



**Уральский
федеральный
университет**

имени первого Президента
России Б.Н.Ельцина

**Институт
естественных наук**

**Т. А. РАДЧЕНКО
Ю. Е. МИХАЙЛОВ
В. В. ВАЛДАЙСКИХ**

БИОГЕОГРАФИЯ

Учебное пособие



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
УРАЛЬСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ ПЕРВОГО ПРЕЗИДЕНТА РОССИИ Б. Н. ЕЛЬЦИНА

Т. А. Радченко, Ю. Е. Михайлов, В. В. Валдайских

БИОГЕОГРАФИЯ

Курс лекций

Рекомендовано методическим советом УрФУ
в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся
по программе бакалавриата по направлениям подготовки
05.03.06 «Экология и природопользование»,
05.03.04 «Гидрометеорология»

Екатеринбург
Издательство Уральского университета
2015

УДК 574(075.8)
P159

Рецензенты:

кафедра географии и методики географического образования
Уральского государственного педагогического университета
(заведующий кафедрой кандидат географических наук, доцент
О. Ю. Гурьевских);

Г. П. Сикорская, доктор педагогических наук,
кандидат географических наук (Уральский государственный
профессионально-педагогический университет)

Научный редактор

Г. И. Махонина, доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры экологии Института естественных наук УрФУ

Радченко, Т. А.

P159 Биogeография : курс лекций : [учеб. пособие] / Т. А. Радченко,
Ю. Е. Михайлов, В. В. Валдайских ; [науч. ред. Г. И. Махонина] ;
М-во образования и науки Рос. Федерации, Урал. федер. ун-т. —
Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2015. — 164 с.

ISBN 978-5-7996-1540-6

Учебное пособие включает 16 лекций, посвященных основным разделам
биогеографии — ареалогии, учению о флоре и фауне, основным биомам Земли.
Определения и формулировки даны с позиций современной биогеографии.
Приводятся иллюстрации и ссылки на литературные источники.

Предназначено для студентов бакалавриата, обучающихся по направле-
ниям «Экология и природопользование», «Гидрометеорология», может быть
полезным биологам, изучающим зоогеографию и географию растений.

УДК 574(075.8)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предметом биогеографии является исследование размещения организмов и сообществ в пространстве и важнейшие закономерности пространственной структуры и динамики растительного покрова и животного населения планеты в целом и ее отдельных регионов. Значение биогеографии особенно возросло в последнее время, когда большинство стран провозгласили на конференциях ООН по окружающей среде и развитию переход к реализации концепции устойчивого развития мирового сообщества. Эта концепция основывается на стратегии экономического развития, обеспечивающей сбалансированное решение социально-экономических задач и проблем сохранения благоприятной окружающей среды. Биогеография оказывается одной из тех наук о Земле, данные которых необходимы для разработки стратегии развития мирового сообщества на ближайшую перспективу, решения сложных проблем природопользования и охраны ресурсов биосферы.

Появившиеся в последние годы учебные пособия по биогеографии основное внимание уделяют общим теоретическим проблемам науки и, кроме того, часто содержат обширный материал, по существу относящийся к экологии. Большинство учебников предполагает также предварительное основательное знакомство студентов с разнообразными группами растений и животных. Цель данного пособия — сжатое изложение основных разделов современной биогеографии, касающихся главным образом географического распределения живых организмов по поверхности планеты. Оно будет полезным при знакомстве с более фундаментальными учебниками и научными трудами по биогеографии. Лекции позволят ориентироваться в современном обширном биогеографическом материале, будут способствовать формированию у студентов компетенций, необходимых для самостоятельного исследования и поиска собственных решений в предстоящей научно-практической деятельности.

Лекция 1

НАУКА БИОГЕОГРАФИЯ

1.1. Предмет, задачи и методы биогеографии

Биогеография — наука о закономерностях географического распространения и размещения живых организмов и их сообществ на Земле. Возникнув на стыке географии, биологии и экологии, биогеография исследует законы и причины распределения отдельных таксонов и синтаксонов на планете с учетом современных физико-географических условий и геологической истории. «Она сосредоточена на такой важной стороне жизни, как необходимость пространства для ее проявления... Начинается биогеография с хорошего знания живых объектов» [Мордкович]. Биогеография входит в цикл биосферных наук. Основная ее задача — установление причин и закономерностей географического распределения отдельных таксонов и синтаксонов в пространстве. Специфика биогеографии состоит в сравнительно-географическом подходе к интерпретации данных и получении комплексных сопряженных сведений об органическом мире. Основные объекты биогеографии — ареалы, биоты (флоры, фауны) и биомы.

Предметная область биогеографии отражена в рис. 1.1. В зависимости от разных подходов можно выделять разные разделы науки [Там же]:

- с позиций естественной классификации организмов в состав биогеографии входят такие разделы, как зоогеография, география растений, грибов, микроорганизмов и география сообществ. Эти науки четко отличаются по объектам изучения, но, поскольку организмы тесно взаимосвязаны и обитают совместно, цели и методы зоогеографии и фитогеографии принципиально сходны. И хотя таксономическое и экологическое разнообразие животных гораздо выше, работы по зоогеографии немыслимы без строгой привязки к характеру растительности. По сути, развитие именно этих наук сделало возможным появление основных положений биогеографии;

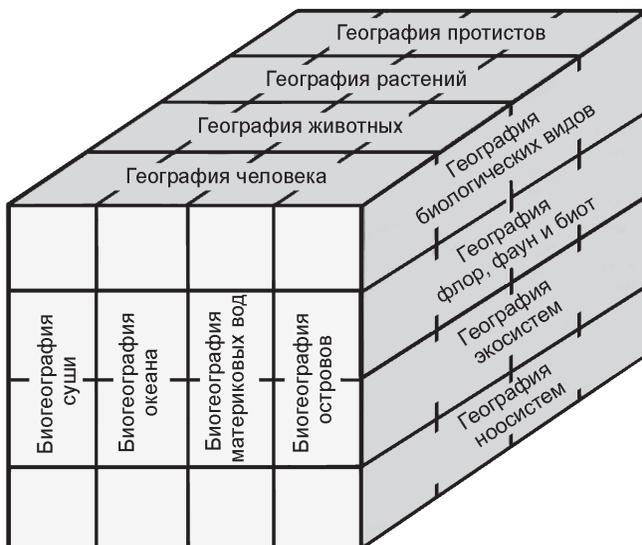


Рис. 1.1. Предметная область биогеографии [Мордкович]

- исходя из физических характеристик среды обитания можно выделять такие разделы, как биогеография суши, морская биогеография, биогеография островов, внутриконтинентальных водоемов;
- учитывая уровень взаимодействия живых организмов между собой и с абиотической средой, выделяют географию биологических таксонов (ареалогию), географию флор, фаун и биот (флористика, фаунистика), географию сообществ и экосистем, а также «ноосистем», т. е. систем жизнеобеспечения, созданных человеческим интеллектом заново или с использованием диких природных элементов.

Общая биогеография включает следующие разделы:

- хорологию (или ареалогию) — изучение географических ареалов отдельных таксонов и синтаксонов, их изменение во времени и причины формирования;
- географию отдельных флор, фаун и биот;
- географию сообществ и экосистем — закономерности их размещения в пространстве и особенности продукционного процесса в разных климатических условиях;
- историческую биогеографию.

В биогеографии широко используются сравнительно-географический, описательный и картографический методы, основанные на количественных учетах, а также вспомогательные методы смежных наук, таких как биология, экология, геохимия, археология, палеонтология, палеогеография, а также ряд методов, связанных с культивированием, интродукцией и селекцией.

Современная биогеография изучает причины распространения отдельных таксонов и сообществ по земному шару и роль общегеографических факторов, территории эндемизма; выясняет закономерности распределения массы живого вещества по планете; занимается совершенствованием принципов биогеографического районирования и проблемами, связанными с антропогенным влиянием на биомы и биоты. Знание особенностей распространения организмов и количественных закономерностей распределения их внутри ареала представляет теоретическую основу рационального использования и охраны ресурсов растительного и животного мира в связи с особенностями географической среды. Развиваются новые направления науки, такие как нумерическая биогеография, викариантная и дисперсионная и т. д.

1.2. История науки

Рассмотрим историю развития биогеографии, взяв за основу ее периодизацию по А. Г. Воронову [Воронов].

И т а п, первоначального накопления отрывочных биогеографических сведений (предыстория), длился довольно долго, вплоть до начала XVI в. Уже много веков назад люди обладали знаниями об окружающем мире, которые позволяли им выживать, давали пищу и одежду. Прежде всего это были сведения о распространении животных и растений. Первые упоминания о растениях и животных можно найти в легендах, мифах, древних книгах и наскальных рисунках, хотя количество видов растений и животных, известных в древности, было весьма незначительным. Так, у Гомера (между XII и VIII вв. до н. э.) упоминаются 63 растения, а в сочинениях «отца медицины» Гиппократ (460–377 гг. до н. э.) — 236. Число известных видов животных было еще меньшим. Описание отдельных видов растений и животных можно найти в трудах географа Страбона (63 г. до н. э. — 24 г. н. э.), Аристотеля и Гай Плиния

Старшего 23–79 гг. н. э. В трудах ученика Аристотеля и отца ботаники Теофраста (372–287 гг. до н. э.) описано около 500 видов растений и встречаются даже некоторые ботанико-географические обобщения, преимущественно касающиеся влияния среды на растительность. В основном древним ученым был известен только ограниченный в пространстве и однородный в географическом отношении участок земного шара — Средиземноморье. Накоплению сведений о растительном и животном мире других регионов Земли значительно способствовали завоевательные походы Александра Македонского (VI в. до н. э.) и римлян (III в. до н. э. — IV в. н. э.).

В эпоху Средневековья продолжалось постепенное накопление фактов о распространении животных и растений, однако часто наряду с научными сведениями приводились и фантастические. Известный ученый того времени *Альберт Большатадский (Великий)* (1193–1280), последователь Аристотеля, обобщил современные ему сведения о растениях и животных в энциклопедии, что способствовало распространению ботанических и зоогеографических знаний. В конце этого периода сведения о растительности и животном мире Земли значительно пополнились благодаря путешествиям Марко Поло (1254–1324).

Этот этап связан с зарождением и формированием капитализма в феодальных странах Европы, сопровождавшимся расширением связей между разными странами. Поиски морского пути в Индию привели к крупным географическим открытиям. Из дальних стран стали доставляться дикие животные и растения, зачастую совершенно не похожие на уже известные. Возрос интерес к изучению природы и своих стран. Появляются ботанические сады: в 1309 г. — в Салерно, в 1333 г. — в Венеции, в 1525-м — в Падуе и т. д. Лука Гини изобрел способ гербаризации: возникают хранилища засушенных растений («зимние сады»), развивается искусство гравюры, издаются многочисленные сочинения с изображениями и описаниями растений. Зверинцы, существовавшие задолго до этого периода, пополняются экзотическими животными; позже многие из них преобразуются в зоологические сады.

С начала XVI в. постепенно накапливается огромный материал по систематике животных и растений, становится известным большое количество новых видов. В XVIII в. шведским ученым *Карлом Линнеем*, основоположником научной систематики, была создана

известная «Система природы» (1735), позволившая разобраться в накопленном к тому времени материале и систематизировать его. К. Линней обосновал систему соподчиненных номенклатурных категорий, ввел двойные названия растений и животных (бинарную номенклатуру) и описал значительное число новых видов растений и животных с указанием их распространения.

В XVIII в. участились экспедиции по изучению природы, в том числе флоры и фауны России. В основанной в 1724 г. Петром I Российской академии наук Географический департамент с 1758 г. возглавлял Михаил Васильевич Ломоносов. «Именно М. В. Ломоносову потомки должны быть благодарны за плодотворную идею организации грандиозных академических экспедиций в 1768–1774 гг., которые изучали природу отдаленных окраин России под руководством В. И. Беринга, П. С. Палласа, И. Лепехина, В. Ф. Зуева и многих других известных географов» [Абдурахманов и др.]. Натуралист Иоганн Георг Гмелин, член Петербургской академии наук, в 1733–1743 гг. исследовал области к востоку от Байкала и бассейн Лены. Он первым обратил внимание на то, что Западная и Восточная части Сибири отличаются одна от другой, и границу между ними провел по Енисею. Одной из первых физико-географических монографий, включавших многочисленные сведения о животных и растениях, была книга Степана Петровича Крашенинникова «Описание земли Камчатки» [1756]. Огромный вклад в развитие биогеографии внес российский академик *Петр Симон Паллас* (1741–1811). Он совершил ряд путешествий и собрал огромный фактический материал по фауне и флоре востока европейской части России, а также Сибири и других территорий. Описал 283 новых вида растений. Большое внимание П. С. Паллас уделял особенностям обитания и распределения животных. Он является автором первой сводки по позвоночным животным России, занимался также экологическими исследованиями.

Один из блестящих представителей науки конца XVIII в., автор многотомной «Естественной истории» *Жорж Луи Леклерк Бюффон* (1707–1788), высказал ряд важных биогеографических положений, например о распределении животных и растений по поверхности планеты в зависимости от размещения моря и суши; в то же время он отстаивал точку зрения теории катастроф, утверждая существование семи геологических эпох, разделявшихся

гигантскими катастрофами, уничтожавшими органический мир предыдущей эпохи. Правда, Ж. Бюффон не признавал полного уничтожения видов, пытаясь примирить библейские сказания с данными геологии и палеонтологии, он допускал выживание части видов и последующее пополнение за счет нового творения. В законченном виде теория катастроф была сформулирована в начале XIX в. *Жоржем Кювье* (1769–1832). Согласно этой теории творец создает органический мир каждой геологической эпохи, затем происходит катастрофа и все животные гибнут, после чего происходит новый акт творения. Ж. Кювье был выдающимся систематиком, сравнительным анатомом и палеонтологом. Он впервые разработал принцип корреляции частей организма — основу закона соподчинения органов и функций.

В 1777 г. немецкий ученый *Эберхард Август Вильгельм фон Циммерман* (1743–1815) опубликовал книгу «*Specimen zoologiae geographicae*», где изложил сведения о миграциях животных и ввел термины «биогеография» и «географическая зоология». Биогеография, по Э. Циммерману, изучает различные части земного шара с точки зрения их животного населения, а вторая занимается установлением причин распространения животных. Задачами биогеографии Э. Циммерман считал объяснение современного и прошлого распространения животных, определение центров расселения.

В целом этот этап был периодом бурного развития систематики и накопления материалов по флоре и фауне. Лишь после того как были систематизированы данные по составу флор и фаун разных стран и установлены различия отдельных регионов земного шара, мог встать вопрос о причине этого разнообразия и могли появиться попытки его объяснения. Ботанико-географические и зоогеографические наблюдения, а иногда и обработка материалов производились одними и теми же учеными, поэтому часто четкого разграничения интересов ботаников и зоогеографов не наблюдалось. Период накопления флористических и фаунистических данных при господстве религиозных представлений о сотворении мира продолжался с начала XVI до конца XVIII в. Труды Ж. Бюффона, Э. Циммермана и П. С. Палласа в биогеографии были заложены ряд направлений.

III этап. Крупнейшим ученым этого периода был *Александр Фридрих Вильгельм Гумбольдт* (1769–1859). Его знаменитое

произведение в тридцати томах «Путешествие в равноденственные области Нового Света в 1799–1804», написанное на основе наблюдений, сделанных им во время продолжительного путешествия по Южной и Центральной Америке (совместно с Э. Бонпланом), можно по праву отнести к основополагающим трудам. А. Гумбольдт обнаружил связь между климатом и характером растительности, сделал попытку установления ботанико-географических областей, развивал экологическое направление. В 1829 г. А. Гумбольдт по приглашению царя Николая I организовал экспедицию в Россию — на Урал, Алтай, Семипалатинск, Омск, Оренбург, Астрахань. Он является основоположником географии растений, геофизики, гидрографии и сравнительной климатологии.

После работ А. Гумбольдта бурными темпами стали развиваться ботанико- и зоогеографические исследования. В ботанической географии наметились четыре основных направления работ. Во-первых, появилось значительное число сводок по флоре различных районов земного шара, в том числе первая четырехтомная «Флора России» К. Ф. Ледебура (1841–1853). Во-вторых, сравнение статистических данных по флорам различных регионов земного шара привело к развитию флористического районирования. В-третьих, изучение влияния факторов современной среды на растительный покров в целом и на отдельные виды растений, а также исследование способов расселения растений составили предмет экологической ботанической географии. Наконец, в-четвертых, стали разрабатываться вопросы исторической ботанической географии. Блестящим ученым, работавшим в это время, был швейцарский ботаник Альфонс Декандоль (1806–1893), который указывал на необходимость тщательного изучения современных видовых ареалов с учетом условий окружающей среды — основного и надежного материала для флористического районирования. Он отрицал необходимость учета исторических данных, но требовал осторожности в их использовании. А. Декандоль является одним из основоположников географии растений и учения о происхождении культурных растений.

Важным результатом биогеографических исследований данного периода явился труд Л. Шмарды «Географическое распространение животных» (1853) — сводка всех известных тогда сведений по распределению фауны и развитию экологического

направления в биогеографии. Экологический подход к изучению животного мира развивал и профессор Московского университета Карл Францевич Рулье (1814–1858), которого с полным правом можно назвать одним из основателей экологии. Учение о зональном распределении животных разработано Н. А. Северцовым (1827–1855) [Наумов].

К концу этого периода большинство ученых отказываются от теории катастроф, во многих работах появляются мысли о постепенной эволюции облика Земли. В 1832 г. увидела свет книга английского геолога Ч. Лайеля (1797–1875) «Основы геологии». Ч. Лайель показал, что лик Земли менялся не катастрофически, а постепенно и для изменения поверхности земного шара вовсе не требуется гигантских катастроф или иного вмешательства. Изучения процессов, протекающих на Земле в настоящее время, достаточно для суждения о тех же процессах прошлых геологических эпох. Поэтому причинами резких изменений в составе ископаемых фаун Ч. Лайель считал вековые колебания суши и моря и вызванные ими переселения животных. Он утверждал, что фауны прошлых геологических периодов генетически связаны друг с другом, — эта точка зрения получила наименование «принцип актуализма».

Из работ, где нашел воплощение принцип актуализма, нужно назвать книгу английского биогеографа, развивавшего историческое направление, *Эдуарда Форбса* (1815–1854), посвященную происхождению фауны и флоры Британских островов, «О связи между распределением существующей фауны и флоры Британских островов и геологическими изменениями в эпоху делювия» (1846). Автор объяснял сходство британской и континентальной фауны и флоры существованием в геологическом прошлом связей между островами и континентом.

Таким образом, к середине XIX в. развились основные направления ботанической географии и зоогеографии и были созданы обобщающие ботанико-географические и зоогеографические работы при господстве теории катастроф (конец XVIII — середина XIX в.).

IV этап связан прежде всего с выдающимся английским ученым *Чарльзом Дарвином* (1809–1882). В своем труде «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859) он доказал эволюционное преобразование видов, основываясь на всех достижениях биологии того времени, в том числе ботанической

географии и зоогеографии. Географическое распространение растений и животных рассматривалось им как важный фактор в теории происхождения видов. Идея о том, что каждый вид возникает в какой-либо одной области и при благоприятных условиях начинает из нее расселяться, пока не встретит на своем пути препятствий к расселению, явилась чрезвычайно плодотворной и оказала большое влияние на развитие биогеографических исследований.

В XIX в. в ботанико-географическом отношении были изучены обширные территории земного шара. В области экологической ботанической географии появилась «Растительность земного шара» А. Гризебаха (1872), содержащая анализ распределения растительности в зависимости от климата, а также «Экологическая география растений» датского ботаника Йоханнеса Эугениуса Варминга (1896). Одним из основателей российской фитогеографической школы был выдающийся ученый Андрей Николаевич Бекетов. Его учебник «География растений» (1896) содержит характеристику растительности земного шара по областям, анализ исторических причин современного распространения растений и сведения о влиянии среды обитания на растения.

Большое влияние на зоогеографию последарвиновского периода оказала работа английского зоолога *Филитта Латли Склэтера* (1829–1913). На основе изучения распространения семейств, родов и видов птиц он предложил зоогеографическое деление суши на шесть областей — Палеарктическую, Эфиопскую, Восточную, Неоарктическую, Неотропическую и Австралийскую. Его схема с теми или иными изменениями применяется и современными зоогеографами. Другой крупный английский зоолог и зоогеограф — знаменитый сподвижник Ч. Дарвина, самостоятельно пришедший к идее естественного отбора, Альфред Рассел Уоллес (1823–1913) — в работе «Географическое распространение животных» (1876) обобщил весь накопленный зоогеографический материал, в том числе и палеонтологические данные. Он подробно характеризует области, предложенные Ф. Склэтером, каждую делит на подобласти на основе детального учета и истории происхождения их фаун.

Во второй половине XIX в. и в первые десятилетия XX в. в науке получило преобладающее значение историческое направление. Большое значение имели труды Андрея Николаевича Краснова (1862–1915), развивавшего это направление в фитогеографии.

Он рассматривал современный растительный покров как результат медленного отмирания и перерождения флор. Исторический принцип в ботанической географии широко разрабатывался и немецким ботаником Адольфом Энглером. Наряду с этим первая половина XX в. ознаменовалась усилением связи биогеографии с экологией. Проблему происхождения культурных растений разрабатывал Николай Иванович Вавилов (1887–1943), ботаник и географ, являвшийся организатором ботанико-агрономических экспедиций, охвативших большинство континентов.

В э т а п (вторая половина XIX — начало XX в.) — период бурного роста биогеографических, ботанико-географических, зоогеографических и экологических исследований на основе теории Дарвина. Характеризуется развитием биогеографии как единой науки (вторая половина XX — начало XXI в.). Начиная с конца 60-х гг. интерес к биогеографическим исследованиям резко вырос. Развиваются новые направления. Особое направление, выделившееся еще в 60-е гг., — островная биогеография — заложено в работах Престона (1962) и Макартура и Уилсона (1967).

Современная биогеография переживает период бурного развития и поиска новых путей и концепций. Основными ее чертами являются сложность взаимодействия разных направлений и проблемы, связанные с уточнением терминологии. Существует значительное расхождение в понимании содержания и задач биогеографии за рубежом и в отечественной науке. За рубежом биогеография ближе к ее классическому варианту, изучает основные фаунистические и флористические регионы суши и их историческое развитие, в отечественной науке наблюдается отчетливое смещение интересов в сторону экологии.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Особенности биогеографии как науки, ее связь с биологией, географией и экологией.

Основные разделы биогеографии, принципы их выделения.

Исторические периоды развития биогеографии.

Основоположники биогеографии и их основные обобщения.

Русские ученые, внесшие большой вклад в развитие биогеографии.

Современные проблемы биогеографии.

Лекция 2

«ВСЮДНОСТЬ ЖИЗНИ»

Важнейшим свойством живого вещества является его способность распространяться по земной поверхности и быстро занимать (осваивать) все свободное пространство. В. И. Вернадский [Вернадский] назвал это свойство «всюдностью жизни». Постоянное «давление жизни» на неживую природу приводит к тому, что в течение всего геологического времени живое вещество заселяло максимально возможное пространство на нашей планете. Эта способность может быть связана как с интенсивным размножением, так и со способностью организмов интенсивно увеличивать поверхность своего тела (например, площадь листьев растений, длину корневых систем) или численность образуемых ими сообществ. Еще Ч. Дарвин рассчитал, что потомство одной бактерии, которая делится каждые 20 мин, через 36 ч покроет весь земной шар слоем толщиной 30 см, а еще через 2 ч — слой в 2 м [Гиляров]. Но в реальности этого не наблюдается и каждый вид занимает на земной поверхности определенную область (ареал).

В. Г. Мордкович [Мордкович] ключевое значение придает следующим географическим свойствам жизни: *локализации*, т. е. выбору собственного конкретного места в пространстве для взаимодействия с факторами среды; *экспансии* — стремлению разведать потенциальную территорию своего влияния; *колонизации*, т. е. освоению пустующих земель; *оккупации* — захвату чужой, уже занятой, территории; *конгруэнции* — способности уживаться с другими видами в рамках единой территории; *коммунальности*, т. е. образованию неразделимых взаимосвязанных коадаптивных композиций биоты. Решающее значение при этом имеют биологические свойства организмов. Потенциальные возможности видов к распространению различны и зависят от двух факторов — способности к размножению (плодовитости) и способов распространения.

2.1. Способность к размножению

Различия в плодовитости разных видов колоссальны и подробно рассмотрены Ж. Леме [Леме]. Среди бактерий, цианобактерий и протистов можно найти редкие в природе примеры экспоненциального роста численности, промежутки между последовательными делениями может составлять всего несколько минут.

Грибы размножаются в основном спорами, после прорастания которых образуется мицелий, способный через несколько дней произвести новую массу спор. Так, паразитирующий на кукурузе гриб *Sclerospora* может за сезон порождать около 6 млрд спор на одно растение в день.

Мохообразные и сосудистые споровые (Cruptogamae) также производят огромное количество спор. Например, плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*) и тропический папоротник *Trichomanes radicans* дают почти 30 млн спор в год.

У семенных растений органы распространения очень разнообразны: семена, плоды, соплодия, вегетативные отростки или почки и даже целые растения. Их общее название — диаспоры. Количество диаспор, образуемых на одном стебле в год, сильно варьирует в зависимости от вида. У одноцветковых растений с крупными семенами (лесная анемона, купальница, пион) оно мало, а у видов с мелкими семенами — огромно. Например, некоторые виды орхидей образуют многие десятки миллионов семян.

Среди яйцекладущих животных количество отложенных яиц сильно варьирует. Например, речной рак откладывает обычно 250 яиц, а травяной краб (*Carcinus moenas*) — свыше 100 тыс. Среди насекомых все рекорды побивает матка термитов (рис. 2.1): она кладет по одному яйцу в секунду в течение всей жизни.

Треска откладывает более 4 млн икринок в год, сельдь — от 8 до 75 млрд, в то время как пресноводные рыбы гораздо менее продуктивны.

Дикие птицы отличаются очень малыми кладками: пара диких уток кладет в год 10–16 яиц, а некоторые виды — лишь одно яйцо.

У млекопитающих численность детенышей в помете варьирует от одного (приматы, китообразные, летучие мыши) до 20 (серая крыса), однако это количество может возрастать. К тому же мелкие млекопитающие достигают половой зрелости уже через несколько месяцев, а слон — лишь к 16 годам.

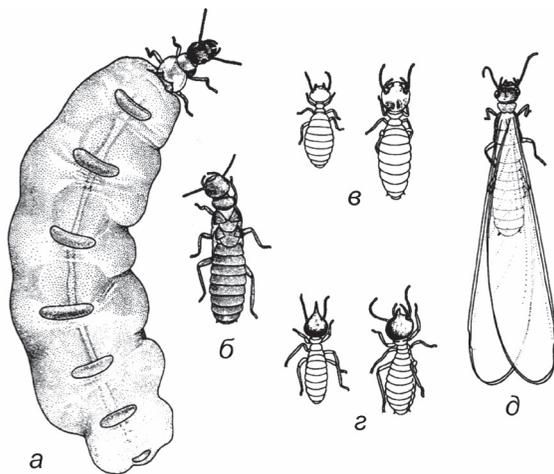


Рис. 2.1. Касты термитов *Nasutitermes exitiosus*:

a — царица; *б* — царь; *в* — малый и большой рабочие; *г* — малый и большой солдаты; *д* — крылатая особь [Gullan, Cranston]

Виды, широко распространенные на Земле, обычно очень плодовиты. Однако высокая плодовитость далеко не всегда влечет за собой широкое распространение. Например, семена орхидей могут прорасти, лишь вступив в симбиоз с грибом определенного вида, который для этого должен присутствовать в почве по соседству. Поэтому в естественных условиях проращение орхидей происходит очень редко. Из огромного количества яиц, откладываемых маткой термитов, многие не достигают стадии имаго, а большинство особей в термитнике — неплодовитые рабочие и солдаты.

Необыкновенная плодовитость многих видов почти полностью компенсируется эквивалентной гибелью под действием неблагоприятных факторов среды, паразитов, хищников, и это обеспечивает относительную стабильность их численности. У сельди только из одной икринки на тысячу, а у макрели только из четырех икринок на миллион развиваются мальки, и далеко не все они достигают зрелости. Здесь уместно вспомнить известные лекции Н. В. Тимофеева-Ресовского, прочитанные им в 1964 г. в Свердловске. И классический вопрос о том, «сколько белуг оставляет одна самка белуги на будущие поколения, принимая во внимание, что самка белуги может выметать за свою жизнь около 20 миллионов

икринок. Так вот, нечего думать, а нужно отвечать — двух. Пара белуг... оставляет в среднем, статистически, после себя пару, потому что... если бы каждая пара оставляла на следующее поколение только два с половиной индивида, мир очень быстро заполнился бы белугами и им было бы негде жить, как и всем прочим» [Тимофеев-Ресовский].

2.2. Способы распространения организмов

Распространение — это перемещение индивидуумов, их диаспор или личинок. Оно может быть пассивным, если обеспечено внешним агентом, и активным, когда организм обеспечивает свое распространение какими-либо способами передвижения [Леме].

Пассивное распространение. Эффективность пассивного распространения сильно зависит от особенностей агентов переноса и степени адаптации распространяющихся организмов.

1. Некоторые формы не используют внешние источники энергии для распространения. Это тяжелые семена (барохоры), которые либо разбрасываются на небольшое расстояние при разрыве плода (дрок, бальзаминовые), либо погружаются в почву при помощи плодоножек, как арахис (автохоры). Сюда же относится вегетативное размножение при помощи корневищ, столонов или луковиц. В этих случаях формы распространяются лишь на небольшие расстояния, но зато население оказывается относительно плотным и, таким образом, хорошо защищенным от конкуренции других видов.

2. Распространение при помощи ветра, или анемохория, обеспечивается разнообразными приспособлениями. К ним относятся:

а) легкость зачатков: цисты простейших и коловраток, споры грибов, споровых растений, пылевидные семена орхидей. Одно семя орхидеи-эпифита *Dendrobium attenuatum* или нашей лесной орхидеи *Goodyera repens* весит 0,006 мг, а семя альпийского рододендрона — 0,025 мг. Перенос этих микроскопических зачатков при помощи ветра очень эффективен. В 1883 г. извержение вулкана Кракатау, расположенного в 40 км от берегов Явы, привело к полной стерилизации этого острова. А его первыми поселенцами стали слоевцовые (Thallophyta), мохообразные, папоротники, затем орхидеи. Дальнейшую историю заселения острова Кракатау хорошо описывает и иллюстрирует П. Фарб [Фарб];

б) крылатые (крылатки) или оперенные диаспоры (летучки). Крылья могут быть частью семени, плода, чашечки, прицветника;

в) распространение соцветий, целых растений или животных.

У растений этот способ наблюдается в пустынных и степных районах: например, «иерихонская роза» (*Anastatica hierochuntica*) с каменистых плато Сахары, а также курай (*Salsola kali*) и верблюжья колючка (*Alhagi camelorum*), называемые местными жителями «перекатипале». Иногда сильные ветры могут перемещать на громадные расстояния насекомых. Ураганы вызывают знаменитые «лягушачьи» и «рыбные» дожди, подобные наблюдавшимся в Марксвилле (США) в 1949 г. Благодаря таким дождям возможно заселение изолированных водных бассейнов.

3. Проточные пресные воды являются природным агентом переноса водных организмов (гидрохория). Примером нашего плавающего растения служит водяной гиацинт (*Eichhornia crassipes*). Его родина — воды тропической Америки. Размножается он вегетативно, оторвавшиеся и унесенные столоны, ветви и листья могут дать начало новым поселениям. Завезенный в качестве декоративного растения в 1888 г. во Флориду, он распространился до Виргинии и в 1920 г. достиг Калифорнии. В 1890 г. был привезен на Яву, откуда распространился по Индонезии, а затем проник в Австралию, на Филиппины, в Японию и на Гавайские острова. После его появления в 1902 г. в Ханое он колонизирует индокитайские воды, а в 1905 г. захватывает весь остров Цейлон. Неизвестно, когда это растение было привезено в Африку, но оно распространилось подобно чуме от Родезии до Камеруна. Таким образом, его ареал, будучи исходно ограниченным, становится пантропическим благодаря способности к расселению (правда, при первоначальном участии человека).

4. Морские течения переносят не только водоросли и планктон, но и диаспоры наземных растений. Но, для того чтобы подобный способ распространения привел к расширению ареала вида, необходимо соблюдение ряда условий:

а) диаспоры должны долго находиться на плаву, чтобы пройти расстояние между двумя берегами;

б) морская вода не должна нарушать способность к прорастанию;

в) вид должен проявить способность к прорастанию и внедрению на новом берегу. Такой способ миграции пригоден лишь для

литоральных растений, например кокосовой пальмы. Эта пальма только таким путем заселила многие острова Тихого океана. Напротив, огромная масса семян и плодов, выбрасываемых реками в море, погибают.

5. Распространение при помощи животных, или зоохория, встречается очень часто. С помощью подвижных животных могут распространяться бактерии, споры, цисты. Например, перемещение мухи по стерильной питательной среде сопровождается появлением колоний бактерий. Так же и яйца, мелкие животные, диаспоры растений могут быть перенесены на самые различные расстояния в зависимости от того, какое животное служит переносчиком.

Особенно велика роль перелетных птиц. Благодаря голенастым и водоплавающим перелетным птицам широко распространились многие болотные и водные виды. Семена путешествуют либо в их пищеварительном тракте, либо погруженными в приставший к лапкам ил.

Распространение в фекалиях может быть эффективным только в том случае, если семена не теряют способность к прорастанию под действием пищеварительных соков. Особенно большое значение такой тип распространения имеет при заражении деревьев цветковыми растениями-паразитами (например, омела).

С помощью животных, имеющих шерстный покров, распространяются диаспоры, снабженные такими приспособлениями, как шипы, прицепки, липкий секрет и т. п.

Среди беспозвоночных известны в качестве активных переносчиков многие виды муравьев (мирмекохория). И хотя пройденные муравьями расстояния ничтожны, все же в результате вокруг муравейников образуются особые небольшие цветники.

6. Человек, начиная с доисторических времен, становится все более и более эффективным агентом распространения:

а) в качестве сознательного агента распространения он расширил ареал, занимаемый культурными растениями и домашними животными;

б) будучи невольным агентом распространения, человек случайно ввел в новые области множество видов. Растения и животные часто расселяются при помощи транспорта. Железные дороги везде окружены поясом рудеральной флоры, а корабли переправили в Новый Свет черную и серую крысу. Вместе с культурными

растениями ввозились и их паразиты, например, мучнистый червец *Icerya purchasii*, который, выйдя из Австралии, занял весь мировой ареал цитрусовых, включая даже Абхазию.

Активное распространение. Активное распространение сыграло большую роль в расселении видов, которые способны быстро и длительно передвигаться. Среди водных видов это китообразные, среди наземных — волк (*Canis lupus*), среди крылатых — перелетная саранча (*Locusta migratoria*).

Активные перемещения могут принимать характер массовых миграций (перелеты саранчи и бабочек, перемещения больших колоний мелких грызунов — леммингов и серых крыс). В некоторых случаях эпизодические массовые миграции (которые следует отличать от сезонных) могут привести к внедрению вида на новую территорию.

Чемпионом среди мигрантов по праву считается североамериканская бабочка монарх (*Danaus archippus*), которая регулярно перемещается из Канады в Центральную Америку. В конце лета эти бабочки собираются в стаи и направляются на юг, преодолевая порой свыше 3000 км. Летят они днем со скоростью примерно 35 км/ч по строго определенным маршрутам и зимуют в некоторых лесных массивах Мексики и соседних стран. Мириады бабочек облепляют ветви деревьев, и ветви сгибаются под их тяжестью. Климат в этих местах идеален для монархов: здесь высокая влажность и не бывает засухи, температура практически постоянна, почва остается теплой. Весной монархи покидают мексиканские леса и летят на север. В Канаде они откладывают яйца, из которых появляется новое поколение. Перезимовавшие бабочки после этого погибают. Летом одно за другим появляются на свет два поколения бабочек, они держат курс дальше на север, а осенью мигрируют на юг, в Мексику, где когда-то зимовали их предки. Миграция монархов до сих пор остается неразгаданной тайной природы.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Кто ввел понятие «всюдность жизни», как вы его понимаете? Какое отношение это понятие имеет к биогеографии?

Какими двумя противодействующими факторами определяется область распространения любого живого организма?

Ответьте на классический вопрос: «сколько белуг оставляет одна самка белуги на будущие поколения»? Поясните ответ.

Чем отличаются пассивный и активный способы распространения живых организмов?

Приведите примеры анемохории. Какие приспособления к ней имеются у разных видов растений?

Приведите примеры зоохории. Какие приспособления к ней имеются у разных видов растений?

Приведите примеры, когда человек выступил в качестве сознательного агента распространения конкретных видов растений и животных?

Приведите примеры, когда человек выступил в качестве невольного агента распространения конкретных видов растений и животных?

Лекция 3

АРЕАЛОГИЯ

3.1. Арел и его границы

Каждый биологический вид встречается в природе только в тех условиях, в которых он может нормально существовать и размножаться. *Часть земной поверхности или акватории, в пределах которой достаточно длительное время постоянно встречаются популяции определенного вида или другой систематической группы живых организмов, называется географическим ареалом.*

Ареал каждого вида индивидуален и неповторим, он объединяет все конкретные местонахождения особей данного вида и является основным объектом биогеографии, географии растений, зоогеографии. Ареалы всех видов какого-либо рода образуют ареал рода. Ареал семейства складывается из ареалов всех его родов. Наиболее полно и хорошо изучены ареалы хозяйственно ценных видов растений и животных. Понятие ареала у животных имеет свои особенности. Строго говоря, его можно применять только к тем видам, которые живут на одной и той же территории весь год и здесь же размножаются. Для мигрирующих видов выделяют область распространения (обитания), включающую область миграций и область размножения (ареал в узком смысле слова). Например, у серой славки в Европе наблюдается область размножения, а тропическая Африка — это область миграций. Ареалы бывают естественные и искусственные.

История формирования любого ареала тесно связана с историей вида. Зарождаясь на какой-то ограниченной территории, вид начинает расселяться до тех пор, пока факторы среды не ограничат его распространение. Все факторы среды образуют разные сочетания, изучением их влияния на организмы занимается наука экология. С биогеографической точки зрения наиболее важным фактором, определяющим границы ареала, является климат. Достижение видом климатических рубежей, далее которых невозможно нормальное воспроизводство, является пределом для его

дальнейшего распространения. Границы ареала могут быть обусловлены длиной дня, среднегодовыми суммами положительных температур, изотермой самого холодного или самого теплого месяца, мощностью снежного покрова, водным балансом территории и проч. Примером климатически обусловленной границы является северная граница ареала бука лесного, распространению которого препятствуют низкие зимние температуры (рис. 3.1).

