

ОСНОВЫ БИОГЕОГРАФИИ

*Курс лекций для студентов
специальности 1-02 04 05-01
«География. Биология»*

2009

УДК: 574 (075.8)
ББК 28.085я73
075

Составитель: доцент кафедры географии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук **З.С. Гаврильчик**

Рецензенты:

доцент кафедры географии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат геолого-минералогических наук *И.А. Красовская*; доцент кафедры фармакогнозии и ботаники с курсом ФПК и ПК УО «ВГМУ», кандидат биологических наук *Н.П. Кузнецова*

Данный курс лекций предназначен для студентов специальности: 1-02 04 05-01 «География. Биология». Рассматриваются основные вопросы биогеографии: биомы суши, флористическое, фаунистическое и биотическое районирование суши; районирование мирового океана. Учебное издание включает всю информацию, необходимую для изучения данной дисциплины.

УДК: 574(075.8)
ББК 28.085я73

© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ЛЕКЦИЯ 1. Предмет и история развития биогеографии	5
ЛЕКЦИЯ 2. Ареалогия	12
ЛЕКЦИЯ 3. Учение Н.И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений	20
ЛЕКЦИЯ 4. Флористические регионы суши	29
ЛЕКЦИЯ 5. Фаунистические регионы суши	37
ЛЕКЦИЯ 6. Биотические регионы суши	47
ЛЕКЦИЯ 7. Типы биомов суши: тундра	54
ЛЕКЦИЯ 8. Типы биомов суши: хвойные и широколиственные леса	63
ЛЕКЦИЯ 9. Типы биомов суши: степи и пустыни	71
ЛЕКЦИЯ 10. Типы биомов суши: саванны и субтропические леса	78
ЛЕКЦИЯ 11. Типы биомов суши: влажные тропические и экваториальные леса	84
ЛЕКЦИЯ 12. Биогеография океанов и морей	90
ЛЕКЦИЯ 13. Биомы островов	99
ЛИТЕРАТУРА	106

ВВЕДЕНИЕ

Биогеография – это наука о географическом распространении и размещении на Земле организмов и их сообществ. Она опирается на целый ряд биологических и географических дисциплин. В последние годы происходит обобщение биогеографического материала в сфере экологических знаний, что является общей тенденцией эпохи технического прогресса. Возникает необходимость не только оценивать ареалы распространения отдельных таксонов флоры и фауны, но и учитывать тесную взаимосвязь и взаимозависимость процессов и явлений окружающей среды. Многоплановость вопросов, решаемых биогеографией расширяется в связи с усилением антропогенного воздействия на природные зоны, необходимостью рассматривать все процессы на планете в динамике.

Основными задачами курса «Основы биогеографии» является познание этапов развития жизни на Земле, ее организации, географических закономерностей распространения организмов и их сообществ, строения и функционирования биосферы, основных положений экологии и современных проблем изменения среды и охраны природы.

Курс лекций «Основы биогеографии» предназначен студентам третьего курса специальности 1-02 04 05-01 «География. Биология» и включает два раздела, позволяющих получить полное представление о размещении организмов на территории суши и океана.

Первый раздел знакомит студентов с основными терминами и понятиями биогеографии, историей становления данной науки, развитием органического мира, проблемами ареалогии и учением Н.И. Вавилова.

Во втором разделе дается биогеографическое районирование суши и Мирового океана, характеризуются биотические регионы суши. В данном разделе рассматриваются также основные биомы суши: леса умеренного пояса, степи, пустыни, саванны, вечнозеленые жестколистные леса и кустарники, тропические редколесья, колючие кустарники и листопадные сезонно-влажные леса, влажные тропические и экваториальные леса.

Предлагаемый курс состоит из 26 часов лекционного материала, вопросов для повторения, а также списка литературы по данной дисциплине. Изложенный теоретический материал дополняется лабораторными занятиями, позволяющими закрепить полученную информацию самостоятельной работой студентов.

