеты в виде каучукового шарика, лежащего на ладони. Если при этом сжать пальцы, то в случае реального шарика никаких существенных изменений в нем не произойдет, останутся разве лишь отпечатки пальцев и незначительная деформация волокон. В случае когда деформирующие воздействия падают на биоту, то по прекращении их можно обнаружить уменьшение размера "шарика" биоты, происшедшее в результате гибели некоторых специализированных видов, не способных перенести резкие и быстрые изменения природной среды. Но и в том случае если "шарик-биота" окажется после антропогенных воздействий неизменным по размеру, то по своим качествам он может быть уже совершенно иным: одни виды выйдут из его состава, другие сократят свою численность и место (ареал), некоторые изменят свои свойства, наконец, окажутся такие, которые размножатся и займут пространство, освободившееся после первых, и, активизировавшись, начнут вытеснять коренные аборигенные виды. Функциональное равновесие исходного комплекса может быть глубоко и подчас ка-

тастрофически нарушенным, что уже само по себе служит предпосылкой для формирования новых связей и становления дочернего биогеокомплекса.

Проблема "смятых биот" оказывается, таким образом, одним из сложнейших биологических (этологических и физиологических) и эколого-ценотических исследовательских комплексов, тесно сопряженных с изучением индивидуального развития (его темпов и норм), ценозообразования и специфики эволюции органического мира в относительно нестабильной окружающей среде. При этом не следует забывать о географической обусловленности биологических процессов, о тех особенностях деформации биот, которые определяются "активным природным экраном" разных географических зон.

Следующая среди первостепенных проблем биосферы эпохи научно-технического прогресса - это интегральная проблема "целостности биологических систем". Она подразделяется на проблему "целостности индивида", т. е. целостности организма как саморазвивающейся системы, с ее прошлым, настоящим и будущим и закономерными нормами онтогенеза и физиолого-биохимических реакций и на проблему "целостности биогеоценоза", или элементарной экологической системы как основной единицы самовоспроизводящегося биопродуцирующего комплекса на Земле, который характеризуется зонально-географической обусловленностью его структурной организации.

Особое значение при этом имеет выявление условий устойчивости комплекса, динамичности схем его структурной организации, их регенерационной способности, целостности и надежности воспроизводительных механизмов экосистемы. Вопросы "целостности условий органической эволюции" непосредственно сопряжены с будущим биосферы и человечества, ее активнейшего агента, подверженного вместе с тем воздействиям окружающей среды, сказывающимся как на биологическом индивидууме, так и на социальных и географических группах, связи которых с природной средой хотя и не столь очевидны, но совершенно несомненны.

Явление биогенного расширения участков нарушения целостности биогеоценотического покрова

Нарушения структуры биогеоценоза, т. е. целостности биогеоценотического покрова, кратковременные или длительно поддерживаемые, имеющие источником естественную деятельность животных или некоторых растительных организмов, стихийные явления в абиотической среде или деятельность человека и влияние его хозяйства, вносят изменения в характер внутриценозных связей и пробуждают как регенерационные силы, так и

сукцессионные свойства комплекса. Последние выражаются не только в смене группировок взаимодействующих организмов, но и в виде закономерной цепи процессов в биогенном слое биосферы. При этом абиотические процессы нередко имеют биогенное начало. Именно деятельность организмов и характер их взаимодействий определяют тенденции сукцессионных процессов. Типы их следует считать географически обусловленными.

Вместе с тем наблюдения показывают, что существуют реакции биогеоценотических комплексов, одинаково проявляющиеся в различных природных зонах и представляющие собой, таким образом, универсальный изоморфный эффект, возникающий при повреждении биогеоценотической связи, что наиболее заметно выявляется в нарушении структуры комплекса. Такой универсальной реакцией биогеокомплекса на повреждение оказывается саморасширение участка повреждения, наступающее относительно быстро, и последующее наращивание, напластование новых биологических связей на пространстве, примыкающем к участку повреждения.

Выделяются два процесса, следующие один за другим, отличающиеся общим характером пространственного выражения, но различающиеся по составу взаимодействующих компонентов и по их топографическому выражению. Оба процесса приводят к расширению, как бы самопроизвольному "вспуханию" и радиированию зоны активных экологических перестроек, которые фокусируются в точке непосредственного нарушения биогеоценотического покрова. Первый процесс-нарушение в структуре биогеоценоза вызывает прежде всего начало новых биогеоциклов во внутриценотическом механизме, что может отражаться в явлениях ландшафтообразования, второй процесс - проявление новых биологических связей (или утрата некоторых из них), развивающихся на значительных пространствах и приводящих к различным биологическим последствиям (интродукция новых видов, эпизоотические явления и др.).

Биогенная и вместе с тем ценотическая природа описанного феномена не вызывает сомнений. Он может быть подтвержден многочисленными примерами сложных перестроек в окружающей среде, спровоцированных случайными или преднамеренными изменениями ее деятельностью людей.

Сущность явления заключается в том, что любое серьезное нарушение целостности биогеоценоза и, следовательно, биогеоценотического континуума (как, например, повреждение субстрата или структурного элемента комплекса - крон деревьев и т. п., устранение одного из активно функционирующих сочленов или ярусов ценоза) создает "условие новизны" хотя бы на минимальном пространстве, равном метру или долям метра, что определяет возможность проникновения на эту территорию (в недра исходного биогеоценоза) новых видов растений, животных и микроорганизмов и последующего проявления их специфической деятельности на площади, уже

превышающей размер первичного нарушения, ибо радиус влияния биологического агента обычно выходит за пределы точки его локализации. Затем зона деятельности этих новых видов как активных биологических агентов становится базой для дальнейших повреждений биогеоценоза под воздействием новых "оживших" абиотических процессов (ветровых и гидрологических или при продолжении цепи биогенных нарушений, поскольку деятельность новых видов оказывается условием проникновения дополнительных видов, сопутствующих первым), в результате чего участок первичного повреждения биогеоценоза спонтанно саморасширяется до известных экологически обусловленных пределов наподобие вспухающей, воспаленной раны.

В основе этого экологического явления лежат последовательные события: образование цепи биологических взаимодействий, перемежающихся включением и активизацией процессов в абиотической среде и в биоте, передача в некоторых случаях основной биорегуляторной роли от одних видов к другим и смена в связи с этим направлений и характера средообразовательного процесса. В качестве примеров могут служить: 1) средообразующая деятельность животных-землероев, сопровождающаяся циклическими изменениями среды, которые, как было показано в части I, обладают тенденцией к саморасширению до определенных пределов (в условиях Прикаспийской полупустыни это прежде всего размеры водосборной площади) и оставляют следы, долговременно существующие на земной поверхности (асимметричные серповидные западины в сусликовой полупустыне Северного Прикаспия, подкроновые бугры черного саксаула с сопутствующим зоофитокомплексом, рельеф "песчанково-эфедровых городков" в Каракумах, слепушонковые термитники в долине р. Сумбар и т. п.), и 2) нарушения в биогеоценологических связях, происходящие при массовых вторжениях новых видов организмов при естественном их расселении, при периодических нашествиях после массовых размножений (саранча и др.) и при случайных заносах и самоакклиматизации.