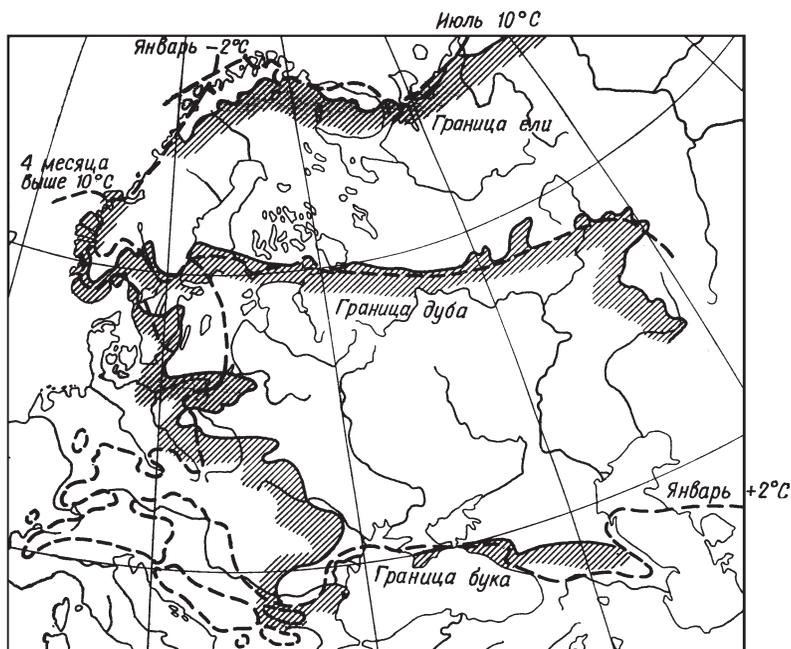


Рис. 3.1. Северная граница ареалов ели (*Picea abies*) и дуба (*Quercus robur*) и восточная — бука лесного (*Fagus sylvatica*) в сопоставлении с климатическими линиями (пунктирные линии) [Вальтер, 1982]

Преградами могут быть также особенности строения земной поверхности — границы моря для сухопутных растений, крупные равнины для обитателей скал, горные хребты для равнинных видов. Меньшее значение имеет эдафический фактор, или субстрат конкретного местообитания; на размещение организмов могут влиять влагоемкость и засоленность почв, рН, содержание кальция, а также свойства воды как субстрата. Границы ареала

могут определяться и биотическими факторами, в первую очередь взаимоотношениями организмов. Например, травянистые виды растений темнохвойных лесов могут расширять свой ареал только за счет пространства, уже заселенного темнохвойными породами деревьев. Необходимой предпосылкой расселения таких видов растений, как клюква и росянка, является наличие сфагновых мхов. Растения-паразиты связаны ареалами с хозяином. Тесно связаны ареалы кедровых сосен и птицы кедровки, распространяющей их семена [Толмачев, 1974]. Некоторые экологические преграды не являются непреодолимыми, но наличие их тормозит расселение вида.

В последние тысячелетия появился такой мощный фактор формирования ареалов, как деятельность человека. Распространение семян возделываемых растений и расширение их ареалов началось с появлением скотоводства и земледелия. Вслед за человеком происходило расселение культивируемых и рудеральных растений, а также животных-синантропов, таких как серая крыса и домовая мышь. Другой аспект влияния деятельности человека — это сокращение площадей ареалов или полное их уничтожение при истреблении видов или разрушении первичного растительного покрова и мест обитания животных.

3.2. Типология ареалов

Сравнение разных ареалов позволяет выявить общие закономерности их структуры и динамики. Несмотря на разнообразие мест происхождения, возраста и факторов, лимитирующих существование видов, каждый ареал может быть охарактеризован с точки зрения его формы, географической приуроченности, размеров, направления изменчивости и особенностей размещения особей.

1. Ареалы различны по своим очертаниям независимо от размеров. В идеале, при отсутствии препятствий к размножению вида, каждый ареал вида может иметь форму круга. В реальности же, в зависимости от непрерывности, традиционно выделяют две группы ареалов — сплошные и дизъюнктивные или разорванные, состоящие из нескольких частей. О сплошном ареале можно говорить в том случае, если расстояние между двумя его фрагментами не превышает такого, на которое вид может

распространиться естественным путем за время жизни одного-двух поколений. Один из типов сплошного ареала — ленточный или линейный, вытянут вдоль рек, побережий морей или горных хребтов, например, ареал растений рода подбел (*Petasites*), встречающихся на песчаных наносах рек, ареалы пресноводных рыб, животных литорали. Бассейновые ареалы ограничены одной стоково-водосборной системой. В северном полушарии общие очертания ареалов некоторых видов имеют большую протяженность в направлении с запада на восток, чем с севера на юг, поскольку при продвижении с запада на восток нет таких резких климатических изменений, как при продвижении с севера на юг.

Дизъюнктивные (разорванные) ареалы состоят из нескольких частей (рис. 3.2). Причинами дизъюнкций могут быть изменения климата, история земной поверхности и деятельность человека. К появлению дизъюнкций приводит вымирание вида на некоторой части его прежнего сплошного ареала. Большой дизъюнктивный ареал, состоящий из отдельных мелких фрагментов, близких по размерам, обозначается как *д и с п е р с н ы й а р е а л*, а если части

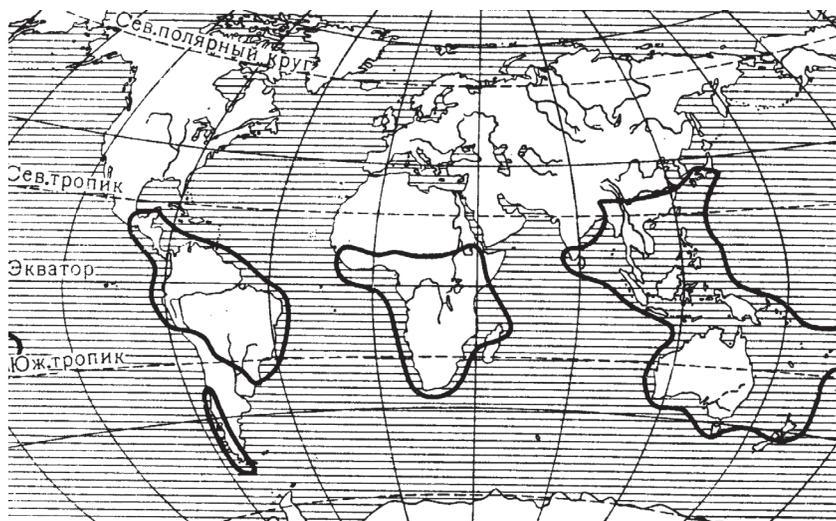


Рис. 3.2. Дизъюнктивный ареал семейства протейные
[Жизнь растений, 1980]

неравноценны по площади, то возможно выделение главного и подчиненных частей дизъюнктивного ареала.

Для большинства растений и животных отрыв части ареала на 100 км и более от основной части приводит к изоляции и образованию дизъюнктивных ареалов. Более того, у некоторых организмов вполне достаточным расстоянием для независимого (в генетическом смысле) дальнейшего развития могут стать и несколько сотен метров при наличии преград (например, широкой реки или морского пролива). Разные части дизъюнктивного ареала обособлены в такой степени, что обмен особями между ними обычно полностью прекращается. Некоторые исключения могут быть у хорошо летающих птиц и насекомых, но и они сравнительно редки [Петров, 2006]. Иногда местонахождений вида так мало и они настолько удалены друг от друга, что невозможно говорить о какой-то территории, занимаемой видом. Таково, например, распространение одного из редких водных растений — альдрованды (*Aldrovanda vesiculosa*). Отдельные местонахождения альдрованды разбросаны по разным континентам и разделены очень большим расстоянием (Франция, Италия, Белоруссия, Украина, Воронежская и Курская области, низовья Волги, Амурская область, Япония, Восточная Австралия). В таких случаях говорят о точечном ареале [Курнишникова, Петров].

Нередко встречающийся тип дизъюнкции представляют горные разрывы ареалов, когда отдельные их части располагаются в высокогорьях горных хребтов и отделены друг от друга межгорными долинами и низкогорьями. На внутривидовом уровне такой пример представляет политипический вид серна (*Rupicapra rupicapra*), которая распространена от Пиренеев до Кавказа и образует девять подвидов (рис. 3.3). Аналогичный горный разрыв характерен для видов растений рода рододендрон (*Rhododendron*).

Равнинно-горное распространение ряда видов животных и растений объясняет экологическое сходство и исторические связи между конкретными зонобиомами (биомами широтных зон) на равнине и альтибиомами (биомами высотных поясов) в горах. А поскольку более высокому в колонке высотной поясности альтибиому соответствует зонобиом в более высоких широтах, то между равнинной и горной частью ареала почти всегда есть разрыв (дизъюнкция). К равнинно-горным ареалам обычно относят

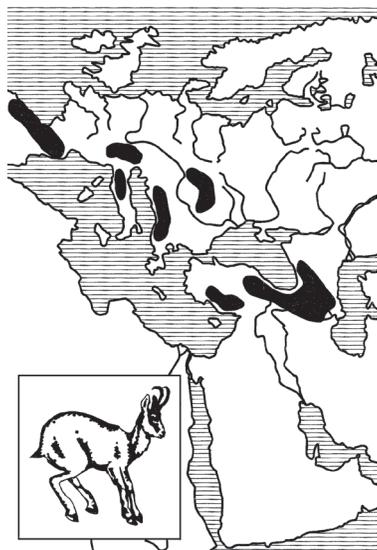


Рис. 3.3. Горный разрыв ареала серны [Лопатин, 1989]

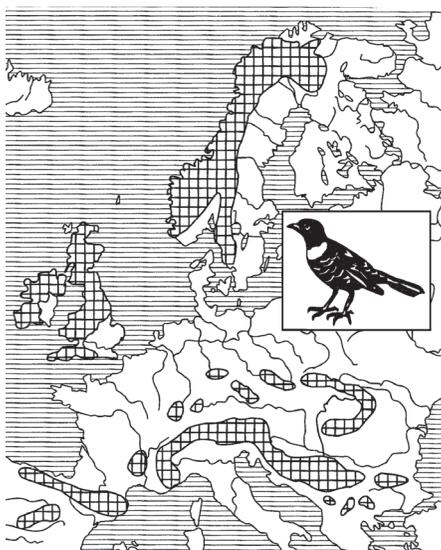


Рис. 3.4. Арктоальпийский ареал белозобого дрозда [De Lattin]

арктоальпийские и бореомонтанные (рис. 3.4). Дизъюнкции в них относят к типу ледниковых [Лопатин, 1989], поскольку образовались они в результате четвертичных оледенений.

Ареалы различных таксонов, имеющие одинаковые разрывы, объединяются в типы. Некоторые типы дизъюнктивных ареалов и дизъюнкций имеют специальные наименования. Термин «циркумполярный» применяют к ареалам, протянувшимся вдоль полярного круга. Циркумконтинентальные и циркумокеанические ареалы занимают совокупность земель или океанов, ограниченную какими-то широтными пределами. Пантропические ареалы охватывают тропики всех континентов (или всех океанов для морских организмов). Например, пантропическая дизъюнкция характерна для семейства саговниковых (*Cycadaceae*) (рис. 3.5). Палеотропические или неотропические дизъюнкции свойственны таксонам, отдельные части ареалов которых располагаются в пределах тропиков Старого или Нового Света. Биполярные ареалы охватывают высокие широты Северного и Южного полушария без промежуточных

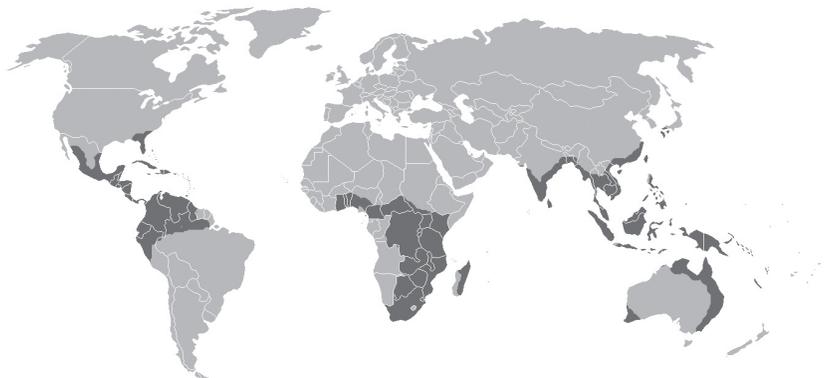


Рис. 3.5. Ареал семейства саговниковые [Жизнь растений, 1978]

местонахождений. Например, род растений водяника (*Empetrum*) имеет преимущественно северный циркумбореальный ареал, но встречается и на юге Южной Америки. Если вид встречается в разных частях света, но у берегов определенного океана, то его распространение характеризуется приставкой *амфи-*. Когда отдельные части ареала располагаются на разных континентах, тогда название дизъюнкции складывается из названий континентов. Например, род смородина (*Ribes*) имеет евразийско-североамериканскую дизъюнкцию.

2. В основу типизации ареалов могут быть положены различия в зонально-поясной приуроченности. *Любой ареал привязан к системе географических координат*, которая проявляется широтно в виде природных зон (поясов) и долготно в виде природных подсекторов, связанных с градиентом континентальности. Но необходимо учитывать и рельеф. В горных ландшафтах существует высотная поясность. Трехмерная структура ареала, объединяющая воедино широтную, долготную и высотную составляющие, сейчас общепризнана [Городков; Лопатин, 1989]. Двухмерными можно считать только ареалы, полностью находящиеся на равнине, так как в них вертикальная составляющая просто не реализована. Для удобства описания всего множества типов ареалы рассматривают по отдельным составляющим — долготной (с запада на восток), широтной (с севера на юг) и высотной (только горные ареалы).

Широтная составляющая ареала — приуроченность ареала к определенному широтному отрезку территории — является

одним из основных географических признаков ареала и определяется в первую очередь климатическими факторами. Границы ареалов на определенном протяжении могут почти совпадать с границами ландшафтных зон или климатических поясов. Здесь наиболее удобны традиционно используемые в физической географии названия климатических поясов. Например, на территории России выделяют следующие пояса: арктический, субарктический, бореальный, суббореальный, умеренный, субтропический.

Для формирования долготной составляющей ареала особое значение имеет разделение материков океанами, которые образуют барьеры, часто непосредственно служащие пределом распространения видов. Евразия, как и другие материки, подразделяется не только широтно на природные зоны (пояса), но и долготно — на природные сектора [Матис]. В роли географических координат выступают конвергентная линия океаничности (раздел сфер влияния атлантического и пацифического климата) и линия максимальной аридности (проходит через пустыню Гоби). От конвергентной линии океаничности на запад и на восток континентальность уменьшается, а океаничность, наоборот, растет.

3. В зависимости от величины ареала выделяют эврихорные и стенохорные виды. Те ареалы, которые покрывают большую часть обитаемых областей земного шара, называют космополитными. Они встречаются тем чаще, чем выше ранг таксономической единицы. Космополитны ареалы многих порядков, отрядов и семейств (например, семейство злаков, сложноцветных), в то время как роды и виды крайне редко являются космополитными. Строго говоря, космополитов нет среди высших растений и животных. Самые большие по размерам ареалы занимают около половины (или хотя бы трети) суши или водного пространства земного шара. К таким космополитам относятся водные или болотные растения. Например, ряска (*Lemna* spp.), тростник (*Phragmites australis*), элодея (*Elodea canadensis*), кашалот (*Physeter catodon*), касатка (*Orcinus orca*). Вторая группа космополитов — синантропные виды, такие как пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*) или серая крыса. Гораздо больше космополитов среди протистов, низших грибов, актиномицетов, бактерий.

Учитывая размеры ареалов, их непрерывность и прерывистость, у наземных организмов К. М. Петров [Петров, 2006] выделяет

ареалы четырех уровней размерности: континентальные, охватывающие большие площади одного или нескольких континентов; провинциальные, занимающие большую часть физико-географической или биогеографической провинции; региональные, ограниченные площадью физико-географического или биогеографического района; локальные, совпадающие с внутриландшафтными комплексами.

3.3. Эндемизм

Небольшие (стенохорные) ареалы, занимающие ограниченную территорию, относят к узкоэндемичным. Понятие эндемизма — одно из ключевых в биогеографии. *Эндемиками называют виды, ограниченные в своем распространении какой-либо определенной географической областью и не выходящие за ее границы. Тем самым эндемичные таксоны составляют специфическую часть биоты и служат для отличия от всех других.* Кроме того, для существования эндемизма необходима изоляция. Поэтому можно говорить лишь об эндемиках определенной территории [Тимонин, Озерова]. Поскольку не существует таких видов, которые населяли бы всю поверхность Земли, то, строго говоря, неэндемичных видов не бывает. Однако понятие «эндемик» обычно не применяют к широко распространенным видам. Некоторые эндемики занимают очень ограниченную территорию, как например, сосна эльдарская (*Pinus eldarica*), которая встречается на Кавказе и занимает площадь всего около 50 га.

С эволюционной точки зрения эндемизм может быть результатом двух разных процессов. Неоэндемизм связан с формированием нового вида, когда он вначале распространен на очень ограниченной территории и границы ареала еще не определились. К неоэндемикам относятся молодые виды или прогрессивные эндемики. Вторая и большая группа эндемиков — это палеоэндемики, древние формы, первоначально обширный ареал которых сокращается в связи с изменением климата или из-за конкуренции с более приспособленными видами. Среди растений к палеоэндемикам относят виды, которые, вероятно, имеют третий возраст. Многие из палеоэндемиков относятся к редким исчезающим видам, являются реликтами. Реликтовый эндемизм

характерен для изолированных гор. Особенно много эндемиков на океанических островах, длительное время изолированных: на острове Св. Елены примерно 85 % видов растений эндемичны, на Гавайских и Галапагосских островах — почти 97 %. В то же время, например, на Британских островах или на Сахалине, недавно отделившихся от материка, эндемичных видов практически нет.

3.4. Ареалы и экология видов

Ареал любого вида заполнен организмами не равномерно и сплошь. В одних частях ареала особи встречаются в большем количестве, в других частях их меньше в связи с экологическими особенностями вида. У самой границы ареала встречаются чаще всего лишь редкие особи, которые не оставляют жизнеспособного потомства (если это зона пессимума). На границе ареала вид более избирателен в отношении среды, иногда даже может менять жизненную форму. Например, липа сердцелистная на северо-восточной границе своего ареала встречается под пологом темнохвойных лесов в виде кустарника. Отсутствие представителей определенного вида на каком-то участке ареала может быть временным и случайным, временным и закономерным (например, при отлете птиц с мест гнездований). Оно может быть и постоянным, связанным с тем, что пригодные для вида местообитания на данном участке отсутствуют. Незаселенные участки внутри основного контура создают «кружево ареала», которое и отражает реальную ситуацию в природе [Петров, 2006].

3.5. Динамика ареалов

Ареал каждого вида имеет свою историю, тесно связанную с историей становления вида (*географическая сторона процесса видообразования*). Формирование вида происходит на определенной территории, заселенной предковой по отношению к данному виду формой, т. е. материнским видом [Толмачев, 1974]. Пространство, к которому приурочены преобразования, завершающиеся становлением молодого (производного) вида, — это п е р в и ч н ы й а р е а л. Выявить очертания первичного ареала или же центр происхождения вида и других таксонов очень сложно без

палеонтологических и палеогеографических данных. Область первичного возникновения вида может находиться в пределах какой-то части современного ареала, но может быть и вне его пределов.

Существование каждого вида непрерывно во времени, а вид, однажды исчезнувший, не появляется на Земле вновь. Непрерывным должно быть и существование вида в пространстве. Но с течением времени ареалы изменяются (рис. 3.6). Эти изменения связаны с геологическими процессами, колебаниями климата, филогенезом, а также деятельностью человека. Относительно устойчивые виды имеют статические границы (на протяжении наблюдаемого отрезка времени). У других ареал может довольно быстро меняться в сторону увеличения или уменьшения — мобильные ареалы. Такое явление, как пульсация ареалов, отмечено у некоторых древесных растений, образующих северную границу леса. При потеплении границы таких ареалов сдвигаются к северу, а при похолодании — к югу. Очень быстро могут изменяться ареалы угасающих видов.

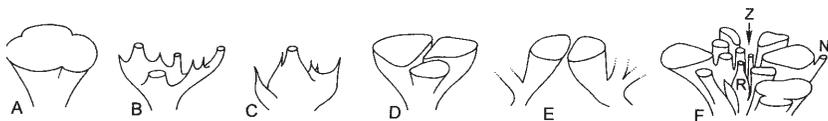


Рис. 3.6. Происхождение типов ареалов растений (распространение — по горизонтали, время — по вертикали снизу вверх, современное состояние — на срезе ровной поверхности, вымершие популяции — ниже уровня этой поверхности) (по F. Ehrendorfer) [Ботаника]:

A — расширение ареала (например, *Trifolium repens*). Отмирание популяций и сокращение до дизъюнктивного ареала B (например, *Pinus nigra*) или до реликтового палеоэндемичного C (например, *Ginkgo biloba*); D — аллопатрическая дифференциация близкородственной группы на три викарирующих таксона (например, *Erysimum sect. cheiranthus*, продукты аллопатрического образования родственных видов, так называемых схизоэндемиков различных участков Эгейской области); E — псевдовикарирование двух не близкородственных, но экологически и соответственно географически замещающих друг друга видов (например, *Gentiana clusii* и *G. acaulis* s. str. (= *G. kochiana*)); F — круг форм с единым центром многообразия (Z — центр формирования, R — реликтовые эндемики, N — неоэндемики) (например, *Carlina*). Схема поясняет, что между возрастом таксона, разнообразием его форм и размером его ареала отсутствует непосредственная связь

Можно ли на основе современного распространения вида установить, находится он в процессе расселения, сокращения или ареал его стабилизировался? Очевидно, если границы стабильны, то приближение к ним можно выявить по уменьшению количества особей, более избирательному отношению к условиям среды или снижению их жизненности. Если же вид процветает у границ своего ареала, то, вероятно, возможности его не исчерпаны и он находится в процессе расселения. Таким образом, о сокращении ареала свидетельствуют его фрагментарность и неустойчивое воспроизведение вида.

Рано или поздно изменения окружающей среды неизбежно принимают неблагоприятное для вида направление и любой вид, по исчерпанию своих адаптационных возможностей, начинает снижать численность и постепенно вымирает [Тимонин, Озерова]. Вначале вымирание носит локальный характер и сокращение ареала идет за счет вымирания отдельных популяций, затем ареал становится фрагментарным, сохраняясь лишь в изолированных местах. Нередко такие места являются по существу лишь убежищами, *рефугиумами, т. е. территориями, на которых сохранился вид, сокративший свой ареал* (рис. 3.7). Можно ли судить о возрасте ареала по его размеру — вопрос дискуссионный, поскольку скорости расселения видов очень разные.

Таксоны, сохранившиеся от исчезнувших, широко в прошлом распространенных флор и фаун, называются реликтами. Реликты различают по геологическому возрасту тех биот, от которых они сохранились. Находки ископаемых остатков растений и животных в определенном геологическом слое позволяют устанавливать их возраст и палеоареалы. В частности, гинкго (*Ginkgo biloba*), в третичном периоде произраставший на всех континентах, сохранился сейчас только в горах Внутреннего Китая, а секвойя (*Sequoia sempervirens*), встречавшаяся некогда в Европе, — в калифорнийских горах. Карликовая береза (*Betula nana*) является реликтом ледникового времени. Реликт ледниковой эпохи овцебык (*Ovibos moschatus*), который остался только на севере Канады, сейчас успешно акклиматизирован в тундрах Таймыра, Норвегии и др. Не все таксономические реликты имеют реликтовый ареал. Например, клюква — ледниковый реликт, но ареал ее обширен.

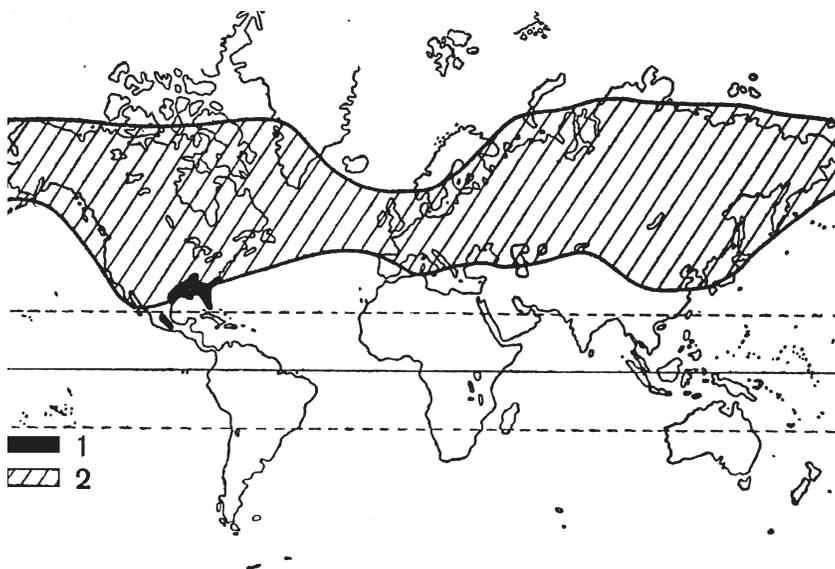


Рис. 3.7. Современный реликтовый ареал (1) рода *Taxodium* и ареал этого рода в третичное время (2)

3.6. Викарирующие ареалы

В и к а р и р о в а н и е — это замещение одной таксономической единицы другой единицей, близкой географически или экологически. Викарирование отражает процесс дивергентной макроэволюции, когда обособление нового вида является следствием адаптации организмов к новым условиям. Образование новых видов и надвидовых таксонов обусловлено, по мнению многих биогеографов, главным образом ситуацией, когда переселяющиеся из центра происхождения формы адаптируются к новым условиям (викариантная биогеография). По этой модели примитивные формы остаются в области центра происхождения таксона, а по мере удаления от него встречаются все более продвинутые формы. Область повышенного разнообразия продвинутых форм интерпретируется как вторичный центр развития высшего таксона, а часть его, занятая примитивными формами, — как центр происхождения высшего таксона [Тимонин, Озерова].

3.7. Особенности ареалов надвидовых таксонов

Ареалам надвидовых таксонов, в частности родовым, свойственны некоторые специфические черты. Во-первых, толерантность рода шире, чем вида, поскольку шире диапазон условий, при которых может существовать род. Во-вторых, больший размер ареалов родов связан с большим временем существования рода, поэтому зависимость родовых ареалов от условий минувших эпох глубже, чем видовых. В-третьих, в разных частях своего ареала род (или другой высший таксон) может быть представлен разным числом видов, поэтому можно говорить об очагах видового разнообразия (или таксономических центрах) — местах наибольшего скопления видов (рис. 3.8).

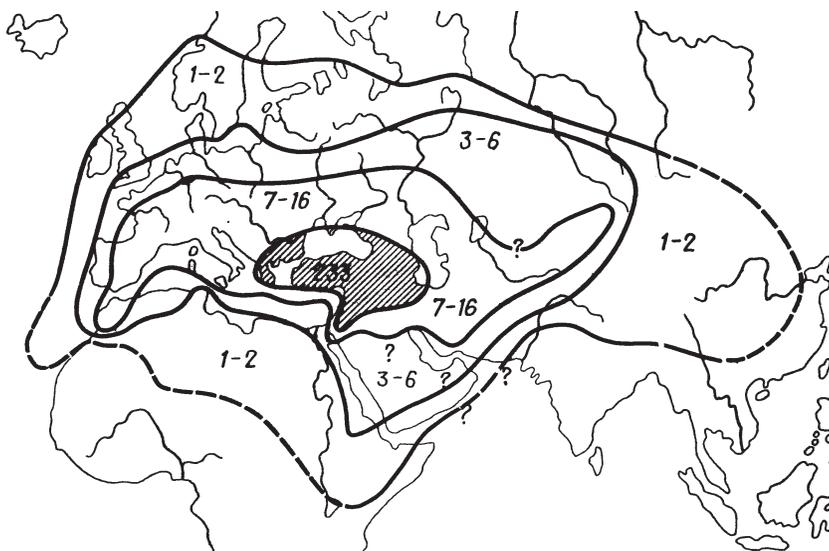


Рис. 3.8. Количественное распределение видов рода *Verbascum* [Леме] (цифры — количество видов)

3.8. Культурные ареалы и центры происхождения культурных растений

И н т р о д у к ц и я — введение в культуру растений в места, где они ранее не произрастали. Естественные ареалы растений при этом активно изменяются, и появляются *культурные ареалы* — *ареалы, возникшие и сформировавшиеся вне пределов современного естественного распространения таксона и непосредственно связанные с его культивированием*. Это ареалы культивируемых растений, а также растений, внедрившихся в естественные ценозы, агроценозы и рудеральные местообитания. Не входят в это понятие ареалы сорняков, не являвшихся ранее в данном районе культивируемыми растениями, ареалы растений, распространяемых за пределами их естественного ареала иными агентами, нежели человек, и ареалы растений в культуре в пределах их естественного распространения [Головкин]. По своему содержанию культурный ареал может быть н а т у р а л и з а ц и о н н ы м, когда культура дает только толчок к натурализации, а дальнейшее существование вида и вхождение его в местные растительные группировки возможно без вмешательства человека. Культурный и н т р о д у к ц и о н н ы й ареал представляет собой ареал выживания и сохранения таксона при непосредственном воздействии человека, т. е. при создании условий, соответствующих экологическому диапазону интродуктора. В пределах культурного интродукционного ареала максимально выявляется норма реакции переселенных растений. Культурный интродукционный ареал оконтуривает все интродукционные пункты, где имеются в культуре образцы одного и того же таксона. Он неоднороден на своем протяжении, в нем можно проследить все градации жизненности вида. Иногда культура возможна лишь с изменением жизненной формы таксона.

Поиск мест происхождения культурных растений, а также проблема распространения уже domesticiрованных растений вызывает интерес исследователей последние 200 лет. Еще в 1805 г. А. Гумбольдт считал происхождение культурных растений «непроницаемой тайной». Учение о центрах происхождения культурных растений сформировалось на основе идей Ч. Дарвина о существовании географических центров происхождения биологических видов. Со времен А. Декандоля [Декандоль] местами введения

в культуру возделываемых растений исследователи стали считать районы произрастания их диких сородичей, а их родиной — места нахождения их в диком состоянии. В конце XIX в. в систематике растений появляется направление, учитывающее географическое распределение таксонов. Объединение заложенных этим направлением взглядов с данными А. Декандоля привело Н. И. Вавилова к гипотезе центров происхождения культурных растений.

В ходе своих экспедиций Н. И. Вавилов собрал богатейшую коллекцию культурных растений, нашел родственные связи между ними, предсказал возможные для выведения (ранее не известные, но заложенные генетически) свойства этих растений. Решающую роль в использовании дикой флоры и формировании центров сыграли качественный состав флоры, наличие развитой земледельческой культуры и соответственно больших населенных массивов. В 1926 г. Н. И. Вавилов выделил пять центров происхождения основных полевых, огородных и садовых растений, в 1940 г. — 20 очагов, сгруппированных в семь центров (рис. 3.9): 1) Южноазиатский тропический, 2) Восточноазиатский, 3) Юго-Западноазиатский, 4) Средиземноморский, 5) Абиссинский, 6) Центральноамериканский, 7) Андийский.

Для каждого из центров происхождения Н. И. Вавилов указал характерный для него перечень основных видов возделываемых растений, распределив по 20 очагам около 650 видов культурных растений.

В настоящее время теоретические представления Н. И. Вавилова о центрах и очагах происхождения культурных растений подтверждены находками археологов. Многие исследователи, в частности, П. М. Жуковский, Е. Н. Синская, А. И. Купцов, продолжая работы Н. И. Вавилова в 1970-е гг., внесли в эти представления свои коррективы:

1) Тропическую Индию и Индокитай с Индонезией (Южноазиатский тропический центр) рассматривают как два самостоятельных центра;

2) Юго-Западноазиатский центр разделен на Среднеазиатский и Переднеазиатский;

3) основой Восточноазиатского центра считают бассейн Хуанхэ, а не Янцзы, куда китайцы, как народ-земледелец, проникли позднее;

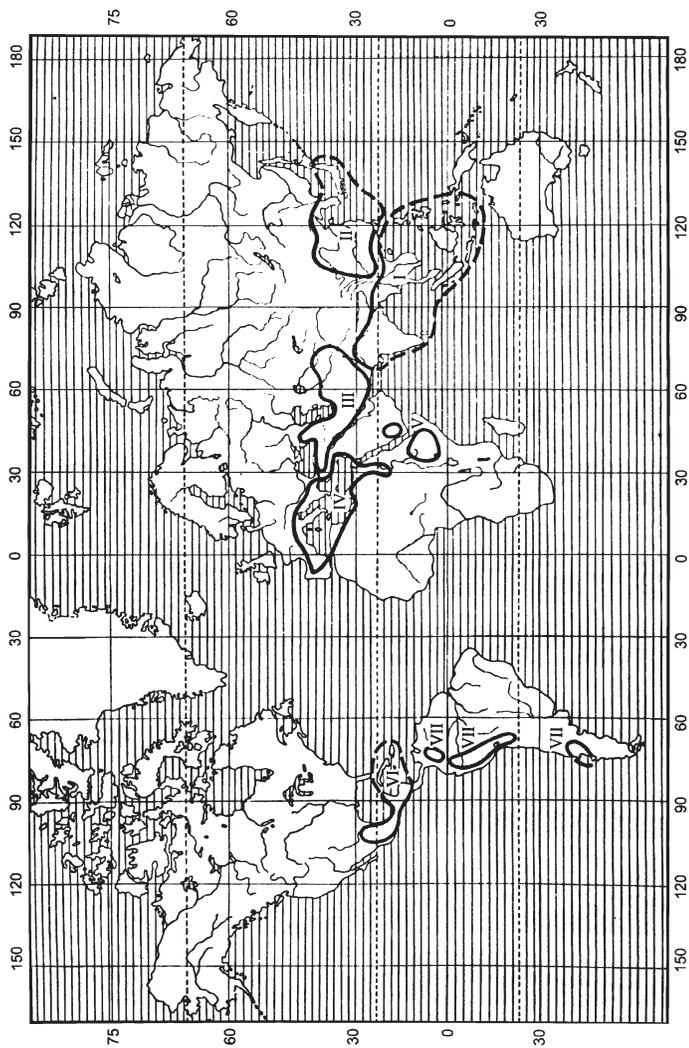


Рис. 3.9. Центры происхождения культурных растений
по Н. И. Вавилову [Вавилов, 1987]

I — Южноазиатский тропический; II — Восточноазиатский; III — Юго-Западноазиатский; IV — Средиземноморский;
V — Абиссинский; VI — Центральноамериканский; VII — Андийский (Южноамериканский)

4) установлены также центры древнего земледелия в Западном Судане и на Новой Гвинее;

5) выделены новые центры: Австралийский, Североамериканский, Европейско-Сибирский.

3.9. Способы изображения ареалов

Наиболее точной характеристикой ареала является его изображение на географической карте. Чаще используются контурный и точечный, или значковый, способы отображения. Контурный способ состоит в соединении линией крайних точек нахождения особей вида, в результате чего получается контур определенной величины и формы (оконтуривание линией, заштриховкой или заливкой). Он может применяться только при хорошей изученности местонахождений вида. При точечном способе на карту наносят точками (или значками) все известные местонахождения вида, что позволяет показать фактические данные по размещению особей. Наиболее точно местонахождения можно отметить, используя стандартные координаты. Возможно сочетание этих методов. Сеточный способ (растровый, квадратов) наиболее удобен для электронных методов обработки и хранения данных. В этом случае вся изучаемая территория представляет собой сетку квадратов, нанесенных на карту. Величина квадрата зависит от масштаба карты и может колебаться в пределах от 50×50 до 2×2 км и менее. Если на территории квадрата имеется местонахождение вида, в центре квадрата ставится точка (рис. 3.10).

Для наглядной демонстрации особенностей распространения таксонов на больших территориях подходят мелкомасштабные карты (от 1 : 1000 000 до 1 : 50 000 000).

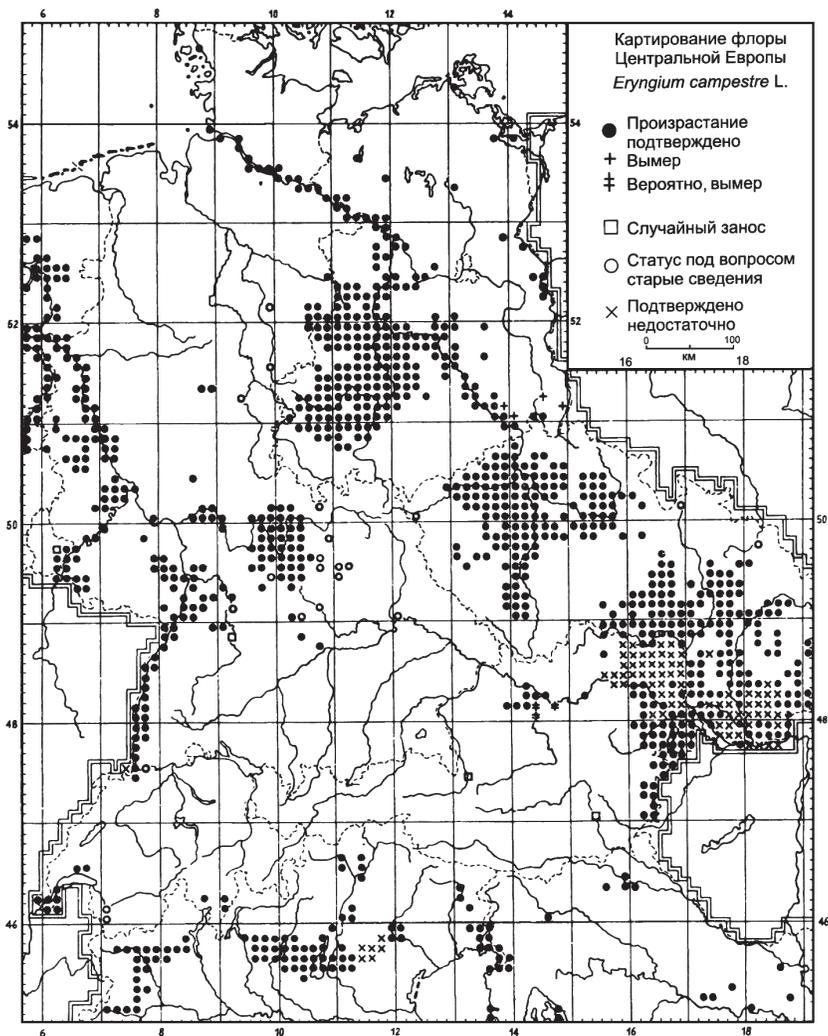


Рис. 3.10. Растровый способ отображения ареалов [Ботаника]

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Какие факторы могут определять границы ареала?

Чем отличаются сплошные и дизъюнктивные или разорванные ареалы? Приведите примеры тех и других.

Для каких видов характерны горные разрывы ареалов? Приведите примеры для животных и растений.

Какие ареалы относят к равнинно-горным ареалам? В результате каких процессов в них образовались разрывы?

Какие виды растений и животных можно отнести к космополитам?

Что такое эндемики? Какие два типа эндемиков можно выделить?

Приведите примеры реликтов.

Где в Евразии находится конвергентная линия океаничности и линия максимальной аридности? Что они разделяют?

Какие естественные границы наиболее важны для распространения видов в пределах гумидной части Евразии (одна из них проходит по Уралу)?

Что такое культигенные ареалы? Приведите примеры.

Какие семь центров происхождения культурных растений выделил Н. И. Вавилов, где они находятся?

Лекция 4

БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

4.1. Флоры, фауны и биоты

Основой любого районирования служит сравнительное изучение распространения различных систематических групп организмов. Основные понятия, используемые при районировании, — флора, фауна, биота, растительность, животное население, биом.

Флора — исторически сложившаяся совокупность таксонов растений, обитающих на данной территории, полный видовой состав.

Фауна — исторически сложившаяся совокупность таксонов животных, обитающих на определенной территории.

Биота — исторически сложившаяся совокупность живых организмов, объединенных общей областью распространения.

Растительность (растительный покров) — совокупность растительных сообществ какой-либо территории.

Животное население — совокупность животных, связанных общностью местообитания и разнообразными взаимоотношениями друг с другом и со средой.