ЛЕКЦИЯ 1

ПРЕДМЕТ И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БИОГЕОГРАФИИ

План

1. *Предмет биогеографии и связь с другими науками.*
2. *Основные понятия и термины.*
3. *Краткий очерк развития биогеографии.*
4. *Задачи и практическое значение.*

1. Предмет биогеографии и связь с другими науками. **Биогеография** – это наука о географическом распространении и размещении на Земле организмов и их сообществ. Она изучает, на какой территории распространены и как размещены объекты ее исследования: растения, животные, грибы и микроорганизмы, которые в совокупности образуют органический мир Земли. Следовательно, биогеография – это наука о распространении жизни на Земле.

Органический мир Земли можно исследовать в рамках биогеографии с двух позиций, отвечая на следующие вопросы: как он организован и каким образом распространен. На **первый вопрос** отвечает биология, в которой основное внимание сосредоточено на систематике и строении организмов. Биогеография в данном случае распадается на географию растений, географию животных и географию грибов, а также на географию их таксономических представителей (видов, родов). География растений (фитогеография, ботаническая география) изучает распространение растений по земной поверхности, география животных (зоогеография) – распространение животных. География грибов пока не оформилась в самостоятельную отрасль биогеографии. Каждая из названных отраслей биогеографии оперирует собственными ей законами распространения организмов. На **второй вопрос** (каким образом распространен органический мир Земли) отвечает физическая география – наука о географической оболочке и ее структурных частях. Суша и Мировой океан с их сложными природными системами служат средой обитания организмов. При географическом подходе к изучению органического мира на Земле биогеография подразделяется на биогеографию материков, биогеографию океанов и биогеографию их различных областей большой территориальной размерности (применительно к малым по площади территориям термин «биогеография» не используется). **Общая биогеография**, которая изучается в данном курсе, исследует общие закономерности размещения жизни на Земле.

Существует **три подхода** к изучению проблем биогеографии:

– инвентаризационный, исследующий состав и структуру органического мира различных территорий земного шара;

– сравнительно-региональный, позволяющий сравнивать органический мир конкретных регионов и осуществлять биогеографическое районирование;

– казуальный, выявляющий причины пространственного распространения организмов и их сообществ, а также состав и структуру органического мира конкретных регионов и земного шара в целом.

Биогеография представляет собой науку, пограничную между географией и биологией, поэтому она **тесно связана с другими науками**.

Как **географическая наука** она стремится установить связь между растительным покровом, животным миром с одной стороны и географическими условиями (климатом, рельефом, почвами) – с другой, чтобы получить обобщенную картину органического мира на Земле. Биогеография определяет также географические ареалы видов, родов и других таксономических категорий организмов, изучает законы их размещения в пределах ареала, разрабатывает методы картирования ареалов и изучения их структуры. Особое значение для биогеографии имеет **ландшафтоведение** – наука о природно-территориальных комплексах (ПТК). При отыскании причин современной организации жизни на Земле и распространении организмов биогеография черпает сведения и из исторической **геологии и палеонтологии**. Одновременно биогеография является **биологической наукой**, так как именно живые организмы составляют ее предмет. От **ботаники и зоологии** она заимствует флористическое и фаунистическое направление исследований, связанное с изучением флоры и фауны различных территорий, районированием суши и Мирового океана. Она определяет мировые биологические ресурсы, имеющие важнейшее значение для человечества. С **биоценологией**, изучающей сообщества и их распределение, биогеографию роднит комплексный подход к исследуемым объектам. В биоценологии, которая развивается на стыке биологических и географических отраслей знания, также используется комплексный подход к изучению живой природы. Таким образом, биогеография становится наукой о географическом распространении биогеоценозов и ее родство с биоценологией очевидно. На географическое распространение организмов непосредственное влияние оказывает среда обитания, поэтому биогеография тесно связана с **экологией**.