Явление "саморасширяющихся нарушений" широко проявляется в природе в районах хозяйственной и военной деятельности человека. Именно в этих условиях учет и прогнозирование специфики реакций поврежденных биогеоценозов в различных природных зонах совершенно необходимы при работах по освоению новых территорий, ибо размеры планируемой зоны нарушений в природе могут значительно саморасширяться и приводить к непредвиденным изменениям биогеокомплексов на обширных пространствах, влияя не только на экономический эффект освоения земель, но и на дальнейшую судьбу людей всей преобразуемой территории.

Наряду с нежелательными последствиями, которые нередко возникают при биогенном саморасширении участков повреждения биогеоцено-

ческого покрова, сам принцип "биогенного саморасширения изменений" может быть использован при разработке методов и форм биогеоэкологической мелиорации засушливых земель. При этом возможно моделирование зональной схемы на базе нового обогащенного видами биогеоценоза или, напротив, формирование биогеоэкологических структур по типу условно интразональных угодий. Самопроизвольное увеличение размеров зоны полезных изменений наблюдается на опытных участках ВНИИ каракулеводства на Карнабчуле (Узбекской ССР) в виде расширения площади искусственно созданных черносаксауловых насаждений за счет самосева саксаула и концентрации в лесополосах птиц и млекопитающих с соседних территорий и формирования, таким образом, обогащенного по сравнению с окружающей пустыней специфического биокомплекса черносаксаульников.

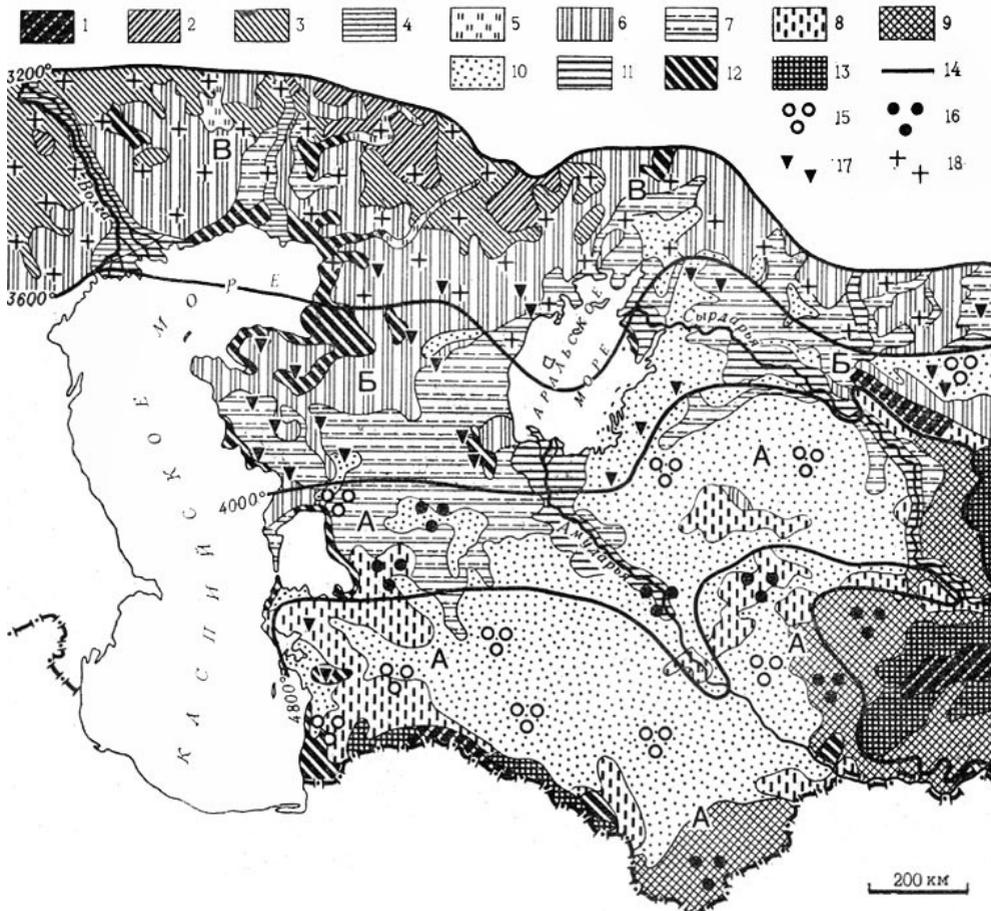
О биогеоэкологических принципах мелиорации пустынь

Зональные различия структурной организации биогеоценозов и их биопродуцирующих структур определяют своеобразие форм мелиоративного воздействия на природную среду, дифференцированного для каждой из аридных зон. В силу относительной малочленности состава и напряженности функциональных связей пустынные биогеоценозы характеризуются большой ранимостью и изменения, вносимые в них с целями улучшения и освоения их ресурсов, должны быть комплексными, предусматривающими сохранение или воспроизводство естественных первичных биогеоэкологических структур и условий проявления определенных конкретных типов зоогенной регуляции, которые обуславливают направление развития всего комплекса природных процессов и смену стадий биогеоэкологических циклов. Поэтому мелиоративная деятельность в аридных областях должна носить биогеоэкологический характер, соответствуя зональному типу структурной схемы коренных биогеоценозов в каждой природной зоне. Этот тип мелиорации правомерно называть биогеоэкологическим.

Биогеоэкологическая мелиорация в полупустынях (Прикаспий) может основываться, во-первых, на моделировании агротехническими средствами землеройной деятельности малых сусликов, изменяющих микрорельеф и поднимающих на поверхность подпочву. Так, глубокая вспашка приводит в годы с повышенным увлажнением к расширению площади расселяющихся участков и к увеличению объема и кормового качества фитопродукции на основе содействия процессам остепнения. Во-вторых, мелиоративная деятельность может представлять собой искусственное насыщение структурных элементов биогеоценоза группировками экологически дополняющих друг друга видов с повышенной хозяйственной (кормовой и т. п.) ценно-

стью. В-третьих, возможно увеличение биологической насыщенности комплекса путем создания дополнительной ярусности за счет введения куртин кустарников и деревьев (искусственные колки и лесополосы).