Проблема сравнимости флор и фаун — одна из самых сложных в биогеографии. В качестве параметров для сравнения территорий используются разные показатели:

- одним из основных показателей является уровень таксономического разнообразия или видовое богатство — количество видов на какую-либо площадь или сообщество. Регионы Земли существенно различаются по этому показателю. Например, богатство флор цветковых растений разных территорий и климатов различно: Земля Франца-Иосифа — 37 видов, Таймыр — 300, Сахара — 300, Крым — 2000, Кавказ — 6000, Индия — 21000;

- для сравнения применяется также анализ таксономической структуры. Таксономическая структура биоты — это распределение составляющих ее видов по высшим таксонам. Например, число видов, определенное в каждом семействе растений,

позволяет выделить десять ведущих семейств, которые используются для сравнения флор (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Ведущие семейства флор разных климатических зон
[Тимонин, Озерова]

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

При сравнении важны размеры сравниваемых территорий. В качестве универсальной единицы для сравнения разных флор используется в настоящее время понятие «конкретная флора» или «элементарная флора». Это флора небольшой, сравнительно однородной в природном отношении территории [Толмачев, 1974]. Обычно на равнинах умеренных и приполярных широт конкретная флора выявляется на площади 100–500 км² (т. е. 10 × 10 км или, максимум, 20 × 25 км). В горах конкретные флоры выделяются или в пределах одного водосборного бассейна со всем спектром высотных зон, или же в пределах одной либо нескольких высотных зон такого бассейна. Кроме того, традиционно в науке раздельно сосуществуют флоры сосудистых растений, бриофлоры, флоры макрофитов и т. д. Такие ограниченные перечни видов какой-либо территории представляют ее парциальные флоры [Тимонин, Озерова];

- при сравнении флор и фаун используется показатель таксономического сходства, который может быть видовым или родовым. Во флористической статистике широко известен

показатель родového сходства Шимкевича [Шафер]. Поскольку роды растений лучше отграничены друг от друга и эти различия более древние, он более пригоден для сравнения флор пограничных областей или островов. Показатель родového сходства сравниваемых областей выражается числом общих для обеих территорий родов без космополитных, к которым причисляются роды, обитающие на четырех континентах. Такие флоры, более бедная из которых имеет более 50 % некосмополитных родов, общих с другой флорой, являются родственными;

- поскольку видовой состав не дает полного представления о специфике флоры, иногда проводят э к о л о г и ч е с к и й (соотношение между числом видов разных экологических групп) и б и о м о р ф о л о г и ч е с к и й (соотношение разных жизненных форм) а н а л и з ы ф л о р ы. Флоры разных регионов Земли отличаются спектром жизненных форм;

- географическая структура флоры и фауны связана с исследованием географического распределения систематических единиц и может быть разной степени детализации. Г е о г р а ф и ч е с к и е э л е м е н т ы — это группы видов со сходными ареалами.

Применительно к флорам Европейской России чаще всего различают следующие элементы [Тимонин, Озерова]:

- арктический — группа видов, имеющих центры ареалов в зоне материковых тундр и на арктических островах (рис. 4.1);

- аркто-альпийский — группа видов с дизъюнктивными ареалами, приуроченными к арктической зоне и высокогорьям Европы;

- бореальный — группа видов, основные части ареалов которых лежат в области тайги;

- средневропейский, или неморальный, — группа видов с ареалами, располагающимися в основном в Средней Европе и только с восточными окраинами, заходящими в Европейскую Россию;

- западноевропейский, или атлантический, — группа видов, приуроченных к областям с приморским умеренным климатом и лишь восточными окончаниями ареалов, достигающая Европейской России;

- понтический — группа видов, обитающих главным образом в степях Центральной и Восточной Европы, хотя их изолированные местонахождения могут располагаться на остепененных местах далеко за пределами степной зоны;

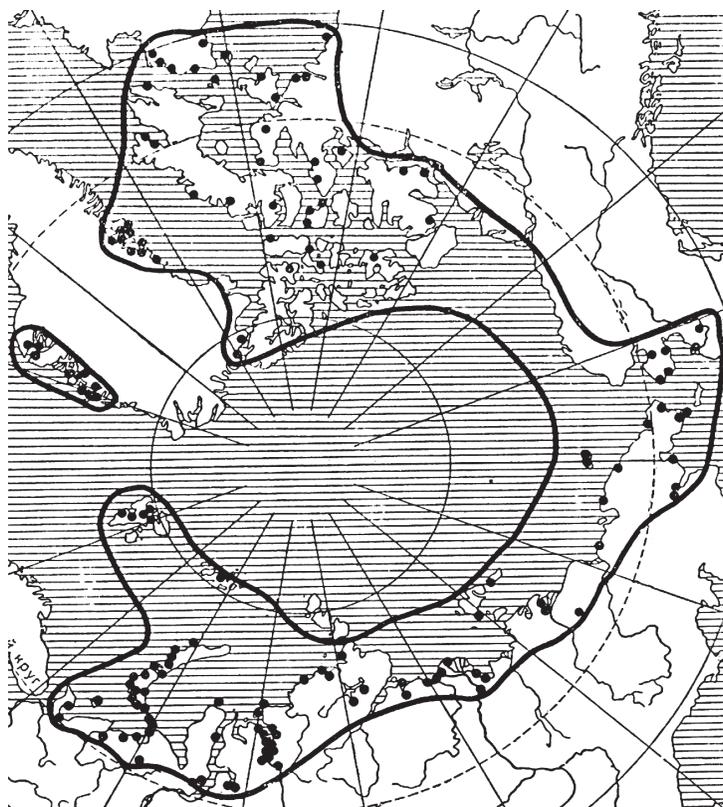


Рис. 4.1. Арктический элемент флоры: эндемичный ареал дюпонции (*Dupontia*) [Алехин и др.]

- южносибирский — группа преимущественно азиатских степных видов, не выходящих на западе за пределы Восточной Европы;
- средиземноморский — группа видов, тяготеющих к засушливым областям Средиземноморья и лишь северо-восточными окончаниями ареалов достигающая Черноморского побережья Кавказа и Крыма;
- евросибирский — виды, достаточно широко распространенные в Восточной Европе и восточнее Урала;
- (западно)сибирский — группа азиатских видов, сплошные ареалы которых незначительно проникают западнее Урала или

представлены в Восточной Европе отдельными изолированными фрагментами;

— убиквисты — широко распространенные виды, для которых трудно установить тяготение к какой-либо достаточно узколокализованной географической области;

— эндемики — виды, обитающие только на территории Восточной Европы.

Пример спектра географических групп приведен в табл. 4.2.

Таблица 4.2

Спектр географических групп флоры Окско-Клязьминского междуречья [Определитель растений Мещеры; Миркин и др.]

Долготные группы и подгруппы	Широтная группа				Общее число видов
	бореальная	неморальная	лесостепная	плюризональная	
Плюрирегиональная	—	—	—	26	26
Голарктическая	125	4	9	82	220
Евразийская	95	9	52	68	224
Евросибирская:	101	15	55	24	195
восточноевропейско-сибирская	78	7	19	10	114
европейско-западно-сибирская	23	8	24	14	69
восточноевропейско-западносибирская	—	—	12	—	12
Евросибирско-древне-средиземноморская	4	6	23	7	40
Европейская:	123	63	60	27	273
паневропейская	93	37	27	20	177
среднеевропейская	13	20	4	5	42
восточноевропейская	17	6	29	2	54
Европейско-древне-средиземноморская	3	6	15	7	31
Европейско-североамериканская	6	—	—	2	8
Общее число видов	457	103	214	243	1017

Иногда используют «координатные» географические элементы, которые основаны на более универсальных принципах и не связаны с конкретными участками земной поверхности. В качестве примера А. К. Тимонин, Л. В. Озерова (2002) приводят классификацию элементов Г. Мойзеля, который различает «координатные» географические элементы флоры по их распространенности в зависимости от трех параметров: зональности, «океаничности» и высотной поясности.

Зональность отражает распространенность таксонов в зависимости от термического режима климата территории, заселенной таксоном. Всю поверхность Земли Г. Мойзель подразделил на десять основных зон: арктическую, бореальную, северную умеренную, меридиональную, северную субтропическую, тропическую, южную субтропическую, южную умеренную, нотальную и антарктическую. «Океаничность» характеризует влажностный режим климата территории, на которой обитает таксон. По этому признаку Г. Мойзель различает сильно-океанические, океанические, условно-океанические, условно-континентальные, континентальные и резко континентальные географические элементы. В зависимости от высотной поясности Г. Мойзель выделяет альпийские (высокогорные), горные и равнинные элементы. По мере необходимости возможно более дробное подразделение «координатных» географических элементов, а также выделение промежуточных типов.

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

• генетические элементы флоры — группы видов, имеющих общую историю заселения данной территории. Этот анализ невозможен без определения времени вхождения таксона в состав рассматриваемой флоры или фауны, т. е. палеонтологических и палеоклиматических данных. А по ф и т а м и называют аборигенные виды естественных растительных сообществ,

антропофитами — виды, встречающиеся в основном на нарушенных территориях. Адвентивные или заносные виды не свойственны данной флоре.

По степени распространения, способу и времени появления можно выделить две группы: занесенные преднамеренно и широко распространенные культурные растения и появившиеся непреднамеренно, занесенные случайно. Поскольку доля заносных видов растений в современных флорах довольно высока, бывает необходимым анализ адвентивного компонента флоры. Среди адвентивных видов выделяют археофиты, занесенные еще до XVI в., и неофиты (кенофиты), появившиеся позже. По способу заноса различают ксенофиты — виды, занесенные случайно, и эргазиофиты, виды, занесенные преднамеренно. По степени натурализации выделяют эфемерофиты, которые могут быть случайными, временными, появляться и исчезать; колонофиты — натурализовавшиеся растения, но не распространяющиеся из мест заноса; эпикофиты — заносные растения, активно расселяющиеся по нарушенным местообитаниям, и агрофиты, которые внедряются в естественные сообщества;

- эндемизм флоры и фауны определяется по количеству эндемичных таксонов и определяет степень ее своеобразия. Кроме эндемичных учитывают также характерные таксоны, которые имеют наибольшее число представителей в данной флоре.

Приведенные параметры используются для сравнения флор, фаун и биот в целом. Выясняется удельный вес этих групп как в конкретных флорах и фаунах, так и в конкретных сообществах, а данные служат базой для исторических реконструкций и районирования разного уровня.

4.2. Принципы районирования

Одной из важнейших задач биогеографии является характеристика регионов суши и океана различного ранга по составу и соотношению обитающих на них организмов и образованных этими организмами сообществ [Воронов и др., 1985]. *Деление поверхности земного шара на пространственные отчлененные друг от друга районы разного ранга, внутри которых состав флоры и фауны обладает некоторой однородностью, называется районированием.* Для этих районов характерна определенная

совокупность таксономических единиц, которые свойственны только им (эндемики) или находят в их пределах наибольшее развитие. Своеобразие флоры и фауны царств зачастую нельзя объяснить современными причинами, поэтому большое значение имеет учет исторических факторов, прежде всего динамических процессов земной коры (возникающие преграды или, наоборот, мосты суши), а также процессов эволюции органического мира. Антропогенное воздействие, нивелирующее различия между регионами, при районировании обычно не учитывается. Благодаря районированию информация о биоразнообразии обзрима и сопоставима, что очень важно для его охраны и использования.

В основу районирования могут быть положены разные принципы, поэтому предложено много схем, в том числе адаптированных к конкретным регионам. Существует флористическое районирование, т. е. разделение поверхности Земли на флористические регионы разного ранга — фитохории, геоботаническое районирование, фаунистическое, биотическое (флористико-фаунистическое), биогеографическое и др. Уже на уровне двух крупнейших групп организмов — растений и животных — в современных системах региональных делений земного шара наблюдаются существенные различия. Например, флористы выделяют Капское царство, а фаунисты — лишь область. Причины несоответствий заключаются прежде всего в том, что современное флористическое районирование основывается на распространении преимущественно покрытосеменных, голосеменных и папоротниковидных растений, а фаунистическое районирование основывается на распространении преимущественно млекопитающих, птиц, амфибий и рептилий, в меньшей степени отдельных групп беспозвоночных. Все указанные группы организмов на уровне семейств и родов имеют разный возраст. Например, птицы значительно моложе папоротниковидных. Если привлечь к районированию другие группы животных, например насекомых, то картина фаунистического районирования меняется и «приближает выделенные регионы к флористическим». При биотическом районировании, в случаях когда флористические и фаунистические границы не совпадают, чаще предпочтение отдается флористическим [Воронов и др., 1985], стоящим ближе к единому флористико-фаунистическому (биотическому).

Флористическое или фаунистическое районирование представляет иерархическую систему соподчиненных регионов разного уровня. Наиболее крупной единицей является царство — высший ранг при районировании суши и океана. *Царство — это территория, во флоре или фауне которой присутствуют определенные эндемичные и характерные таксоны ранга не ниже семейства, а также роды и большое число видов; флора или фауна в целом в высокой степени своеобразна и оригинальна.* Царство делится на области по наличию в них эндемичных родов, реже семейств, области — на провинции, которые могут делиться на округа, а те, в свою очередь, на районы (например, конкретные флоры). Иногда выделяют промежуточные категории: подцарства, подобласти, надпровинции. При фаунистическом районировании царства имеют более высокий ранг, чем флористические, а число их меньше — обычно 3 или 4. Фаунистические области, приближаясь к флористическим царствам по своему рангу, все же несколько им уступают. На суше чаще выделяют 8 биотических царств (35–36 областей): Ориентальное, Афротропическое, Мадагаскарское, Капское, Австралийское, Антарктическое, Неотропическое и Голарктическое [Воронов и др., 1985], хотя есть и другие схемы районирования.

Вопрос о границах между территориями, занятыми различными флорами или фаунами, часто является спорным и решается с помощью статистики. Основной метод установления границ — сопоставление многочисленных карт ареалов, позволяющее выявить ясно выраженные *полосы сгущений границ таксонов разного ранга — синператы*. Это рубежи, разделяющие территории с однородной флорой и фауной.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Какие типы районирования бывают?

Особенности и различия флористического и фаунистического районирования. Приведите примеры.

Основные типы анализа флор.

Что такое парциальная флора?

Различия между понятиями «флора» и «растительность».

Различия между понятиями «фауна» и «животное население».

Лекция 5

ИСТОРИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ

Анализ современных условий не всегда позволяет объяснить распределение таксонов по поверхности Земли, поскольку оно возникло в результате процесса эволюции при одновременном изменении условий среды и любые ареалы, флоры, фауны и биоты формировались в течение очень длительного времени. Исторические причины распространения таксонов и синтаксонов, формы и структуры ареалов, расположение центров происхождения и викариат, а также различия в составе конкретных биот исследует историческая биогеография. Палеофлористические и палеофаунистические исследования позволяют реконструировать флорогенез (историческое развитие флоры) и фауногенез. Например, флорогенетика — особое научное направление, занимающееся изучением состава и генезиса флор в связи с эволюцией слагающих эти флоры видов растений в конкретных исторических условиях. Очевидно, можно говорить и о биотогенезе.

Общей идеей исторической биогеографии является представление о совместной эволюционной истории Земли и жизни на ней, отсюда термин «панбиогеография» (Л. Круаза). В основе лежит сравнительно-исторический подход, направленный на поиск закономерностей в распределении таксонов и биот (Павлинов). Методы исследования, используемые исторической биогеографией, очень разнообразны. Прежде всего это методы палеонтологические. При изучении истории ареалов, флор и фаун необходим поиск и определение *фоссилий* — остатков живых организмов (включая следы их жизнедеятельности), сохранившихся в ископаемом состоянии в геологических отложениях разного возраста.

На наличие в изучаемых слоях определенных остатков различных организмов (руководящих остатков) опирается сравнительная хронология. В зависимости от формы сохранности остатки делят на ядра, слепки, отпечатки, петрификации (окаменелости), фитолеймы (обугленные остатки), копролиты и др. Отпечатки (оттиски) сохраняют только форму поверхности. Петрификации

возникают в случае замещения органического материала клеток минеральными веществами (карбонатом кальция, кремнеземом) с сохранением клеточной структуры. В одном остатке могут совмещаться несколько типов сохранности. В зависимости от размеров выделяют микрофоссилии (менее 1 мм) и макрофоссилии. Ископаемые формы организмов всегда будут наиболее надежной фактической основой для восстановления истории ареалов на любой территории и любой части света, поэтому систематическое изучение макроскопических остатков флоры и фауны прошлых эпох является важнейшей задачей исторической биогеографии. Большое значение имеет также изучение микроскопических остатков, прежде всего метод спорово-пыльцевого (п а л и н о л о г и ч е с к о г о) а н а л и з а, имеющий первостепенное значение для историко-флористических исследований. Спорово-пыльцевой анализ связан с тем, что в период цветения пыльцевые зерна ветроопыляемых растений (пыльцевой дождь), главным образом древесных и кустарниковых растений (реже травянистых), а также споры низших растений попадают на поверхность воды или на влажную поверхность торфяника. Они могут сохраняться тысячелетиями без доступа воздуха, не изменяя характерного строения и скульптуры своей экзины или экзоспория, поэтому можно установить их видовую принадлежность. Так как осадки, отложившиеся на дне озер, прудов и торфяников, постоянно нарастают за счет новых слоев, покрывающих предыдущие, то остатки пыльцы и спор как бы сами регистрируют качественный и количественный состав растительности из года в год за время отложения этих слоев и позволяют получить представление о смене растительного покрова [Вальтер, 1982].

Чаще в каждой пробе определяют по 200 и более пыльцевых зерен и подсчитывают доли отдельных видов в процентах, получая «пыльцевой спектр». Спорово-пыльцевые диаграммы — это графическое изображение процентного содержания отдельных палинотаксонов в изученных слоях (рис. 5.1). Хотя ненахождение пыльцы не всегда свидетельствует об отсутствии какой-либо породы. Многочисленные исследования показали, что качественный состав наблюдающегося в настоящее время на определенной территории пыльцевого дождя примерно соответствует видовому составу леса на этой территории.

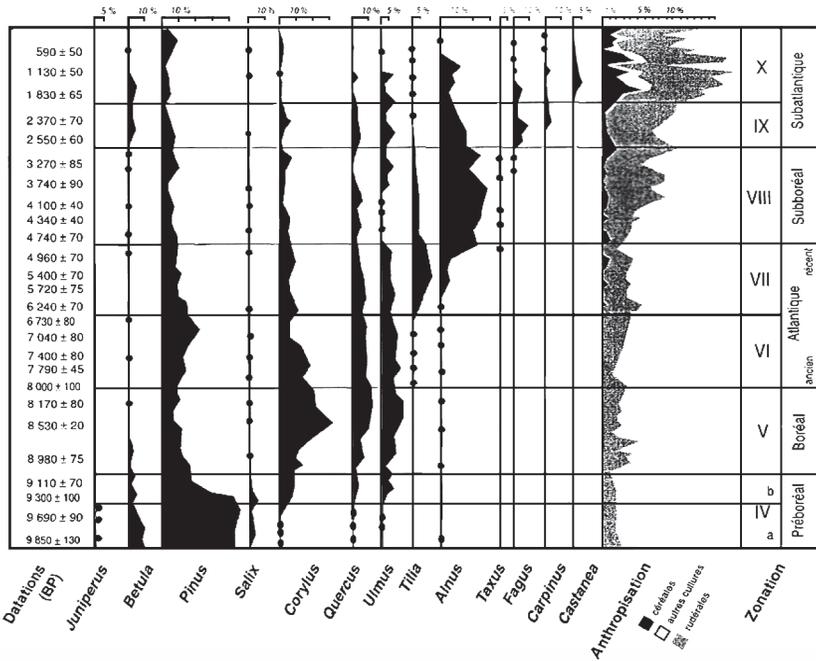


Рис. 5.1. Споропыльцевая диаграмма для Западной Европы [Ouilic]

Кроме описания и определения ископаемых организмов очень важной и сложной проблемой исторической биогеографии является датировка, *определение возраста ископаемых остатков*. Методы определения абсолютного возраста связаны с радиометрическими методами, использующими постоянство периода полураспада радиоактивных элементов в минералах. Возраст оценивают по относительной концентрации радиоактивного элемента и продукта его распада (радиоизотопные датировки). Для молодых ископаемых остатков (менее 40 000 лет) используют радиоуглеродный метод. Относительный возраст отражен в геохронологической шкале.

Очень широко в исторической биогеографии используются методы смежных наук (геологии, геофизики и др.). Например, определение в остатках соотношения углерода со смещенным изотопным отношением $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ позволяет обнаружить следы жизнедеятельности фотоавтотрофных организмов.

Иногда для выяснения истории отдельных видов активно используются археологические методы. Например, для восстановления истории флоры и климата имело значение нахождение в Северном Китае на стенах глиняной посуды отпечатков чешуй риса из неолита (культура Янь-Шао из Хэнани), что указывало на выращивание этих растений неолитическим человеком и свидетельствовало о том, что в то время климат в этих областях был значительно теплее, чем в современном Северном Китае [Еськов].

5.1. Динамика литосферы и распределение биоты

Для объяснения наличия близкородственных таксонов на разных материках в разные периоды развития науки биогеографии выдвигались разные теории, например теория межконтинентальных мостов, которые временно связывали континенты и играли важную роль в обмене элементами флоры и фауны. Примером современных континентальных мостов, широко используемых живыми существами, служат Панамский и Суэцкий перешейки, Берингов пролив и другие проливы между полуостровами, которые при понижении уровня моря могут выполнять роль мостов для наземных видов.

В настоящее время идея фиксизма — представление о том, что материки всегда находились на тех местах, что и сейчас, — полностью уступила место представлениям, что материки могут двигаться. Гипотеза дрейфа континентов была предложена немецким ученым А. Вегенером в начале XX в. Он предположил, что все континенты представляли ранее единый праматерик, который распался затем на несколько частей, составивших основу современных материков. Современная концепция тектоники литосферных плит говорит о том, что вся поверхность Земли разделена на несколько крупных массивов или блоков (плит). Материки — это их наиболее возвышенные и древние части. Плиты перемещаются по мантии или как изолированные массы, или как единый суперконтинент. Формирование литосферных плит — очень длительный процесс, взаиморасположение их в различные периоды геологической истории менялось. Существование изолированных родственных таксонов можно объяснить движением литосферных плит, разделивших единый ранее древний ареал.

Например, в палеозое и раннем мезозое вся суша Земли была объединена в суперконтинент П а н г е ю, состоящую из двух разделенных морем Т е т и с блоков: южного, Г о н д в а н ы, которая дала современные материки Южного полушария (Южную Америку, Африку с Аравийским полуостровом, Мадагаскар, Индию, Антарктиду и Австралию) и северного — Л а в р а з и и, образовавшего современную Северную Америку, Гренландию и Евразию. Гондванским происхождением объясняются ареалы многих растений и животных, включающие Южную Америку, Новую Зеландию и юго-восток Австралии (рис. 5.2).

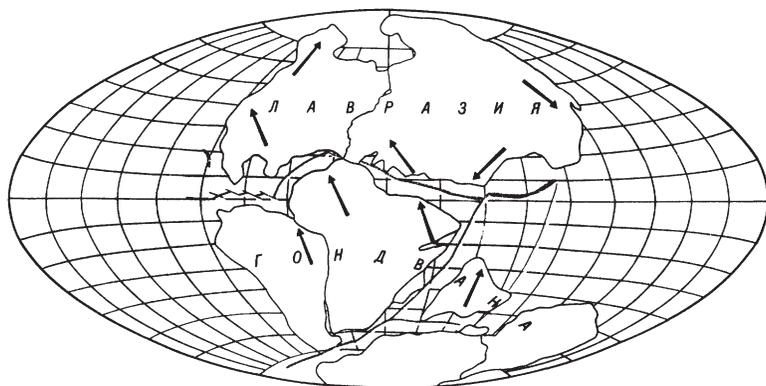


Рис. 5.2. Положение материков 135 млн лет назад (единый материк Пангея) [Монин]

5.2. Основные этапы развития жизни

Догеологический этап формирования планеты закончился более 4 млрд лет назад, началась ее геологическая история, во время которой возникли и прошли длительный путь эволюции живые организмы. Всю историю жизни на Земле делят на два отрезка — докембрий, или криптозой (время скрытой жизни), и фанерозой (время явной жизни). Геохронологическая шкала показывает последовательность и соподчиненность этапов развития земной коры и органического мира Земли (рис. 5.3).

Докембрий (4 млрд — 541 млн лет назад). Это наиболее длительная стадия развития Земли. Со времени возникновения жизни (более 3,5 млрд лет) в океане, покрывающем поверхность планеты,

Эон (зонотема)	Эра ¹ (эратема ² или группа)	Период ¹ (система ²)	Индекс	Эпоха ¹ (отдел ²)	Индекс
ФАНЕРОЗОЙ (535 ± 1)	Кайнозойская KZ (около 65)	Четвертичный (квартер) —1.8—	Q	Голоцен Плейстоцен	Q₄ Q₁₋₃
		Неогеновый —23 ± 1—	N	Плиоценовая Миоценовая	N₂ N₁
		Палеогеновый —65.0—	P	Олигоценвая Эоценовая Палеоценовая	P₃ P₂ P₁
	Мезозойская MZ (186)	Меловой —145 ± 3—	K	Поздняя Ранняя	K₂ K₁
		Юрский —200 ± 1—	J	Поздняя Средняя Ранняя	J₃ J₂ J₁
		Триасовый —251 ± 3—	T	Поздняя Средняя Ранняя	T₃ T₂ T₁
		Пермский —295 ± 5—	P	Поздняя Средняя Ранняя	P₃ P₂ P₁
	Палеозойская PZ (284)	Каменноугольный —360.0—	C	Поздняя Средняя Ранняя	C₃ C₂ C₁
		Девонский —418 ± 2—	D	Поздняя Средняя Ранняя	D₃ D₂ D₁
		Силурийский —443 ± 2—	S	Поздняя Ранняя	S₂ S₁
		Ордовикский —490 ± 2—	O	Поздняя Средняя Ранняя	O₃ O₂ O₁
		Кембрийский —535 ± 1—	Є	Поздняя Средняя Ранняя	Є₃ Є₂ Є₁
		Протерозой — PR —2500—	Расчленение на системы имеет только местное значение		
	Архей — AR (более 1500)				

Рис. 5.3. Геохронологическая (стратиграфическая) шкала
[Стратиграфический кодекс России]

Примечание. ¹ — время, ² — слои.

жили организмы, сильно различавшиеся организацией и формами получения энергии. Вероятно, уже более 3 млрд лет назад появился аноксигенный и оксигенный фотосинтез. Первые обнаруженные организмы — одноклеточные *п р о к а р и о т ы* — цианобактерии. Для докембрийских осадочных пород характерны структуры с их участием, называемые *с т р о м а т о л и т а м и*. Строматолиты образуются цианобактериальным матом (т. е. пленковидным сообществом синезеленых водорослей и бактерий), обитающим на поверхности песков и илов. Приходящий прилив наносил частицы ила на поверхность мата, ил налипал на слизь, и так образовывался слой осадка сверху на мате. Водоросли прорастали через осадок и образовывали новый пласт мата, а затем очередной слой ила налипал на поверхности во время следующего большого прилива. Со временем появились структуры, сложенные из множества тонких чередующихся слоев мата и осадка.

Мат — это высокоинтегрированное сообщество с чрезвычайно сложно организованной трофической структурой: два верхних слоя составлены продуцентами и консументами первого порядка («растениями» и «травоядными»), соединенными в пищевую цепь пастбищного типа, а нижний слой сформирован редуцентами («падальщиками»), получающими органику из верхних слоев по детритной цепи... «Жизнь, похоже, появляется на Земле сразу в виде экосистемы, целостность которой вполне сопоставима с целостностью многоклеточного организма» [Еськов]. В раннем протерозое найдены и самые древние *п а л е о п о ч в ы* (2,4 млрд лет), что свидетельствует о *появлении жизни на суше*. Они были представлены, судя по всему, различными вариантами водорослевых корок и, возможно, лишайниками, которые могли осуществлять процессы архаичного почвообразования [Там же].

Концентрация свободного кислорода в атмосфере постепенно нарастала, и число доступных для анаэробных организмов местобитаний сокращалось, началась эволюция аэробных организмов. В планктонных экосистемах (около 1,9–2,0 млрд лет назад) появились *э у к а р и о т ы*. С увеличением концентрации кислорода в атмосфере связано и возникновение задерживающего ультрафиолетовое излучение озонового слоя, ставшего важной предпосылкой заселения суши.

В конце криптозоа (венд, 620–600 млн лет назад) получили развитие удивительные бесскелетные организмы, так называемая

эдиакарская фауна, состоявшая из крупных (до полутора метров) беспозвоночных животных, вероятно, питавшихся за счет диффузии через поверхность тела и не нуждавшихся в связи с этим во внутренних органах.

Таким образом, к концу криптозооя существовали как одноклеточные, так уже и многоклеточные формы жизни, появились многие типы беспозвоночных животных, но все они не имели скелета.

Палеозой (541–252 млн лет). Жизнь в раннем палеозое (кембрий, ордовик, силур) была очень разнообразной и развивалась почти исключительно в морях. В начале кембрия большинство типов животных (и даже водорослей) приобрели способность строить минерализованные или хитиновые скелеты и поэтому их останки смогли сохраниться в ископаемом состоянии. Растительный мир был представлен разнообразными одноклеточными и многоклеточными водорослями. Основу тогдашних экосистем составляли водоросли, строившие небольшие известковые постройки, и археоциты, примитивные беспозвоночные с кальциевым кубкообразным пористым скелетом, ведущие прикрепленный образ жизни. В морях, главным образом на широких континентальных шельфах, господствовали трилобиты — сегментированные животные с хитиновым панцирем, относящиеся к членистоногим. Хитиновый скелет был также и у граптолитов, образующих колонии с множеством особей, росших от общего ствола. Скелет граптолитов был похож на маленькую ветку дерева или на перо птицы, а каждый индивид колонии сидел в отдельной небольшой капсуле. Граптолиты плавали в морях ордовика и силура, после смерти их скелеты оседали на дно.

Существовали и крупные представители животного мира — например, головоногий моллюск (подкласс эндоцератоидеи) с размером раковины около 9 м. В ордовике началось *заселение суши беспозвоночными животными*. В конце ордовика произошло резкое снижение таксономического разнообразия морских биот. В силуре в мелководных морях обитали разнообразные животные и растения, а условия среды в это время были разнообразны — от поросших буйной растительностью болот до засушливых пустынь. Появляются *сосудистые растения и осваивают сушу*. По берегам водоемов и заболоченным местам появляются первые разреженные и низкие наземные сообщества. Появляются первые дышащие воздухом наземные позвоночные — скорпионы.

В целом для раннего палеозоя характерны преобладание водорослей, биота низших споровых растений и господство водных, преимущественно морских, беспозвоночных животных, появление рыбообразных и рыб.

В девоне в пресноводных водоемах существовало огромное количество разнообразных рыб (эпоха рыб). Некоторые из них были панцирными, другие похожи на акул, но самыми важными, с нашей точки зрения, были рыбы, которые могли существовать какое-то время на суше. Вскоре появились рыбы с легкими, позволяющими дышать воздухом, и парными мускулистыми плавниками, которые давали возможность ползать по земле. По мере того как у рыб развились подобные признаки наземных животных, они все больше и больше приспособлялись к выживанию во время засух. Так появились первые земноводные девонские тетраподы — примитивные лабиринтодонты.

Во влажном и теплом карбоне появился лесной тип растительности в связи с появлением многолетних древесных растений, высокие (до 30 м высотой) леса из споровых растений занимали обширные пространства. В это время начинается угленакопление. Широко распространены наземные членистоногие, появились настоящие сухопутные животные и рептилии. В поросших буйной растительностью болотах обитало множество земноводных. В растительном покрове впервые четко проявилась зональность и выделилось три палеофлористических царства [Мейен]: гондванское (материки южного полушария и Индостан, составлявшие Гондвану, на которых преобладали папоротниковидные, плауновидные и глоссоптериевые), еврамерийское (Европа, Северная Америка, Северная Африка, Центральный Казахстан, Средняя Азия с древовидными плауновидными, каламитовыми, папоротниками, птеридоспермами) и ангарское (Сибирь, Восточный Казахстан, Монголия — преобладали плауновидные, затем кордаитовые).

Пермь характеризуется резкими изменениями климата и рельефа. В связи с нарастающей дифференциацией климата палеофлористические царства делятся на все большее число фитохорий. Периоды существования контрастного климата с холодными полюсами, как в позднем палеозое и позднем кайнозое, называются криоэрами, а периоды с выровненным по всей Земле климатом, как в мезозое, — термоэрами. В рамках термоэр происходили

свои похолодания, но масштабы их несравнимы с ледниковыми эпохами криоэр [Еськов].

Для второй половины палеозоя характерны интенсивная эволюция высших растений (с силура), освоение суши растениями и животными (беспозвоночными, земноводными и пресмыкающимися).

Мезозой (252–66 млн лет назад). Для мезозоя в целом характерны отсутствие холодных климатических зон, теплый и выровненный климат по всей Земле с ослабленным температурным градиентом между тропиками и полюсами (термоэра).

Т р и а с — глобальный климат стал более ровным и засушливым. Начало распада Гондваны. Произошло обновление фауны. Сокращается число древних групп рыб, появляются костистые рыбы. Расцвет пресмыкающихся. Появляются первые млекопитающие. Широко распространены папоротники и голосеменные.

Ю р а — климат вначале влажный, затем аридный. На суше, в воде и воздухе господствуют пресмыкающиеся. В конце юры появились первоптицы (археоптерикс). Широко распространены папоротники и голосеменные. Отчетливо выражена зональность.

М е л — в морях широко представлены костистые рыбы. На суше продолжается господство пресмыкающихся. Появляются зубастые птицы, сумчатые и плацентарные млекопитающие. Покрытосеменные растения и эволюция насекомых. К концу наблюдается значительное вымирание групп животных: вымерло большинство групп планктонных организмов с извесковым скелетом, все динозавры, многие группы водорослей и голосеменных.

В целом, в связи с относительным однообразием климата в мезозое, растительность была также достаточно однообразна по всей суше. Главную роль играли голосеменные растения, папоротники и хвощи. Господствуют пресмыкающиеся.

Кайнозой (начало 66 млн лет назад). Делится на палеоген, неоген и четвертичный периоды, сильно различающиеся климатом. В раннем кайнозое климатическая ситуация сохранялась мезозойской, а изменения, приведшие к существенному изменению климата (наступление криоэры), начались в олигоцене.

В палеогене масса широколиственных пород смешивалась с субтропическими и тропическими. В Центральной Европе встречались растения, ныне обитающие только или преимущественно в тропиках. В раннетретичных (эоценовых) глинах близ Лондона

обнаружили растительные остатки, принадлежавшие к 11 чисто тропическим и 32 преимущественно тропическим семействам [Вальтер, 1982]. На протяжении третичного времени происходило все усиливающееся ухудшение климатических условий. Пять-шесть миллионов лет назад появились гоминиды.

Весь четвертичный период разделился на две эпохи — ледниковую (п л е й с т о ц е н), начавшуюся 2 млн лет назад, и послеледниковую (г о л о ц е н). Оледенение было неоднократным и захватило территорию Европы, Северную Азию и Северную Америку. Различают четыре больших оледенения — Гюнцское, Миндельское (Лихвинское), Рисское (Днепровское), Вюрмское (Валдайское) (рис. 5.4). Перед приближающимися льдами все теплолюбивые растения отступали. Секвойя, метасеквойя, таксодиум и другие древесные растения вымерли в Европе уже во время первого оледенения, а каждое последующее оледенение приносило новые потери. Более 100 родов растений встречаются сейчас в Северной Америке и Юго-Восточной Азии, но отсутствуют в Европе. Плейстоценовое обеднение флоры затронуло и Африку. Некоторые виды сохранились в рефугиумах. Растительность вблизи ледников на перигляциальных (окружающих ледник) территориях носила тундровый характер со значительным участием холодостойких степных видов.

Послеледниковый период принес постепенное потепление климата, но оно не было непрерывным и прерывалось похолоданием. Какое-то время в голоцене климат был более теплым, чем современный (термический максимум голоцена). Изменения растительности и животного мира голоцена хорошо изучены. Появились новые типы биомов — хвойные бореальные леса и травяные биомы.

В целом кайнозой четко делится на две эпохи. Млекопитающие и птицы господствуют на суше и в воздухе. Появляются вторичноводные и морские млекопитающие. Расцвет насекомых. Формирование современной растительности и развитие покрытосеменных растений.

Крупнейшие этапы развития растительного мира Земли имеют свои названия:

- т а л а с с о ф и т (п р о т е р о ф и т) — докембрий, кембрий и ордовик, древнейший этап эволюции растительного покрова, характеризующийся господством водорослей;
- п а л е о ф и т — соответствует девону, карбону и перьми, характеризуется господством высших споровых и ранних голосеменных;

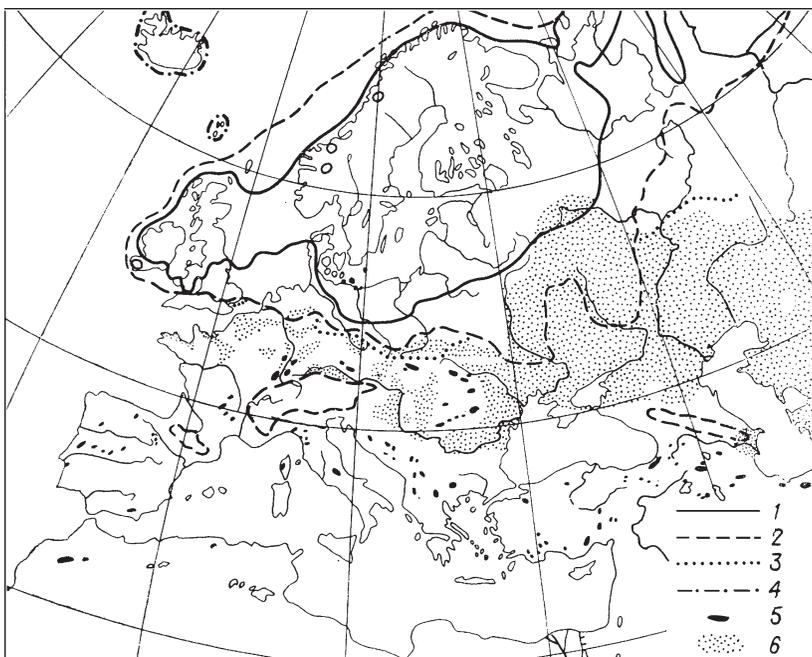


Рис. 5.4. Европа в ледниковый период.

Максимальное распространение ледникового покрова:

1 — при вюрмско-вислинском оледенении; 2 — при рисско-заальском оледенении; 3 — при миндель-эльстерском оледенении; 4 — максимальное оледенение Исландии и Фарерских островов; 5 — небольшие горные оледенения; 6 — отложения лесса [Вальтер, 1982]

- мезофит — триас, юра, ранний мел и господство голосеменных растений (совпадает с эпохой господства пресмыкающихся);
- кайнофит (неофит) — начался в позднем мелу, характеризуется развитием покрытосеменных растений (примерно совпадает с эпохой млекопитающих).

Для объяснения современного распространения биоты по земному шару существует несколько гипотез. Например, теория «оттесненных реликтов», согласно которой сокращение ареалов, особенно в южном полушарии, и архаичный характер южной биоты объясняются оттеснением более древних форм молодыми и продвинутыми к югу.

Анализ распространения наземных сосудистых растений в прошлые геологические эпохи, проведенный С. В. Мейеном [Мейен], позволил выявить некоторые географические особенности макроэволюции наземных сосудистых растений. Он показал, что классы, значительное большинство порядков и многие семейства вначале населяли тропическую зону и лишь много позднее вселялись в северные и южные внетропические регионы. Для объяснения этого феномена он привлек гипотезу экваториальной помпы Ф. Дарлингтона, согласно которой активное формообразование происходит именно в тропических экосистемах со стабильной окружающей средой и высоким биоразнообразием. Возникающие в тропиках новые, продвинутые таксоны конкурентно вытесняют прежние формы из тропиков в более высокие широты. Таксоны постепенно расселяются во внетропические регионы, где также формируются новые таксоны, но более низкого таксономического уровня. В результате исходный сплошной тропический ареал таксона разделяется на два изолированных, постепенно расходящихся к противоположным полюсам участка. Это явление названо С. В. Мейеном «фитоспредингом». В тропической зоне обитают самые высокоорганизованные таксоны, а ближе к полюсам — более архаичные наземные сосудистые растения (образное сравнение с расположенной в экваториальной зоне помпой, выплескивающей в биполярных направлениях все новые таксоны).