2. Основные понятия и термины. Флора – исторически сложившаяся в определенном географическом пространстве или произраставшая в прошлые геологические эпохи совокупность **видов растений**. Флора объединяет все виды растений данной территории независимо от частных условий их произрастания и вхождения в состав тех или иных растительных сообществ. В нее включаются цветковые, го-

лосеменные растения, папоротники, мхи, грибы, лишайники, микроорганизмы и растения, случайно занесенные и культивируемые человеком. В соответствии с этим различают флору цветковых растений, папоротников и т.д. Некорректно называть флорой совокупность видов растений отдельного лесного массива, болота, луга. **Растительность** – совокупность растительных **сообществ** (фитоценозов), населяющих Землю или отдельные ее территории. В отличие от флоры растительность характеризуется не видовым составом, а определенным сочетанием растений (сообществами), их численностью и взаимоотношениями. На различие понятий «флора» и «растительность» впервые обратил внимание швейцарский фитогеограф И. Турман (1949). **Растительный покров** – совокупность флоры и растительности. **Фауна** – совокупность **видов** животных, обитающих на определенной территории или акватории и входящих во все их зооценозы. Огромное видовое разнообразие животных даже на ограниченной территории не позволяет привести их полный перечень. Поэтому зоогеографы ограничиваются описанием фауны млекопитающих, орнитофауны и т.д. **Животное население** – исторически сложившаяся **совокупность особей** одного или многих видов животных в пределах какой-либо территории или акватории. Как и растительность, животное население характеризуется численностью особей, их сочетанием и взаимоотношениями. **Животный мир** – совокупность фауны и животного населения. Часто «животный мир» и «животное население» используются как синонимы. **Биота** – совокупность флоры и фауны, исторически сложившаяся совокупность растений и животных, объединенных общей областью распространения. Виды, входящие в состав биоты, могут не иметь экологических связей, например медведь и лягушка. **Биоценоз** (сообщество организмов) – **совокупность** растений, животных и микроорганизмов, населяющих участок суши или водоема и характеризующихся определенными отношениями друг с другом и абиотическими факторами среды. Отличие биоценоза от биоты именно в **наличии экологических взаимоотношений** между организмами. Биоценоз включает в себя взаимозависимые фитоценоз и зооценоз. Биоценозом могут быть луг, болото, лес. **Биом** – совокупность **видов** растений и животных, составляющих живое население конкретной территории. Это понятие близко к понятию «биота» и до недавнего времени употреблялось главным образом в зарубежной географической и экологической литературе. В последнее время его все чаще используют и в отечественной литературе. **Среда** – совокупность абиотических и биотических условий обитания животных, растений и микроорганизмов. **Природная среда** – совокупность всех естественных условий и явлений, с которыми организм находится в прямых и косвенных отношениях. **Окружающая среда** – естественные элемен-

ты, а также объекты и явления, созданные человеком, с которыми организм находится в прямых и косвенных отношениях. **Экосистема** – природный комплекс, образованный живыми организмами и средой их обитания, которые связаны между собой обменом веществ и энергии. «Экосистема» является одним из основных понятий экологии.

3. Краткий очерк развития биогеографии. Развитие биогеографии связано с развитием биологии и географии, но определялось социально-экономическими условиями, общественно-политической системой.

По А.Г. Воронову (1987), существует пять этапов развития биогеографии. Однако сейчас выделяется шестой, или современный этап.

Первый этап длился от периода становления человека до XVI в. Для него характерно накопление отрывочных сведений о растительности, животном мире и природных условиях.

Эти знания не были систематизированы и обобщены. Обобщение информации о жизни на Земле шло в соответствии с философскими представлениями, распространёнными в странах древнего мира и средневековья. Собирая дикие растения и охотясь на животных, человек накапливал знания о местах обитания, миграциях, лечебных свойствах растений. В VI–V в. до н.э. в Азии, Сев. Африке выращивали ячмень, пшеницу, а позже в Закавказье – рожь. Появились многие огородные и технические культуры, плодовые деревья. В VI–II в. до н.э. в Китае, Индонезии и Индии начали выращивать рис, чай, хлопок. Древние государства обменивались растительными и животными ресурсами, соответствующей информацией.