Рис. 34. Распространение основных географических типов дисперсии организмов и зональных типов биогеоценотических структур аридных земель. Растительные формации: переднеазиатские (1 - типчаковые, ковыльно-типчаковые и полынно-типчаковые среднеазиатские горные степи; 2 - полынно-типчаково-ковыльные и полынно-типчаковые степи - северная полупустыня; 3 - злаково-полынные степи - южная полупустыня); заволжско-казахстанские (4 - пойменные луга, кустарники и леса юга лесной и степной зон; 5 - галофитно-луговая, галофитно-степная и солончаковая растительность по озерным и другим котловинам степной зоны); туранские и прикаспийские (6 - полынные пустыни с участием солянковых; 7 - солянковыи пустыни, обычно в сочетании с полынными пустынями; 8 - эфемерово-полынные пустыни, иногда в сочетании с солянковыми; 9 - осоково-мятликовые эфемероидные сообщества; 10 - саксауловые и кустарниковые пустыни на песках, включая незаросшие пески; 11 - тугайная и высокотравная растительность пойм пустынной зоны; 12 - сочносолянковая растительность в сочетании с галофитными лугами и солончаками по засоленным депрессиям пустынной зоны); северопереднеазиатские (13 - сообщества из крупнотравных эфемероидов с участием нагорных ксерофитов). 14 - границы районов с суммой температур воздуха за период с устойчивой температурой выше 10°. Области распространения: А - 'агрегирующей' дисперсии организмов; Б - индивидуализирующей дисперсии организмов; В - нелIMITирующих или периодически лимитирующих форм дисперсии организмов. 15 - системы 'вложенных структур' биогеоценозов южных пустынь; 16 - 'воротниковых структур' (туранская подзона пустынь) - ксеромезофильный вариант биогеоценотической системы 'вложенных структур'; 17 - 'прислоненных структур' и несформированных ювенильных структур биогеоценозов северных солянковых пустынь, солончаков и территорий с нарушенным почвенно-растительным покровом (незакрепленные пески, эрозийные поля бедлендов, участки с техногенным грунтом и т. п.); 18 - 'комплексных структур' гетерогенных биогеоценозов полупустынь ('модуляционный тип')



В северных пустынях биогеоценоцетическая мелиорация может вестись в направлении моделирования структуры малых оазисов, существующих главным образом на основе использования накопленной атмосферной влаги на водосборных площадях или на артезианских водах. В южных пустынях с их разнообразием лито-эдафических и эколого-ценоцетических типов способы биогеоценоцетической мелиорации оказываются разнообразными. Однако наиболее перспективным следует считать создание многоярусных биогеоценозов со сложной структурой. Этот прием базируется на моделировании "системы вложенных структур" естественных биогеоценозов и использовании при районировании биогеоценоцетических работ данных по распространению зоны агрегирующей дисперсии организмов (см. рис. 34, 35).

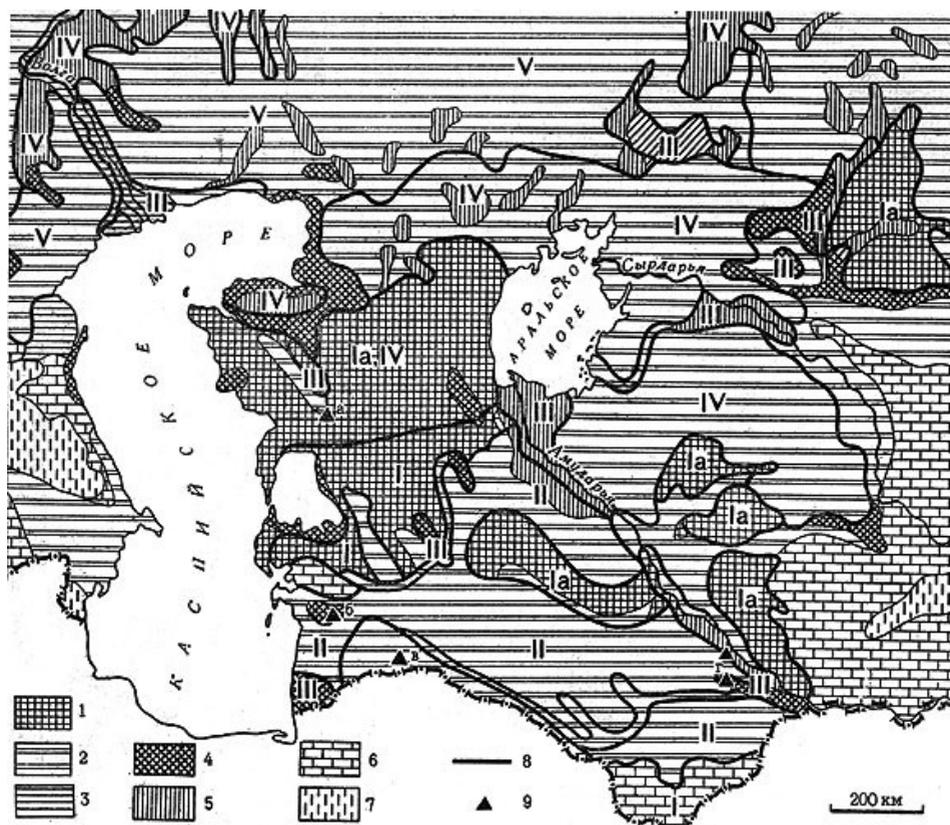


Рис. 35. Районы пустынь и полупустынь, перспективные для осуществления комплекса биогеоценотических мелиорации: I - методом ценозообразователя с повышенной яркостью (перспективно разведение черного саксаула в богарных условиях позднезимним посевом, а также чогона, кохии и полыней). Возможно создание 'лесо-пастбищных хозяйств'; Ia - методом ценозообразователя со спутниками (посадки черного и зайсанского саксаулов с подсевом изеня, кеурека и житняка сибирского и улучшение состава пастбищных видов растений). Возможно создание 'регенерационных территорий' и заповедника для восстановления популяций джейрана, аркала и дублирующей популяции кулана; II - методом ценозообразователя с повышенной яркостью и спутниками-псаммофитами (разведение белого саксаула, кандымов и черкезов; улучшение состава весенних эфемеров). Возможно создание 'системы микрооазисов'; III - методом интродуктивно-восстановительной мелиорации оазисных и дельтовых биоконплексов на основе обводнения районов, в прошлом более обеспеченных водными ресурсами, с применением дренажа почв и местами комплекса работ по их рассолению; IV - методом моделирования интразональных биоконплексов

на небольших по площади участках на основе орошения их водами с такыр-ных водосборов и из скважин; V - методом активизации почвенно-гидрологических процессов агротехническими средствами в богарных условиях, усиливающими локальные процессы остепнения, которые наблюдаются на примере результатов работы животных землероев. Геохимические ландшафты: 1 - гипсовый ($\text{Ca}^{2+} - \text{SO}_4^{2-}$); 2 - кальциево-натриевый (Ca^{2+} , Na^{2+}); 3 - солонцовый; 4 - карбонатный глеевый ($\text{Ca}^{2+} - \text{Fe}^{2+}$); 5 - карбонатный (Ca^{2+}); 6 - солоночно-сульфидный (Na^{2+} , SO_4^{2-} , Cl^- , H_2S); 7 - переходный от кислого к кальциевому ($\text{H}^+ - \text{Ca}^{2+}$), местами в комплексе с кислым (H^+) кальциевым (Ca^{2+}); 8 - границы районов, перспективных для осуществления комплекса биогеоценотических мелиорации; 9 - места предполагаемых заповедников (а - Устюрто-Мангышлакский; б - Балханский с узбойской регенерационной территорией; в - Сумбарно-Копетдагский; г - Келифский озерно-тугайный с Наразымтугаем)

Исходя из положения, что устойчивое улучшение природного комплекса может быть достигнуто только на основе комплексного воздействия, т. е. путем введения в биогеоценоз группы видов или вида-ценозообразователя, следует признать "биогеоценотическую мелиорацию" основным типом мелиоративной деятельности в засушливых зонах. В качестве научно-методических основ для разработки ее конкретных способов следует применять анализ: а) зональных типов биогеоценотических структур, ибо схема структурной организации определяет возможности пространственного соподчинения организмов и диапазон их непосредственной деятельности внутри ценоза; б) диапазона изменчивости биологических свойств, составляющих биоценоз видов, для выявления основных контактных возможностей их, обеспечивающих функционирование ценоценозов; в) современного, прошлого и потенциального ареалов зонально-типичных биогеокомплексов, в первую очередь ареала той или иной структурной схемы, а не составляющих ее видов.