Другая точка зрения — гипотеза зональной стратификации — высказана В. В. Жерихиным [Жерихин]. Из нее следует, что в конце палеогена в связи с изменением климата биота Земли подверглась зональной стратификации, тропическая и холодно-умеренная флоры в равной степени производны от исходно теплоумеренно-субтропической. Например, в мезозое и палеогене на большей части Земли климат был близок к современному субтропическому [Тимонин, Озерова].

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

- Какие методы использует историческая биогеография?
- Теории мостов суши, мобилизма, тектоники литосферных плит.
- Роль материка Гондваны в формировании биот.
- Характеристика основных этапов развития жизни на Земле.

Лекция 6

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ЦАРСТВА И ОБЛАСТИ ЗЕМНОГО ШАРА

Наиболее крупными таксонами при биогеографическом районировании являются царства, которые подразделяются, в свою очередь, на области и округа. При характеристике флористических царств за основу взята схема А. А. Тахтаджяна [Тахтаджян] (рис. 6.1). При флористическом районировании выделяют девять флористических царств и от 34 до 43 областей. В размещении всех царств прослеживается определенная закономерность: к югу их территории оказываются все менее крупными и более расчлененными.

Голарктическое царство (Holarctis). Это царство самое обширное, охватывает более половины площади суши Земли — почти весь евразийский материк, за исключением юга, внутротропическую Северную Африку и почти всю Северную Америку с островами. Но, как отмечает Ж. Леме [Леме], лишь в Центральной Азии, где проходит гималайский барьер, границы этого царства с тропическим миром можно считать четкими. В Северной Америке, Сахаре и Китае имеются большие переходные зоны. По видовому составу биота царства значительно беднее тропических. Еще одна особенность царства — разнообразие современного климата на его территории, что влияет на разнообразие сообществ и биоты в целом. И наконец, на флору и растительность оказало большое влияние историческое своеобразие территории — четвертичные оледенения и непостоянство связей материков Евразии и Северной Америки.

Флора царства своеобразна, включает около 30 эндемичных семейств растений, число эндемичных родов и видов не поддается точному учету. Часто семейства малочисленны, например, гинкговые (*Ginkgoaceae*) с единственным видом *Ginkgo biloba*, головчатотиссовые (*Cephalotaxaceae*), пионовые (*Raeoniaceae*), адоксовые (*Adoxaceae*), сусаковые (*Butomaceae*). Характерны для царства крупные семейства: лютиковые, крестоцветные, березовые, зонтичные, губоцветные, сосновые, гвоздичные и др. Во флоре царства очень

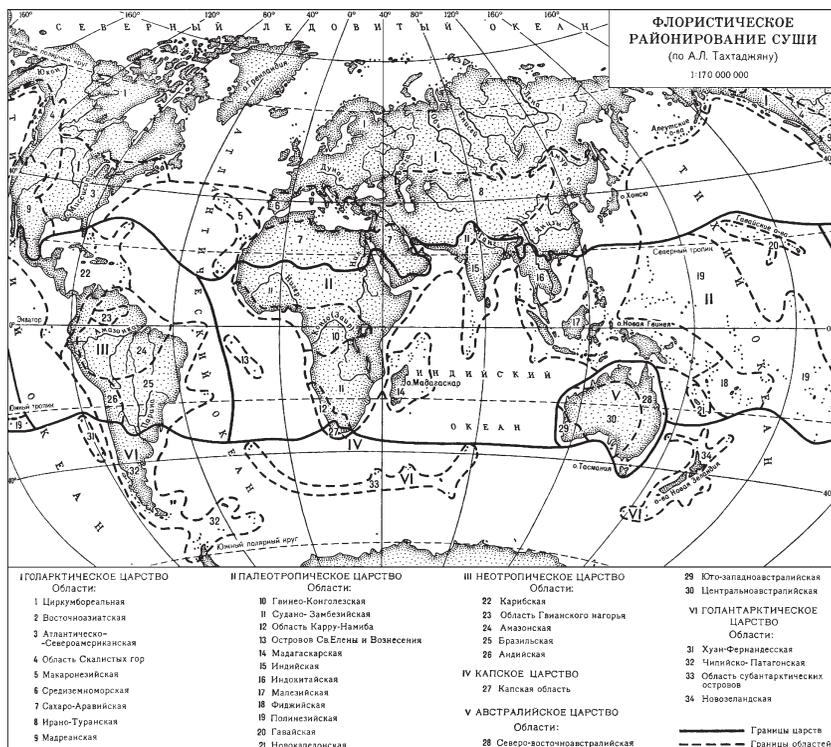


Рис. 6.1. Флористическое районирование земного шара по А. Л. Тахтаджяну [Биологический энциклопедический словарь]

много эндемичных родов: чесночница (*Alliaria*) и лунник (*Lunaria*) из семейства крестоцветных, сныть (*Aegopodium*) и купырь (*Anthriscus*) из семейства зонтичных, гнездовка (*Neottia*) и кокушник (*Gymnadenia*) из семейства орхидных. В пределах царства выделяют девять флористических областей.

Циркумбореальная область охватывает почти всю Европу, большую часть Северной Америки и Северной Азии. Хотя это самая крупная флористическая область земного шара, во флоре ее нет эндемичных семейств, но много характерных родов, имеющих широкое распространение: дуб, береза, ольха, тополь, рябина, груша, яблоня и много других.

Восточноазиатская область занимает восточную часть Китая, Корею, Японию, часть Сахалина. Флора чрезвычайно своеобразна, насчитывает 14 эндемичных семейств, например, гинкговые, эвкоммиевые (*Eucommiaceae*) (рис. 6.2), головчатотиссовые, троходендровые и более 300 эндемичных родов, например конфетное дерево ховению (*Hovenia*).

Атлантическо-Североамериканская область захватывает значительную часть Северной Америки — от Атлантического побережья на востоке до Великих равнин на западе и от побережья Мексиканского залива до южных эндемизмов. В области — одно эндемичное семейство лейтнериевых (*Leitneriaceae*) (рис. 6.3) и не менее 100 эндемичных или почти эндемичных родов. Видовой эндемизм очень высокий. Флора данной области имеет много черт сходства с флорой Восточной Азии, но последняя значительно богаче и содержит больше примитивных форм.

Область Скалистых гор занимает сравнительно небольшую территорию на крайнем западе Северной Америки. Она захватывает горные системы Западной Канады и западной части, близка к флоре циркумбореальной области, но вместе с тем и достаточно самобытна. К эндемичным родам относятся станлейя



Рис. 6.2. Эвкоммия ильмовидная (*Eucommia ulmoides*) [Жизнь растений, 1980]



Рис. 6.3. Лейтнерия флоридская (*Leitneria floridana*) [Жизнь растений, 1980]

(*Stanleya*) из семейства крестоцветных, литофрагма (*Lithofragma*) из семейства камнеломковых, кордилантус (*Cordilanthus*) из семейства норичниковых, гитопсис (*Githopsis*) из семейства колокольчиковых и др. Эндемичных видов очень много, в том числе среди хвойных (из родов сосна, ель, пихта, лиственница, тисс, псевдотсуга, тсуга, можжевельник, кипарис, каприсовик).

Макаронезийская область занимает незначительную территорию. Эндемичных родов значительно немного, около 40. Процент эндемичных видов очень высок. Флора включает ряд древних растений. Она примечательна тем, что здесь имеется много видов древесных растений из таких семейств, которые вне этой области представлены обычно травянистыми формами (например, семейство крестоцветных). Наиболее богата и своеобразна флора Канарских островов.

Средиземноморская область занимает более или менее широкую полосу побережья Средиземного моря. Границы этой области довольно хорошо совпадают с естественным распространением вечнозеленых лесов из каменного дуба (*Quercus ilex*) и с первичным районом культивирования маслины. Во флоре области есть только одно эндемичное семейство афиллантовых (Aphyllanthaceae), но значительно число эндемичных родов (около 150). Например, встречается единственная в Европе дикорастущая пальма хамеропс низкий (*Chamaerops humilis*). Здесь меньше древних, третичных реликтов и гораздо больше молодых.

Сахаро-Аравийская область включает значительную часть Северной Африки и Аравийского полуострова. Во флоре 1500 видов, из них эндемичных 300.

Ирано-Туранская область — это большая часть территории Малой, Средней и Центральной Азии. Характеризуется высоким родовым эндемизмом. Например, род парротия (*Parrotia*) из семейства хамамелисовых, песчаная акация (*Ammodendron*) из семейства бобовых.

Мадреанская (Сонорская) область располагается в юго-западной части Северной Америки. Флора имеет явные черты сходства с флорой Средиземноморья, есть общие роды, например, багряник (*Cercis*), земляничное дерево (*Arbutus*), фисташка (*Pistacia*).

Палеотропическое царство (Palaeotropis). Палеотропическое царство занимает большую территорию в тропиках Старого Света, отдельные части его расположены далеко друг от друга, в частности, острова Шри-Ланка, Суматра, Ява, Калимантан, Филиппины и др. Флора царства своеобразна и богата, содержит около 40 эндемичных семейств: непентосовые (Nepenthaceae), банановые (Musaceae), имбирные (Zingiberaceae), дегенериевые (Degeneriaceae) (рис. 6.4), панданусовые (Pandanusaceae).

В пределах царства выделяют пять подцарств.

Африканское подцарство включает большую часть континента и делится на четыре области: Гвинео-Конголезскую, Судано-Замбезийскую, область Карру-Намиб и область островов Св. Елены. Более десяти эндемичных семейств. Особенно богата флора Гвинео-Конголезской области.

В северной части Намиба встречается эндемичный реликтовый вид вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*).

Индо-Малезийское подцарство включает Индийскую, Индокитайскую, Малезийскую и Фиджийскую области. Наиболее богатая флора, содержащая много древних примитивных форм цветковых растений. Эндемичен род раффлезия (*Rafflesia*) — паразитическое растение, живущее на корнях лиан из семейства виноградовых. Велико разнообразие пальм. Особенно богата и своеобразна флора Малезийской области.

Мадагаскарское подцарство, куда входят остров Мадагаскар, окружающие его острова и архипелаги (Маскаренские, Амирантские, Сейшельские, Коморские). Из девяти эндемичных семейств наиболее известно семейство дидиеревых (Didieraceae) (рис. 6.5), 11 видов которого произрастают в аридных районах Западного и Юго-Западного Мадагаскара. На Сейшельских островах растет знаменитая эндемичная сейшельская пальма (*Lodoicea seychellarum*) с плодами диаметром до 0,5 м и массой 13–25 кг. Не менее известно мадагаскарское «дерево путешественников» (*Ravenala madagascariensis*) из семейства банановых. Семейства орхидных, сложноцветных, молочайных, осоковых и злаковых преобладают по числу видов.

Полинезийское подцарство располагается в центральной части Тихого океана и охватывает большое количество островов. Флора их относительно молодая. Подцарство включает

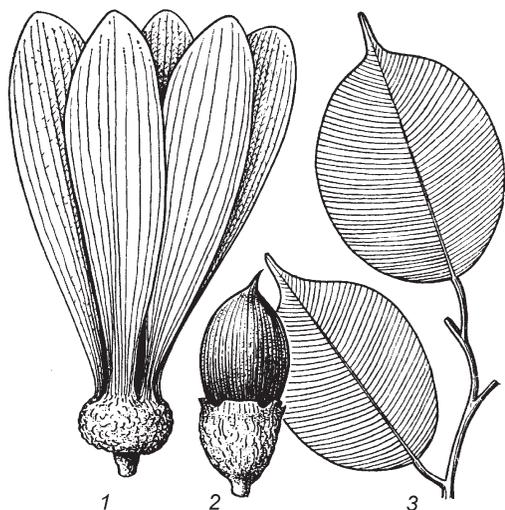


Рис. 6.4. Семейство диптерокарповые.
Дриобаланопс ароматичный (*Dryobalanops
aromatica*):

1 — плод с разросшимися чашелистиками; 2 — плод с удаленными чашелистиками; 3 — ветвь с листьями
[Жизнь растений, 1980]

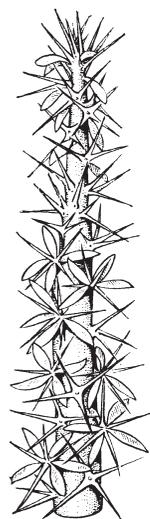


Рис. 6.5. Дидиерея
Тролля (*Didierea
trollii*), вегетативный
погреб [Жизнь расте-
ний, 1980]

Полинезийскую и Гавайскую области, не имеет эндемичных семейств, но родовой и видовой эндемизм высок. В Гавайской области насчитывается 97 % эндемичных видов растений.

Новокаледонское подцарство включает одну Новокаледонскую область, куда входит остров Новая Каледония с прилегающими островами. Несколько эндемичных семейств и 110–130 эндемичных родов, видовой эндемизм семенных растений достигает 90 %. Во флоре встречаются древние формы папоротников и голосеменных.

Неотропическое царство (Neotropis). Занимает большую часть Южной Америки, Центральную Америку с островами Карибского моря и юг Флориды. В пределах Неотропического царства выделяется пять областей: Карибская, область Гвианского нагорья, Амазонская, Бразильская и Андийская. Флора Неотропического

царства в течение очень длительного времени развивалась самостоятельно в условиях изоляции, необычайно богата, содержит около 25 эндемичных семейств и более 40 000 видов, среди которых канновые (Cannaceae), маркгравиевые (Marcgraviaceae), циклантовые (Cyclanthaceae), юлианиевые (Julianiaceae). Велико видовое разнообразие характерных семейств кактусовых (Cactaceae) и бромелиевых (Bromeliaceae). Обильны пантропические семейства, общие с тропиками палеотропического и австралийского царств: лавровые, страстоцветные, ризофоровые, миртовые, аннакардиевые, протейные, орхидные, пальмовые, бигнониевые и др.

Амазонская область включает бассейны рек Амазонки и Ориноко. Здесь располагаются основные массивы дождевого тропического леса (гилеи). Одно эндемичное семейство (Dialypetalanthaceae), более 500 эндемичных родов и не менее 3000 видов, среди которых десятки видов пальм, хозяйственно важное дынное дерево или папайя (*Carica papaya*), виктория (*Victoria regia*).

Карибская область располагается в северной части царства и включает как материковую часть, так и острова. Два эндемичных семейства, Picrodendraceae и Placospermataceae, и более 500 эндемичных родов, например, древний род саговниковых микроцикас (*Microcycas*), произрастающий на Кубе.

Область Гвианского нагорья — небольшая горная территория на севере Южной Америки. Флора включает более 8000 видов, одно эндемичное семейство и около 100 эндемичных родов. Особенно много эндемиков в высокогорьях, до 95%.

Андийская область вытянута узкой полосой вдоль западного побережья Южной Америки. Одно эндемичное семейство Nolanaceae и несколько сот эндемичных родов. Широко известны эндемики хинное дерево (*Cinchona*) и кокаиновый куст (*Erythroxylon coca*).

Бразильская область включает обширное Бразильское плоскогорье. Эндемичные семейства отсутствуют, но имеются около 400 эндемичных родов. Эндемичны древнее хвойное — араукария узколистная (*Araucaria angustifolia*) и падуб парагвайский (*Ilex paraguayensis*).

Капское царство (Capensis). Это самое маленькое по площади царство занимает южную окраину Африки и имеет своеобразную и богатую флору, включающую более 7000 видов, более 200

эндемичных родов и 7 эндемичных семейств цветковых растений. Из эндемичных семейств интересны роридуловые (*Roridulaceae*), бруниевые (*Bruniaceae*), груббиевые, а также род амариллис.

Семейство протейные (*Proteaceae*), основной центр разнообразия которого лежит в Австралийском царстве, имеет здесь второй центр с эндемичными родами (*Leucadendron* и др.), разнообразными видами рода *Protea*.

Исключительно разнообразно семейство аизооновых (*Aizoaceae*) (рис. 6.6), представители которого являются суккулентами и известны под названием «живые камни», суккулентные виды родов *Mesembryanthemum*, *Cheiridopsis*, *Pleiospilos*, *Lithops*. Обширное семейство ластовниковых (*Asclepiadaceae*) также имеет очаг разнообразия в Капском царстве, где сосредоточено более половины из двух с лишним тысяч видов семейства. Наиболее известны суккулентные стапелии *Stapelia*, *Huernia*, *Caralluma*, прутювидные, почти безлистные кустарники лептадении (*Leptadenia*), эпифитные дишидии (*Dischidia*).

Максимума видовой разнообразия достигают в Капском царстве роды вереск (*Erica*), пеларгония (*Pelargonium*), характерны суккулентные крестовники (*Senecio*), виды толстянковых (*Crassulaceae*) и лилейных (*Aloe*, *Gasteria*, *Haworthia*).

Австралийское царство (Australis). Занимает изолированное положение и включает материк Австралию, Тасманию и прилегающие острова. В пределах царства три области: северо-восточноавстралийская, центральноавстралийская и юго-западноавстралийская. Флора Австралийского царства поражает высокой степенью эндемизма и богатством — 15 000 видов, 570 эндемичных родов и более 10 эндемичных семейств: аканиевые



Рис. 6.6. Семейство аизооновые.
Бергерантус стрелконосный
(*Bergeranthus scapiger*)
[Жизнь растений, 1980]

(Akaniaceae), цефалотовые (Cephalotaceae), брунониевые (Brunoniaceae), филлоглоссовые (Phylloglossaceae) из плауновидных, тремандровые (Tremandraceae) и др. Эндемичных видов 75–80 %. Здесь произрастают древовидные формы папоротников из родов *Dicksonia* и *Alsophila*. Широко распространены 2 вида араукарий (*Araucaria*), 16 видами представлен род калитрис (*Callitris*) и подокарп (*Podocarpus*). Характерны семейства протейных (700 видов) (рис. 6.7), ксантореевых (Xanthorrhoeaceae), казуариновых (Casuarinaceae). Наиболее богаты видами такие роды протейных, как хакея, гревилея (*Grevillea*) и банксия (*Banksia*). Из семейства миртовых важен род эвкалипт (*Eucalyptus*), насчитывающий около 600 видов, и «дерево бутылочных щеток» каллистемон (*Callistemon*). Среди бобовых выделяется род акация (*Acacia*), насчитывающий здесь более 500 видов; в отличие от африканских у них нет колючек, а у многих акаций вместо листьев развиты филлодии. Присутствуют свои виды пальм, например ливистония (*Livistona*). В Австралии наблюдается «дефектность флоры»: отсутствуют некоторые семейства, широко представленные на других континентах; нет хвощей, бамбуков, бегониевых, валериановых, чайных, подсемейства яблоневых семейства розоцветных.

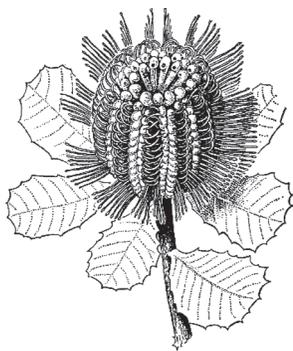


Рис. 6.7. Семейство протейные. Соцветие банксии ярко-красной (*Banksia coccinea*) [Жизнь растений, 1981]

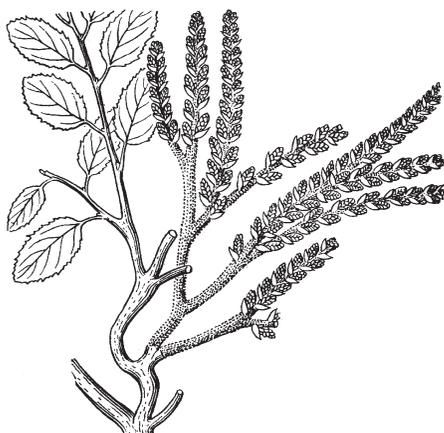


Рис. 6.8. Мизодендрум точечный (*Misodendrum punctatum*) на веточке нотофагуса антарктического [Жизнь растений, 1981]

Голантарктическое царство (Holantarctis). Охватывает не покрытые льдом участки Антарктиды, южную часть Южной Америки, Новую Зеландию, острова Хуан-Фернандес и субантарктические острова. Территория царства сильно раздроблена, но сходство флоры его отдельных частей можно объяснить происхождением от флоры древнего материка Гондваны. В пределах Антарктического царства можно выделить следующие области: Хуан-Фернандесскую, Чилийско-Патагонскую, область субантарктических островов и Новозеландскую. Более 2000 видов и 10 эндемичных семейств, придающих своеобразие флоре и содержащих чаще всего по одному или нескольку видов: гризелиНИЕВЫЕ (*Griselinaceae*), мизодендрОВЫЕ (*Misodendraceae*) (рис. 6.8), лакТОРИСОВЫЕ (*Lactoridaceae*) и др. Некоторые типичные антарктические элементы флоры далеко выходят на север за пределы царства и проникают в Неотропики, например, колобантус (*Colobanthus*) из гвоздичных, азорелла (*Azorella*) из зонтичных.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Какие подцарства выделяют в Палеотрописе?

Назовите эндемичные семейства Голарктиса.

Назовите эндемичные семейства Палеотрописа.

Общая характеристика флористических царств (Голарктис, Палеотропис, Неотропис, Капское, Австралийское, Голантарктическое).

Какие семейства эндемичны для Австралийского царства?

Лекция 7

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЦАРСТВА И ОБЛАСТИ ЗЕМНОГО ШАРА

Основу современному зоогеографическому районированию суши заложили классические схемы П. Склэтера (1858), А. Р. Уоллеса (1876) и Н. А. Северцова (1873, 1877). Основой этих классических схем традиционно служили лучше изученные птицы и млекопитающие, в то же время географическое распространение насекомых, которое стало понятно позже, более сходно с распространением цветковых растений. Поэтому современная схема зоогеографического деления суши на основе распространения энтомофаун имеет свои особенности, и ее можно найти в книге О. Л. Крыжановского [Крыжановский]. Чтобы не перегружать главу специфической информацией, мы не включаем в нее характеристику региональных энтомофаун, а отсылаем интересующихся к указанной книге.

Принятая здесь схема районирования основана на модернизированной схеме Склэтера — Уоллеса и согласуется со схемами, принятыми в других современных российских учебниках, например, [Второв, Дроздов, 2001; Абдурахманов и др.]. Однако за основу здесь взята схема царств и областей О. Л. Крыжановского как лучше согласующаяся с флористическими схемами и потому более подходящая для курса биогеографии. Все упоминающиеся названия таксонов проверены на пригодность по базе данных ITIS (Integrated Taxonomic Information System (www.itis.gov)). Рисунки взяты из иллюстрированного справочника «Все о животных» [Все о животных].

Царство Палеогоя (Палеотропическое). Включает тропики и частично субтропики Старого Света: Африку к югу от Сахары (север Африки — это часть Палеарктики), Мадагаскар, острова Индийского океана, юг и юго-восток Азии (от южной части Аравии до юга Японии), Малайский архипелаг, Новую Гвинею, Новую Каледонию и Полинезию.

Для царства в целом эндемичны отряды ящеров или панголинов (Pholidota), даманов (Procaviidae), трубкозубых (Tubulidentata),

хоботных или слонов (Proboscidea) и подотряд мокроносые приматы (Strepsirrhini) (их устаревшее название — полуобезьяны).

В пределах царства выделяют пять областей, но ниже будут рассмотрены только три из них: Афротропическая, Мадагаскарская и Индо-Малайская.

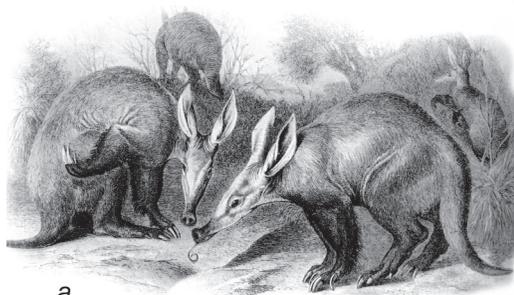
Афротропическая область. Эта область, ранее называвшаяся Эфиопской, включает Африку к югу от Сахары, юг Аравии, тропические части Южного Ирана и Западного Индостана. Фауна ее не только богата и разнообразна, но также достаточно хорошо изучена и хорошо представлена в зоопарках.

Из млекопитающих Афротропической области характерны два эндемичных отряда: трубкозубы и даманы. Отряд трубкозубов (Tubulidentata) представлен единственным видом — африканским трубкозубом (*Orycteropus afer*), питающимся термитами и муравьями (рис. 7.1, а). Даманы (Procaviidae) включают как лесных, так и горных животных размером с зайца (рис. 7.1, б). Это растительноядные звери с оригинальными присосками на подошвах, позволяющими им карабкаться по стволам деревьев и отвесным скалам.

На уровне семейств здесь эндемичны бегемотовые (Hippopotamidae), жирафы (Giraffidae), выдровые землеройки (Potamogalinae), златокроты (Chrysochloridae), шипохвостые (Anomaluridae), долгоноги (Pedetidae) и некоторые другие. Характерно для области обилие копытных. Жвачные включают примерно 40 родов антилоп — от мелких дукеров высотой всего 30 см до крупных: канн, куду и гну размером с лошадь.

Оленьки и жирафы — еще два типичных семейства африканских жвачных. Оленьки — самые мелкие из копытных (размером с зайца). Самцы у них не имеют рогов, но зато обладают развитыми верхними клыками. Обитают оленьки в дождевых лесах. Жирафы являются эндемичным семейством, насчитывающим всего два вида, относящихся к двум родам: окапи (рис. 7.1, в) и жираф (рис. 7.1, г).

Из нежвачных в Африке обитают бегемоты (гиппопотамы) и свиньи. Бегемоты представлены двумя видами: обыкновенным бегемотом (*Hippopotamus amphibius*) массой до 3 т при длине тела до 4 м и карликовым бегемотом (*Choeropsis liberiensis*) длиной всего



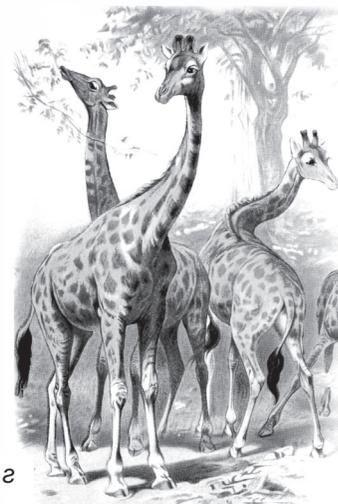
а



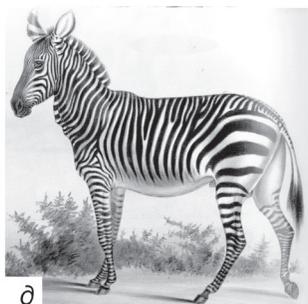
б



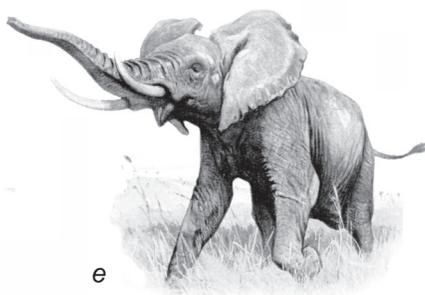
в



г



д



е

Рис. 7.1. Фауна Афротропической области:

а — трубкозуб (*Orycteropus afer*); б — даманы Брюса (*Heterohyrax brucei*); в — окапи (*Okapia johnstoni*); г — жираф (*Giraffa camelopardalis*); д — горная зебра (*Equus zebra*); е — африканский слон (*Loxodonta africana*)

около 150 см и массой 250 кг. Здесь обычны и близкие к бегемотам бородавочники (*Phacochoerus*) и кистеухие свиньи, а настоящих свиней (род *Sus*) в Африке нет. Из непарнокопытных обитают два вида носорогов и три вида зебр (рис. 7.1, *д*), многочисленные стада которых еще и сегодня бродят в саванне. Отряд хоботных представлен только африканским слоном (*Loxodonta africana*) (рис. 7.1, *е*).

Из хищников характерны виверровые (Viverridae), которых насчитывается около десяти родов. Настоящих волков в Африке нет, но обитает их родственник — гривистый волк (*Proteles cristatus*), есть гиеновые собаки (*Lycaon pictus*). Кошачьи, такие как лев, леопард, гепард, сервал и мелкие виды, характерны для области, но никто из них эндемиком не является.

Среди грызунов в Афротропической области выделяются такие эндемичные семейства, как шипохвостые белки (Anomaluridae), долгоноги (Pedetidae), тростниковые крысы (Thryonomyidae), горные мыши (Petromyidae), гребнепалые крысы (Stenodactylidae) и пескорои (Bathyergidae).

Отряд насекомоядных состоит здесь из трех эндемичных семейств. Это златокроты (Chrysochloridae), получившие свое название за металлический отлив меха, выдровые землеройки (Potamogalinae), обитающие в Западной Африке у воды, и слоновые землеройки, или хоботные прыгунчики (Macroscelididae), зверьки, похожие на тушканчиков, но с вытянутой в хоботок мордочкой.

Так называемые полуобезьяны (подотряд мокроносые приматы в современном понимании) Афротропической области относятся к семейству лори (Lorissidae), представленному двумя эндемичными родами — потто и галаго. Особенно разнообразны здесь обезьяны, которые относятся к двум семействам — Cercopithecidae (обезьяны Старого Света) и Pongidae (человекообразные). Из обезьян Старого Света в Африке обитают около 100 видов мартышек, павианы, мандрилы и колобусы, а человекообразные представлены двумя монотипными родами — горилла и шимпанзе.

Из п т и ц к чисто африканским нужно отнести эндемичный отряд птицы-мыши (Coliiformes) с одним семейством Coliidae (2 рода и 6 видов). Эти птицы населяют кустарники африканских саванн и названы так потому, что постоянно держатся в гуще кустов, редко показываясь на глаза, взлетают неохотно. Питаются семенами,

ягодами, почками и цветками, ловят насекомых, таскают яйца и птенцов мелких птиц. Эндемично также несколько семейств, в основном монотипные. Это семейство страусовых (*Struthionidae*), бескилевых нелетающих птиц, единственный современный представитель которых — африканский страус (*Struthio camelus*), семейство птиц-секретарей (*Sagittariidae*) с одним видом *Sagittarius serpentarius*; китоглавы (*Balaenicipitidae*) с единственным видом китоглав (*Balaeniceps rex*), который обитает в тропических болотах Восточной Африки, его главный корм — двоякодышащие рыбы протоптеры; семейство молотоглавые (*Scopidae*), также с одним видом — молотоглав (*Scopus umbretta*). Разнообразно только эндемичное семейство турако, или бананоеды (*Musophagidae*), в котором 5 родов и 18 видов птиц из тропических лесов Африки. Они строят открытые гнезда из прутьев и питаются растительной пищей: ягодами, плодами, цветками и почками деревьев. Бананы обычно не едят, поэтому название «бананоеды» неудачно.

Рептилии весьма многочисленны, но эндемиков высокого ранга мало. Много ящериц, гекконов, эндемичных поясных (*Cordylidae*) и безногих червеобразных (слепые сцинки *Feylinidae*) ящериц, агам и варанов (нильский достигает двухметровой длины), а также змей. Своеобразны яичные змеи (*Dasypeltidae*), которые питаются птичьими яйцами. В Африке многочисленны и ядовитые аспидовые змеи (более 20 видов из 10 родов). К ним относятся настоящие кобры (черношейная и ошейниковая — так называемые плюющие кобры), водяные кобры, мамбы и пестрые аспиды *Elaps*. Настоящие гадюки *Viperinae*, обитающие только в Старом Свете, имеют в области центр распространения, но отсутствуют на Мадагаскаре.

Мадагаскарская область. Фауна Мадагаскара типично островная со значительной долей эндемиков и наряду с этим с большими дефектами в составе, что весьма заметно при сравнении ее с африканской материковой фауной.

Млекопитающие представлены только четырьмя отрядами, причем все виды эндемичны. Среди насекомоядных примечательно семейство щетинистых ежей, или тенреков (*Tenrecidae*), насчитывающее до 30 видов. Тенреки (рис. 7.2, *a*) дали на острове широкую адаптивную радиацию и поэтому весьма разнообразны: есть виды, напоминающие ежей, кротов, землероек и даже

выдр. В то же время характерно отсутствие семейства мышинных (Muridae), которое очень разнообразно в тропиках Старого Света. Отряд приматов состоит из трех семейств: настоящие лемуры (Lemuridae), индри (Indriidae) и руконожковые (Daubentoniidae). Настоящих лемуров 15 видов в шести родах, среди них выделяются крупные виды вари (рис. 7.2, б) и катта. Семейство индри (рис. 7.2, в) включает четыре вида, а руконожек только один вид (рис. 7.2, г). Все хищники области из семейства виверровых. Самым интересным из них, безусловно, является фосса (*Cryptoprocta ferox*).

Фауна птиц Мадагаскара на 50 % состоит из эндемичных видов, но в ней отсутствуют страусы, птицы-секретари, турако, птицы-носороги и многие другие. Типичными же обитателями являются три эндемичных семейства: филепиттовые (Philepittidae), пастушковые куропатки (Mesitornithidae) и ванговые (Vangidae). Истребленные в XVII в. дронтовые (Raphidae) имели самый узкий ареал, приуроченный только к Маскаренским островам.

Фауна рептилий довольно богата. Много хамелеонов, гекконов, черепах. Крокодилы, так же как и в Африке, представлены нильским крокодилом. Здесь нет ни одного семейства настоящих ящериц и ядовитых змей. Зато есть оригинальные представители семейства ложноногих, близкие к южноамериканским удавам. Это мадагаскарский удав (*Acrantophis madagascariensis*) и мадагаскарский древесный удав (*Sanzinia madagascariensis*) — оба единственные представители эндемичных родов.

Амфибии мало, и эндемиков высокого ранга среди них нет.

Индо-Малайская область. Из млекопитающих на уровне отряда здесь эндемичны тупайи (Scandentia). Длительное время их в качестве семейства относили либо к отряду насекомоядных, либо к примитивным приматам, но теперь выделяют в отдельный отряд. Тупайи ведут преимущественно древесный образ жизни, лазая по деревьям, зарослям кустарника, но часто встречаются и на земле. Они всеядны, питаются в основном насекомыми и плодами. В отряде тупайи 2 семейства: перьехвостые тупайи (Ptilocercidae) с одним видом (рис. 7.3, а) и тупайевые (Tupaiaidae) (рис. 7.3, б), в котором 4 рода и 19 видов.

Так называемые полуобезьяны включают роды тонкий (*Loris*) и толстый лори (*Nycticebus*) (рис. 7.3, в). Настоящих обезьян очень



а



б



в



г

Рис. 7.2. Фауна Мадагаскарской области:

а — бесхвостый тенрек (*Tenrec ecaudatus*); б — вари (*Varecia variegata*); в — короткохвостый индри (*Indri indri*); г — руконожка или айе-айе (*Daubentonia madagascariensis*)

много. Среди них эндемично семейство долгопятов (Tarsiidae), которые встречаются только на Малайском архипелаге и Филиппинах. Кроме того, макаки, тонкотелые обезьяны и, наконец, человекообразные — гиббоны и орангутаны. При этом ни один род обезьян тропической Азии не встречается в Африке, и наоборот.

Панголины (Pholidota) подчеркивают афро-азиатские фаунистические связи. Хищные представлены богато, среди них выделяется эндемичный род красный волк (*Cuon*) (рис. 7.3, *г*). Слоны представлены индийским видом (*Elephas maximus*) (рис. 7.3, *е*), носорогов (рис. 7.3, *д*) три вида, и все они с резцами, в отличие от африканских сородичей. Семейство тапировых (Tapiridae) представлено одним видом — чепрачный тапир, который распространен в Юго-Восточной Азии (три вида водятся в Неотропиках). Антилоп, в противоположность Африке, мало.

Фауна птиц богата и сложна по составу. Эндемизм в ней проявляется умеренно. Фазаны, павлины и настоящие куры достигают в Индо-Малайской области подлинного разнообразия и богатства. Нередки в области птицы-носороги (Bucerotidae), достигающие крупных размеров. Многочисленны и разнообразны здесь бородачки и дятлы. К эндемичному семейству относятся синие птицы (Irenidae), близкие к бюль-бюлям. Сорные куры, или мегаподы (Megapodiidae), — семейство, общее с Папуасской областью и Нотогеей. Не высидывают свои яйца, а закапывают их в землю или кучи растительных остатков, где они развиваются за счет солнечного тепла или тепла, возникающего при гниении органики.

Богата фауна рептилий. Черепахи включают два эндемичных семейства: большеголовые черепахи с несоразмерной невтяжной головой и двукоготные. Разнообразны водные и сухопутные черепахи и ящерицы, но эндемичных семейств ящериц только два. Это червеобразные, роющиеся в земле, Dibamidae и безухие вараны (Lanthanotidae) с единственным видом, распространенные только на Калимантане. Среди агамовых ящериц выделяются своеобразные летучие драконы (*Draco*), широкие кожистые складки на боках тела позволяют им планировать при прыжках с деревьев на расстояние до 25–30 м. Обращают на себя внимание вараны (комодский достигает длины 3 м), ведущие наземный, древесный и полуводный образ жизни. Из змей многочисленны слепозмейки,

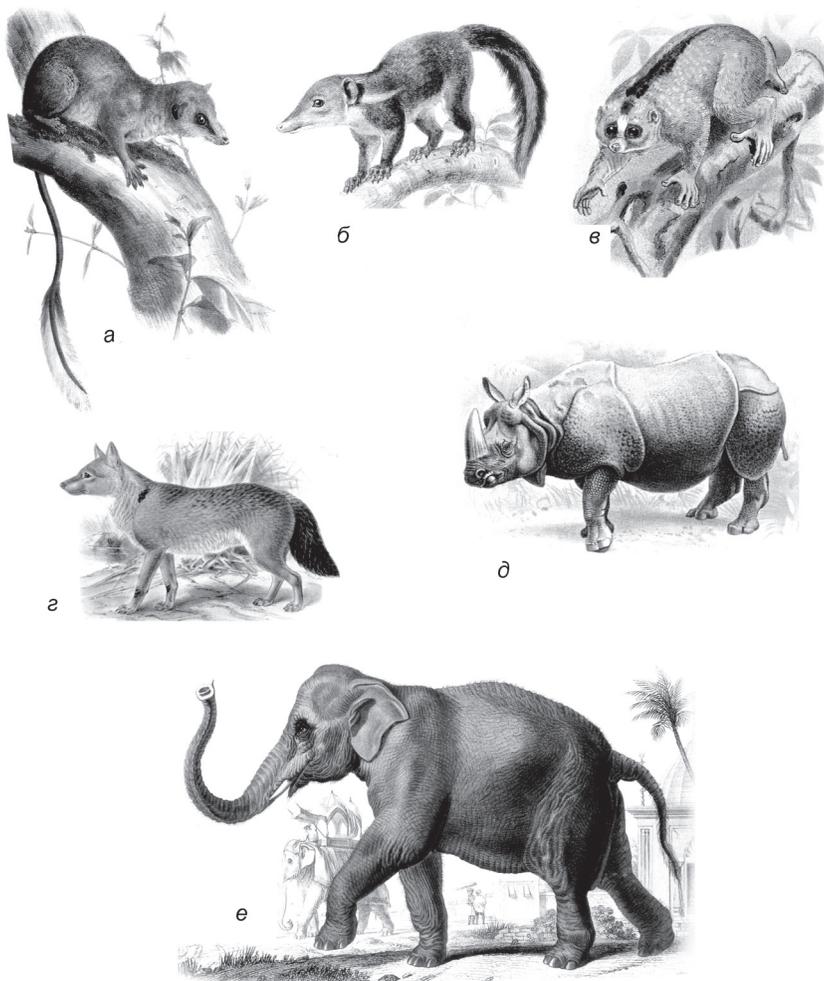


Рис. 7.3. Фауна Индо-Малайской области:

a — перьевхвостая тупайя (*Ptilocercus lowii*); *б* — краснохвостая тупайя (*Tupaia splendidula*); *в* — маленький толстый лори (*Nycticebus pygmaeus*); *г* — красный волк (*Cuon alpinus*); *д* — индийский носорог (*Rhinoceros unicornis*); *e* — индийский слон (*Elephas maximus*)

роющие вальковатые змеи, близкие к ним щитохвостые змеи. Разнообразны здесь и питоны. Крупный сетчатый питон (до 10 м) — одна из двух гигантских змей мира. Немало и ядовитых змей из семейства ужовых, аспидовых (королевская и настоящая кобры, крайты), гадюковых и ямкоголовых. Крокодилы, встречающиеся в области, относятся к настоящим крокодилам, узкорылым рыбоядным гавиалам и аллигаторам.

Папуасская область. Из отряда однопроходных или яйцекладущих млекопитающих (Monotremata) в области встречаются новогвинейские проехидны (*Zaglossus*) и ехидны (*Tachyglossus*), из сумчатых — семейства сумчатые мыши (*Dasyuridae*), бандикуты (*Peramelidae*), фалангисты (*Phalangeridae*) и кенгуру (*Macropodidae*), причем часть родов последнего семейства более характерна для Новой Гвинеи, чем для Австралии. Преобладание горно-лесных ландшафтов обуславливает наличие только древесных и мелких кенгуру. Высшие млекопитающие представлены многочисленными крыланами (*Pteropodidae*).

Из бескилевых нелетающих птиц только в Папуасской области встречается несколько видов из семейства казуаровых (*Casuariidae*) отряда казуарообразных (*Casuariiformes*). Этот отряд и семейство субэндемичны, так как представители встречаются также на северо-востоке Австралии. Также из птиц типичны какаду, венценосные голуби, сорные куры, белоглазки и гарпии.

Царство Нотогея. Включает три области — Австралийскую, Новозеландскую и Чилийско-Патагонскую. Первые две исключительно своеобразны, а третья, наоборот, сравнительно бедна. Нотогея отличается древностью и значительной обедненностью фауны. Древность обусловлена существованием южного прамаатерика, объединявшего Австралию, Антарктиду и юг Южной Америки. А бедность современной фауны Нотогеи обусловлена географической изоляцией, процессами оледенения и аридизации в разных регионах царства. Это единственное из царств, в котором эндемизм достигает уровня подкласса (однопроходные млекопитающие *Monotremata*). Очень разнообразна здесь и другая древняя группа млекопитающих — сумчатые (*Marsupialia*).

Австралийская область. Австралийская область охватывает Австралию и Тасманию; Новую Гвинею и соседние с ней островные группы к востоку от линии Вебера некоторые авторы также включают в Австралийскую область, но мы вслед за О. Л. Крыжановским [Крыжановский] относим эти территории к Палеогее.

Фауна Австралийской области характеризуется исключительно глубоким эндемизмом. Особой древностью и оригинальностью отличается фауна млекопитающих. Здесь обитают самые примитивные яйцекладущие звери — утконос и ехидна из подкласса первозверей, отряда однопроходных. Они представлены двумя семействами — утконосовых (*Ornithorhynchidae*) с одним видом утконос (*Ornithorhynchus anatinus*) (рис. 7.4, а) и ехидновых (*Tachyglossidae*) с четырьмя видами. Утконос эндемичен, а из ехидновых ехидна (*Tachyglossus aculeatus*) (рис. 7.4, б) выходит за пределы области, проникая и на Новую Гвинею, причем все проехидны встречаются только там.

Характерно исключительное разнообразие сумчатых. Их насчитывается 13 семейств со 150 видами, из которых большинство (за исключением новогвинейских видов) эндемичны для области. Отряд сумчатых тем не менее общий с Неотропическим иNearктическим царствами и представлен в Австралийской области семью эндемичными семействами: хищных сумчатых (*Dasyuridae*), сумчатых муравьедов (*Murgesobiidae*) (рис. 7.4, в), сумчатых кротов (*Notoryctidae*), бандикутов (*Peramelidae*) (рис. 7.4, г), кукусов (*Phalangeridae*) (рис. 7.4, д), вомбатов (*Phascoloinyidae*), кенгуру (*Macropodidae*) (рис. 7.4, е).

Именно здесь сумчатые занимают те экологические ниши, которые в других областях заняты плацентарными млекопитающими. Конвергентное сходство в облике, поведении и биологии подчеркивается в названиях этих животных: сумчатые сони, белки, куницы, сурки, муравьеды и т. п. Конечно, они не имеют никакого родства с одноименными высшими зверями, но длительная эволюция в аналогичных условиях привела к поразительному внешнему сходству у животных, заселивших сходные экологические ниши.

Высшие, или плацентарные, звери представлены двумя отрядами — рукокрылых и грызунов. Грызуны проникли сюда очень давно и включают примитивные и специфичные формы. Известны



а



б



в



г



д



е

Рис. 7.4. Фауна Австралийской области:

а — утконос (*Ornithorhynchus anatinus*); б — ехидна (*Tachyglossus aculeatus*); в — сумчатый муравьед, или намбат (*Myrmecobius fasciatus*); г — кроличий бандикут (*Macrotis lagotis*); д — перьевистый кускус (*Distoechurus pennatus*); е — болотный валлаби (*Wallabia bicolor*)

девять эндемичных родов грызунов, среди которых бобровые крысы (*Hydromys*), кроликовые крысы (*Conilurus*), кенгуровые мыши (*Notomys*), пругогнездные крысы (*Leporillus*) и др.

В фауне птиц эндемичны семейство эму (*Dromaiidae*), которое включает только один современный вид *Dromaius novaehollandiae*, обитающий в степных и полупустынных районах Австралии, лирохвостов (*Menuridae*), кустарниковых птиц (*Atrichorhithidae*), ласточковых сорокопутов (*Artamidae*), флейтовых птиц (*Cracticidae*), сорочьих жаворонков (*Grallinidae*), беседковых птиц (*Ptilonorhynchidae*).

Новозеландская область. Эта область исключительно островная, включает Северный и Южный острова Новой Зеландии и ряд мелких островов. Фауна Новозеландской области наиболее самобытна в сравнении с другими областями царства и в то же время крайне дефектна. В первую очередь это отразилось на млекопитающих. Единственный грызун, маорийская крыса (*Rattus exulans maorium*), живущая главным образом на деревьях, очевидно, был завезен мореплавателями маори еще до появления здесь европейцев. Есть также два вида летучих мышей: один из австралийского рода, недавно вселившийся в местную фауну, другой — новозеландский футлярокрыл (*Mystacina tuberculata*) — единственный представитель древнего эндемичного семейства футлярокрылов (*Mystacinidae*).

Именно отсутствием наземных млекопитающих и объясняется обилие в Новой Зеландии нелетающих птиц. В орнитофауне области имеются эндемики ранга отряда. Всего лишь около 200 лет назад здесь были истреблены человеком гигантские нелетающие птицы отряда моаобразных (*Dinornithiformes*), более 10 видов которых существовало в историческое время. Рост этих птиц варьировал от 1 до 3 м, а масса наиболее крупных видов достигала, вероятно, 400 кг. Реконструкция внешнего облика этих птиц показала, что они близки к казуарам.

Из ныне живущих бескрылых птиц наиболее оригинальны киви — представители эндемичного отряда кивиобразных (*Apterygiformes*). Отряд включает один род (*Apteryx*) с тремя видами. Это птицы размером с курицу, с зачаточными крыльями, крошечными глазами и длинным клювом, на конце которого

помещаются ноздри (единственный случай в классе птиц). Киви — лесные птицы, они ведут ночной образ жизни, добывая беспозвоночных в сырой почве.

Из других нелетающих птиц в области обитают пастушки рода *Ocydromus*, которые также ведут ночной образ жизни, но питаются плодами. Не летает и знаменитый пастушок такахе — одна из самых редких птиц Новой Зеландии. Она долгое время считалась вымершей, но заново была «открыта» в 1948 г. Небольшая популяция (200–300 экз.) живет сейчас в резервате. Совиный попугай, или какапо (*Strigops habroptila*), из эндемичного семейства *Nestoridae* — единственный из попугаев, ведущий сумеречный и ночной образ жизни. Днем он скрывается в норах или расщелинах скал, а ночью по протоптанным тропам какапо выходит кормиться ягодами или соком растений (жует листья и побеги, не срывая их). Эндемичны семейства новозеландских крапивников (*Xenicidae*) и гуий (*Callaeidae*).

В фауне рептилий нужно отметить уникальную гаттерию, или туатару (*Sphenodon punctatus*) — единственного в мире представителя отряда клювоголовых (*Rhynchocephalia*), остальные виды которого вымерли около 100 млн лет назад. Гаттерия — древний реликт Новой Зеландии. У нее есть настоящий теменной глаз, сошниковые зубы, остатки хорды. Живет гаттерия в норах на морском побережье и питается червями и насекомыми. Есть в Новой Зеландии гекконы (два эндемичных рода) и сцинки, а вот змей и черепах нет.

Амфибии представлены двумя-тремя видами лягушек из рода лиопельма (*Leiopelma*) семейства гладконогих. Это древние реликты и эндемики области, характерные отсутствием перепонки между пальцами, амфицельными позвонками и сохранением ребер в течение всей жизни.

Чилийско-Патагонская (или Голантарктическая) область. Охватывает территории, находящиеся у Южного полярного круга: юг Латинской Америки с умеренным климатом (включая Огненную Землю), архипелаг Хуан-Фернандес, Фолклендские острова, а также отдельные острова, затерянные в океане: Кергелен, Крозе, Южная Георгия, Тристан-да-Кунья и др. Исследования последнего времени вскрыли глубокое своеобразие фауны данного региона.

В фауне Чилийско-Патагонской области встречаются виды, свойственные Неотропикам (колибри, броненосцы), но число их невелико. Ценолестовые сумчатые млекопитающие из подотряда Coenolestoidea, которые объединяют в себе признаки хищных и растительноядных сумчатых, также субэндемичны для данной области. Из отряда грызунов в области есть не менее своеобразные виды кавий (свинковых), например, мара, достигающая 1 м длины, вискачи и лагидиум из шиншилловых, а также туко-туко из семейства гребнемышинных.

Из птиц следует отметить нанду Дарвина, черношейного лебедя, утку эндемичного рода *Merganetta*, близка к новозеландским уткам, ржанку из эндемичного рода *Chubbia*, зобатых бегунков. Рептилии и амфибии немногочисленны и невыразительны.

Несмотря на то что острова Субантарктики расположены в приполярной зоне, климат здесь океанический, прохладный и сырой, близкий к климату высокогорий тропической зоны. В фауне преобладают морские звери и птицы — королевский и золотоволосый пингвин, буревестники и эндемичное семейство белых ржанок, морские слоны.

Фолклендские острова отличаются умеренно-холодным климатом и полным отсутствием древесной растительности. Фауна позвоночных здесь крайне дефектна, амфибии и рептилии отсутствуют. Единственный эндемик — фолклендская лисица или антарктический волк (*Dusicyon australis*), истребленная в историческое время. Именно это необычное животное стало одним из самых ярких впечатлений Чарльза Дарвина во время его знаменитого кругосветного путешествия. Лисица Фолклендских островов была практически ручным мирным существом размером с крупную собаку. На разных островах архипелага животные различались размерами и окраской, значительно отличаясь при этом от своих собратьев, живших на территории Аргентины. Вскоре после отъезда Дарвина люди уничтожили фолклендских лисиц, остались только музейные экспонаты. И долгое время оставался неразрешенным вопрос происхождения этих необычных лисиц и то, каким образом они могли попасть на архипелаг. Лишь недавно ученые из Аделаидского университета в Австралии исследовали ДНК нескольких вымерших и ныне живущих видов псовых и пришли к выводу, что волки Фолклендских островов являлись

ближайшими родственниками также вымершего около 3 тыс. лет назад волка Южной Америки. Так был развеян миф о том, что на островах обитали потомки лис или собак, завезенных людьми. По мнению австралийских ученых, тогда уровень моря был значительно ниже и животные смогли перебраться на Фолклендский архипелаг по льду пролива, ширина которого в те времена не превышала 20–30 км [Gibbons].

Царство Неогей. Царство Неогей занимает Центральную и Южную Америку (кроме крайнего юга) и острова Карибского моря. Включает только одну Неотропическую область. Фауна этой области богата и разнообразна, что обусловлено исторически длительным периодом изоляции Южной Америки от других материков [Симпсон]. В результате фауна отличается высоким уровнем эндемизма, большой оригинальностью и наряду с этим дефектностью (например, здесь почти полностью отсутствуют насекомоядные млекопитающие).

Среди млекопитающих выделяется эндемичный отряд неполнозубых (*Pilosa*), включающий подотряды ленивцев (*Folivora*) и муравьедов (*Vermilingua*) (рис. 7.5, *a*). Своё название отряд получил из-за того, что у его представителей все зубы однородные, колышковидной формы, лишены эмали и корней, с постоянным ростом в течение жизни. Резцы и клыки у них отсутствуют (за исключением двупалых ленивцев, у которых есть клыкообразные зубы). Отряд броненосцев (*Cingulata*) (рис. 7.5, *b*), который ранее также относили к неполнозубым, субэндемичен (заходит в Северную Америку).

Характерно для Неогей также наличие двух семейств сумчатых, которые здесь субэндемичны. Это семейство ценолестовых (*Caenolestidae*), два монотипических рода которых (*Caenolestes* и *Lestores*) населяют горные леса Анд, и семейство опоссумов (*Didelphidae*), которое включает более 80 видов. Часть видов опоссумов проникает в Неарктику и Нотогею.

Все приматы относятся к эндемичному надсемейству широконосых обезьян, которое включает два семейства: цепкохвостых, или капуцинов (*Cebidae*), и игрунок (*Callithricidae*) (рис. 7.5, *в*).

Особенно разнообразны грызуны. Среди них эндемичны семейства свинковых (*Caviidae*), куда относится и известная морская

свинка (*Cavia porcellus*), и самый крупный в мире грызун капибара (*Hydrochoerus hydrochaeris*) массой до 60 кг, семейства агутиевых (*Dasyproctidae*) (рис. 7.5, з), паковых (*Cuniculidae*), хутиевых, куда относится широко расселенная по другим областям и разводимая в неволе нутрия (*Myocastor coypus*), шиншилловых (*Chinchillidae*) (рис. 7.5, д). Субэндемично семейство древесных дикобразов (один вид широко распространен в Северной Америке).

Из непарнокопытных в Неотропической области встречается только семейство тапировых (*Tapiridae*) (рис. 7.5, е): три вида здесь и один вид в Индо-Малайской области.

Парнокопытные включают семейства пекариевые (*Tayassuidae*) (рис. 7.5, ж) (из трех видов пекари, похожих на мелких кабанов, один вид, ошейниковый пекари, проникает на юго-запад Северной Америки) и олени, относящиеся к подсемейству американских оленей. Эндемичны два рода мелких оленей с короткими неветвящимися рогами, это мазама (*Mazama*) массой до 25 кг и пуду (*Pudu*) весом до 10 кг. Верблюдовые (*Camelidae*) представлены эндемичными родами лама (*Lama*) и викунья (*Vicugna*).

Разнообразны хищные, среди них наиболее многочисленны енотовые — носуха, кинкажу и др. Из семейства кошачьих обычны ягуар, оцелот, ягуарунди, онцилла, пампасская кошка. Из собачьих эндемичны монотипные роды гривистый волк (*Chrysocyon*) и кустарниковая собака (*Speothos*), а род саванная лисица, или собака-крабод (*Dusicyon*), субэндемичен с Нотогеей.

П т и ц ы в Неотропиках необычайно разнообразны и оригинальны. Не зря Ф. Дарлингтон [Дарлингтон] называет Южную Америку «континентом птиц». Субэндемичны отряды нандуобразных (*Rheiformes*) (из двух видов этого отряда северный нанду населяет пампасы Бразилии и Аргентины), тинамуобразных (*Tinamiformes*) (50 видов тинаму, или скрытохвостов, древних птиц, внешне похожих на куропатов), а из воробьинообразных — подотряд кричащие, или тиранны (*Tyranni*), в котором почти 800 видов.

Эндемичных семейств здесь не менее 25 (1/6 всей орнитофауны области). К их числу относятся из куриных краксы, или гокко (*Cracidae*), гнездящиеся на деревьях, и гоацины (*Opisthocomidae*), у птенцов которых на каждом крыле есть два развитых когтя для лазанья по веткам. Журавлеобразные представлены эндемичными

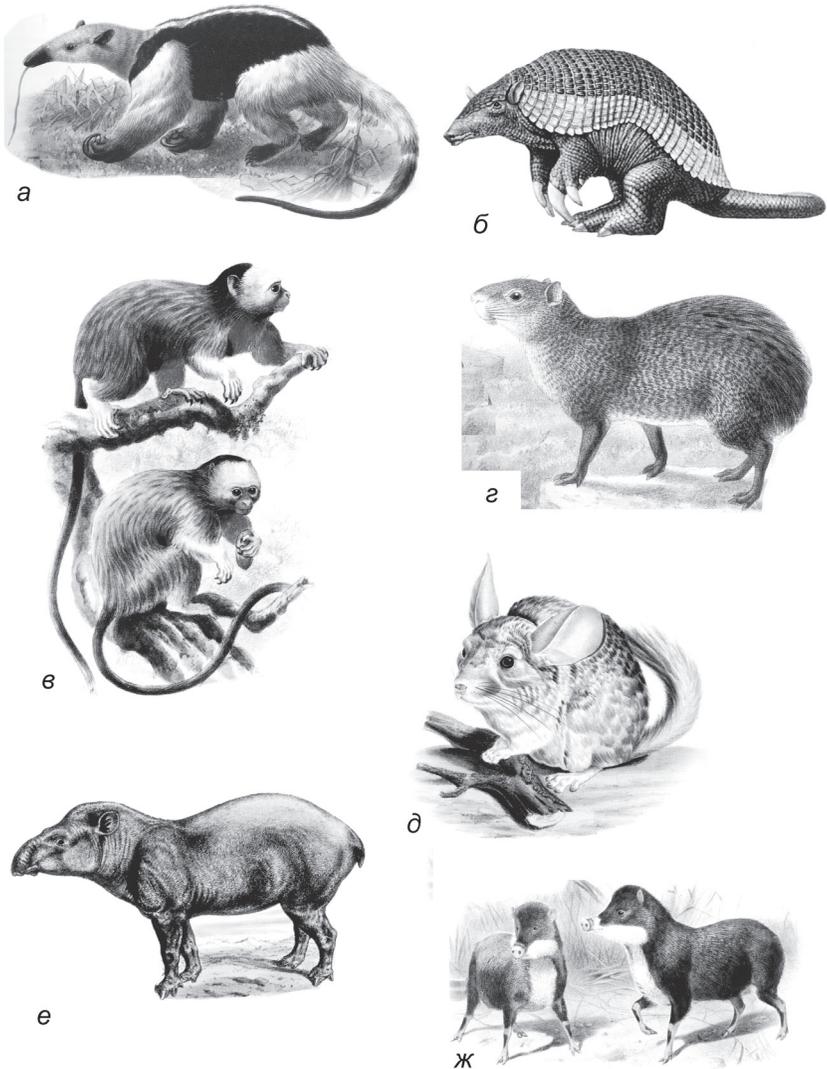


Рис. 7.5. Фауна Неотропической области:

a – четырехпалый муравьед (*Tamandua tetradactyla*); *б* – гигантский броненосец (*Priodontes maximus*); *в* – белоногий тamarin (*Saguinus leucopus*); *г* – центрально-американский агути (*Dasyprocta punctata*); *д* – шиншилла (*Chinchilla lanigera*); *е* – равнинный тапир (*Tapirus terrestris*); *ж* – белогубый пекари (*Tayassu pecari*)

семействами кариам (*Cariamidae*), трубачей (*Psophiidae*) и солнечных цапель (*Eurypygidae*). Своеобразные паламедеи, или шпорцевые гуси (*Anhimidae*), крупные куроподобные птицы с парными шпорами на сгибе крыла, образуют эндемичный подотряд гусеобразных. Из козодоев эндемично семейство жиряков (*Steatornithidae*). Единственный вид этого семейства — гуахаро (*Steatornis caripensis*). Это крупная (до метра в размахе крыльев) колониальная птица, которая гнездится в больших пещерах, расположенных в труднодоступных влажных лесах. Кормится ночью, в основном плодами пальм, содержащих большое количество масла, а также плодами деревьев семейства лавровых.

Попугаи достигают в Неотропиках особого разнообразия. Только здесь встречаются короткохвостые амазоны (*Amazona*) и крупные яркие ара (*Ara*) с длинными хвостами. Эндемичны также момоты (*Momotidae*) из отряда ракшевых, роющие, подобно зимородкам, норы в береговых обрывах. Из дятлообразных здесь характерны туканы, или перцеяды, с огромным клювом. Питаются они плодами.

Из кричащих воробьинообразных (*Tyranni*) здесь есть ряд эндемичных семейств: топоколо, гусеницееды, муравьевелки, печники, древолазы, манакины, котинги, траворезы и др. Печники получили название из-за способности строить из глины громадные гнезда, похожие на печи. Манакины замечательны своим токованием, иногда коллективным, при котором они кричат и щелкают крыльями. Среди котинговых, лесных птиц, иногда называемых также звонарями, выделяются формы с необычайным оперением.

Наиболее известными птицами Южной Америки являются колибри. В этом семействе собраны чрезвычайно яркоокрашенные мелкие и мельчайшие птички Нового Света, причем подавляющее большинство их живет в Неотропической области.

Рептилии Неотропиков менее оригинальны. Из черепах распространены семейства каймановых, или мускусных, черепах, встречающиеся и в Северной Америке; немногочисленны водные черепахи, большинство которых живет в тропиках Восточной Азии, и сухопутные, включающие всего два вида. Из подотряда бокошейных черепах два семейства — пеломедузы и змеиношейные — имеют представителей в Неотропике. Из ящериц

необыкновенного разнообразия достигают игуаны. Настоящих ящериц и варанов нет.

В Неотропиках находится центр происхождения и разнообразия ящериц обширного семейства игуановых (Iguanidae) (более 700 видов). Семейство ложноногих змей (подсемейство удавов) представлено эндемичными родами: настоящие удавы (*Constrictor*), узкобрюхие, или древесные удавы (*Corallus*), анаконды (*Eunectes*). Анаконда (*Eunectes murinus*) — крупнейшая в мире змея, достигающая обычно 5–6, а изредка 11 м в длину. Ядовитые змеи семейства аспидовых (Elaphidae) включают эндемичный род коралловых аспидов, 50 видов небольших, пестроокрашенных змей. Настоящих гадюк в Новом Свете нет, но их с успехом замещает семейство ямкоголовых, или гремучих, змей (Crotalidae). Среди них жарарака, бушмейстер и каскавела крайне ядовиты. Бушмейстер (*Lachesis mutus*) — самая крупная ядовитая змея Америки длиной до 3,6 м. Характерные для Неотропиков аллигаторы (Alligatoridae) представлены здесь тремя родами и пятью видами.

Голарктическое царство. Голарктическое царство (Голарктика или Арктогея) занимает огромную территорию, охватывающую всю северную внетропическую часть земного шара, включающую Европу, Северную Африку, большую часть Азии и Северную Америку. Но фауна Голарктического царства исторически молода и сравнительно бедна.

Среди млекопитающих здесь господствуют разнообразные отряды плацентарных, однако среди них нет ни одного эндемичного. Эндемизм в Голарктическом царстве проявляется самое высшее на уровне семейств. Эндемичных семейств млекопитающих здесь семь: это выхухольевые (Desmanidae), бобровые (Castoridae), тушканчики (Dipodidae), селевиниевые (Seleviniidae), пищухи, или сеноставки (Ochotonidae), аплодонтовые, или горные бобры (Aplodontidae), вилороги (Antilocapridae).

Некоторые эндемичные семейства очень малы и представлены только одним видом. Так, в 1938 г. зоологами экспедиции под руководством В. А. Селевина в Казахстане были добыты первые пять зверьков, по которым описали вид селевиния (*Selevinia betpakdalensis*), и сразу новый род и семейство селевиниевые. Селевиния — небольшой мышеобразный зверек, который распространен

в Прибалхашье среди зарослей баялыча (кустарника из солянковых) и белых полыней. Эти зверьки передвигаются небольшими прыжками и хорошо лазают по веткам кустов. Питаются севелинии в основном насекомыми, предпочитают саранчовых, которых подманивают, имитируя их звуки.

Семейство горные бобры, или аплодонтовые, известно с позднего палеогена и включает только один современный вид аплодонтия (*Aplodontia rufa*). Данный вид встречается на тихоокеанском побережье Северной Америки — от южной части Британской Колумбии до Центральной Калифорнии. Этого приземистого зверька с коротким и широким хвостом нельзя по праву назвать ни бобром, ни горным жителем. Водится он только в густом подлеске на высотах от уровня моря до верхней границы леса.

Вилороги живут исключительно в Северной Америке, и из всех копытных этого континента они наиболее древние. Родственные связи их с другими группами копытных неясны. Раньше их включали в семейство полорогих, но в настоящее время считают самостоятельным семейством, представленным единственным родом и видом. Вилорог (*Antilocapra americana*) — красивое, стройное животное размерами с нашу косулю. Он населяет прерии западных штатов США и Канады от реки Миссури до Скалистых гор, к югу доходя до Мексики. Голова с удлинённой мордой, крупными глазами и своеобразными вильчато-разветвленными рогами, которые у самки значительно меньше (и не раздвоены) либо отсутствуют вовсе. Костное основание, на котором сидит роговой чехол, тонкое, неразветвленное. Роговой чехол ежегодно спадает, а костное основание сохраняется, и в этом отношении вилорог представляет совершенно уникальное исключение среди копытных вообще.

Среди птиц есть эндемичный отряд гагарообразные (*Gaviiformes*) и три эндемичных семейства: тетеревиные (*Tetraonidae*), гагаровые (*Gaviidae*) и чистиковые (*Alcidae*).

Отряд гагарообразные — это отряд водоплавающих птиц, который состоит из единственного семейства гагаровые с пятью видами одного рода гагары (*Gavia*), распространенными в холодном и умеренном поясе северного полушария.

Тетеревиные — семейство птиц отряда куриных, которое включает 18 видов, в том числе куропатки, тетерева, глухарь, рябчик, дикуша. Распространено это семейство на севере Евразии

и в Северной Америке, за исключением ее юго-западной и юго-восточной части. Большинство тетеревиных — лесные птицы, но ряд видов обитает в степи или арктической тундре. Большую часть своей жизни тетеревиные птицы проводят на земле или на снегу, но осенью и зимой большинство из них кормится, а нередко и ночует на деревьях. Передвигаются по земле они легко и могут бегать, особенно рябчики. На деревьях чувствуют себя уверенно, даже на самых тонких ветвях, едва выдерживающих тяжесть птицы [Птицы Европы].

Чистиковые — это семейство типичных морских птиц, которые обособились от чайковых в результате приспособления к водному образу жизни. Гнездятся чистиковые колониями по скалистым морским побережьям Северного полушария, в районах, примыкающих к полярному кругу (так называемые птичьи базары). На территории России обитают 19 видов. На суше эти птицы живут только в период размножения, остальное время — в открытом море. Тело у них обтекаемое, крылья узкие, острые и короткие, хвост короткий. Форма клюва зависит от типа питания. В полете развивают скорость до 95 км/ч, но не могут круто поворачивать и быстро менять высоту полета. Зато хорошо плавают, ныряют. С воды взлетают после разбега, некоторые поднимаются почти вертикально. При посадке тормозят плавательными перепонками. По твердой поверхности ползают, опираясь на плюсну. Яйца кайр грушевидной формы со смещенным центром тяжести. При случайном толчке они не скатываются с уступа скалы, а лишь описывают круг на месте. Корм птенцам приносят оба родителя. Длинноклювый пыжик — единственный вид в семействе, устраивающий гнезда на деревьях, иногда в 30 км от моря. Чистиковые зимуют в незамерзающих акваториях. Играют важную роль в морских экосистемах Северного полушария [Там же].

Рептилии в Голарктике крайне малочисленны на севере, но к югу их количество и разнообразие возрастают. Единственное эндемичное семейство ядозубов (*Helodermatidae*), число эндемичных родов довольно велико.

Семейство ядозубов объединяет всего два североамериканских вида ядовитых ящериц, относящихся к единственному роду *Heloderma*. Ядозубы населяют сухие каменистые предгорья и полупустыни, но встречаются также в разреженных сосновых

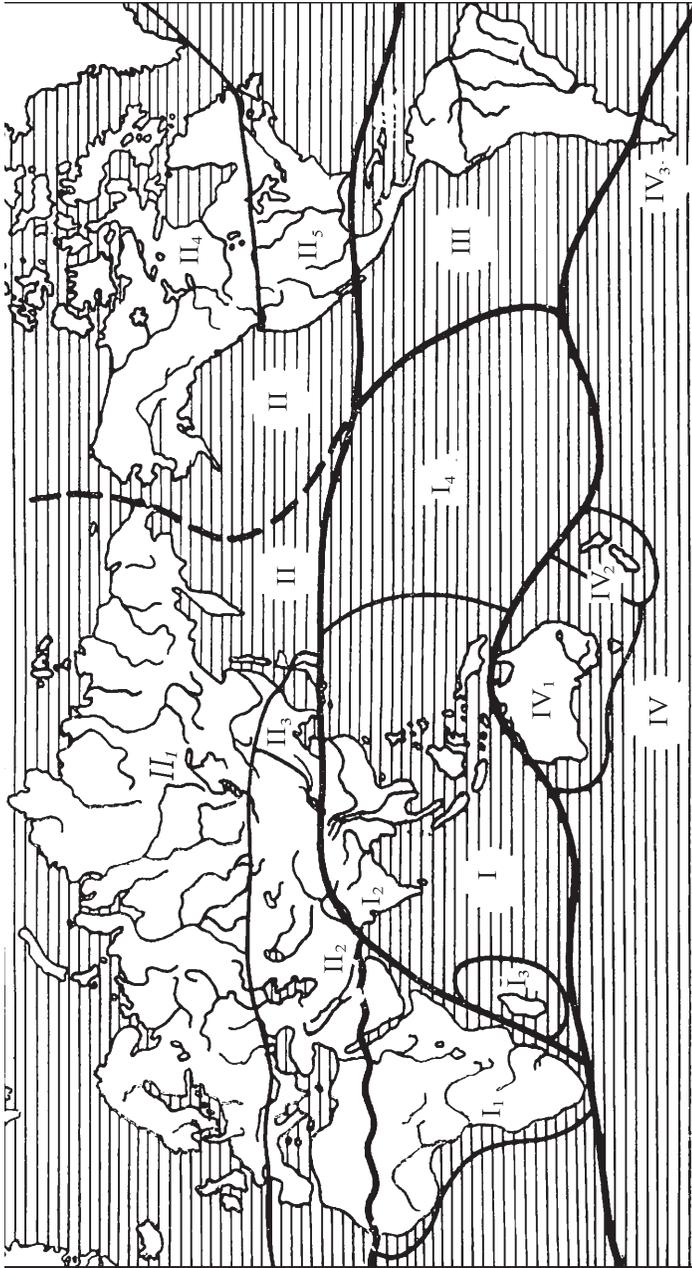


Рис. 7.6. Фаунистическое районирование [Лопатин, 1989]:

I — Царство Палеогея, области: I₁ — Африканская, I₂ — Индо-Малайская, I₃ — Мадагаскарская, I₄ — Полинезийская; II — Царство Арктогея, области: II₁ — Европейско-Сибирская, II₂ — Древнего Средиземья, II₃ — Восточно-Азиатская, II₄ — Канадская, II₅ — Сонорская; III — Царство Неогей, область Неотропическая; IV — Царство Нотогея, области: IV₁ — Австралийская, IV₂ — Новозеландская, IV₃ — Чилийско-Патагонская

лесах и саваннах. Представители этого рода обладают плотным вальковатым туловищем, округлой, несколько уплощенной и тупо закругленной спереди головой, крепкими пятипалыми конечностями и сравнительно коротким толстым хвостом. Самой интересной особенностью ядозубов является наличие у них настоящего ядовитого аппарата, который среди других пресмыкающихся имеется только у змей. Яд вырабатывается видоизмененными слюнными железами нижней челюсти и, свободно растекаясь, достигает основания длинных, отогнутых назад нижнечелюстных зубов, где поднимается по особым бороздкам. Зубы верхней челюсти также снабжены такими бороздками и смачиваются ядом при закрывании рта. То есть, в отличие от змей, все зубы этих ящериц являются «ядовитыми». Мелкие животные погибают от укуса довольно быстро. Для людей укусы ядозубов, как правило, не смертельны, однако известны случаи, когда нападение ядозуба заканчивалось смертью пострадавших.

Амфибии представлены эндемичными семействами углозубов (Hynobiidae), скрытожаберников (Cryptobranchidae), амбистом (Ambystomatidae), настоящих саламандр (Salamandridae), амфиумовых (Amphiumidae), протеев (Proteidae) и сиреновых (Sirenidae). Все они относятся к хвостатым, среди бесхвостых эндемиков высокого ранга нет.

В целом для фауны Голарктики характерно отсутствие тропических групп, а имеющиеся представлены единичными видами широко распространенных родов. Царство Голарктика подразделяется на Палеарктическое и Неарктическое подцарства, расположенные соответственно в Старом и Новом Свете. Россия полностью относится к Палеарктике.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Фаунистические царства, их общая характеристика.

Какие отряды позвоночных эндемичны для царства Палеогоя (Палеотропического)?

Какие отряды позвоночных эндемичны для царства Нотогея?

Какие отряды позвоночных эндемичны для царства Неогоя?

Приведите наиболее характерные отряды и семейства позвоночных Палеарктики.

Лекция 8

КЛИМАТЫ ЗЕМЛИ. ЗОНАЛЬНОСТЬ. «ИДЕАЛЬНЫЙ КОНТИНЕНТ»

8.1. Климаты Земли

Под климатом принято понимать многолетний режим погоды, характерный для данной местности в силу ее географического положения. Естественно, что климат — важнейший фактор географического распределения живых организмов по планете.

Существуют разные подходы к классификации климатов. Так, в мире широко распространена классификация, предложенная русским климатологом *Владимиром Петровичем Кеппеном* (1846–1940) (известная как классификация климатов Кеппена — Треварта). В ее основе лежат конкретные, измеряемые, критерии: режим температуры и степень увлажнения. Согласно этой классификации выделяется восемь климатических поясов с одиннадцатью типами климата. Каждый тип имеет точные метеорологические параметры: границы между зонами проводятся по определенным изотермам самого холодного и самого теплого месяцев и по соотношению средней годовой температуры и годового количества осадков при учете годового хода осадков. При этом все климаты Земли разделены на шесть классов по температурному режиму и степени увлажнения (табл. 8.1).

В России более распространена классификация типов климата, предложенная выдающимся советским климатологом *Борисом Павловичем Алисовым* (1891–1972) (рис. 8.1). Эта классификация, в отличие от предыдущей, основывается не на характеристиках климатических элементов (температура, влажность), а на динамике воздушных масс. Границы между зонами намечаются главным образом по положению климатологических фронтов зимой и летом. Согласно этой классификации выделяется по четыре основных климатических пояса на каждое полушарие Земли: *экваториальный, тропический, умеренный и полярный* (в северном полушарии — *арктический*, в южном полушарии — *антарктический*). Между основными зонами находятся переходные

Классификация климатов В. П. Кепена в редакции Г. Т. Треварта
[Геренчук и др.]

Класс климатов	Среднемесячные температуры
Тропические	Больше 18 °С в течение 12 месяцев
<i>Граница мороза</i>	
Субтропические	Больше 9 °С 8–12 месяцев в году
Умеренные	Больше 9 °С 4–7 месяцев в году
Субарктические	Больше 9 °С 1–3 месяца в году
<i>Граница леса</i>	
Полярные	Ни в одном месяце средняя температура не превышает 9 °С
<i>Граница сухости</i>	
Сухие	Испарение превышает осадки

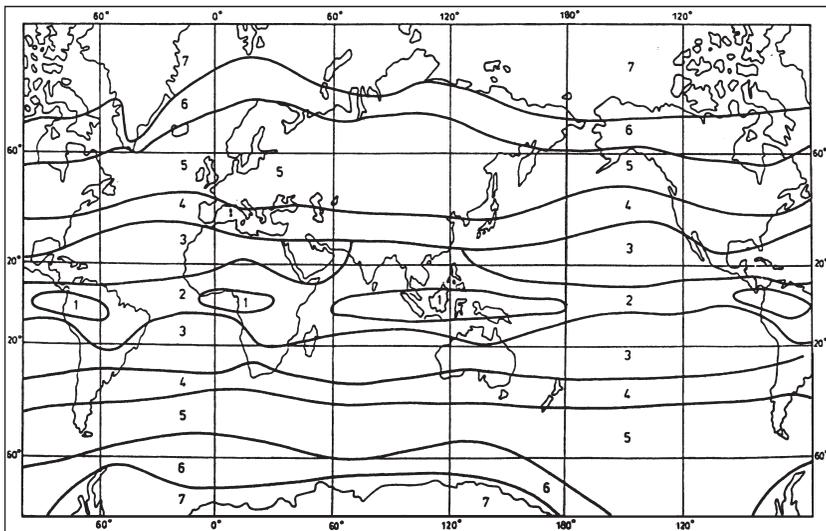


Рис. 8.1. Климатические зоны Земли по Б. П. Алисову:

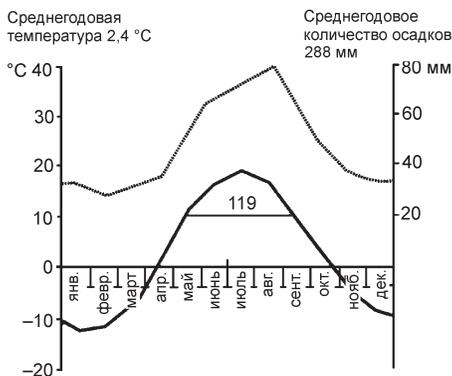
1 – экваториальная; 2 – субэкваториальная; 3 – тропическая; 4 – субтропическая;
5 – умеренная; 6 – субполярная; 7 – полярная [Хромов, Петросяниц]

пояса — субэкваториальный, субтропический, субполярный (субарктический и субантарктический). В этих климатических поясах, в соответствии с преобладающей циркуляцией воздушных масс, можно выделить четыре типа климата: материковый, океанический, климат западных и климат восточных берегов.

8.2. Метод графического изображения климата

Наглядным способом отображения важнейших климатических факторов являются климатодиаграммы (диаграммы климата), позволяющие выявить характерные особенности каждого климата и показать сходство или различие с климатами других местностей. Сходные климатодиаграммы свидетельствуют о сходных экологических условиях, поэтому широко используются при характеристике зон и поясов растительности. Принцип построения их был предложен Г. Вальтером [Вальтер, 1968] (рис. 8.2).

Вологда, 120 м над у. м.



Одесса, 42 м над у. м.