Главное внимание при этом должно быть уделено ритмическим процессам, установлению последовательных стадий развития комплекса, явлениям зоогенной регуляции связей и сукцессионным процессам. Учитывая упомянутые здесь параметры сходства биологических явлений, удалось наметить несколько главнейших методов биогеоценотической мелиорации.

Методы, сохраняющие естественные структурные схемы зональных биогеоценозов, включают: метод ценозообразователя; ценозообразователя со средообеспечивающими видами-спутниками и метод замещения компонентов (новые виды или набор видов вводятся в состав комплекса и затем уже самостоятельно вытесняются местные менее продуктивные виды).

Методы, моделирующие схемы структуры азональных биогеоценозов (иногда зоогенного происхождения), включают: метод моделирования азональных схем биогеоценотической структуры; метод дополнений - введение в схему зональной структуры новых компонентов, существующих на основе применения агротехники и орошения.

Повышение "ярусности" структуры, т. е. искусственное увеличение биогеоценологических горизонтов и усложнение комплекса (где это возможно по климатическим условиям) - универсальный прием биогеоценотической мелиорации, применимый при осуществлении разных ее методов. Именно прием увеличения числа надземных ярусов растительного покрова путем посева древесно-кустарниковых пород в эфемеровой пустыне позволил достигнуть большого увеличения фитомассы и эффекта коренного улучшения пастбищ.

Перспективность географо-экологического и географо-ценологического подходов в исследованиях аридных земель убедительно показывает практические опыты по их освоению на основе улучшения состава фитоценозов и искусственного усложнения их структуры (увеличение естественной ярусности растительного покрова). Создание на пастбищах эфемеровой и полынной пустынь древесно-кустарниковых полос из черного саксаула, черкезов, кандымов и чогона обеспечивает резкое увеличение надземной фитомассы и возможность круглогодичного использования, таким образом, улучшенных пастбищ (Нечаева, Приходько, 1953, 1966; Сергеева, 1954; Шамсутдинов, 1959; Ибрагимов, 1975, и др.). Посадки черного саксаула и пустынных кустарников на стационаре Института пустынь АН ТССР в Кала-и-Море (Туркменская ССР), проводившиеся под руководством академика АН ТССР Н. Т. Нечаевой, и опыт посева древесно-кустарниковых пород с сопутствующими кормовыми травами (разные географические формы изеня, кеурек, терескен и др.) на площади 7 тыс. га на стационаре Всесоюзного научно-исследовательского института каракулеводства на Карнабчуле (Узбекская ССР), начатый Г. А. Сергеевой в 1949 г. и ныне осуществляемый коллективом под руководством З. Ш. Шамсутдинова, представляют собой сложный комплекс фитомелиоративных работ, который может рассматриваться как опытно-производственное осуществление одной из форм "ценологических мелиорации".

Эфемеровые пустыни, отличающиеся резко выраженной сезонностью фитопродуцирования, занимают только в Бадхызе и Карабиле на самом юге Туркмении около 3 млн. га. Если весенние урожаи трав здесь составляют 5-12 ц/га, то объем надземной фитомассы осенью и к зиме снижается до 1-3 ц/га. Зимой же пастбища в этих районах покрываются снегом, а полынные группировки, доступные копытным в этот сезон, занимают лишь 5-7% территории (Нечаева, Приходько, 1966). В этих условиях увеличение

сезона полноценного использования пастбищ оказывается первостепенной хозяйственно-практической задачей. Многолетними исследованиями Н. Т. Нечаевой и ее научного коллектива в Бадхызе были разработаны научные основы улучшения этих естественных пастбищ путем создания полынных и кустарниковых фитоценозов. При покрытии ими 20% территории емкость кормовых угодий предгорных пустынных пастбищ возрастает на 18%.

Следует иметь в виду, что потенциальная биологическая продуктивность многих типов природных угодий аридных земель значительно превышает средние наблюдаемые в естественных условиях нормы. Увеличение выхода полезной биопродукции может быть достигнуто путем дифференцированного применения зональных форм биогеоценологических мелиорации, соответствующих природным особенностям зоны и конкретного региона и моделирующих естественные схемы биогеоценологических структур.

Вместе с тем увеличение числа биогеоценологических ярусов и заполнение лакун и ниш в биогеоценозах представляют собой один из универсальных методов усложнения структуры и обеспечивают способ повышения продуктивности биогеокомплексов в пустынных зонах. Именно на основе этого приема в упомянутых выше опытах Института пустынь АН ТССР и ВНИИ каракулеводства было достигнуто трех-пятикратное увеличение фитопродукции предгорных пастбищ.

Уже эти немногие примеры только из одной области - улучшения естественных пастбищ посевами пустынных растений в богарных условиях - показывают, сколь тесно связаны, казалось бы, чисто теоретические вопросы изучения структуры и организации биогеоценозов и их зонально-географической типологии с практическими проблемами освоения аридных земель.

Принцип моделирования природно-зональных схем организации биогеокомплексов, исследование и затем воссоздание лучших, оптимальных биогеоценологических структур и введение в их состав функционально полноценных, хозяйственно используемых видов представляют собой, по нашему мнению, основной путь биоценологического улучшения природной среды пустынь, не нарушающий ее экологического равновесия, но мобилизующий недоиспользуемые пустынной биотой ресурсы зоны. Можно ожидать, что биологическая продукция во многих типах природных угодий пустынь Средней Азии, в особенности в зоне распространения агрегирующей дисперсии организмов и системы вложенных структур биогеоценозов, может быть увеличена в несколько раз, выше уровня наиболее высоких наблюдаемых в естественных условиях продукционных показателей, известных в аридных областях северного полушария (что, конечно, достижимо не повсеместно). Этой цели служит идея создания "полуоазисных комплексов"

в богарных условиях или при частичном орошении земель преимущественно в интересах животноводства.

Общая биомасса в искусственных "полуоазисных комплексах" южных пустынь и туранской подзоны может оказаться близкой к показателям ее в сухих саваннах или саваннах с древесной растительностью (соответственно 26,8 и 66,6 ц/га, по Bazilevich, Rodin (1966)).

Опыты на Карнабчуле по созданию древесно-кустарниковых насаждений на пустынных пастбищах, где черный саксаул, расселяясь самосевом, создает саванноподобные участки, доказали, как и эксперименты в Бадхызе, возможность трех-пятикратного увеличения биопродукции пустынных угодий (см. табл. 22).

Таблица 22. Урожайность естественных и улучшенных пастбищ на Карнабчуле (воздушно-сухой вес фитомассы, по И. О. Ибрагимову, 1975), ц/га

Тип естественного биогеоценоза	Типы искусственных биогеоценозов				
полынно-эфемерный комплекс предгорной пустыни	черносаксаульник полынный с эфемерами	черносаксаульник с изенем и эфемерами	черносаксаульник с изенем, полынью и эфемерами	черносаксаульник чогоновый с изенем, кеуреком, полынью и эфемерами	чогоновый изенник с кеуреком, полынью и эфемерами
3,6	10,4	18,9	16,9	33,4	24,1

Экономическая эффективность этого способа улучшения пустынных пастбищ оказалась весьма высокой. Если стоимость валовой продукции с 1 га естественных пастбищ составляет 9,28 руб., то с 1 га улучшенных пастбищ - 26,94 руб. (черносаксаульник на полыльнике с эфемерами) до 87,7 руб. (черносаксаульник с чогоном, изенем, кеуреком на полыльнике с эфемерами) при затратах на 1 га соответственно 18,32 и 60,86 руб. Окупаемость - через 3-5 лет. Чистый доход на 100 га на естественных пастбищах составляет 308 руб., а на искусственных, улучшенных, - 862-2684 руб. (Ибрагимов, 1975).

Одновременно с ростом насаждений происходит формирование всего биогеоценозического комплекса. В саксауловых зарослях подкороновая

растительность образует "воротниковые структуры", представляющие собой географический ("туранский") вариант системы "вложенных структур", типичной для биогеоценозов южных пустынь. Складывается дендрофильный саксауловый комплекс в населении птиц (шесть видов), где, однако, наблюдается замещение саксаулового воробья (*Passer ammodendron*), характерного для Каракумов, викарирующим видом - индийским воробьем (*Passer indicus*). Обогащается состав населения млекопитающих.

Биогеоэцотическая мелиорация - основа восстановления ареалов исчезающих видов животных аридных зон

Не вызывает сомнений, что повышение биологической продуктивности природных угодий засушливых земель представляет собой одну из центральных проблем природопользования в зонах пустынь и полупустыне. Восстановление численности и естественных ареалов видов крупных млекопитающих (кулан, джейран, бухарский олень, аркал) и промысловых птиц (рябки, дрофа-красотка, фазаны, турач) входит также в круг актуальных задач этой проблемы и должно основываться наряду с мероприятиями по охране существующих популяций ценных видов на проведении в жизнь системы биогеоэцотических мелиорации природных угодий, представляющей собой прежде всего комплексное восстановление экологических условий на значительных территориях. Именно это может служить основой для регенерации сократившихся ареалов ценных видов животных и растений и восстановления целостности и экологической полноценности биогеоэценозов.

Местами проведения системы биогеоэцотических мелиорации должны стать охранные зоны вокруг заповедников и специальные "территории для биоконплексной регенерации", выделяемые в пределах прежнего ареала исчезающего ценного вида и в районах, где деформированные биогеоэценозы еще восстановимы. Южная и юго-западная части Устюрта и юг Мангышлака перспективны для работ по восстановлению численности джейрана, аркала и кулана на основе создания "регенерационных территорий" с посадкой саксауловых полос при параллельном улучшении пустынных пастбищ подсевом кормовых трав и полукустарников (см. рис. 30). Кроме того, создание дублирующей популяции куланов (помимо бадхызской) представляется принципиально важным мероприятием для сохранения вида, поскольку возникновение "островных популяций" и "уникальность популяций" - это стадии исчезновения вида, характеризующиеся повышенной уязвимостью популяции и ухудшением качества генофонда.

Чинки Устюрта, Капланкыра, горный Мангышлак, хребты Большой Балхан и Кюрендаг с прилежащими участками равнины перспективны для

восстановления популяций аркала, кеклика, дневных хищных птиц и в отдельных участках - рябков, пользующихся подчинковыми водопоями. Создание Устюрто-Мангышлакского и Балханского заповедников представляет собой первоочередную задачу для охраны и восстановления популяций аркалов, джейранов, мест обитания гепарда, манула, степной кошки и охраны балобана, сипа, кекликов.

Заключение

Проблема жизни в пустынях сложна и многообразна. В этой книге автор имел возможность остановиться лишь на некоторых ее разделах и аспектах, в той или иной мере относящихся к задачам освоения пустынь, охраны их биологических ресурсов и научным основам прогноза изменений природной среды. Вместе с тем были затронуты принципы исследовательского подхода к изучению биогеоценотических комплексов и экологии видов в специфической среде засушливых зон.

Анализ характера распределения организмов в пространстве (тип их дисперсии), зависящий от сочетания климатических факторов и особенностей структурной организации биогеоценозов в различных зонах аридной области, очевидно, может быть ключом для понимания многих существенных закономерностей в развитии биоты пустынь, в том числе в условиях антропогенных воздействий. Эта мысль была побудительной причиной для выбора эфедро-саксаулового биогеоценоза южных пустынь и сусликового комплекса полупустыни в качестве природных моделей процессов формирования биогеоценотической структуры и сукцессии растительности. Далее были рассмотрены те стороны деятельности некоторых ландшафтных видов животных и растений, которые участвуют в регуляции биогеоценотических связей и определяют направление и характер циклического развития биогеокомплексов, оказываясь мощным фактором средообразования. В результате этих исследований удалось установить структурные схемы комплексов и биогеоценотические циклы эфедровых черносаксаульников Каракумов и стадии зоогенной сукцессии растительности Прикаспийской полупустыни.

Впервые рассматриваются в порядке их постановки проблема "активного природного экрана", заслуживающая специальной научной разработки в интересах прогнозирования изменений окружающей среды, проблема трансформированных ("смятых") биот и проблема "целостности природных систем, биогеокомплексов и индивидов", связанная с задачами исследования особенностей процесса органической эволюции в новых условиях сверхдинамичной среды.

В кратком изложении представлены закономерности расселения видов - явление, типичное для районов нового хозяйственного освоения. Создание Каракумского, Аму-Бухарского и других каналов вызвало расселение ряда гидрофильных и мезофильных видов птиц вдоль их трасс, а возникновение крупных озер и водохранилищ (Келифские озера, Хауз-Ханское водохранилище, обширный водоем в Сарыкамышской котловине и др.) привело к смещению больших масс пролетных и зимующих птиц от восточных бере-

гов Каспия в Каракумы, где наблюдаются многотысячные концентрации промысловых водоплавающих и возник новый район зимовок. Перераспределение же на пространствах пустынь многих видов влечет за собой глубокие изменения в биогеоценотических связях.

В заключение необходимо указать на три основные научно-практические, географо-биологические проблемы, возникающие при освоении аридных зон: повышение биологической продуктивности природных комплексов, биогеоценозов пустынь и отдельных видов организмов; обеспечение надежности биопroduцирующих систем на основе разработки и создания биологически устойчивых искусственных и "улучшенных естественных биогеоценозов"; расширение сферы жизни и хозяйственной деятельности в засушливых областях.