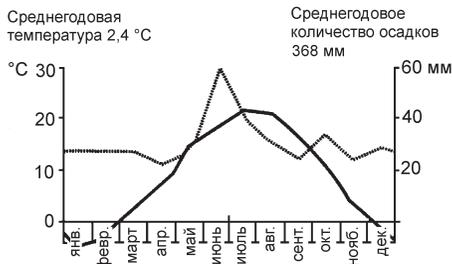


Рис. 8.2. Примеры климатодиаграмм

По горизонтальной линии отложены месяцы (от зимы до зимы). На вертикальной линии слева располагается шкала температур, а над ней — среднегодовая температура. У нижнего конца шкалы приведена самая низкая температура из зарегистрированных. Средние температуры каждого месяца соединены линией — кривой температур. На правой стороне диаграммы располагается шкала осадков (количество осадков в месяц), над ней — среднегодовое количество осадков. Делению на шкале осадков в 20 мм соответствует деление, обозначающее 10 °С на шкале температур; 40 мм — 20 °С и т. д. Если кривая осадков проходит выше кривой температур, то можно говорить об избытке влаги (эту часть диаграммы закрашивают обычно синим цветом). Если наоборот, то данный участок диаграммы соответствует засушливому периоду (закрашивается желто-коричневым цветом). Если количество месячных осадков не превышает 100 мм, то эту часть диаграммы заштриховывают, если осадков больше 100 мм, то закрашивают полностью и уменьшают масштаб в 10 раз (т. е. деление шкалы увеличивается в 10 раз). Незакрашенные прямоугольники под нулевой линией — это месяцы, когда морозов не бывает. Иногда на диаграмму наносят число дней со средней температурой +10 и -10 °С. В скобках указаны название географического пункта, где расположена метеостанция, и высота его над уровнем моря. Кривая осадков и кривая температур, которая может быть показателем расхода воды, связаны между собой и характеризуют водный баланс региона.

8.3. «Идеальный континент»

Характер зональных биомов и зональной растительности какой-либо территории определяется прежде всего тем количеством тепла и влаги, которое получают растения, и распределением осадков по сезонам года. В разных районах Земли можно встретить разные сочетания этих показателей, поэтому столь разнообразна и зональная растительность даже в пределах одного климатического пояса. Уже давно предпринимались попытки дать общую схему размещения растительных зон земного шара, отвлекаясь от частных, вызванных горными поднятиями и другими причинами. При этом растительные зоны изображали на

одном едином материке — «идеальном континенте», гипотетическом материке, на котором земная поверхность условно считалась совершенно выровненной, плоской, а вся суша — компактной, нерасчлененной территорией. Это позволяло наиболее наглядно представлять основные закономерности распределения различных растительных зон в зависимости от климатических показателей, характерных для границ распространения этих группировок. Модель распространения зональных типов ландшафтов достаточно полно отображает географию зональных типов биомов. Автором одной из первых схем идеального континента был швейцарский ботаник Г. Брокман-Ерош. Свои схемы создали А. П. Шенников, Л. В. Шумилова и другие исследователи. Особенностью схемы К. Тролля и Г. Вальтера (рис. 8.3) является то, что она охватывает оба полушария. Ширина континента на разных широтах находится в соответствии с реальной суммарной площадью суши на данной ширине.

На «идеальном континенте» вдоль экватора к северу и к югу непрерывными полосами от западного до восточного побережья протянулись вечнозеленые дождевые леса и тропические листопадные леса с влажными саваннами. Также в обоих полушариях можно наблюдать в более засушливых тропических районах пояса сухих саванн и колючих редколесий, субтропических пустынь, вечнозеленых жестколистных лесов и кустарников. Далее северное и южное полушария сильно различаются.

В северном полушарии в центре континента располагаются пустыни с холодным климатом, сменяющиеся полосой полупустынь и степей. Севернее, в умеренных широтах, наблюдаются листопадные лиственные леса, сплошная полоса бореальных хвойных лесов, тундра и арктические пустыни.

В этом полушарии площадь суши очень велика и суша простирается далеко к полюсу, что обуславливает существование особых типов зональной растительности из холодостойких видов. В южном полушарии общая площадь суши значительно меньше и не так близка к полюсу, соответственно во внетропических районах разнообразие зональной растительности несколько меньше, хотя есть свои особые типы зональной растительности, например пустыни полосы туманов. Схема «идеального» континента является наглядной моделью основных закономерностей размещения различных растительных зон и биомов Земли.

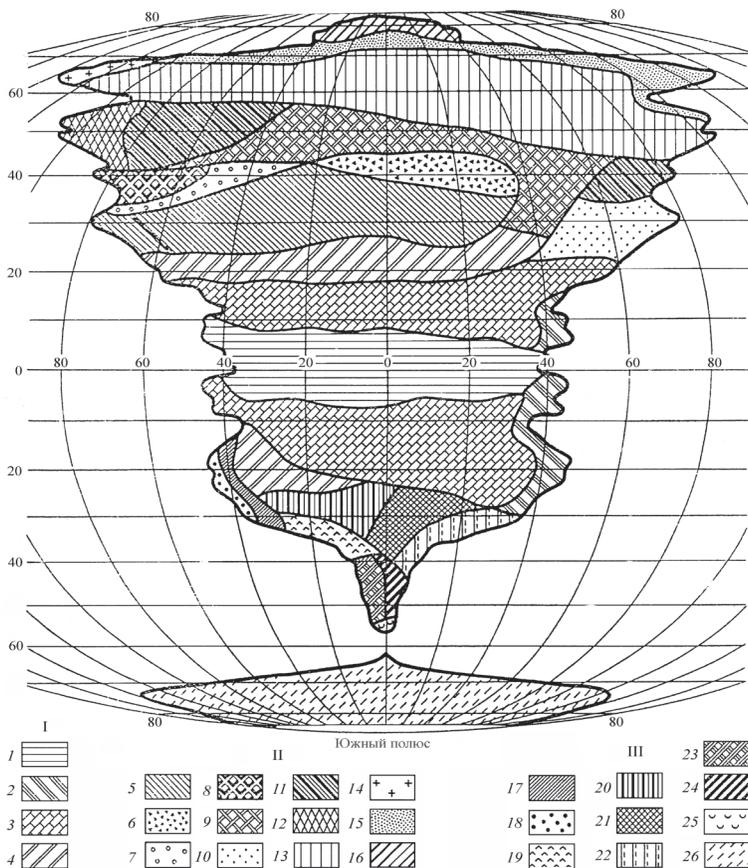


Рис. 8.3. Распределение растительности на «идеальном» континенте, составленное К. Троллем [Вальтер, 1968]:

I. Тропические зоны: 1 – экваториальный дождевой лес; 2 – тропические дождевые леса; 3 – тропические саванны (влажные саванны) и листопадные леса; 4 – тропические сухие саванны и колочие леса. II. Внетропические зоны северного полушария: 5 – сухие пустыни; 6 – холодные внутриматериковые пустыни; 7 – субтропические зимнезеленые степи; 8 – жестколистные леса и кустарники; 9 – зона степей с холодной зимой; 10 – зона влажных муссонных и лавровых лесов; 11 – летнезеленые леса; 12 – океанические летнезеленые листопадные и лавровые леса; 13 – бореальные хвойные леса; 14 – бореальные березовые леса; 15 – субарктические тундры; 16 – высокоарктические тундры. III. Внетропические зоны южного полушария: 17 – прибрежные пустыни; 18 – пустыни, развитые в пределах пояса «Гаруа»; 19 – жестколистные леса и кустарники; 20 – субтропические колочие степи; 21 – субтропические злаковники; 22 – субтропические дождевые леса; 23 – умеренно холодные дождевые леса; 24 – степи Патагонии и Новой Зеландии; 25 – субантарктические туссоковые луга и болота; 26 – антарктическая область материкового льда

8.4. Зональность

Каждый климатический пояс делится на природные (физико-географические) зоны, в пределах которых экосистемы не разбросаны в беспорядке, а, наоборот, сгруппированы как по горизонтали (по широте), так и по вертикали (по высоте). Это подтверждается *периодическим законом географической зональности* А. А. Григорьева — М. И. Будыко: со сменой физико-географических поясов Земли аналогичные ландшафтные зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются (рис. 8.4).

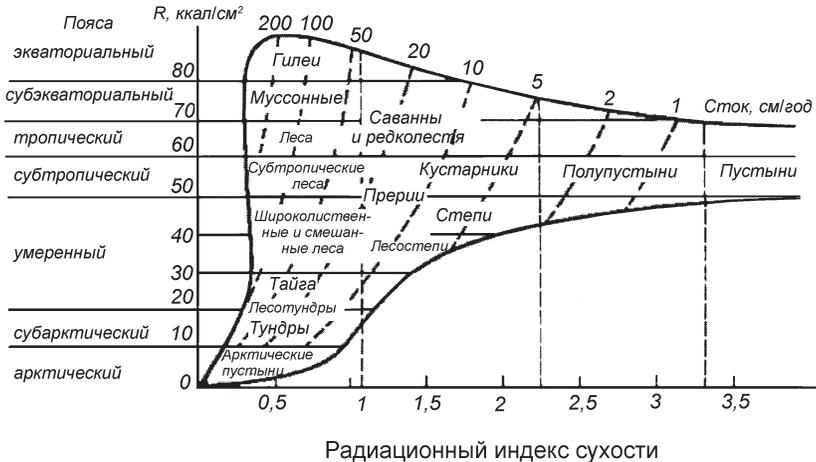


Рис. 8.4. Закон периодической зональности
А. А. Григорьева — М. И. Будыко [Григорьев, Будыко]

Выявление закономерностей распространения сообществ тесно связано с проблемой их классификации, поскольку анализ экологических и географических связей правомочен только по отношению к единицам одного ранга, выделенным с использованием одних и тех же признаков и критериев [Воронов и др., 1985]. В качестве объектов экологической биогеографии чаще других рассматриваются сообщества, биогеоценозы и биомы. Наиболее крупный ранг имеет биом — конкретный тип биогеоценоза самого высокого уровня организации. *Тип биома объединяет сходные по набору биоморф, структуре, ритмике и динамическим тенденциям сообщества,*

развивающиеся в близких климатических условиях [Там же]. Это главный тип сообщества любого континента, выделяемый при совокупном учете признаков физиономии и условий среды [Уиттекер]. Они имеют неповторимый внешний облик, обусловленный господствующей жизненной формой растений, характерный запас и структуру биомассы и особый тип биологического круговорота. Специфика типов биомов в разных частях их ареалов отражена в географических вариантах.

Биогеографические классификации в значительной степени основываются на классификациях растительности, поскольку растительность является основой всего биотического сообщества, потому выделяемые типы биомов в некоторых случаях совпадают с типом растительности. Зональный тип биома — совокупность естественных экосистем, сформировавшихся в процессе исторического развития и отражающих гидротермический потенциал территории. Зональная естественная растительность занимает выровненные водораздельные территории — плакоры (или эуклиматопы), умеренно дренированные, без признаков заболачивания. Зональной растительности соответствуют зональные типы почв и биомов. Интразональная растительность не образует самостоятельной зоны, развивается на неплакорных местообитаниях. Экстразональная растительность — это зональная растительность за пределами своей зоны.

Карты растительности и почв дают представление об общей картине распределения зональных типов биомов суши.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Объясните принципы построения климадиаграммы.

Что такое биом?

Основные типы климатов Земли.

Что такое зональность?

Дайте определение зональной, интразональной и экстразональной растительности.

Лекция 9

ЗОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ БИОМОВ ЭКВАТОРИАЛЬНОГО И ТРОПИЧЕСКОГО ПОЯСОВ

К зональным биомам экваториального и тропического поясов относятся влажные вечнозеленые экваториальные и тропические леса, влажные листопадные (муссонные) леса, сухие саванновые леса и редколесья, саванны и мангровые заросли.

9.1. Влажные вечнозеленые экваториальные и тропические леса

Влажные (дождевые) вечнозеленые леса располагаются в основном в экваториальном, реже тропическом климатических поясах разных царств. В разных регионах они различаются флористически, но сходны по структуре.

Наиболее обширную площадь занимают эти леса в бассейне реки Амазонки в Южной Америке, в западной части Центральной Африки, Индо-Малайской области, в Северо-Восточной Индии, Индокитае и на островах Юго-Восточной Азии.

Климаты экваториального пояса (здесь и далее характеристика климатов приводится по: [Хромов, Петросянц; Сорокина, Гущина; и др.]). Это зоны пониженного атмосферного давления (климаты экваториальной депрессии) между $5-10^\circ$ по обе стороны от экватора с преимущественно восточными составляющими ветра. Характеризуются слабыми ветрами, очень малыми годовыми колебаниями температур ($24-28^\circ\text{C}$), высокой влажностью воздуха и облачностью, вызванной конвективными движениями воздушных масс. Климат характеризуется относительно малым количеством суммарной солнечной радиации — $140-150$ ккал/см² в год, а также обильными осадками — от 1500 до 3000 мм в год, иногда на суше до 6000–10 000 мм. Осадки выпадают более или менее равномерно в течение всего года, преимущественно в виде ливней. Наибольшее количество осадков приходится в основном на периоды равноденствия, но эта закономерность не везде выдерживается. Очень высоко испарение — как над океаном, так

и над материками. Очень высокая влажность: абсолютная влажность — более 30 г/м³ над сушей, относительная — не менее 70 % даже в наиболее сухих местах. Континентальный и океанский типы экваториального климата различаются очень мало. В высокогорном экваториальном климате температура несколько ниже, количество осадков меньше (в связи с уменьшением с высотой влагосодержания). На высоте 4500 м лежит граница пояса вечных снегов. К экваториальному климату близок океанский тропический климат (влажный тропический климат), распространенный на океанических островах в тропиках, но отличается от него меньшей облачностью и устойчивыми ветрами.

Климат экваториальных и тропических лесов отличается благоприятными условиями для растений и животных в течение всего года, поэтому сезонная ритмика практически не выражена. Продолжительность дня мало изменяется в течение года от 13,5 до 10,5 ч. Характерна циклональная деятельность: часты ураганы.

Почвы. Маломощные красноцветные или красно-желтые и желтые ферраллитные, обогащены тидроокислами железа, алюминия и остаточным кварцем, но сильно обеднены обменными основаниями и гумусом (1,5–2,5 %). Реакция почвенного раствора кислая (рН 3,0–5,5). Питательные вещества быстро усваиваются корнями растений или вымываются вглубь почвы.

Фитоклимат. Сильно отличается от окружающей среды. Древесный ярус перехватывает значительную часть осадков, относительная влажность в лесу выше, чем на открытых участках. В лесу резко меняется и освещенность, освещенность почвы иногда составляет лишь 0,8–0,2 от полной дневной. В связи с широким вертикальным диапазоном микроклиматических условий функция листьев может быть различна на разной высоте. Листья многих деревьев крупные, широкие, блестящие, но верхние ветви получают большое количество солнечного света, подвержены воздействию ураганов и приспособлены к недостатку влаги. Верхние листья могут быть жесткими, а у листьев средних ярусов на концах их часто имеется длинное капельное острие для быстрого стекания воды с листа. Самые низкие кустарники и карликовые деревья находятся в условиях повышенной влажности воздуха.

Растительность. Хотя видовой состав растений влажных экваториальных и тропических лесов сильно различается в разных

районах земного шара, для всех характерны следующие особенности состава и структуры:

- высокое видовое разнообразие — например, в лесах Амазонки около 40 000 видов, на Зондских островах — 35 000, преобладающим компонентом являются древесные растения (более 70 % всех видов). Количество видов деревьев на однородном участке влажного тропического леса составляет от 40 (на островах) до 170 (на материке) [Воронов и др., 1985], а видовой состав трав беден;

- в древесном пологе внутренних участков леса господствуют деревья с прямыми колоновидными стволами и кронами, расположенными высоко над землей. Высота большей части деревьев от 6 до 40 м, самые высокие достигают 50–60 м (и более) и возвышаются над остальной массой (эмердженты), не образуя сомкнутого полога. Всем деревьям свойственно слабое ветвление. Стволы деревьев без коры, а почки лишены защитных чешуй. От основания ствола крупных деревьев отходят досковидные корни, поднимающиеся до высоты 3–4 м, которые при отсутствии глубоких корней являются опорой стволов, для некоторых видов характерны ходульные корни;

- растения вегетируют круглый год, периоды цветения сильно растянуты, характерно преобладание зоофилии. Широко распространено опыление насекомыми, птицами (колибри, нектарницы) и рукокрылыми (крыланы, листоносы). Примерно у 1000 видов древесных растений, особенно нижних ярусов, встречается каулифлория — образование цветков и плодов на многолетних стволах и ветвях как приспособление к опылению животными, например у дерева какао (*Theobroma cacao*). Растения во влажной среде быстро растут, но жизнь их относительно непродолжительна;

- для лесов очень характерны разнообразные жизненные формы растений. Лианы чаще встречаются на опушках и прогалинах. Широко известны лианы пальмы, например, из рода каламус (*Calamus*), длина их гибких стеблей может достигать более 200 м. Обильны в лесах эпифиты, у многих из них развиваются воздушные корни, играющие большую роль в поглощении влаги. Особенно много эпифитов среди моховидных, папоротников, а из цветковых — в семействах орхидных и бромелиевых. По форме роста различают эпифиты с цистернами, гнездовые и эпифиты-бра. Все они накапливают гумус и задерживают сток дождевой

воды. Интересны деревья-душители, особенно много их среди рода фикус. Они начинают свою жизнь как эпифиты.

Выживание экваториального леса зависит от его способности накапливать питательные вещества и быстро перерабатывать их внутри экосистемы. Экваториальный лес потребляет около 2000 кг/га химических элементов за год. Значительная часть этого количества возвращается с опадом и вновь вовлекается в круговорот, минеральное питание растений осуществляется в основном за счет интенсивного биологического круговорота.

Животный мир тропических и экваториальных лесов богат и разнообразен. Благоприятные условия способствуют формированию полидоминантных сообществ и круглогодичному размножению. Основная масса животных сосредоточена в кронах (среди них человекообразные обезьяны орангутан и гиббон в малайской гилее, горилла и шимпанзе — в центральноафриканских лесах). Очень много птиц — насекомоядных, листовых, плодовых, хищных. Наземных позвоночных сравнительно мало (в малайских лесах встречаются индийский слон, двурогий носорог, чепрачный тапир, тигр, леопард, малайский медведь, в африканских — лесной слон, карликовый буйвол, мелкие антилопы, лесная свинья, леопард, в амазонских — лесные олени, мелкие антилопы, муравьеды, тапир, броненосец, ягуар). В подстилочном и почвенном ярусах ведущей группой являются термиты, перерабатывающие растительный опад. Продолжительность жизни одной колонии составляет до 50 лет, а число термитников на 1 га может достигать 800–1000.

9.2. Влажные листопадные (муссонные) леса

Муссонные леса встречаются в субэкваториальном климатическом поясе, по периферии экваториальной зоны и в тех тропических районах, где при значительном количестве осадков хорошо выражены более влажный и более сухой периоды (в Южной и Центральной Америке, Центральной Африке, Юго-Восточной Азии). Поэтому этот пояс называют еще поясом тропических муссонов. Граница экваториальных муссонов во внутренних частях континентов находится около 18° с. ш.

Особенности климата субэкваториального пояса (пояса тропических муссонов). Климат складывается как бы из двух климатических

режимов: в летнем экваториальный муссон направляется от экватора и приносит влагу; в зимнем муссон дует к экватору от тропиков, влажность воздуха при этом падает. Климат жаркий (среднегодовые температуры 24–28 °С), годовой ход температуры имеет два минимума (зимой и летом) и два максимума (весной и осенью). Некоторое понижение температуры летом вызывается воздействием экваториального воздуха, который в это время холоднее тропического на несколько градусов. Количество осадков редко превышает 2000 мм в год, но они распределяются очень неравномерно, влажное лето сменяется сухой зимой и засушливой жаркой весной.

Океанский субэкваториальный климат от континентальной разновидности отличается большей влажностью воздуха и менее высокой температурой.

Почвы. Сильновыщелоченные и ненасыщенные красные ферраллитные со скоплениями железистых конкреций. Быстрое разложение опада, как и в предыдущем типе, препятствует образованию подстилки и накоплению гумуса.

Растительный покров. Образован сезонными лесами сложного состава из листопадных (главным образом в верхнем ярусе) и вечнозеленых пород. Влажные листопадные леса не такие густые, как вечнозеленые. Преобладают деревья, сбрасывающие листву во время сухого периода, длящегося 4–6 месяцев.

Тиковые леса образованы в основном тиковым деревом (*Tectonia grandis*) высотой 20–25 м и более с подлеском из акаций.

В смешанных муссонных лесах в древостое преобладают терминалии (*Terminalia tomentosa* и др.), дальбергия (*Dalbergia*), альбиция (*Albizzia*), бомбакс.

Саловые леса образованы саловым деревом (*Schorea robusta*), примесью терминалии, стеркулии (*Sterculia*) и др.

Во всех муссонных лесах встречаются лианы и эпифиты, но в меньшем количестве, чем в дождевых. В разных районах земного шара эти леса сходны по структуре и строению, но различаются по флористическому составу. Большая часть их к настоящему времени вырублена.

9.3. Сухие листопадные леса и саванны

Тип биома, распространенный между тропическими лесами и пустынями и развивающийся в условиях четкой смены сухого и влажного сезонов при общем количестве осадков от 250 до 500 мм и более в год. Являясь одним из самых распространенных типов тропической растительности, саванны имеют разное происхождение и существенно различаются на разных континентах. Обширные пространства занимают саванны в Африке (около 40 % площади материка), а также в Южной Америке, Австралии и Южной Азии.

Климат. Большую часть года климат сухой и жаркий, но в течение влажного сезона обильны дожди.

Почвы. В течение дождливого сезона они промачиваются, легкорастворимые соли и карбонаты удаляются, верхние горизонты обогащаются полуторными окислами железа, алюминия, марганца. Во время сухого сезона почвенные растворы поднимаются по капиллярам. Органические остатки быстро разлагаются и минерализуются, гумуса накапливается мало (0,5–1,0 %). Зональные тип почв — красно-бурые.

Растительность. Для саванн характерен однородный травяной покров, в основном из ксерофильных злаков, на фоне которого встречаются отдельные невысокие листопадные и вечнозеленые деревья и кустарники, часто имеющие зонтиковидную крону. Встречаются и пиропфиты — растения, устойчивые к пожарам. Огромное разнообразие типов сообществ сочетается с ограниченным числом видов злаков, относящихся к нескольким родам широкого тропического распространения. Наиболее характерны роды *Loudetia*, *Andropogon*, *Hyparrhenia*, *Pennisetum*, *Imperata*, *Aristida*, *Themeda*, *Cymbopogon*, *Heteropogon*, *Eragrostis*, *Digitaria*, *Setaria*, *Panicum*, *Paspalum*. В целом сообщества саванн сравнительно небогаты флористически и малообразны по структуре. Различия между разными типами выражаются в высоте и степени сомкнутости ярусов трав, некотором своеобразии видового состава [Воронов и др., 1985].

Во влажной саванне засуха длится 2,5–5 месяцев, имеется сомкнутый травяной покров с отдельными деревьями и кустарниками. В сухой саванне засуха длится 5–7,5 месяца, травяной покров не образует сплошной дернины, деревья редкие, в основном листопадные. В колючекустарниковой саванне засуха длится 7–10 месяцев, дерновины злаков далеко отстоят друг от друга.

Наиболее типичны саванны Африки, где встречаются баобаб (*Adansonia digitata*), акации (*Acacia senegal*, *A. albida*, *A. spirocarpa*), лофира крылатая (*Lophira alata*) и масличная пальма (*Elaeis guineensis*).

К а м п о с — тип саванны, распространенный в Южной Америке на Бразильском плоскогорье. Развит древесно-кустарниковый ярус с низкорослыми корявыми деревьями. Значительно участие пальм коперниции восконосной (восковая пальма) (*Copernicia cerifera*), мауритии (*Mauritia vinifera*).

Л ь я н о с — тип высокогорной саванны в северо-восточной части Южной Америки (бассейн р. Ориноко), развивающийся при достаточном увлажнении. В связи с залеганием на глубине 0,3–0,8 м от поверхности почвы очень плотного слоя грунта, непроницаемого для корней растений, развивается густой травяной покров, на фоне которого встречаются отдельные деревья, в основном маврикиева пальма (*Mauritia flexuosa*). Это пример эдафически обусловленной саванны. Характер растительного покрова здесь в большей степени определяется почвенными факторами, чем климатом. Льяносы считают первичным коренным и при этом достаточно древним типом растительности [Курнишникова, Петров].

В австралийских саваннах из деревьев встречаются чаще всего эвкалипты и акации. Характерны для нее травяные деревья, например род ксанторея (*Xanthorrhoea*).

Животный мир. Изобилие травянистой растительной массы во влажный сезон определяет высокую плотность крупных травоядных млекопитающих (антилопа, газель, зебра) и листоядных (слон, жираф, носорог), а также грызунов, летучих мышей, обезьян. Разнообразие травоядных определяет и разнообразие хищников: в Восточной Африке насчитывается от 20 до 25 видов, нападающих в соответствии с их размерами на различные жертвы. Львы предпочитают среднего размера копытных — гну, зебр, газель Томсона и молодяк более крупных видов — слонов, жирафов, буйволов; леопарды и гепарды охотятся за более мелкими животными: импалой, антилопой-канной, зайцами, гиеновые собаки поедают газелей и антилоп; шакал охотится за зайцами и куриными; сервал — за грызунами и цесарками; циветта — за мышами, птицами, мелкими рептилиями, насекомыми; гиены и отчасти шакал поедают падаль. Саванны — область распространения бегающих

птиц: страуса в Африке, нанду в Америке, эму в Австралии, казуара в Новой Гвинее. На водопой млекопитающие ходят стадами ночью, птицы летают стаями днем. В сухой сезон птицы и многие млекопитающие мигрируют к более влажным территориям, как, например, слоны, зебры, антилопы. Насекомые в саваннах обильны, особенно термиты, саранчовые, муравьи. Первые сооружают термитники различной формы. Термиты — основная пища многочисленных хищных насекомых, амфибий, ящериц, змей, трубокочуба. Все саванны используются как пастбища, большие площади их распаханы. В Восточной Африке крупная фауна сохраняется благодаря созданию национальных парков.

9.4. Мангровые заросли

Это древесно-кустарниковый тип сообществ, развивающихся на периодически затопляемых участках морских побережий, защищенных от прибоя и штормов коралловыми рифами или островами. Наиболее развиты вблизи экватора, встречаются во влажных тропиках. В зависимости от частоты и продолжительности затопления, характера, подвижности субстрата, степени солености воды растения мангров образуют пояса, в которых доминируют разные виды. Древесные породы — вечнозеленые облигатные галофиты с пневматофорами (дыхательные корни), поднимающимися вверх, и ходульными корнями (опорные функции). У растений часто развиты суккулентные листья с солевывделяющими железками. У некоторых видов встречается вивипария — прорастание семян непосредственно на материнском растении. Видовой состав небогат — около 20 видов, среди них авиценния (*Avicennia*), ризофора (*Rhizophora*), соннератия. Встречаются эпифиты (лузитанский мох).

Животный мир небогат, в мангры проникают представители тропического дождевого леса. Интересны рыбы семейства прыгуновых, крабы, устрицы.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Характерные особенности растительности и животного мира дождевых тропических лесов.

Характерные особенности растительности и животного мира саванн.
Характерные особенности растительности мангров.

Лекция 10

ЗОНАЛЬНЫЕ БИОМЫ СУБТРОПИКОВ

Субтропиками считаются области, расположенные в Северном и Южном полушариях между тропиками и умеренными широтами, т. е. примерно между 30 и 40° северной и южной широты. По сравнению с тропическим поясом годовое количество солнечной радиации уменьшается в субтропиках примерно на 20 %, ее сезонные колебания делаются более заметными. В этих регионах, как правило, наблюдаются тропическое лето и нетропическая зима. Зимой радиационный режим и характер циркуляции складываются почти так же, как и в умеренном поясе, и преобладает циклоническая деятельность, летом — так же, как и в тропическом поясе: над океанами хорошо выражены антициклоны, над материками — области пониженного давления.

Климат субтропического пояса. Для субтропиков характерны значительные сезонные амплитуды температуры и осадков. Считается, что в субтропическом климате средняя температура наиболее холодного месяца выше нуля градусов.

Континентальный субтропический климат. Лето жаркое, сухое, средняя температура летних месяцев 30 °С и выше, максимальная — более 50 °С. Зима относительно холодная, с осадками. Годовое количество осадков около 500 мм, а на наветренных склонах гор — в четыре-пять раз больше. Зимой выпадает снег, но устойчивый снежный покров не образуется.

Океанский субтропический климат отличается от континентального субтропического более равномерным годовым ходом температуры воздуха.

Вегетация в субтропиках возможна почти круглый год, и деревья в основном сохраняют зеленую листву в холодное время. Зональными биомами являются влажные вечнозеленые субтропические леса, жестколистные вечнозеленые сухие леса и кустарники, пустыни и полупустыни.

10.1. Влажные вечнозеленые субтропические леса

Характерны более для восточных окраин материков в обоих полушариях.

Климатические особенности. Субтропический климат восточных побережий континентов имеет муссонный характер. Зима сравнительно с другими климатами этого пояса холодная и сухая, лето жаркое и влажное. Этот климат хорошо выражен только в северном полушарии и особенно на восточном побережье Азии. Климат формируется под влиянием океанического пассата, часто усиливаемого муссонным или экспозиционным эффектом. Осадков выпадает не менее 1000 мм в год.

Почвы. Зональные почвы — желтоземы и красноземы — отличаются незначительной емкостью поглощения, низким содержанием обменных оснований, азота и фосфора, высокой кислотностью (рН = 4,0–5,0). Биологический круговорот протекает очень активно. Органическое вещество интенсивно разлагается и минерализуется на протяжении всего годового цикла, так что в почве накапливается мало гумуса (чаще 1,5–2,0 %).

Растительность. Зональный тип растительности — влажные богатые полидоминантные вечнозеленые леса лаврового типа. Леса сомкнутые, есть некоторые чисто тропические деревья, например, фикусы, сандаловое дерево; верхние ярусы образованы деревьями семейств лавровые, магнолиевые, буковые. Многие растения имеют характерные светло-зеленые кожистые листья. В юго-восточной Азии в таких лесах встречаются высокие (до 40 м высотой) камфорный лавр и японский (*Cinnamotum camphora*, *C. japonicum*). В нижних ярусах многочисленны камелии, падубы, саговники, пальма (*Trachycarpus fortune*). Многочисленны мезозойские и третичные реликты из хвойных.

Обилие фанерофитов, участие лиан и эпифитов сближает их с тропическими лесами, но видовое разнообразие деревьев меньше, отсутствуют досковидные корни, каулифлория, а почки имеют чешуи. Леса этого типа ранее были широко распространены, сейчас сохранились на небольших территориях.

Животный мир. В животном мире сочетаются виды, присущие суббореальным и тропическим лесам. Очень много беспозвоночных, существующих как за счет живой растительной массы, так и за счет отмерших органических остатков.

10.2. Жестколистные вечнозеленые сухие леса и кустарники

Зональные биомы в областях со средиземноморским типом климата.

Климатические особенности. Субтропический климат западных побережий материков называется еще средиземноморским. Лето нежаркое, сухое, зимой здесь господствует циклоническая деятельность — дождливая и относительно теплая зима. Снег выпадает не ежегодно и, как правило, не образует покрова.

Почвы. Опад быстро разрушается. В почве зимой происходит интенсивное химическое выветривание с образованием вторичных минералов и оглинением; в нижней части профиля накапливаются карбонаты, которые в сухой летний период поднимаются по капиллярам. Типичные коричневые почвы — нейтральные или слабощелочные, богатые основаниями, с 4–7 % гумуса.

Растительность. Естественный покров образован жестколиственными (склерофильными) вечнозелеными деревьями и кустарниками, способными переносить летнюю засуху. Наиболее характерные представители — каменный дуб (*Quercus ilex*) для северного подтипа, дикая маслина (*Olea europaea*) и рожковое дерево (*Ceratonia siliqua*) — для южного. В настоящее время леса почти полностью исчезли, на их месте широко распространены заросли вечнозеленых кустарников.

В Северной Америке к средиземноморскому типу следует отнести узкую полосу вдоль тихоокеанского побережья у подножья Береговых хребтов с очень ровным климатом, прохладным летом и постоянно высокой влажностью воздуха. Более гумидный северный подтип примечателен лесами из секвойи вечнозеленой (*Sequoia sempervirens*) — гигантского дерева, создающего максимально известные запасы фитомассы (до 4250 т/га); годовая продукция — до 27 т/га. Южный подтип — семиаридный, со склерофильными лесами из многих видов дуба и кустарниками.

В Южной Америке биомы средиземноморского типа занимают небольшую площадь у западных подножий Анд. Склерофильные древесные и кустарниковые сообщества очень своеобразны; в них представлены виды из лавровых, магнолиевых, сумаховых и др.,

встречаются рощи из эндемичной слоновой, или медовой, пальмы (*Jubaea spectabilis*).

На крайнем юге Африки характеризуются всеми типичными особенностями средиземноморского климата и богатейшими по видовому составу склерофильными растительными сообществами, в которых участвуют несколько тысяч эндемиков и множество третичных реликтов. Леса почти не сохранились, господствует «финбош» — аналог маквиса. В Австралии ландшафты средиземноморского типа занимают крайний юго-западный выступ материка. Здесь много эндемичных видов, родов и даже семейств растений. Типичны леса из склерофильных эвкалиптов с кустарниковым ярусом, в котором много представителей протейных.

Животный мир. Пики активности у животных приходятся на весну и осень. Большинство животных обитают в подстилке и почве. Набор видов родственен фаунам прилежащих биомов.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Характерные особенности растительности и животного мира вечнозеленых субтропических лесов.

Характерные особенности растительности и животного мира жестколистных субтропических лесов.

Маквис, гаррига, томилляры.

Лекция 11

ЗОНАЛЬНЫЕ БИОМЫ УМЕРЕННЫХ ПОЯСОВ

Климат умеренного пояса. Характерная особенность климата — развитие циклонической деятельности, которое обеспечивает меридиональный перенос воздуха. Из-за интенсивной деятельности циклонов происходят частые и сильные изменения давления, температуры, силы и направления ветра. Другой особенностью умеренного климата является наличие четырех сезонов. Средняя температура самого холодного месяца ниже 0 °С, самого тёплого — выше +15 °С. Зимой в умеренном климате должен быть постоянный снежный покров, в год выпадает в среднем 400–500 мм осадков. Обычно умеренный климат делят на приокеанический (умеренный климат западных побережий) — он значительно мягче континентального и отличается меньшими годовыми колебаниями температуры и большим суммарным количеством осадков, выпадающих довольно равномерно во все сезоны; континентальный климат с теплым (может быть, жарким) летом и холодной зимой с устойчивым снежным покровом; муссонный (умеренный климат восточных побережий) и океанский умеренный.

Зональными биомами умеренного пояса северного полушария являются летнезеленые лиственные (широколиственные) леса, злаковники (степи, прерии) и хвойные бореальные леса.

11.1. Летнезеленые лиственные леса (широколиственные и мелколиственные)

Климатические особенности. Осадков сравнительно много — 750–1500 мм/год, максимум осадков выпадает в теплое время года. В зависимости от степени континентальности зимы могут быть почти безморозными или с устойчивыми морозами при мощном снежном покрове. Сходства и различия типов широколиственных ландшафтов ярко выражены в их сезонной ритмике. В западноевропейских ландшафтах зима с кратковременным (не ежегодным) снежным покровом, состоянием покоя в растительном

мире, безлистным аспектом в лесах длится обычно с начала декабря до февраля. В восточноевропейских широколиственнолесных ландшафтах зимой образуется устойчивый снежный покров, который держится от 60–80 дней на западе до 130–140 дней (со второй декады ноября до середины апреля) на востоке.

Почвы. Активный биологический круговорот элементов (особенно кальция) и микробиологическая деятельность способствуют накоплению в почве гумуса (до 6–8 %), определяют высокую насыщенность основаниями, слабокислую или даже нейтральную реакцию почвенных растворов. Типичны бурые лесные почвы, дерново-подзолистые, а для наиболее континентальных восточноевропейских ландшафтов — серые лесные.

Растительность представлена мезофильными широколиственными лесами из листопадных пород деревьев высотой до 35–45 м (дуб, бук, липа, вяз, граб, ясень, гикори, клен) с хорошо развитым подлеском, но восточноазиатские и североамериканские леса богаче европейских. Для широколиственных лесов южного полушария характерны вечнозеленые южные буки и многие другие древесные породы.

Животный мир широколиственных лесов северного полушария в целом однотипен и адаптирован к сезонному климату: спячка, миграции, состояние покоя в зимние месяцы.

Среди млекопитающих есть крупные растительноядные; в приокеанических ландшафтах, где нет мощного снежного покрова, благоприятны условия для копытных (олень, косуля, кабан). Почва и подстилка насыщены беспозвоночными. До 90 % всей зоомассы приходится на дождевых червей. Млекопитающие: белохвостый олень, дикобраз, енот, опоссум, белка, кролик, землеройки; птицы (славки, дятлы, дрозды, совы, соколы), змеи, лягушки, саламандры, рыбы (форель, окунь, сом и др.).

11.2. Степи и прерии умеренного пояса

Степь (злаковники умеренного пояса) — тип биома, сложившийся в условиях продолжительного жаркого лета и более-менее холодной зимы.

Климатические особенности. Для степей характерен континентальный климат с небольшим количеством осадков: годовое

количество осадков в среднем от 200 до 550 мм (в южных и восточных районах меньше, чем в западных и северных). Большая часть осадков выпадает в июне — июле, засуха наблюдается обычно весной и поздним летом. Наблюдаются большие годовые амплитуды температур.

Это сообщества многолетних травянистых растений, способных переносить засуху и низкие зимние температуры (аналогом степей в Северной Америке являются прерии, в Южной Америке — пампасы). Степи занимают обширные площади в Евразии, кроме того, образуют высотный пояс в горах. Хотя общеклиматические условия степной зоны благоприятны для развития древесной растительности, степная зона безлесна, что обусловлено недостатком в почве влаги летом. Рельеф степной равнинный, в северной части встречаются балки и овраги. Небольшие замкнутые понижения рельефа — «поды» — заняты более мезофильной растительностью.

Почвы. Типичные почвы — черноземы и каштановые. С растительным опадом в почву ежегодно поступает около 400–500 кг/га зольных элементов и азота. В опаде много оснований. Поглощающий комплекс почв насыщен основаниями, реакция почвенного раствора нейтральная или слабощелочная. В почве накапливаются карбонаты, а в южной степи, кроме того, гипс, сульфаты и хлориды. Минерализация органических остатков замедлена из-за сухости, в почве накапливается много гумуса, хотя и меньше, чем в лесостепи: в обыкновенных черноземах северной степи 500–600 т/га, в южных черноземах средней степи 300–500 т/га. В южных степях формируются темно-каштановые и каштановые типичные почвы, часто карбонатные и солонцеватые, с относительно невысокой гумусностью. Степные почвы очень плодородны, поэтому издавна используются человеком. В настоящее время нетронутые степи сохранились в основном в заповедниках.

Растительность. Основные эдификаторы степных сообществ — многолетние дерновинные злаки (ковыли, типчак, житняк и др.) высотой до 2 м и выше в некоторых прериях Северной Америки или до 5,0 см.

В евразийских степях хорошо прослеживаются две подзоны. Для северной характерно обильное разнотравье, в южной (сухой) степи господствуют дерновинные злаки, проективное покрытие всего 50–60 %.

К северу от степной зоны располагается лесостепная зона, в которой степные сообщества сочетаются с лесными. В лесостепи засушливый период отсутствует, хотя конец лета бывает непродолжительно сухим. Причина мозаичного расположения участков лиственного леса и луговой степи заключается в особенностях почвы и, в некоторых случаях, рельефа. В лесостепной зоне встречаются дуб обыкновенный, вяз пробковый, липа сердцевидная, ясень обыкновенный, каштан, осина, береза, рябина обыкновенная, яблоня лесная, орешник, бересклет бородавчатый, терновник.