В круг вопросов этих проблем входят:

1. изучение объема и ритма биопroduцирования основных зональных типов биогеоценозов, качества биопroduкции и условий и форм естественной консервации органических веществ в природе (т. е. исследований "экологической судьбы" функциональных частей суммарной биопroduкции, миграции веществ и их утилизации в биогеоценозе);

2. улучшение состава комплексов растений и животных путем введения ценных, более продуктивных форм и видов и вытеснение (замена) ими видов менее продуктивных при сохранении естественной структуры биогеоценозов;

3. своевременная борьба с сорными видами, бурное расселение которых в антропогенных угодьях нередко препятствует воспроизводству первичной растительности и нарушает биогеоценотические циклы;

4. создание "регенерационных территорий" при крупных совхозах, колхозах и промышленных предприятиях и в охраняемых зонах вокруг заповедников. На этих участках должно осуществляться восстановление методами биогеоценотической мелиорации первичных комплексов в условиях их строго регламентированного хозяйственного пользования при регулярном биологическом контроле;

5. организация новых заповедников в разных зонах пустынь: Устюрто-Мангышлакского - в северных пустынях и в переходной полосе к южным по западному чинку Устюрта и в юго-восточных районах Мангышлака, включая впадину Карынжарык, где нуждаются в охране популяции аркалов, джейранов, гепардов, каракалов, туркестанских балобанов, белоголовых сипов и для создания дублирующей популяции куланов; Сумбаро-Копетдагского - на южных склонах Копетдага и по среднему течению р. Сумбар, где должны быть сохранены горные лесосады, арчевники и фриганная растительность; Балханского с Узбойским участком для охраны горно-пустынной фауны и создания регенерационных территорий по Узбою

для восстановления популяции джейрана и кулана; озерно-тугайного - в южной пустыне на озерах Келифского Узбоя с Наразым-тугаем, сохранившимся на р. Амударье, для охраны массовых зимовочных скоплений водоплавающих птиц и восстановления популяций бухарского оленя, джейрана, кабана и фазана.

Проблема обеспечения надежности условий биопродуцирования и сохранности биопродуцирующих систем включает, с одной стороны, исследования устойчивости биоценологических структур, их адаптационной лабильности и возможности введения в комплекс новых видов и целых дополнительных функциональных узлов. С другой стороны, к ней относится изучение физиологической устойчивости растений и животных в экстремальных условиях, приспособления их к перенесению гиперинсоляции, перегрева, недостатка влаги, избытка солей, голодания и исследование систем экологических и этологических адаптации. Особый раздел представляет изучение биологического кондиционирования среды и развития в этих условиях организмов.

Биогеокомлексы пустыни и слагающие их организмы представляют собой удобные модели для изучения адаптогенеза организмов, микроэволюционного процесса и биогеоценологических механизмов органической эволюции.

Проблема "расширения сферы жизни" предусматривает перенесение центра тяжести работ по освоению земель от оазисов культурной зоны в глубинные районы пустыни, где может осуществляться система биогеоценологических мелиорации, создание "полуоазисных угодий" в виде древесно-кустарниковых насаждений с параллельным строительством колодезной системы и артезианских скважин. Эти мероприятия могут обеспечить правильную эксплуатацию улучшенных пастбищ и будут содействовать обогащению животного мира (путем восстановления популяций диких видов копытных: джейранов, аркалов, куланов и промысловых птиц). Однако проведение этих работ потребует специальных предварительных исследований и конкретных порайонных научных обоснований.

Наряду с улучшением пастбищ в богарных условиях в глубинных районах пустынь в настоящее время осуществляется комплекс гидромелиоративных работ, базирующихся на крупном гидротехническом строительстве, создании каналов, водохранилищ и орошаемых полей (ежегодный прирост орошаемых земель в СССР достиг 1 млн. га). Эта деятельность будет в ближайшие годы расширена на основе проекта межбассейнового перераспределения стока сибирских и северных рек в целях обводнения срединного региона, засушливых земель Казахстана и Средней Азии. Подготовка этого грандиозного проекта потребует осуществить широкий круг сложных прогнозных исследований биогеографического и эколого-ценологического харак-

тера для области, равной Уз площади СССР, и разработку практических мер по сохранению и улучшению природных комплексов, охране животного и растительного мира, реакклиматизации и акклиматизации ценных видов, организации ондатровых и иных промысловых хозяйств и созданию охраняемых территорий в зоне обводнения.

Проблема расширения сферы жизни в пустынях включает изучение земель древнего орошения в целях их вторичного использования и вопросы восстановления биогеокомплексов на нарушенных ("бросовых") приоазисных территориях.

Важным условием проведения эколого-биологических исследований в пустынях должно быть использование природных моделей, зонально-географических и биогеоценотических подходов и принципов, которые реализуются самой природой в специфических феноменах, наблюдающихся в экстремных зонах (концентрации организмов в "зонах вторичного оптимума", развитие явлений краевого эффекта, система эколого-функциональных агрегаций близких видов, выступающих в биогеоценотических связях как единое функциональное образование, флуктуации границ ареалов видов птиц в полупустынях и др.).

Само пространство пустынь в ходе их освоения должно пониматься как "ресурс-условие" размещения промышленности, традиционных, но укрупненных и модернизированных форм сельскохозяйственного производства и нового населения с его трудовой, бытовой и культурной деятельностью. Запасы природных ресурсов аридных зон, мобилизуемые в интересах людей, с самого начала должны использоваться планомерно и строго регламентированно. Оценка биотических потенций засушливых земель позволяет рассматривать пустыни в качестве важного экологического резерва биосферы, слабо используемого пространства и еще не выявленных в полной мере возможностей биопroduцирующих систем. В этом смысле пустыни, как и Мировой океан, приобретают значение одной из надежд человечества.

Литература

Абатуров Б. Д., Зубкова Л. В. Норы малых сусликов и их роль в формировании западного микрорельефа почв Северного Прикаспия. - "Почвоведение", 1972, №5.

Алисов Б. П. Климатические области и районы СССР. М., 1947.

Алисов Б. П. Климат СССР. М., 1956.

Бабаев А. Г. Приоазисные пески как объект сельскохозяйственного освоения. - "Проблемы освоения пустынь", 1971, №4.

Бабаев А. Г. Оазисные пески Туркмении и пути их освоения. Ашхабад, 1973.

Базилевич Н. И., Чепурко Н. Л. и др. Биогеохимия и продуктивность черносаксаульников юго-восточных Каракумов. - "Проблемы освоения пустынь", 1972, №5.

Бостанжогло В. Н. Орнитологическая фауна арало-каспийских степей. Материалы к познанию фауны и флоры Росс. имп. отд. зоол., вып. 11. М., 1911.

Варшавский С. Н. Географическая изменчивость курганчиков малого суслика, ее связь с возрастом поселений и историей расселения вида. - "Бюлл. МОИП", т. 65, отд. биол., вып. 5, 1960.

Викторов С. В. Охрана природы пустынь в связи с их освоением. - "Проблемы освоения пустынь", 1969, №3.

Воронов А. Г. Влияние грызунов на растительный покров пастбищ и сенокосов. - Сб. "Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР". М., 1954.

Воронов А. Г. Роль биоценологической характеристики территории в биогеографических исследованиях. - "Вестн. МГУ" № 1, сер. геогр., 1964.