Животный мир. Безлесие, обилие и практически круглогодичная доступность кормов определяют особенности животного населения степей, прерий и пампы — преобладание фитофагов. В период летних засух активность животных снижается, холодной зимой некоторые впадают в спячку или мигрируют. Обычны крупные растительноядные млекопитающие — бизоны, вилорогие антилопы, американские олени и вапити (Северная Америка), в пампасах Аргентины — гуанако и пампасский олень, в Евразии — дикие лошади, газели, антилопа сайгак, кулан. Особенно обильны грызуны. В жаркий период они ведут по большей части ночной образ жизни, а зимой впадают в спячку или используют пищу, запасенную в подземных ходах. Например, для евразийской степи характерны суслики, хомяк, тушканчик, сурок байбак, в американской прерии — луговые собачки, гоферы, кролики. Весьма многочисленны в степях насекомые, особенно саранчовые. Из хищников в степях обитают только эвритопные волк и лиса, в прериях — койот, черноногий хорек, длиннохвостая ласка, в пампе — пампасная лисица, гривистый волк. Орнитофауна содержит многие типичные для зон виды. Например, в степи из куриных встречаются серая куропатка и перепел. Хищные птицы (степной орел, степной лунь) гнездятся на земле и питаются грызунами, а степная пустельга истребляет в большом количестве насекомых.

11.3. Бореальные хвойные леса (тайга)

Распространены в северных районах Северной Америки, Европы и Азии. Хвойные бореальные леса (тайга) — биом, распространенный в лесной зоне Северного полушария. Тайга занимает около 10 % суши Земли. С севера к бореальным лесам примыкает

тундра, образуя лесотундру, на юге — летнезеленые лиственные леса и степи. Южная граница хвойной бореальной зоны примерно совпадает с северной границей распространения дуба черешчатого. Если в состав хвойных, лесов входят широколиственные породы, то их называют смешанными лесами. Они располагаются южнее тайги.

Климатические особенности хвойных бореальных лесов выражаются в преимущественно избыточном увлажнении (количество осадков превышает испарение), характеризуется долгой холодной зимой с устойчивым снежным покровом и относительно прохладным летом. Средняя температура самого холодного месяца от -7°C (на западе) до -40°C (на востоке Сибири). Осадков выпадает в среднем 500–700 мм в год, зимой много снега. Степень континентальности и увлажнение колеблются в довольно широких пределах. Климат бореальных лесов не везде одинаков. В европейской и западносибирской тайге он мягче, количество осадков порядка 500 мм, для Восточной Сибири характерны суровая малоснежная зима и меньшее годовое количество осадков (около 350 мм).

Почвы. На значительных пространствах тайги распространена вечная мерзлота. Почвы подзолистые, дерново-подзолистые и болотные.

Растительность. Виды четырех родов хвойных — ель, пихта, сосна и лиственница — основные лесообразователи хвойных бореальных лесов. В зависимости от их экологии, соответственно составу и структуре образуемых ими сообществ, различают темнохвойную и светлохвойную тайгу. В темнохвойной тайге доминируют ель обыкновенная и сибирская, пихта сибирская, сосна кедровая сибирская. Под полог леса проникает мало света. Типичные еловые леса на подзолистых почвах обычно трехъярусные, подлесок в них не выражен. Сомкнутость крон достигает 70%. Флора еловых лесов своеобразна, бедна и характеризуется довольно устойчивым видовым составом. Наиболее широко распространены леса с доминированием ели на Русской равнине. Они встречаются на плакорах, в речных долинах и представлены разными типами леса. Центральной группой являются ельники-зеленомошники.

Тяежные леса имеют обычно простую и четко выраженную структуру. Выделяются древесный ярус, подлесок, травяно-кустарниковый ярус и мохово-лишайниковый покров. Значительно участие вечнозеленых растений. Развита лесная подстилка.

Наиболее типичные таежные леса — это средняя тайга. К северу она сменяется более разреженной северной тайгой, переходящей в редколесье. К югу под пологом хвойных появляются широколиственные породы (липа, вяз), это подзона южной тайги. В целом для тайги характерно отсутствие широколиственных пород, дубравных элементов, наличие сибирских флористических элементов. Множество болот и озер.

Животный мир. Многие животные тайги активны в зимнее время, используют снежный покров как защиту от низких температур. Часть животных впадают в анабиоз, спячку или мигрируют. Животные-фитофаги представлены прежде всего насекомыми (сосновый пилильщик, сибирский коконопряд), а также мелкими млекопитающими, населяющими наземный ярус (заяц-беляк, белка, бурундук, полевки и др.). Характерное копытное животное тайги — лось. Среди растительноядных птиц ведущее место занимают потребители семян хвойных растений (кедровка, клесты), разнообразной растительной пищей (хвоя, почки) питаются глухари, рябчики, дикуша. Насекомоядные птицы разнообразны в летний период. Из хищников в тайге обычны волк, рысь, лисица, бурый медведь, гризли, россомаха, норка и др. Летом многочисленны кровососущие насекомые (комары, мошки, мокрецы), а также иксодовые клещи. Ведущую роль в подстилке таежных сообществ и верхнем слое почвы играют дождевые черви, личинки насекомых, нематоды.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Географическое положение и условия зоны летнезеленых лиственных лесов.

Характерные особенности состава и структуры широколиственных лесов.

Дайте определение степей.

Географическое положение и условия зоны степей и ее аналогов.

Назовите основные гипотезы о причинах безлесия степей.

Географическое положение и границы тайги.

Ботаническая и экологическая характеристика светлохвойных лесов.

Ботаническая и экологическая характеристика темнохвойных лесов.

Какие выделяют подзоны бореальных хвойных лесов?

Лекция 12

ПУСТЫНИ ТРОПИЧЕСКОГО, СУБТРОПИЧЕСКОГО И УМЕРЕННОГО ПОЯСОВ

Существование пустынных биомов связано с неравномерностью распределения тепла и влаги в разных климатических поясах. Характер общей циркуляции атмосферы и местные географические условия создают климатическую обстановку для формирования зоны пустынь, хотя ни на одном материке сплошной зоны они не образуют. Распределение и размер пустынь зависят от величины, конфигурации и устройства поверхности континентов. В южном полушарии площадь пустынь ограничена из-за водных пространств.

Аридность проявляется тогда, когда потенциальное испарение превышает осадки. Все аридные территории по степени аридности можно разделить на три группы: экстрааридные с вероятностью постоянных засух 75–100 %, аридные 50–75 % и полуаридные 20–40 %, где засуха не является определяющим условием существования органической жизни. При оценке степени аридности территорий используют радиационный индекс сухости. Таким образом, *пустыня — это жаркая и сухая территория, где черты аридности выражены в наиболее резкой степени, а количество годовых осадков составляет чаще от 100 (и менее) до 250 мм в год при отсутствии поверхностного стока.* В пустыне велика роль эоловых процессов и засоленность подземных вод. В литоэдафическом отношении выделяют пустыни песчаные, каменистые, суглинистые, глинистые, песчано-щебнистые, лессово-глинистые, солончаковые. В каждом климатическом поясе пустыни имеют свои особенности и свои названия:

— в *Средней Азии и Казахстане*: песчаные Каракумы, Кызылкумы Муюнкум, Волжско-Уральские и др., каменистая Бетпак-Дала, щебнистая Устюрт, глинистая Голодная степь, солончаковая Келькор, Кайдак и др.;

— в *Центральной Азии*: Такла-Макан (песчаная), Алашань, Бэйшань, Цайдам, Джунгария, Гоби;

— на *полуострове Индостан*: Тар, Тхал и Пят;

- *пустыни Иранского нагорья*: Деште-Кевир, Деште-Лут, Дашти-Марго и др.;
- *на Аравийском полуострове*: Большой и Малый Нефуд, Сирийская пустыня, Эль-Хаджара и др.;
- *в Северной Африке*: Сахара, в состав которой входят Ливийская, Аравийская, Нубийская и др.;
- *в Южной Африке*: Намиб, Калахари и Карру;
- *в Северной Америке*: пустыни Большого Бассейна, Мохаве, Сонора, Чиуауа;
- *в Южной Америке*: Атакама, Сечура, Монте и Патагонская;
- *в Австралии*: Большая песчаная, Гибсона, Большая Пустыня Виктория, Симпсон (Арунта) и др.

12.1. Пустыни тропического и субтропического поясов

Климат. Континентальный тропический климат очень сухой и жаркий, с большими суточными амплитудами колебания температуры воздуха (до 40 °С). Средняя годовая амплитуда температуры воздуха около 20 °С. Относительная влажность летом около 30 %. Годовое количество суммарной радиации вследствие малой облачности в тропическом поясе даже больше, чем в экваториальном: 180–200 ккал/см² в год. Однако, в связи с тем что эффективное излучение тоже очень велико, радиационный баланс составляет всего 60 ккал/см² в год. Господствующие в субтропических и тропических широтах пассаты определяют стратификацию атмосферы и препятствуют выпадению осадков. Сухость и континентальность тропического климата выражены здесь в своих крайних формах ($K_y < 0,02$). В центральных районах Сахары осадки могут не выпадать годами и средняя многолетняя норма местами лишь около 1 мм при годовой испаряемости до 5000 мм.

Почвы. Характерны массивы эоловых песков, каменисто-щебнистые хамады, солончаковые впадины. Миграция растворимых солей приводит к образованию известково-гипсовых кор. Почвы на огромных пространствах не развиты.

Растительность. Представлена разреженными группировками из многолетних ксерофитных кустарников и злаков. В песчаных пустынях встречаются псаммофиты и древесно-кустарниковые

сообщества с эфедрой крылатой (*Ephedra alata*), дроком (*Genista saharae*), джузгуном (*Calligonum comosum*), циллой колючей (*Zilla spinosa*). Слабо прикрепленный к субстрату и кочующий лишайник леканора съедобная (*Lecanora esculenta*) может использоваться в пищу. Корневые системы у растений обширные поверхностные, перехватывающие влагу редких осадков, а также глубокие, проникающие в землю до уровня грунтовых вод (30 м и глубже). Растения имеют ксероморфный облик — мелкие листья или они редуцированы. Суккуленты запасают влагу в листьях или стеблях. Склерофиты обладают жесткими и сухими листьями. Характерно присутствие эфемеров и эфемероидов, заканчивающих вегетацию в течение периода, когда в почве еще имеется влага.

В субтропических пустынях Северной Америки (Сонора, Мохаве) ведущими растениями являются виды семейства кактусовых, юкка, агава. Весьма неприхотлив креозотовый куст (*Larrea mexicana*) из семейства парнолистниковых (*Zygophyllaceae*) — сильно ветвящийся кустарник с интенсивно зелеными листьями и резким запахом, который препятствует поселению вблизи него других растений. Необычный облик имеет дерево-свеча идрия колончатая (*Idria columnaris*) из фукериевых (*Fouquieriaceae*). Ствол ее с колючими короткими ветвями возвышается на 16–18 м, основание его вздуто, а верхушка напоминает хлыст. В притихоокеанской полосе Калифорнии встречается тилландсия (*Tillandsia*) из семейства бромелиевых, являющаяся наземным эпифитом, куртины ее лежат на земле, а влагу она получает из насыщенного туманом воздух.

Южные пустыни — это пустыни суккулентов. В Южной Африке ведущими семействами являются аизооновые, толстянковые, ластовневые и некоторые другие. Пустыню Намиб называют пустыней туманов, поскольку ветры, дующие с моря, приносят холодный и влажный воздух, который над нагретой сушей дает туман. Здесь встречается необыкновенное растение из голосеменных — крайний ксерофит вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*).

В Австралии тропические пустыни занимают центральную часть материка. Обширные площади заняты грядовыми песками и каменистыми пустынями на реликтовых латеритных корках, под которыми залегают глины, хорошо удерживающие воду.

Растительность представлена ксерофитными травяно-кустарниковыми сообществами, особенно типичны заросли пустынных злаков из рода спинифекс (*Spinifex*) и триодия (*Triodia*), так называемые спинифексовые пустыни.

Животный мир. Животный мир тропических и субтропических пустынь беден: немногочисленные млекопитающие (разнообразные грызуны, копытные, хищники), пресмыкающиеся, птицы; сравнительно многочисленны насекомые. Характерная черта пустынных животных — норный образ жизни. Некоторые быстро передвигающиеся виды (антилопы, птицы) преодолевают неблагоприятные условия добывания корма за счет способности к быстрому передвижению, живут крупными стадами или стаями.

12.2. Пустыни умеренного пояса

Широко распространены в центре Евразии, где условия формирования пустынь возникают во внутриконтинентальных районах.

Климат. Им присущи крайняя аридность, жаркое лето и большие запасы тепла, но довольно холодная зима, амплитуды температур значительны. Крайняя аридность проявляется в отсутствии местных рек с постоянным течением, развитии физического выветривания, аккумуляции обломочного материала, дефляции и эоловой аккумуляции, соленакопления. Зима короткая, с возможностью кратковременного снежного покрова с середины или конца декабря до середины — конца февраля; случаются морозы до -30°C .

Растительность. В марте — апреле эфемеры и эфемероиды создают зеленый аспект. С июня по октябрь или ноябрь длится засуха. Осенью количество осадков несколько возрастает и температурные условия позволяют травам вегетировать до конца ноября — середины декабря. Растительный покров сильно разрежен, основные типы сообществ — полынные, солянковые, кустарниковые, саксауловые, эфемеровые и такыры. Для песчаных пустынь характерны песчаная акация (*Ammodendron*), саксаул белый и черный (*Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*), закрепитель песков аристида (*Aristida karelini*), песчаная осока (*Carex physodes*). Каменистые и глинистые пустыни заняты полынными сообществами, встречаются солянки (*Salsola*), кок-пек (*Atriplex cana*).

Животный мир. В каждом климатическом поясе пустыни имеют свои особенности в структуре и функционировании сообществ. Общей чертой является разреженность и мозаичность. Животные пустынь обладают рядом морфофизиологических адаптаций, позволяющих им выживать в условиях недостатка влаги, высокой инсоляции и перепадов температур. Например, часто животные, ведущие дневную жизнь, активны лишь в ранние утренние часы, днем же ящерицы, агамы, круглоголовки забираются в норы грызунов, закапываются в песок или же забираются на ветки кустарников, где температура заметно ниже, чем в раскаленном приземном слое воздуха. Миграции и норный образ жизни — характерные черты пустынных животных. Некоторые быстро передвигающиеся виды (антилопы, птицы) преодолевают неблагоприятные условия добывания корма за счет способности к быстрому передвижению, живут крупными стадами или стаями. Животный мир тропических и субтропических пустынь беден: немногочисленные млекопитающие (разнообразные грызуны, копытные, хищники), пресмыкающиеся (ящерицы, змеи, черепахи), мигрирующие птицы; сравнительно многочисленны насекомые, прежде всего саранчовые, термиты, скорпионы. В пустынях умеренной зоны многие животные зимой впадают в спячку, а летом их активность резко снижается из-за выгорания растительности.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Что такое пустыня? Основные типы пустынь.

Характерные особенности растительного и животного мира пустынь.

Особенности пустынь Азии, Африки и Америки.

Лекция 13

ЗОНАЛЬНЫЕ БИОМЫ ХОЛОДНЫХ ПОЯСОВ

13.1. Тундра

Климат субарктического и субантарктического пояса. Субарктика лежит примерно между 50 и 70° с. ш. В океане субарктический пояс определяется пределами распространения сезонных льдов — между зимней и летней границами их распространения. Континентальный субарктический климат формируется только в северном полушарии. Радиационный баланс 10–12 ккал/см² в год. Годовая амплитуда колебания температуры очень велика. Всегда возможны заморозки. Зима длительная и холодная, лето относительно теплое и короткое. Среднегодовая температура ниже 0 °С. Средняя температура самого теплого месяца не выше +10 ... +12 °С. Распределение годовых сумм атмосферных осадков меняется с запада на восток. Например, на побережье Кольского полуострова выпадает 600–800 мм, а в Восточной Сибири с резко континентальным климатом 200–300 мм, увеличиваясь на Чукотском полуострове до 400–600 мм [Петров, Терехина]. Максимум осадков приходится на лето. Несмотря на то что осадков мало, при низких температурах воздуха испаряемость еще меньше, поэтому увлажнение в тундре избыточное. Ввиду наличия многолетней («вечной») мерзлоты наблюдается повсеместное заболачивание местности. Глубина сезонно-талого слоя от 30 до 200 см.

Океанский субарктический и субантарктический климат не имеет резких различий между температурой зимы и лета. Годовая амплитуда температуры не больше 20°. Весь год развита циклоническая деятельность.

Почвы переувлажненные, маломощные, тундровые глеевые и тундровые слабоподзолистые.

Растительность. Территория тундры располагается в основном севернее полярного круга. Южная ее граница проходит по изотерме июля 10 °С. Вегетационный период очень короткий: от 1,5 до 3,5 месяца, начинается в июле и заканчивается

в августе — сентябре. Характерная ландшафтная особенность тундры — безлесье, вызванное всем комплексом климатических и почвенных условий. Развито заболачивание. Растения тундры в основном многолетние и низкорослые — от 1 до 20 (40) см; высота их зависит от мощности снегового покрова, который является защитой от низких зимних температур и ветра. Много вечнозеленых кустарничков, которые способны к фотосинтезу даже под слоем снега. Большинство видов начинает цвести очень рано: цветочные почки закладываются за год до цветения. На открытых местоположениях обычны подушковидные и стелющиеся формы роста. Фитомасса нарастает очень медленно в связи с низкой интенсивностью фотосинтеза.

Видовое разнообразие тундровой флоры невелико, в различных типах растительных сообществ насчитывается от 25 до 150 видов растений. Преобладают психрофиты и криофиты. Типичные растения кустарничковой тундры: *Betula nana*, *B. exilis*, *B. Middendorffii*, *Salix lapponum*, *S. polaria*, *S. reticulata*, *S. rotundifolia*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis idaea*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Rubus arcticus*, *Arctous alpina*, *Saussurea alpina*, *Phyllodoce caerulea*, *Diapensia lapponica*, *Loseleuria procumbens*, *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Dryas punctata*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpina*, *Poa arctica*, *Minuartia arctica*, *Papaver lapponicum*, *Carex hyperborea*, *Draba hirta*, *Silene acaulis*, *Ranunculus borealis*, *Eriophorum vagiaatum*, *Festuca supina*.

Среди кустарников и кустарничков растут многие виды мхов и лишайников (роды *Cladonia* и *Cetraria*). В других типах тундры встречаются растения-подушки — *Draba hirta*, многолетние травы — *Deschampsia arctica*, *Deschampsia alpina*, *Poa alpina*.

Сообщества, слагающие растительный покров тундры, мало-ярусны, часто их эдификаторами являются мхи и лишайники. Характерная черта растительного покрова тундры — мозаичность и комплексность, которая обусловлена пестротой микроклиматических и почвенных условий.

В зависимости от теплового режима в тундре выделяют три подзоны, различающиеся растительным покровом. На крайнем севере широко распространены арктические тундры, представляющие собой пространства с несомкнутым растительным покровом, большие площади занимают каменистые или глинистые оголенные

участки, среди которых встречаются ложбинки с растительностью. При наличии морозобойных трещин развиваются полигональные тундры. В подзоне типичных мохово-лишайниковых тундр господствуют моховые, лишайниковые, кустарничковые сообщества и сфагновые болота. Для подзоны южной тундры характерны кустарниковые, кустарничковые и пушицевые тундры и болота.

В горных районах высоких северных широт встречаются горные тундры. Условия для жизни растений в них крайне неблагоприятные. Очень короткий вегетационный период, неглубокий снежный покров, почвы не развиты, поэтому растительный покров крайне скуден. Запас фитомассы в тундре 40–280 ц/га.

Животный мир. Суровые условия определяют бедность видового состава животного населения тундр. Многие животные покидают тундру на зиму; характерны резкие колебания численности от года к году. Некоторые виды впадают в спячку или анабиоз, очень немногие активны круглый год. Особое место в жизни тундры занимают лемминги, от обилия которых более всего зависит численность песца и полярной совы. В тундре могут зимовать стада диких северных оленей. В Гренландии и некоторых районах Северной Америки встречаются овцебыки. В летней тундре обильны птицы. Весьма типичны куропатки — белая и тундряная, околотовные птицы: лебеди, гуси, утки.

13.2. Арктическая (антарктическая) пустыня

Климаты арктического и антарктического пояса. Границу Арктического пояса проводят по изотерме 0° самого теплого месяца. Снежный покров не тает весь год. Большая отражательная способность снега приводит к тому, что даже летом радиационный баланс очень мал, за год он в среднем близок к нулю. Преобладание антициклонической погоды способствует постоянному охлаждению воздуха в центральных районах Арктики и Антарктики. Осадков мало.

Континентальный полярный климат хорошо выражен в южном полушарии. Внутриматериковые районы, над которыми развит Антарктический антициклон, характеризуются очень низкими температурами, слабыми ветрами. До 90 % приходящего тепла отражается снежной поверхностью обратно в мировое пространство

и только 10 % идет на ее нагревание. Поэтому радиационный баланс Антарктиды отрицательный, а температура воздуха очень низка. Отмечена минимальная температура $-89,2^{\circ}\text{C}$.

Океанский полярный климат — климат северных полярных областей, где зимой заметную роль играет тепло океанских вод, проникающее через лед. Средняя температура января в центре Арктики (-40°C) выше, чем на северо-востоке Азии. Летом в результате потери большого количества тепла на таяние снега и льда и на испарение температура около 0° . Погода летом преимущественно пасмурная. Осадков мало (около 100 мм в год).

Температура самого холодного месяца от -6 до -49°C , самого теплого от -14 до $+5^{\circ}\text{C}$. Осадки в основном в виде снега, 75–500 мм. Вечная мерзлота и наземное оледенение повсеместно.

Растительный покров на островах Северного Ледовитого океана, островах Канадского Арктического архипелага, на Антарктическом полуострове слабо развит, доминируют лишайники. Известны всего несколько десятков видов сосудистых растений — низкорослых (5–10 см) криофитных трав (полярный мак, мятлик, дриада, пушица). Почти нет кустарников. Преобладают стелющиеся и подушковидные формы. Они обычно приурочены к трещинам полигонов, и их корневые системы не смыкаются. Поверхность полигонов покрыта тонкой корочкой накипных лишайников и микроскопических водорослей. Запасы фитомассы 25–50 ц/га.

Животный мир. Подавляющее большинство обитателей полярных пустынь связано с морем. Белые медведи, ластоногие, морские птицы — это лишь внешняя, надводная часть зооценоза, значительно уступающая по биомассе обитателям подводной части (рыба, планктонные и донные животные), которыми они питаются. Летом скалистые берега оглашаются криком «птичьих базаров» с бесчисленным количеством кайр, чаек-моевок, чистиков, тупиков и других видов. Своим непревзойденным пухом славятся нередко встречающиеся на тундровых побережьях гаги

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Дайте определение тундре.

Географическое положение и границы зоны тундры.

Какие подзоны выделяют в тундре?

Причины безлесья тундр.

Дайте оценку условий существования растений и животных тундры.

Лекция 14

ВЫСОТНАЯ ПОЯСНОСТЬ И УСЛОВИЯ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ

14.1. Высотная поясность

Основной градиент условий среды на равнине связан с широтной зональностью, а в горах — с высотной, что и составляет главное отличие этих двух классов наземных ландшафтов. Широтные зоны и высотные пояса имеют ряд общих черт, но есть и различия:

— ширина зон — сотни километров, а поясов, как правило, — сотни метров;

— в пределах широтных зон зональные биомы в большинстве случаев занимают большую часть площади, а в пределах высотных поясов велики площади сообществ скал, осыпей, ущелий (межпоясные и внепоясные сообщества);

— в горах разных зон земного шара наблюдаются инверсии при стекании холодных воздушных масс в замкнутые котловины, что приводит к нарушению поясности, характер ее неодинаков в разных горах;

— распространение животных и растений высотных поясов зависит не только от температурных условий и увлажнения, но также от крутизны и экспозиции склонов, характера субстрата (каменистость, мощность), интенсивности солнечной радиации, изменения с высотой атмосферного давления и состава воздуха, скорости ветра, т. е. от более широкого диапазона условий существования.

При составлении схем вертикального распространения видов и популяций учитываются основные типы горных ландшафтов или ярусность гор. Обычно выделяются три ландшафтных яруса [Гвоздецкий]: низкогорные ландшафты — до 1000 м, среднегорные — до 2000 м и высокогорные — более 2000 м. Высотные рубежи изменяются в зависимости от географической широты и климата, но в эти понятия вкладывается также и морфологический смысл.

Поскольку изначально изучение гор наиболее интенсивно происходило в Альпах, термины, применяемые к верхним поясам

гор — альпийский и субальпийский — стали использоваться применительно и к горным системам других стран. Но в толковании этих терминов существуют некоторые разногласия. Термин «альпийский» может обозначать:

- 1) эндемиков Альп, причем не обязательно высокогорных;
- 2) один из типов высокогорного ландшафта в горах Евразии, противопоставляемый гольцовому [Горчаковский];
- 3) всю горную биоту, обитающую выше границы леса независимо от ее абсолютной высоты.

Именно последняя трактовка этого термина в настоящее время закрепились в сравнительных исследованиях по региональному и мировому горному биоразнообразию, и такое ее понимание совпадает у ботаников и зоологов [Körner et al.; Большаков].

Не всегда однозначен и термин «высокогорный», ведь в более северных широтах альпийский пояс может опускаться до низкогорья, что хорошо видно при движении вдоль Уральского хребта с юга на север. Так, на Полярном Урале горные тундры есть на вершинах с высотами около 400 м над уровнем моря и даже ниже. Но еще А. И. Толмачев [Толмачев, 1974] высокогорными называл флоры «пространств, расположенных выше естественного (климатического) предела распространения древесной растительности, независимо от того, на каком гипсометрическом уровне проходит этот предел». Очевидно, что при таком понимании понятия «альпийский» и «высокогорный» полностью идентичны.

Характер высотной поясности не одинаков в горах, лежащих в различных географических зонах. Основной структурной единицей биотического покрова в горах принимается высотный пояс. Выделяются высотные пояса по ведущему типу растительности. *Это более или менее широкая и однообразная горизонтальная полоса растительности в горах, составленная из одного типа растительности или закономерно чередующихся нескольких* [Станюкович]. Ширина пояса зависит от быстроты смены климатических условий по вертикали и широты экологической амплитуды растений, образующих сообщества. Границы пояса редко располагаются на одной высоте, чаще они характеризуются значительными отклонениями на склонах разных экспозиций. *Горы с однотипным набором высотных поясов, чередующихся в определенном порядке по горному профилю, относятся к одному типу высотной поясности.*

Впервые схему высотной поясности предложили А. Гумбольдт и А. Бонплан для района влажных тропиков Анд между 10° с. ш. и 10° ю. ш., связав физические параметры среды с ботаническими и зоологическими данными. Идеи А. Гумбольдта развил К. Тролль, разработавший схему, основанную на совместной оценке климатических факторов и особенностей распространения растительности от Арктики до Антарктиды. На профиле К. Тролля (рис. 14.1) показано изменение типов поясности в областях с умеренно влажным климатом (в Европе он проходит примерно от Северной Норвегии до Альп). Снеговая линия, лежащая на уровне моря севернее 80° с. ш., постепенно поднимается, достигая высоты 6000 м на широте 30° с. ш., затем она несколько снижается, видимо, в связи со значительным количеством осадков во влажных тропиках, достигая на экваторе 4800–5000 м, затем вновь повышается до высоты 6000 м на широте 25° ю. ш., после чего постепенно снижается до уровня моря (между 60 и 70° ю. ш.).



Рис. 14.1. Схема высотной поясности растительности по К. Троллю:

1 – снеговая линия; 2 – тундры, фьельды, альпийская растительность; 3 – парамос; 4 – пуна; 5 – бореальные хвойные леса; 6 – летнезеленые и хвойные леса; 7 – летнезеленые и лавровые леса; 8 – субтропические лавровые леса; 9 – тропические дождевые леса; 10 – тропические горные леса; 11 – леса пояса облаков; 12 – леса из подокарпусов; 13 – леса из араукарий; 14 – субтропические дождевые леса; 15 – умеренные дождевые леса; 16 – субантарктические леса; отчетливо прослеживается асимметрия высотных поясов

14.2. Верхняя граница леса

Параллельно снеговой линии в горах расположена граница верхнего предела распространения лесной растительности и сосудистых растений.

Верхняя граница леса — один из наиболее показательных экологических рубежей в горах, выше которого находятся принципиально иные условия для жизни растений и многих животных. Она может быть резкой (например, граница буковых лесов и полонин в Карпатах), но чаще *представляет собой переходную полосу, в которой идет постепенное изреживание лесной растительности с изменением формы роста деревьев*. На верхней границе лесов хорошо прослеживается постепенная смена: сомкнутый лес — разреженный древостой с субальпийскими видами в подлеске — редколесья и редины с участками субальпийских лугов — отдельные группы деревьев и одиночные деревца, чаще стланики, среди субальпийских лугов. Эту переходную полосу часто называют *э к о т о н о м* *в е р х н е й* *г р а н и ц ы* *л е с а* или экотонном верхней границы древесной растительности. Он включает несколько категорий верхних пределов [Горчаковский, Шиятов]:

1. Верхняя граница отдельных деревьев — это кратчайшая линия, соединяющая самые верхние пункты произрастания отдельных древесных растений (различных форм роста) среди горных тундр или лугов.

2. Верхняя граница редин — линия, соединяющая самые верхние местонахождения отдельных деревьев или их небольших групп, а также появившиеся под их кронами подрост и виды, характерные для нижних ярусов лесных фитоценозов (расстояние между деревьями от 20–30 до 50–60 м).

3. Верхняя граница редколесий — линия контакта между самыми верхними лесными фитоценозами и примыкающими к ним нелесными (сомкнутость крон 0,2–0,3, расстояние между деревьями от 7–10 до 20–30 м).

4. Верхняя граница сомкнутых лесов: ниже границы редколесий лесные фитоценозы обычно смыкаются, образуя более или менее сплошные массивы (сомкнутость крон деревьев 0,4–0,5, расстояние между ними < 7–10 м).

В разных горных системах граница леса образована разными древесными породами. В северном полушарии у верхней границы

леса чаще развиты хвойные древостои из сосны, ели, пихты, лиственницы, кедра. Во многих высокогорьях у границы леса распространены лиственные древостои. Например, в Альпах границу распространения леса определяют лиственница европейская и сосна кедровая европейская. На западном склоне Урала господствует ель сибирская. На восточном склоне Урала верхнюю границу леса образуют лиственничники с очень малым участием ели. А на западном склоне Южного Урала, в Башкирии, верхнюю границу леса местами образует дубовое криволесье.

Верхняя граница леса — очень динамичный рубеж, подверженный постоянным изменениям в пространстве и во времени в связи с глобальными изменениями климатической обстановки и усиливающимся влиянием деятельности человека в горах. Основные причины, определяющие верхний предел выживания деревьев в горах, это укороченный период вегетации, отрицательный баланс углерода, баланс тепла, плодородие почв и их механический состав. В зависимости от лимитирующих факторов выделяют несколько типов верхней границы леса: термическую и ветровую; геоморфологическую, эдафическую, лавинную и др. В течение плейстоцена верхние пределы лесов неоднократно колебались. Альпийские флоры расширяли тогда свои ареалы и обменивались видами с тропическими высокогорьями. В более теплых условиях голоценового климатического оптимума (3000–4000 лет назад) леса поднимались на 100–300 м выше их современных пределов. Последнее снижение верхней границы леса было связано с похолоданием, наблюдавшимся с XIV по XVII столетия (малый ледниковый период). В ряде горных систем умеренного пояса Северного полушария верхняя граница леса была снижена тогда на 100–200 м. Наблюдения последних десятилетий в горах Урала, Сибири и Дальнего Востока свидетельствуют о современном интенсивном продвижении лесов в верхние пояса гор. Так, на Южном Урале (массив Ирмель) за последние 75 лет зафиксировано продвижение границы леса на 80 м вверх по склону [Моисеев].

Значительное влияние на положение верхней границы леса оказывает антропогенное воздействие (выпас, пожары, вырубка леса). Например, в Азербайджане верхняя граница леса снижена с 3000 до 1700–2000 м. Во многих горных системах верхняя граница леса имеет теперь антропогенный характер. Часто главной

угрозой для верхней границы леса выступают лесные пожары. В силу особенностей наклона пламени пожар особенно быстро движется в гору.

14.3. Основные типы высокогорных ландшафтов

А. И. Толмачев [Толмачев, 1948] предложил различать следующие основные типы высокогорных ландшафтов:

1) альпийский, свойственный Альпам, Кавказу, Алтаю (частично), центральному и восточному Тянь-Шаню (особенно северным его цепям), горам восточной окраины Центральной Азии и ряду других;

2) гольцовый в горах Восточной Сибири и побережья Тихого океана;

3) нагорно-ксерофитный, свойственный югу Средней Азии, Афганистану, Ирану, Малой Азии, Армянскому нагорью, северо-западной Африке, югу Испании, Сицилии и Балканскому п-ову;

4) парамос, выраженный в горах севера Южной Америки;

5) высокогорно-степной, широко распространенный в нагорной Азии;

6) высокогорно-пустынный, более узко распространенный там же (Памир, Тибет).

Несмотря на некоторое сходство, альпийский и гольцовый (горно-тундровый) ландшафты отличаются, признаки их представлены в табл. 14.1.

Таблица 14.1

Основные признаки альпийского и горно-тундрового ландшафтов [Горчаковский]

Признак	Альпийский ландшафт	Горно-тундровый ландшафт
Длина дня в период вегетации	В связи с более южным географическим положением гор короче	В связи с более северным географическим положением гор длиннее
Разреженность воздуха и инсоляция	Альпийский пояс южных гор находится выше над уровнем моря, поэтому воздух более разрежен, а инсоляция интенсивнее	Гольцовый пояс северных гор расположен ниже, поэтому воздух менее разрежен, а инсоляция менее интенсивна

Признак	Альпийский ландшафт	Горно-тундровый ландшафт
Снежный покров	Обильный, хорошо защищающий растения от зимнего холода	Скудный или умеренный, дающий лишь ограниченное укрытие растениям в зимний период
Облачность	Меньше, так как альпийские вершины часто находятся выше уровня дождевых облаков	Больше; летом длительное время вершины гор затянуты облаками и туманом
Летние осадки	Чаще выпадают в виде быстро проходящих ливней	Чаще выпадают в виде длительных морозящих дождей
Зимние температуры	Умеренно низкие	Значительно ниже
Снабжение влагой	Очень обильное — весной за счет таяния снега, летом за счет осадков, таяния снежников и притока влаги из вышележащего нивального пояса	Менее обильное, так как снежный покров скуден, а постоянный подток сверху талых вод менее интенсивен (нивный пояс не выражен или выражен очень слабо)
Рельеф	Резко рассеченный, поэтому дренаж хороший	Преобладают плоские и слабо наклонные поверхности, что нередко вызывает застой вод, местное переувлажнение (склоны же хорошо дренированы)
Промерзание почвы	Вечная мерзлота и сколь угодно значительное зимнее промерзание почвы отсутствуют	В ряде районов развита вечная мерзлота, почва зимой всегда промерзает
Почвообразование	Более интенсивное, почвы богаты гумусом	В связи с низкими температурами замедлено, почвы беднее гумусом
Корневая система	Проникает довольно глубоко в почву	Проникает в почву сравнительно неглубоко
Задернение почвы растениями	Сплошное или почти сплошное	Не сплошное, более-менее значительная часть поверхности покрыта щебнем и каменными глыбами
Энтомофауна	Богата, с чем отчасти связано обилие растений с ярко окрашенным окологроздником	Значительно беднее, растений с ярко окрашенным окологроздником меньше

Признак	Альпийский ландшафт	Горно-тундровый ландшафт
Луковичные растения	Многочисленны	Редки
Преобладающие растительные сообщества	Низкотравные ковровые формации (альпийские луга, «ковры», «цветники»)	Горные тундры и заросли выровненных по линии снежного покрова кустарников

При альпийском типе рельефа и условиях отсутствия вечной мерзлоты, при обильном снеговом покрове, увлажненности и дренированности местообитаний формируются альпийские луга. Они представлены мезопсихрофильными травами, отличаются слабым развитием вегетативной массы, укороченными стеблями и крупными яркими цветками.

В высокогорьях Восточной Сибири, Урала и северных горах побережья Тихого океана распространены растительные формации гольцового пояса, представленные в основном горными тундрами. Для ландшафтов гольцов характерны сглаженные формы вершин, скудность зимних осадков, небольшая глубина снежного покрова, наличие вечной мерзлоты и малая дренированность местообитаний, замедленность развития почвенных процессов. В составе горных тундр преобладают представители вересковых кустарничков, высота которых определяется мощностью снежного покрова.

Для пояса нагорных ксерофитов характерны выраженность периода летней засухи, более или менее мощный снежный покров, практически отсутствие нивального пояса и летнего увлажнения. В этих условиях выработалась подушкообразная форма часто колючих кустарников и кустарничков или жестколистных ксерофитных многолетних трав из семейств бобовых, сложноцветных, губоцветных и др. Например, для Памира такой пояс криофильных подушечников получил название «криофитон».

Нагорные степи получили широкое развитие в горах Центральной Азии в условиях сезонного контраста температур воздуха, недостатка влаги и отсутствия устойчивого снежного покрова. Преобладают в нагорных степях ксерофитные дерновинные злаки — различные виды ковылей, типчаков, мятликов,

порой с участием пустынных растений, таких как полыни, терескен и др. На Тянь-Шане преобладают пустошные сообщества осок и кобрезий. Высокогорные степи представляют собой видоизмененные сообщества степей, обычно встречающихся во внутренних областях Азии.

Своеобразны высокогорные ландшафты поясов тропических широт. Для плоскогорий экваториальных Анд характерен своеобразный пояс *п а р а м о с*, который выражен также и в Восточной Африке. Здесь нет существенных сезонных колебаний температуры, но температуры относительно низкие, а осадки обильные, хотя снежный покров как сезонное явление отсутствует. Почва одета растительным покровом из так называемых туссоковых (образующих кочки) высоких кустовых злаков. На внешний вид растительных сообществ *парамос* накладывают свой отпечаток и характерные представители семейства сложноцветных, называемые «гигантские розеточники».

На некотором удалении от экватора, в Андах, находятся области, где осадки выпадают летом, а климат обширных плоскогорий становится к югу все более сухим. На этих территориях (от северных районов Перу до северных районов Чили) развитию растений препятствуют сильные ветры и значительные суточные колебания температуры (до 50 °С). Там развиваются растительные сообщества пустынного типа, называемые *п у н а*. В условиях длительного засушливого зимнего периода (4–7 месяцев) и прохладного дождливого лета встречаются низкотравные разреженные сообщества жестколистных дерновинно-кустовых злаков полуметровой высоты, таких как *Festuca scirpifolia*, *Calamagrostis rigida* и *Stipa ichu*. Между злаками встречаются ксерофильные кустарники, кактусы, большинство из которых растет в виде высоких куполообразных подушек, защищенных от воздействия низких температур и ветра густым опушением из длинных волосков.

В России могут встречаться три типа высокогорных ландшафтов: альпийский, гольцовый и высокогорно-степной. Между ними существуют переходные ландшафтные комплексы. Так, горная растительность Саян совмещает в себе черты альпийской и гольцовой, а в Восточном Алтае степные формации постепенно переходят в альпийские. При этом переходные формации не умаляют своеобразия каждого комплекса в отдельности.

Интересно поясное распределение растительности Кавказа, мощной горной страны, где хорошо выражена высотная дифференциация растительности. На склонах разной экспозиции сложились разные типы поясности. Наибольшие различия выявляются в нижней части склонов. Западнокавказский вариант поясной дифференциации довольно своеобразен. В подгорной заболоченной низменности преобладают ольшаники с господством ольхи бородатой (*Alnus barbata*), большие площади их в настоящее время осушены и превращены в угодья. Незаболоченные низменности и горные склоны до высоты 500–600 м над уровнем моря (ур. м.) заняты смешанными лесами с обилием вечнозеленых кустарников, лиан и эпифитов, здесь развито производство субтропических культур (цитрусовые, чай, хурма, виноград и др.). Выше, от 500–600 до 110–1200 м над ур. м., располагается пояс буковых (*Fagus orientalis*) лесов. Еще выше, до 1800–1900 м над ур. м., можно наблюдать пояс темнохвойных лесов с *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*. На высоте 1800–2300 м над ур. м. расположен пояс субальпийского букового и березового (*Betula litvinowii*) криволесья, зарослей рододендрона (*Rhododendron caucasicum*), можжевельника (*Juniperus depressa*) и субальпийских лугов.

На высоте 2500–3500 м над ур. м. находятся субальпийские и альпийские высокогорные луга. Для субальпийских лугов характерен высокий, до 2 м и выше, травостой из разнотравья (высокотравье). Альпийские луга состоят из дерновинных злаков и осок, например, осоки печальной (*Carex tristis*), осоки горолюбивой (*Carex oreophila*), мятлика альпийского (*Poa alpina*). Для альпийских ковров характерны цветистое разнотравье, образованное двудольными травами с крупными яркими цветками, отсутствие настоящего дерна и доминирование розеточной и подушковидной жизненных форм. Выше 3400–3500 м над ур. м. располагается нивальный пояс с ледниками и фирновыми полями. Восточнокавказский вариант поясности отличается от западнокавказского. Нижний пояс от подгорной равнины до высоты 200–300 м над ур. м. представлен полупустынной растительностью, полынными и солянковыми группировками, которые при поднятии в горы до 300–400 м над ур. м. переходят в сухие степи. Пояс аридного редколесья (от 300–400 до 600–700 м над ур. м.) сменяется поясом дубовых и дубово-грабинниковых лесов (от 600–700 до 700–900 м

над ур. м.) и затем буковых лесов (от 700–900 до 1600–2000 м над ур. м.). Темнохвойные леса здесь не представлены. Выше располагаются субальпийское криволесье и луга. Альпийские луга начинаются на высоте 3500–3600 м над ур. м.

Высокогорья Урала по комплексу характерных признаков тяготеют к горно-тундровому ландшафту, а не к альпийскому [Горчаковский]. На Приполярном, Северном и Южном Урале на западном склоне, выше границы леса, развиты субальпийские луга и подгольцовые парковые крупнотравные леса, а на восточном склоне — гольцовые пустыни и горная тундра. На Урале выделяются следующие пояса растительности (снизу вверх): а) горно-степной, б) горно-лесостепной, в) горно-лесной, г) подгольцовый, д) горно-тундровый, е) холодных гольцовых пустынь. Однако полный набор этих поясов можно показать только на абстрактной схеме высотной поясности. Из-за значительной меридиональной протяженности Уральских гор и относительно небольших высот на отдельных участках хребта выявляется более ограниченное число высотных поясов: от двух до четырех (рис. 14.2). Колонка высотной поясности во многом определяется положением того или иного участка хребта в общей системе широтной зональности, прослеживающейся на равнинах.

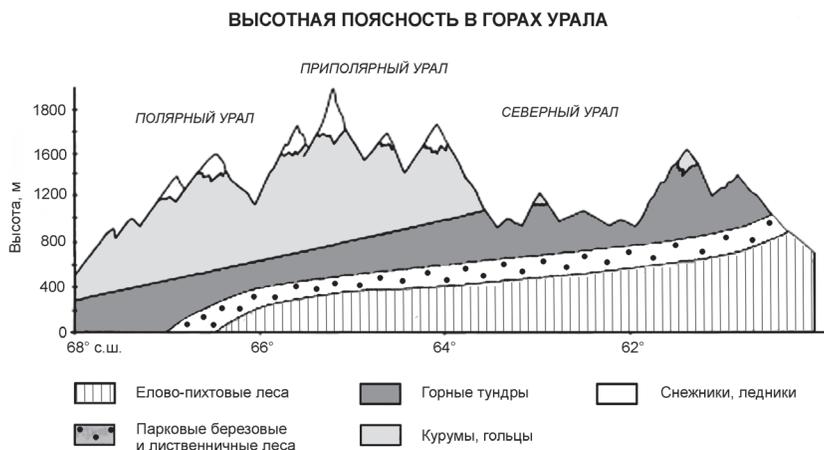


Рис. 14.2. Схема высотной поясности Урала

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Различия широтных зон и высотных поясов.

Что такое тип высотной поясности?

Что обозначают терминами «альпийский» и «высокогорный»?

Есть ли такие ландшафты на Урале?

Что такое высотный пояс? Какие высотные пояса выделяются на Урале?

Как меняется система вертикальных поясов от северных широт к экватору?

Что такое верхняя граница леса? Почему она считается важным экологическим рубежом?

Какие бывают экологические типы верхней границы леса?

Какие типы высокогорных ландшафтов вы знаете? Какие из них распространены в России?

В чем отличия альпийского и гольцового ландшафтов?

Лекция 15

БИОГЕОГРАФИЯ ОСТРОВОВ

Острова имеются в каждой климатической зоне, но все они в той или иной степени изолированы от материков и биота их развивается под влиянием нескольких факторов. Первым важным геологическим фактором является происхождение острова. Континентальные (или материковые) острова когда-то были частью материка, и его биота явилась основой для формирования островных сообществ, в то время как океанические острова никогда не были связаны с материком и биоразнообразие их сформировалась на основе видов, преодолевших водные пространства. Вторым фактором является возраст острова, определяющий скорость вымирания на нем континентальных форм [Воронов и др., 1985]. Среди географических причин следует отметить климат и удаленность острова от материков, а также его размеры и рельеф. Остров, наиболее удаленный от континента, при прочих равных условиях имеет меньший объем биоты.

По особенностям ландшафтной и экологической структуры территории выделяют следующие генетические типы островов: 1) биогенные (коралловые); 2) вулканические; 3) геосинклинальные (крупные элементы островных дуг); 4) материковые (лежащие на материковом шельфе).

Биогенные острова на атоллах имеют обычно небольшой возраст (3–4 тыс. лет), малую площадь, однообразные условия и ограниченный набор сообществ с очень малым числом видов, которые широко распространены и легко преодолевают пространства океана.

Вулканические острова более разнообразны: они имеют горный рельеф, включают также биогенные образования, коралловые рифы, площадь их в среднем больше. Возраст вулканических островов в среднем составляет несколько миллионов лет, а самых древних — достигает 10 млн лет и более (например, остров Лорд-Хау).

Накопившиеся данные по заселению островов позволили сформулировать несколько закономерностей формирования островного

биоразнообразия, тесно связанных с условиями их формирования и объясняющих чрезвычайно разнообразный состав и структуру островных сообществ.

Особенность островных биот — большое число эндемичных таксонов разного ранга, часто довольно высокого, сохранение реликтовых и примитивных форм, отсутствие ряда жизненных форм.

Р. Макартур и Е. Уилсон разработали теоретическую модель, объясняющую вариабильность видового богатства на островах с помощью «равновесной теории». Давно установленный факт, что с увеличением площади острова разнообразие флоры и фауны увеличивается, а с возрастанием удаленности от материка — уменьшается. Указанные закономерности исследователи объясняют равновесием между скоростью иммиграции и скоростью вымирания. Интенсивность иммиграции благодаря случайной дисперсии особей с материка (или крупного материкового острова) должна уменьшаться с увеличением расстояния. Интенсивность вымирания островных популяций в результате флуктуаций их численности должна уменьшаться с увеличением площади острова. Иными словами, вероятность исчезновения популяции из-за случайных флуктуаций численности уменьшается с увеличением размера этой популяции и ее разнообразия, а данные параметры при прочих равных условиях увеличиваются с увеличением обитаемой площади. Современное динамическое равновесие островных сообществ птиц было подтверждено на полевых материалах, охватывающих периоды в несколько десятилетий

Самыми удивительными островами являются коралловые рифы. Они относятся к самым богатым по количеству видов районам Мирового океана. Это поднимающиеся из глубины вод сотни необычных конусообразных гор высотой 1 км и более, вершины которых находятся примерно на уровне моря и покрыты живыми организмами. Район наибольшего распространения коралловых рифов — Индийский и Тихий океаны. В Мировом океане существует несколько типов рифов. На небольшой площади рифа сосредоточено больше главных типов живых организмов, чем где бы то ни было, богатейшие во всем Мировом океане по разнообразию форм жизни сообщества.

Основой коралловых рифов во всем мире являются колонии мадрепоровых кораллов. Они состоят из сотен тысяч организмов,

совокупность известковых скелетов которых образует прочный каменистый массив, миллионы тонн горных пород. Рифостроящие мадрепоровые кораллы — это колонии просто устроенных животных, у которых отдельной особью является полип, имеющий венчик щупалец с микроскопическими стрекательными капсулами, помогающими полипу ловить добычу (планктон). Стенка тела полипа состоит из двух слоев клеток: наружного и внутреннего. Большинство мадрепоровых кораллов представлены колониями из тысяч и более особей, связанных слоем живой ткани. В зависимости от свойств конкретных видов и условий их обитания полипы мадрепоровых кораллов образуют либо массивные колонии, похожие на большие валуны, либо более сложные изящные конструкции. Они способны расти и строить рифы только на мелководье при температуре воды от 18 до 30 °С. Не переносят опреснения воды и наличия ила — взвешенных частиц там, где в море впадают реки.

Растения на рифе незаметны, но всегда присутствуют. Большая их часть фактически находится внутри тканей мадрепоровых кораллов. Это известковые красные водоросли, также имеющие карбонатный скелет и поселяющиеся там, где бывает самый сильный прибой. Они образуют органическое вещество в процессе фотосинтеза и участвуют в отложении карбоната кальция. Самой важной является одноклеточная водоросль, в вегетативном состоянии обитающая внутри тканей (в эндодерме) многих животных и существующая только в симбиотической связи с ними. Группа кораллов, в эндодерме которых обитают зооксантеллы, должна жить в условиях хорошего освещения, поэтому такие кораллы живут на глубине примерно до 40 м. Кораллы, не имеющие симбионтов, могут жить и на больших глубинах. Количество зооксантелл в коралловых полипах столь велико, что в ряде случаев их масса сравнима с массой самих полипов. Водоросль поглощает экскременты полипа (отходы обмена) и диоксид углерода, выделяя кислород и углеводы, но если водоросль размножается слишком быстро, полип может извергнуть ее через ротовое отверстие, т. е. регулировать плотность водорослей внутри своей ткани. Оптимальным является слой в две клетки [Шепард].

Морские водоросли очень быстро растут и столь же быстро поедаются растительноядными организмами. Среди рыб коралловых

риффов преобладают растительные, например, рыба-попугай, рыба-хирург, морские ежи соскребают с поверхности рифа. Спинорог, алютера, рыба-бабочка питаются коралловыми полипами, но так как в полипах содержатся симбиотические водоросли, их можно считать частично растительными. Большинство обитателей рифа являются сестонофагами, детритофагами и фильтраторами. Пищевые частицы для их питания, взвешенные в воде и находящиеся на дне, возникают на самом рифе, — это органическое вещество, которое выделяется в воду в больших количествах: растительный детрит, фекальные вещества и мертвая органика, слизь мадрепоровых кораллов и других кишечнополостных, а также часть зоопланктона, например личинки животных. Замыкают круговорот бактерии, которые возвращают мертвую органику в круговорот питательных веществ.

Мадрепоровые кораллы создают колонии невероятно разнообразных форм и размеров, но можно выделить несколько типов: а т о л ы — кольцеобразные структуры вулканического происхождения, в которых рифы окружают лагуну; б а р ь е р н ы е р и ф ы отделены от берега лагуной; п л а т ф о р м е н н ы е без внутренней лагуны, округлые небольшие; о к а й м л я ю щ и е — вдоль береговой линии континента или вокруг вулканического острова, защищают берег от волн. На рифах Карибского моря густо разрастаются ветвистые горгонарии, а в Индийском и Тихом океанах — альционарии и скелетообразующие кораллы.

Большинство береговых рифов состоят из рифовой платформы и рифового склона. Растут рифы активно и неравномерно. Наиболее интенсивно колонии мадрепоровых кораллов растут на склонах рифа, причем растут очень медленно и только в сторону моря. Активно растет верхняя (до уровня моря) мелководная часть склона, в нижней части росту препятствует слабая освещенность, поэтому со временем рифовый склон становится все более крутым. Кораллы являются как бы живыми породами. Тонкий слой размножающейся, питающейся, осуществляющей обмен веществ и растущей материи покрывает непрерывно увеличивающееся известняковое основание. Это основание непрерывно разрушается под воздействием других живых организмов и эрозии, но при разрушении образуются необходимые строительные материалы, позволяющие рифу выживать и расти.

Островные экосистемы часто гибнут или неузнаваемо изменяются из-за хрупкости их сообществ. Островных форм очень много среди вымерших или вымирающих организмов. Особенно пагубно влияет акклиматизация экзотов, которые обычно более адаптированы и быстро вытесняют местные виды.

Теория островной биогеографии получила в последнее время практическое развитие в области охраны природы. Оказалось, что остатки естественных ландшафтов часто становятся изолятами, т. е. островами среди сельскохозяйственных и урбанизированных территорий. Поэтому к ним приложимы положения, свойственные настоящим островным популяциям. Например, при решении проблемы минимальной площади для охраны видов на заповедных территориях используются закономерности, полученные при изучении островных биот.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Какие факторы влияют на формирование биоты островов?

Какие существуют генетические типы островов?

Основные закономерности островного биоразнообразия.

Какие группы живых организмов участвуют в создании коралловых островов?

Практическое значение теории островной биогеографии.

Лекция 16

БИОГЕОГРАФИЯ МИРОВОГО ОКЕАНА И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД

16.1. Биогеографическое районирование Мирового океана

Мировой океан — единая водная оболочка Земли, разделенная материками и имеющая сложный рельеф дна. Условия жизни в морях так же разнообразны, как и на суше, поскольку физико-химические свойства водных масс и их географическое положение различаются. Температура воды, состав, плотность, соленость, скорость течений, количество света, глубина — те характеристики, которые определяют распределение живых организмов. В океане выделяют несколько областей с различным набором условий существования [Петров, 1999]. По вертикали различают две области: толщу воды — пелагиаль (от греч. *pelagos* — море) и дно океана — бенталь (от греч. *benthos* — глубина).

Пелагиаль в зависимости от освещенности делится на три зоны: хорошо освещенную, сумеречную и с почти полным отсутствием света. Глубже 200 м в пелагиали представлены только гетеротрофы. Также в пелагиали выделяются неритическая и океаническая зоны. Неритическая располагается в пределах шельфа и ограничена глубинами 200 м, в ней сосредоточены основные районы рыболовства. Многие морские обитатели (ластоногие, пингвины, прибрежные виды китообразных, некоторые виды крабов и раков-отшельников) связаны с берегами.

Бенталь в зависимости от глубины делится на сублитораль — побережье океана, где наблюдается только эпизодическое воздействие океанических вод при нагонах и штормах и обитают как наземные, так и морские организмы; литораль — прибрежную часть морского дна, затапливаемую во время приливов и осушаемую при отливах; батраль — область крутого материкового склона с бедным растительным миром; абиссаль — наибольшие морские глубины (область океанического ложа со средней глубиной 3–6 км) и еще более глубокую ультраабиссаль.

Концепции биологической структуры океана были предложены В. И. Вернадским и Л. А. Зенкевичем. Первая из них, подчеркивающая биохимическую активность организмов, оказалась весьма важной в связи с загрязнением водной среды. Вторая больше ориентирована на изучение распределения жизни в океанах, его видового разнообразия и биологической продуктивности.

Все живые организмы океана в целом делятся на бентос, планктон и нектон. **Бентос** включает организмы, живущие на дне в прикрепленном или свободноподвижном состоянии. Это в большинстве своем крупные организмы, многоклеточные водоросли (фитобентос) и различные животные (зообентос — моллюски, черви, ракообразные, иглокожие, губки, кишечнополостные и др.). Особенно богаты бентосные сообщества мелководий и шельфа, где в их состав включены крупные бурые и другие водоросли (макрофиты). **Планктон** состоит в основном из фотоавтотрофных, чаще одноклеточных, водорослей (фитопланктон), животных, преимущественно мелких ракообразных, находящихся во взвешенном состоянии в воде (зоопланктон — многоклеточные гетеротрофы), и бактериопланктона (одноклеточные гетеротрофы). Представители планктона переносятся морскими течениями и волнами. **Нектон** — это совокупность активно плавающих животных организмов, обычно крупных размеров, обладающих сильными органами передвижения, — морские млекопитающие, рыбы, головоногие моллюски-кальмары. **Плейстон** — совокупность организмов, обитающих в самой поверхностной пленке воды, часть их тела погружена в воду, а часть выставляется над поверхностью воды и выполняет роль паруса. **Гипонейстон** — организмы поверхности водного слоя в несколько сантиметров (<http://all-ecolgy.ru>).

Там, где ветры постоянно отгоняют поверхностную воду от крутого берегового склона, наблюдается процесс **апвеллинга**, в результате которого на поверхность с глубин поднимается холодная вода, богатая биогенными элементами, что важно для распределения жизни в океане. Как правило, апвеллинги расположены у западных берегов континентов.

При биогеографическом районировании Мирового океана, которое носит зональный характер, А. Г. Воронов (1987) использовал схему зоогеографического районирования, предложенную В. Г. Гептнером [Гептнер]. В результате были выделены

семь биогеографических областей: Арктическая, Бореально-Тихоокеанская, Бореально-Атлантическая, Тропико-Индотихоокеанская, Тропико-Атлантическая, Нотально-Антарктическая (Субантарктическая) и Антарктическая. Эти области основаны на своеобразии жизни в океане, составе растительного и животного мира, количественных характеристиках биологических сообществ, однако экологические зоны учтены не в равной степени, например, донная фауна изучена далеко не исчерпывающе.

Тропические и экваториальные воды подразделяются на два крупных региона: Индо-Полинезийскую и Тропико-Атлантическую области. Первая охватывает Индийский океан с Красным морем и тропики Тихого океана. Для нее характерны дюгоны (*Dugong dugong*) из монотипического семейства отряда сирен, некоторые виды трубконосых (Procellariidae), фрегатов (*Fregata*) и фаэтонов (*Phaeton fulvus*) из веслоногих (Pelecaniformes). Для Индо-Полинезии характерно также семейство морских змей (Hydrophidae), объединяющее 48 видов в 16 родов. Наиболее обычен кольчатый плоскохвост (*Laticauda laticauda*), который держится в прибрежных водах. В открытом океане встречаются представители рода ластохвостов (*Hydrophis*). В пелагиали от Африки до Америки распространена двуцветная пеламида (*Pelamis platurus*), ареал которой почти совпадает с границами области. Индо-Полинезийская область необычайно богата рыбами, включая разнозубых акул (род *Heterodontus*), известных в девонских отложениях представителей сростночелюстных (роды *Diodon*, *Tetrodon*, *Balistes* и др.). Столь же многочисленны ракообразные, включающие, например, внешне сходных с трилобитами мечехвостов (род *Limulus*). Интересны пелагические моллюски из рода наутилусов (*Nautilus*), единственные современные четырехжаберные головоногие, обладающие раковиной, потомки вымерших аммонитов. Наутилусы часто встречаются в районе Большого Барьерного рифа.

Тропико-Атлантическая область в общем беднее предыдущей, но имеет ряд характерных групп рыб, моллюсков, ракообразных, млекопитающих. По составу прибрежных организмов к этой области относят и пацифическое побережье Южной Америки, омываемое холодным Гумбольдтовым течением. Это течение позволяет проникать к северу таким антарктическим группам, как пингвины, которые доходят до Галапагосских островов на экваторе.

Для тропических вод Атлантики характерны ламантины из отряда сирен (три вида рода *Trichechus* особого семейства ламантиновых). Из хрящевых рыб отметим гиганта — манту (*Manta*), или рогатого ската. Для всех тропических вод характерны тунцы, летучие рыбы, разнообразные акулы, кашалоты из китообразных.

Арктическая область занимает приполярные акватории, большую часть года покрытые льдами с постоянно низкой температурой воды ниже 0 °С. Здесь водятся моржи, некоторые другие характерные ластоногие, нарвал (единорог) из китообразных, адаптированный ко льдам дельфин-белуха. Среди прибрежных рыб характерны сайка, навага, среди пелагических — мойва. Многочисленны рачки-калянусы.

Бореальная область расположена южнее, охватывает умеренные воды Атлантики и Пацифики. Для области характерны сезонные изменения температур, циклоническая деятельность, что приводит к хорошей перемешиваемости воды и высокой продуктивности. Представлены викарирующие подвиды, например обыкновенный тюлень и ларга. В пацифической части ранее обитала морская корова из сирен, ныне истребленная. Здесь же живет редкий морской зверь калан из кунных; характерны котики, сивучи. Бореальные воды богаты промысловыми видами рыб, это сельди, треска, палтусы, камбалы нескольких видов. Появляются теплолюбивые семейства кефалей, в Средиземном море обитают красивый красный коралл, мурены, электрические скаты, один вид летучих рыб. В Японском море также имеются многочисленные тропические элементы, включая отдельные виды морских змей и черепах, один вид летучей рыбы, некоторых представителей сротночелюстных. Обычна также голотурия-стихопус, известная как съедобный трепанг. Из растений для области характерны род фукус и порядок ламинариевые. Здесь находятся районы массовой добычи ластоногих и промыслового рыболовства.

Антарктическая область охватывает крайний юг Мирового океана и характеризуется постоянно низкой температурой воды и развитием ледового покрова. Для нее чрезвычайно характерны разнообразные пингвины (впрочем, некоторые их виды проникают далеко на север до Африки и Галапагосских островов). Из рыб типично семейство нототениевых (*Nototheniidae*). У кромки льдов в массе размножаются эвфазиевые рачки, в частности

криль. Соответственно Бореальной области на юге представлена Антибореальная. Здесь типичны пингвины, а также разнообразные трубконосые, южные морские котики, морские слоны. Из пелагических млекопитающих обычны кашалоты, ряд видов усатых китов. В зонах апвеллинга Перу в изобилии вылавливают анчоус, на юге Африки — сардинеллу. Гигантские птичьи базары из бакланов, пеликанов, олуш и других птиц образуют пласты гуано, ценного удобрения.

Наконец, в темных придонных глубинах обитает комплекс в высшей степени разнообразной и причудливой фауны, включая большое число светящихся форм (семейство светящихся анчоусов *Scorpididae*, многие беспозвоночные). В абиссали (глубоководье) Мирового океана крайне разнообразны морские лилии, ежи и звезды, офиуры, крабы, креветки, особенно характерны кремневые губки из родов *эуплектелла* и *гиалонема*.

16.2. Биogeография континентальных вод

Континентальные водоемы суши представлены прежде всего реками и озерами, источниками, подземными и пещерными водами, имеющими естественное происхождение, а также искусственными образованиями — прудами, водохранилищами и каналами. Каждый тип пресноводной экосистемы имеет своих представителей биоты и существенно отличается от морской. Формирование биоты водоемов зависит от климатических условий географической зоны, степени солености воды, обеспеченности питательными веществами, подвижности воды, размеров и глубины водоема, важны газовый состав и прозрачность вод. Подавляющее большинство озер относится к пресным (содержание солей до 1 промилле (‰)), меньшая часть — к солоноватым (от 1 до 24,7 ‰), соленым (24,7–47 ‰) и сильносоленым (более 47 ‰). В зависимости от состава солей различают хлоридные, содовые и серные озера [Савцова]. По уровню трофности водоемы делятся на олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные и дистрофные в зависимости от уровня первичной продукции [Воронов и др., 2003].

Эвтрофные озера отличаются большим содержанием биогенных элементов и органических веществ, активным развитием фитопланктона и макрофитов. Олиготрофные озера обладают

холодной, насыщенной кислородом, бедной биогенными элементами, прозрачной водой. Озерные сообщества, по сути дела, нельзя подразделить на биомы из-за разнообразия взаимоотношений внутри них и потому, что прибрежные, планктонные и донные сообщества фактически образуют друг с другом одно неразрывное целое. Однако большое биологическое значение имеют три серии развития подобных сообществ — торфяные болота, соленые озера и олиготрофно-эвтрофные серии, а также большие древние озера с очень богатой биотой; наиболее интересны среди них озера Танганьика, Ньяса, Виктория, Байкал, Охридское [Старобогатов]. В стоячих водоемах выделяют три основных местообитания — литораль (хорошо освещенную, богатую растениями прибрежную зону), пелагиаль (вертикальный слой воды) и профундаль (глубоководную зону). По образу жизни все живое население подразделяется на бентос, перифитон, планктон, нектон и нейстон [Воронов и др., 2003]. Многие виды животных и растений сочетают водную среду обитания с наземной, ведут водно-наземный образ жизни.

Пресные проточные воды (потоки) имеют биоту, совершенно отличную от биоты озер, хотя и обладающую некоторым с ней сходством. В зависимости от водности реки характеризуются разнообразием флоры, фауны и экосистем. Как правило, реки меняются от истоков к устью. Чем ближе к морю, тем течение реки становится медленнее, а русло глубже и на равнинных участках реки биота наиболее разнообразна и богата. Планктон в большинстве рек и ручьев слабо выражен, а донные сообщества различаются между собой в зависимости от скорости течения воды и характера донного субстрата, который изменяется от скалистых обнажений через гравий и песок до ила. В условиях илистого дна распространены двустворчатые моллюски, личинки мелких двукрылых насекомых. В сообществах быстротекущих вод могут быть встречены животные, приспособленные к жизни на скальных поверхностях при быстром течении, — личинки мошек, поденок, веснянок, личинки ручейников. В тропиках проточные воды отличаются большим многообразием и обилием видов.

Поскольку пресноводная фауна считается производной от морской, различают первичноводных ее представителей и вторичноводных, имеющих происхождение от наземных предков и преобладающих в фауне материковых водоемов. Барьером для

расселения пресноводных организмов является суша, а также морская вода. Недолговечность большинства внутренних водоемов озера: существуют обычно несколько тысячелетий, а мелкие водоемы — еще более короткий срок. Реки более долговечны, но также не могут считаться постоянными, поскольку русло их меняется [Абдурахманов и др.].

В этой связи и районирование, как суммарное изложение отличий в фауне и флоре разных участков поверхности Земли, основанное на изучении современного и прошлого распространения организмов и его закономерностей, должно быть для континентальных водоемов отличным от районирования суши. Имеются попытки районирования водоемов по фауне разных групп организмов, например, рыб, моллюсков. Моллюски в силу медленности их расселения и хорошей сохранности в ископаемом состоянии позволяют легче выявить фаунистические особенности отдельных районов и разработать систему районирования (а в других случаях дополнить или перестроить существующие системы) [Старобогатов]. При биогеографической характеристике континентальных водоемов, как правило, рассматривают отдельно водоемы холодного, умеренного и тропического поясов.

Из подземных вод наибольшее значение в качестве биотопа гидробионтов имеют грунтовые воды, в том числе пещерные и интестициальные (подземные воды, заполняющие капилляры между частицами поверхностных песчаных отложений). Обитатели подземных вод называются троглобионтами.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Охарактеризуйте основные зоны пелагиали.

Что такое бенталь и какие зоны в ней выделяют?

Концепции биологической структуры океана.

Биогеографические области Мирового океана.

Назовите основные экологические проблемы Мирового океана.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

- Абдурахманов Г. М., Криволицкий Д. А., Мяло Е. Г., Огуреева Г. Н.* Биогеография : учеб. для студентов вузов. М. : Изд. центр «Академия», 2003. 480 с.
- Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С.* География растений. М. : Гос. учеб.-пед. изд-во Мин-ва просвещения РСФСР, 1961. 532 с.
- Биологический энциклопедический словарь. М. : Сов. энцикл., 1986. 831 с.
- Большаков В. Н.* Изучение и сохранение биологического разнообразия горных регионов // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М. ; СПб. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 51–57.
- Ботаника : учеб. для вузов / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт, А. Березински, К. Кернер. М. : Изд. центр «Академия», 2007. Т. 3. 573 с.; Т. 4. 269 с.
- Вавилов Н. И.* Центры происхождения культурных растений. Л. : Типография им. Гутенберга, 1926. 83 с.
- Вавилов Н. И.* Центры происхождения культурных растений // Пять континентов. М. : Мысль, 1987. 348 с.
- Вальтер Г.* Растительность земного шара : в 3 т. М. : Прогресс, 1968; 1974; 1975.
- Вальтер Г.* Общая геоботаника. М. : Мир, 1982. 264 с.
- Вернадский В. И.* Биосфера. М., 1967.
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Мяло Е. Г.* Биогеография мира. М. : Высш. шк., 1985. 272 с.
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А., Мяло Е. Г.* Биогеография с основами экологии. М., 1999. 154 с.
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А., Мяло Е. Г.* Биогеография с основами экологии. М. : Академкнига, 2003. 408 с.
- Все о животных : иллюстрир. справ. Вильнюс : UAB «Bestiary» ; СПб. : ООО «СЗКЭО», 2014. 128 с.
- Второв П. П., Дроздов Н. Н.* Биогеография. М. : Владос-пресс, 2001. 301 с.
- Гвоздецкий Н. А.* Некоторые соображения о возможных путях развития системных исследований в физической географии // Вопр. географии. 1977. Вып. 104. С. 7–13.
- Гептнер В. Г.* Общая зоогеография. М. : Биомедгиз, 1936. 382 с.
- Геренчук К. И., Боков В. А., Черванцев И. Г.* Общее земледевие. М. : Высш. шк., 1984. 225 с.
- Гиляров А. М.* Популяционная экология. М. : Изд-во МГУ, 1990. 121 с.
- Головкин Б. Н.* Культурный ареал растений. М. : Наука, 1988. 184 с.
- Городков К. Б.* Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР : Атлас. Карты 179–221. Л. : Наука, 1984. С. 3–20.
- Горчаковский П. Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 280 с.

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 208 с.

Григорьев А. А., Будыко М. И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110, № 1. С. 129–132.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. М., 1966. 519 с.

Декандоль А. Местопроисхождение возделываемых растений / пер. со 2-го фр. изд. с доп. по позднейшим источникам под ред. Хр. Гоби. СПб. : К. Риккер, 1885.

Еськов К. Ю. История Земли и жизни на ней. М. : Энас, 2008. 540 с.

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. ПИН. М., 1978. Т. 165. 197 с.

Жизнь растений. М. : Просвещение. 1974. Т. 1. 487 с.; 1978. Т. 4. 448 с.; 1980. Т. 5(1). 430 с.; 1981. Т. 5(2). 512 с.

Крыжановский О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2002. 242 с.

Курнишникова Т. В., Петров В. В. География растений с основами ботаники. М. : Просвещение, 1987. 207 с.

Леме Ж. Основы биогеографии. М. : Прогресс, 1976. 310 с.

Лопатин И. К. Основы зоогеографии : учеб. пособие для биол. специальностей вузов. Минск : Вышэйш. шк., 1989. 200 с.

Лопатин И. К. Зоогеография. Минск, 1989. 318 с.

Матис Э. Г. Насекомые Азиатской Берингии (принципы и опыт эколого-геосистемного изучения) / отв. ред. Г. С. Медведев ; Ин-т биол. проблем Севера ДВНЦ АН СССР. М. : Наука, 1986. 312 с.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М. : Недра, 1986. 405 с.

Миркин Б. М., Наумова А. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности : учеб. М. : Логос, 2000. 264 с.

Моисеев П. А. Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2011. 42 с.

Монин А. С. Популярная история Земли. М. : Наука, 1980. 225 с.

Мордкович В. Г. Основы биогеографии. М. : Тов-во науч. изданий КМК. 2005. 236 с.

Наумов Г. В. Краткая история биогеографии. М. : Наука, 1969. 200 с.

Определитель растений Мещеры. М. : Изд-во МГУ, 1987. Ч. 2. 212 с.

Павлинов И. Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М. : Изд-во КМК, 2005. 392 с.

Петров К. М. Биогеография океана. СПб. : Изд-во С. П. ун-та 1999. 232 с.

Петров К. М. Биогеография : учеб. для вузов. М. : Академ. проект, 2006. 400 с.

Петров К. М., Терехина Н. В. Растительность России и сопредельных стран. СПб. : Химиздат, 2013. 328 с.

Птицы Европы : справ. Классификация и виды птиц, 2010–2015 [Электронный ресурс]. URL: <http://www.ebirds.ru/> (дата обращения: 15.06.2015).

Ричардс П. Тропический дождевой лес. М. : Изд-во иностр. лит., 1961. 448 с.

Савцова Т. М. Общее земледевие : учеб. пособие для студентов высш. пед. учеб. заведений. М. : Изд. центр «Академия», 2008. 413 с.

- Симпсон Дж.* Великолепная изоляция. М. : Мир, 1983. 256 с.
- Сорокина В. Н., Гуцина Д. Ю.* Климатология. География климатов : учеб. пособие. М. : Географ. фак. МГУ, 2006. С. 89.
- Станюкович К. В.* Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе : Дониш, 1973. 310 с.
- Старобозатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л. : Наука, Ленингр. отд., 1970. 372 с.
- Стратиграфический кодекс России. 3-е изд. М., 2006. 96 с.
- Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л. : Наука. Ленингр. отд., 1978. 247 с.
- Тимонин А. К., Озерова Л. В.* Основы географии растений : учеб. пособие. М. : МГОПУ им. М. А. Шолохова, 2002. 136 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании: Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 г. Екатеринбург : Токмас-Пресс, 2009. 240 с.
- Толмачев А. И.* Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Ботан. журн. 1948. № 2. С. 124–157.
- Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 327 с.
- Фарб П.* Популярная экология. М. : Мир, 1971. 188 с.
- Хромов С. П., Петросяц М. А.* Метеорология и климатология : учеб. М. : Изд-во МГУ, 2006. 582 с.
- Шафер В.* Основы общей географии растений. М. : Иностран. лит., 1956. 380 с.
- Шеннард Ч.* Жизнь кораллового рифа. Л. : Гидрометеиздат, 1987. 184 с.
- De Lattin G.* Grundriss der Zoogeographie. Jena : Gustav Fisher Verlag, 1967. 600 p.
- Gibbons A.* Wolf Crossed the Frozen Sea to Get to the Falklands [Electronic resource]. URL: <http://news.sciencemag.org/plants-animals/2013/03/wolf-crossed-frozen-sea-get-falklands> (accessed: 15.06.2015).
- Gullan P. J., Cranston P. S.* The Insects: An Outline of Entomology. 3rd ed. Wiley-Blackwell, 2005. 505 p.
- Körner C., Spehn E., Messerli B.* Mountain Biodiversity Matters: executive summary of the Global Mountain Biodiversity Assessment Conference 2000, Rigi-Kaltbad, Switzerland. Bern : Swiss Acad. Sci., 2001. 10 p.
- Oillic J.-Ch.* Approche paleo-environnementale du site de Trecelien (Paimpont; Ille-et-Vilaine): premiers elements d'étude des relations Societes // Vegetation sur le massif forestier de Paimpont au cours des derniers millenaires. Universite–Paris I Pantheon-Sorbonne, 2007. Vol. 2. 31 p.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов Г. М. Биogeография : учеб. для вузов / Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криволуцкий, Е. Г. Мяло, Г. Н. Огуреева. — М. : Изд. центр «Академия», 2003. — 480 с.

Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений / Н. И. Вавилов // Пять континентов. — М. : Мысль, 1987. — 348 с.

Воронов А. Г. Биogeография мира / А. Г. Воронов, Н. Н. Дроздов, Е. Г. Мяло. — М., 1985. — 272 с.

Воронов А. Г. Биogeография с основами экологии / А. Г. Воронов, Н. Н. Дроздов, Д. А. Криволуцкий, Е. Г. Мяло. — М. : Академкнига, 2003. — 408 с.

Второв П. П. Биogeография материков. 2-е изд. / П. П. Второв, Н. Н. Дроздов. — М., 1978. — 270 с.

Гордеева Т. Н. Практический курс географии растений / Т. Н. Гордеева, О. С. Стрелкова. — М. : Высш. шк., 1968. — 335 с.

Петров К. М. Биogeография океана / К. М. Петров. — СПб. : Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 1999. — 232 с.

Петров К. М. Биogeография : учеб. для вузов / К. М. Петров. — М. : Академ. проект, 2006. — 400 с.

Петров К. М. Растительность России и сопредельных стран / К. М. Петров, Н. В. Терехина — СПб. : Химиздат, 2013. — 328 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	3
Лекция 1. Наука биогеография.....	4
1.1. Предмет, задачи и методы биогеографии.....	4
1.2. История науки	6
Лекция 2. «Всюдность жизни».....	14
2.1. Способность к размножению	15
2.2. Способы распространения организмов	17
Лекция 3. Ареалогия.....	22
3.1. Ареал и его границы.....	22
3.2. Типология ареалов.....	24
3.3. Эндемизм	30
3.4. Ареалы и экология видов	31
3.5. Динамика ареалов.....	31
3.6. Викарирующие ареалы.....	34
3.7. Особенности ареалов надвидовых таксонов.....	35
3.8. Культурные ареалы и центры происхождения культурных растений.....	36
3.9. Способы изображения ареалов.....	39
Биогеографическое районирование.....	42
4.1. Флоры, фауны и биоты	42
4.2. Принципы районирования	48
Лекция 5. Историческая биогеография	51
5.1. Динамика литосферы и распределение биоты.....	54
5.2. Основные этапы развития жизни.....	55
Лекция 6. Флористические царства и области земного шара	64
Лекция 7. Фаунистические царства и области земного шара.....	74
Лекция 8. Климаты Земли. Зональность. «Идеальный континент»	98
8.1. Климаты Земли	98
8.2. Метод графического изображения климата.....	100
8.3. «Идеальный континент»	101
8.4. Зональность	104

Лекция 9. Зональные типы биомов экваториального и тропического поясов	106
9.1. Влажные вечнозеленые экваториальные и тропические леса	106
9.2. Влажные листопадные (муссонные) леса.....	109
9.3. Сухие листопадные леса и саванны	111
9.4. Мангровые заросли	113
Лекция 10. Зональные биомы субтропиков	114
10.1. Влажные вечнозеленые субтропические леса.....	115
10.2. Жестколистные вечнозеленые сухие леса и кустарники ..	116
Лекция 11. Зональные биомы умеренных поясов	118
11.1. Летнезеленые лиственные леса (широколиственные и мелколиственные)	118
11.2. Степи и прерии умеренного пояса	119
11.3. Бореальные хвойные леса (тайга).....	121
Лекция 12. Пустыни тропического, субтропического и умеренного поясов	124
12.1. Пустыни тропического и субтропического поясов	125
12.2. Пустыни умеренного пояса	127
Лекция 13. Зональные биомы холодных поясов.....	129
13.1. Тундра	129
13.2. Арктическая (антарктическая) пустыня.....	131
Лекция 14. Высотная поясность и условия высотных поясов	134
14.1. Высотная поясность.....	134
14.2. Верхняя граница леса.....	137
14.3. Основные типы высокогорных ландшафтов	139
Лекция 15. Биогеография островов	146
Лекция 16. Биогеография Мирового океана и континентальных вод.....	151
16.1. Биогеографическое районирование Мирового океана	151
16.2. Биогеография континентальных вод	155
Библиографические ссылки	158
Список рекомендуемой литературы	161

У ч е б н о е и з д а н и е

Радченко Татьяна Александровна
Михайлов Юрий Евгеньевич
Валдайских Виктор Владимирович

БИОГЕОГРАФИЯ

Курс лекций

Завредакцией
Редактор
Корректор
Оригинал-макет

М. А. Овечкина
Т. А. Федорова
Т. А. Федорова
Л. А. Хухаревой

План выпуска 2015 г. Подписано в печать 11.11.15.
Формат 60×84¹/₁₆. Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Уч.-изд. л. 9,0. Усл. печ. л. 9,5. Тираж 100 экз. Заказ 354.
Издательство Уральского университета
620000, г. Екатеринбург, ул. Тургенева, 4.

Отпечатано в Издательско-полиграфическом центре УрФУ
620000, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4.
Тел.: + (343) 350-56-64, 350-90-13
Факс +7 (343) 358-93-06
E-mail: press-urfu@mail.ru