Гептнер В. Г. Зоогеографические особенности фауны пустынь Туркестана и ее происхождение. - "Бюлл. МОИП", т. 47, отд. биол., вып. 5-6, 1938.

Гептнер В. Г. Пустынно-степная фауна Палеоарктики и очаги ее развития. - "Бюлл. МОИП", т. 50, отд. биол., вып. 1-2, 1946.

Герасимов И. П. Черты сходства и различия в природе пустынь. - "Природа", 1954, №2.

Гладков Н. А. Заметки об орнитологической фауне культурных участков Туркестана. - "Бюлл. МОИП", нов. сер., т. 47, отд. биол., вып. 5-6, 1938.

Глазовская М. А. Технология и проблемы ландшафтно-геохимического прогнозирования. - "Вестн. Моск. ун-та" №1, сер. геогр., 1968.

Григорьев А. А. О географических радиационных рубежах и характеристиках радиационных условий горизонтальных физико-географических зон. - Сб. "Проблемы физической географии", вып. 12, 1946.

Грубов В. И. Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л., 1959.

Дементьев Г. П. О систематическом положении туркменского балобана. - "Уч. зап. МГУ", вып. 83, сер. биол., 1945.

Дементьев Г. П. Птицы Туркменистана. Ашхабад, 1952.

Долгушин И. А. О фауне птиц полуострова Мангышлак. - "Изв. АН Каз. ССР", т. 63, сер. зоол., вып. 8, 1948.

Емельянов А. Ф. Обзор взглядов на историю формирования биоты центральноазиатских пустынь. - Сб. "Насекомые Монголии", вып. 1. Л., 1972.

Залетаев В. С. Опыт анализа зонально-географических особенностей фауны птиц северных пустынь Закаспия (Мангышлак, Бузачи, Западный Устюрт). - "Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши". Львов, 1957.

Залетаев В. С. Соотношения сезонных аспектов в авифауне пустынь и полупустынь Закаспия и Прикаспия. - "Уч. зап. МГУ", вып. 197, Орнитология, 1958.

Залетаев В. С. Географические типы зимовок птиц и некоторые вопросы охраны водоплавающих на южных морях СССР. - Сб. "Охрана природы и заповедное дело в СССР", вып. 6. М., 1960.

Залетаев В. С. Каспийский филин. - Сб. "Орнитология", вып. 7, 1962.

Залетаев В. С. Природная среда и птицы северных пустынь Закаспия. М., 1968.

Зарудный Н. Орнитологическая фауна Закаспийского края (Северной Персии, Закаспийской области, Хивинского оазиса и равнинной Бухары). - "Материалы к познанию фауны и флоры Росс, имп.", т. 1, 1896.

Ибрагимов И. О. Эколого-биологическое обоснование создания высокопродуктивных пастбищ из смеси кустарников, полукустарников и трав на подгорных равнинах Узбекистана. Автореф. канд. дисс. Фрунзе, 1975.

Исаков Ю. А., Воробьев К. А. Обзор зимовок и пролета птиц на Южном Каспии. - "Труды Всесоюзного орнитологического заповедника Гасан-Кули", вып. 1, 1940.

Карелин Г. С. Путешествие Г. С. Карелина по Каспийскому морю. - "Записки имп. Русск. геогр. об-ва", т. 10, 1883.

- Кашкаров Д. Н., Коровин Е. П.** Жизнь пустыни. М., 1936.
- Ковда В. А., Кунин В. Н.** Контролируемая среда для освоения пустынь. - "Природа", 1970, №8.
- Крыжановский О. Л.** Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М. - Л., 1965.
- Кунин В. Н.** Местные воды пустынь и вопросы их использования. М., 1959.
- Лавровский А. А.** О расселении некоторых видов животных и изменении их ареалов в связи с современной регрессией Каспийского моря. - Сб. "География населения наземных животных и методы его изучения". М., 1959.
- Лавренко Е. М.** Микрокомплексность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. - "Тр. Бот. ин-та АН СССР", сер. III (Геоботаника), вып. 8, 1952.
- Левина Ф. Я.** Растительность полупустыни Северного Прикаспия и ее кормовое значение. М. - Л., 1964.
- Лобова Е. В.** Почвы пустынной зоны СССР. М. - Л., 1960.
- Минашина Н. Г.** Орошаемые почвы пустыни и мелиорация. - Автореф. докт. дисс. М., 1972.
- Мурзаев Э. М.** Сравнительный анализ природных условий засушливых районов Средней Азии. - Сб. "Вопросы географии". М. - Л., 1956.
- Неручев В. В.** Новые данные о птицах нижней Эмбы и приэмбаинских пустынь. - "Орнитология", вып. 9. М., 1968.
- Нечаева Н. Т., Приходько С. Я.** Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии. Ашхабад, 1966.
- Нургельдыев О. Н.** Экология млекопитающих равнинной Туркмении. Ашхабад, 1969.
- Оловяникова И. Н.** Водный режим растительности солонцового комплекса Прикаспия и условия лесоразведения. - Сб. "Искусственные насаждения и их водный режим в зоне каштановых почв". М., 1966.
- Орлов М. А.** Изменения почвообразовательных процессов пустынь Средней Азии под влиянием орошения. - Сб. "Сельскохозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана". Ташкент, 1934.
- Орлов М. А.** О сероземах и оазисно-культурных почвах. - "Труды САГУ", сер. VII, вып. 6, 1937.
- Петров М. П.** Типы пустынь Азии. - В кн. "Природные условия" животноводство и кормовая база пустынь". Ашхабад, 1963.
- Петров М. П.** О классификации пустынь земного шара. - "Изв. Всесоюз. геогр. об-ва" №6. Л., 1969.
- Петров М. П.** Пустыни земного шара. Л., 1973.

Роде А. А., Польский М. Н. Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства. - "Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева", т. 56. М., 1961.

Родин Л. Е. Саксаульная и кустарниковая пустыни. - В кн. "Растительный покров СССР" (Пояснительный текст к "Геоботанической карте СССР". М: 140000000), т. 2. М. - Л., 1956.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологического круговорота веществ в основных типах растительности. М. - Л., 1965.

Ротшильд Е. В. Смена растительности на колониях больших песчанок в Северных Кызылкумах. - "Бюлл. МОИП", нов. сер., отд. биол. г., т. 63, вып. 5, 1958.

Рустамов А. К. Птицы пустыни Каракум. Ашхабад, 1954.

Стальмакова В. А. Млекопитающие Репетекского песчано-пустынного заповедника и прилегающих районов Каракумской пустыни. - "Тр. Репетекской песчано-пустынной станции", т. III. Ашхабад, 1955.

Федорович Б. А. Некоторые основные положения о генезисе и развитии рельефа песков. - "Изв. АН СССР" № 6, сер. геогр. и геофиз., 1940.

Федорович Б. А. Зональность эолового рельефообразования. - В кн. "Развитие и преобразование географической среды". М., 1964.

Ходашова К. С., Динесман Л. Г. Роль сусликов в формировании комплексного почвенного покрова в глинистой полупустыне Заволжья. - "Почвоведение", 1961, №1.

Ходашова К. С. Природная среда и животный мир глинистых пустынь Заволжья. М., 1960.

Эверсманн Э. А. Естественная история Оренбургского края, т. 3. СПб., 1866.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М., 1960.

An Inventory of Geographical Research in Desert Environment, VI-Inventory of Research on Vegetation of Desert Environments. Tucson, Arizona, 1967.

Arid lands. A geographical appraisal. UNESCO. London - Paris, 1966.

Arid lands in perspective. Tucson, 1969.

Arid lands in transition. Publ. No 90. AAAS. Washington, 1970.

Bazilevich N. J., Rodin L. E. The biological cycle of nitrogen and ash elements in plant communities of the tropical and subtropical zones. Forestry Abstracts, 1966, 27, p. 357-368.

Biogeography and Ecology in Australia. Den. Gaaga, 1959.

Biology of deserts. London, 1954.

Buxton P. A. Animal life in deserts. London, 1923.

Chepurko N. L., Bazilevich N. J. et al. Biogeochemistry and Productivity of Haloxyloneta ammodendroni in South-Eastern Karakum Desert. "Eco-physiological Foundation of Ecosystems Productivity in Arid Zone". Leningrad, 1972.

Cloudsley-Thompson I. L. The Earth's increasing deserts. "New Scientist", 2, No 29, 1957.

Cloudsley-Thompson I. L., Chedvic M. J. Life in Deserts. London, 1967.

Deserts of the world. Tucson, 1969.

Eco-physiological Foundation of Ecosystems Productivity in Arid Zone. International Symposium, USSR. Leningrad, 1972.

Fisher J. The Fulmar. London, 1952.

Food, Fiber and Arid Lands, 1971.

Gabriel A. Die Wüsten der Erde und ihre Erforschung. "Verstandl. Wissenschaft. Naturw. Abt.", 76, 1961.

Gerasimov I. P. On arid and semi-arid regions of the USSR and their geographic analogues. Moscow, 1955.

Gladkov N. A. Birds of Mangyshlak peninsula (Caspian). "Ibis", vol. 99, 1957.

Goor A. Y. and Barney C. W. Forestry planting in arid zones. New York, 1968.

Dresch I. A propos d'une classification des deserts. 20-th Intern. Geogr. Congress. London, 1964.

Hüe F. et Etegecopar R-D. 1957. Les Pteroclidides.

"**L'Oiseau Rev. franc. Orn**", vol. XXVII, 1957.

Kalenov G. S. 1972. The Ecology of Haloxylon ammodendron Bge. in the Karakum Desert. "Eco-physiological Foundation of Ecosystems Productivity in Arid Zone". Leningrad, 1972.

Leopold A. S. The desert. New York, 1962.

Mackworth-Praed C. H., Grant C. H. Birds of Eastern and North Eastern Africa. Handbook of birds. Ser. I, Vol. 1. London - N. Y., 1952.

Meigs P. Distribution of arid homoclimates. Maps No 392, 3939. UNESCO, Paris, 1952.

Meigs P. Arid and semi-arid climatic types of the world. Proc. VIII General Assembly, XVII Congr. Intern. Geogr. Union. Washington, 1957.

Meinertzhagen R. Birds of Arabia. London, 1954.

Monod Th. Deserts. In: "Ecosystems and biological productivity". Pull. UJCN, nov. ser., No 4, p. II. Paris, 1954.

Moreau R. E. The Birds Fauna of Africa and its Islands. London - N. Y., 1966.

Pond A. W. The desert world. New York, 1962.

Richter L. Inseln der Sahara. Leipzig, 1957.

Richter N. Auf dem Wege zur schwarzen Oase. Leipzig, 1958.

Schiffers H. Die Sahara. Stuttgart, 1950.

Shamsutdinov Z. Sh. Productivity of artificial black saxaul plantings in arid zone of Uzbekistan. "Eco-physiological Foundation of Ecosystems Productivity in Arid Zone". Leningrad, 1972.

Stamp L. D. Urbanisation in arid land. In: "Land use in semiarid Mediterranean climates". UNESCO. Paris, 1964.

Systems Analysis in Ecology. London - N. Y., 1966.

Vaurie Ch. The birds of the Palearctic fauna. A systematic reference. Washington, 1965.

Watt K. E. F. Community Stability and the Strategy of Biological Control, "Can. Entomol", No 97, 1965.

Westing A. H. Ecocide in Indochina. "Natural History", March, 1971.

Zaletaev V. S. The Zonal Analysis of the desert Avifauna in the Middle Asia and Kazakhstan and the Zonal Concepts in Zoogeography. "Proceeding. XV International Ornithological Congress". Gaaga, 1970.

О книге

Введение

Часть I. Пустыни как среда жизни

Эколого-зоологическое изучение пустынь и биогеоценотические аспекты исследований

Направления и этапы

Принципы биогеокомплексных исследований

Пустыни, их типы и распространение

Типы пустынь

Зональные особенности биогеоценозов

Биогенные средообразующие процессы

Зоофитовзаимодействия в регуляции средообразующих процессов

Морфоструктура биогеоценоза эфедровых черносаксаульников восточных каракумов

Зоогенная регуляция элементов структурной организации эфедро-саксаулового биогеоценоза в условиях песчаной пустыни

Рельеф "песчанково-эфедровых городков" как совокупный итог зоофитогенного и эолового формирования поверхности песчаных пустынь

О зональной специфичности процессов зоогенного средообразования

Зоогенная сукцессия растительности "сусликовой полупустыни" Северного Прикаспия

О некоторых биогеоценотических и зонально-ландшафтных параметрах зоогенного средообразования в аридных зонах

Биогеографические и экологические феномены экстремных зон жизни и вопрос о зональной самостоятельности южных и северных пустынь

Часть II. Распространение и экология птиц и млекопитающих (на примере избранных видов)

Распространение и экология птиц северных пустынь Закаспия

Туркестанский балобан (*Falco cherrug coatsi* Dem.)

Филин (*Bubo bubo* L.)

Казахский филин (*Bubo bubo turcomanus* Eversmann, 1835)

Каспийский филин (*Bubo bubo gladkovi* Zaletaev, 1962)

Восточный чернобрюхий рябок (*Pterocles orientalis arenarius* Pall.)

Большеклювый зуек (*Charadrius leschenaulti* Less.)

Особенности распределения птиц в пустынных горах (проникновение равнинных птиц в аридные горы)

Распространение и экология некоторых видов млекопитающих

Гепард (*Acinonyx jubatus venations* Griffith, 1821)

Манул (*Felis manul* Pall, 1778)

Барханный кот (*Felis margarita* Loche, 1858)

Джейран (*Gazella subgutturosa* Gldenstaedt, 1780)

Часть III. Современные изменения природных комплексов и животного мира пустынь и вопросы их охраны

Трансформация природных комплексов пустынь

Формирование животного населения каналов и водохранилищ в пустынях и закономерности расселения видов

Типы и стадии расселения и закономерности движения численности расселяющихся видов

Новые зимовки птиц в обводненных районах пустынь

Географо-ценотические и экологические проблемы природной среды в условиях научно-технического прогресса

О биогеоценотических принципах мелиорации пустынь

Заключение

Литература