Происходил обмен информацией биогеографического содержания – это был фундамент для построения научной системы знаний о жизни на Земле, включая происхождение и распространение. Основные научные труды этого периода: Аристотель «История животных», «О частях света», Теофраст «История растений», Страбона «География» (17 книг), Владимир Мономах «Поучения», Плиний Старший «Естественная история» (37 томов). Эпоха Возрождения (XIII–XVI вв.) способствовала становлению научного мировоззрения, исследования углубляли познания законов природы.

Второй этап: начало XVI – конец XVIII. Продолжение накопления информации о животном и растительном мире Земли в условиях господства библейских знаний о сотворении мира.

Европейские путешественники сделали ряд географических открытий: Ермак, Хабаров, Дж. Кук, Ж. Лаперуза и др. Из путешествий привозили новые виды растений, животных, открывались ботанические сады. Появились и первые биогеографические работы «История Сибири» Ю. Крашенинникова, который описал тундру, тайгу, степь и 15 лет прожил в Сибири.

К. Линней написал книгу «Система природы» – 1735 г., где систематизировал 4 тыс. видов животных, «Виды растений» (1761), где описал 7,5 тыс. видов растений. Он упростил биологическую терминологию и ввел бинарную номенклатуру названий. Однако влияние религии проявилось и в биогеографии. Так, К. Линней считал, что жи-

вотный мир создан творцом в тропиках на острове – это единый центр жизни. Основные труды этого периода: Ломоносов М.В. (1763) «О слоях земли», Ж. Бюффон «Естественная история», «Эпохи природы» (1778), К. Линней «Система природы».

Теория катастроф в книге Ж. Бюффона «Эпохи природы» (1778).

В истории Земли можно выделить 6 периодов, общей протяженностью 75 тыс. лет.

1. Столкновение кометы с Солнцем и образование вещества в огненно-жидком состоянии.
2. Остывание этого образования.
3. Выпадение дождей, заселение животными первичного моря, провал океана в подземные пустоты, заселение появившейся суши тропической растительностью.
4. Появление вулканизма в результате соприкосновения воды с горячей внутренностью Земли.
5. Стадия покоя, переселение слонов и других крупных животных по мере спадания жары от полюсов к экватору.
6. Достижение современного состояния воды и суши, возникновение человека.

Формировавшаяся теория катастроф стала компромиссом между религиозным мышлением и обилием научных данных. Смысл теории катастроф сводился к тому, что творец актом творения создает органический мир каждой геологической эпохи заново, этот органический мир существует недолго и гибнет в результате грандиозной мировой катастрофы, после чего наступает новый этап творения. Ж. Кювье (1769–1832) уточнил теорию катастроф, считая, что животный мир любого участка в результате катаклизмов (наводнение) гибнет, так как меняется среда и все приспособления даны изначально творцом.

С появлением теории катастроф закончился период накопления информации о животном и растительном мире, отмеченный господством библейского мифа о творце.

Третий этап: конец XVIII – середина XIX в. Происходит обобщение ботанико-географических и зоогеографических данных в свете теории катастроф. Основные труды: Вильденов «Основы травоведения» (1792), А. Гумбольдт «Космос», Декандоль – 22 тома «Введение в естественную систему царства растений», Л. Шмарда «География распространения животных» (1853), Дж. Торри и А. Грей «Флора Северной Америки».

А. Гумбольдт написал труд «Космос», где дана общая картина распределения растительного покрова по земному шару, идея широтной зональности, вертикальной поясности растений. После опубликования работ Гумбольдта ботаническая география стала быстро развиваться **по четырем направлениям.**

Во-первых, появилось значительное число работ по флоре различных районов земного шара, в том числе 4-х томная «Флора России» (1841–1853) К.Ф. Ледебура.

Во-вторых, получило развитие флористическое районирование.

В-третьих, в экологическом направлении ботанической географии стало обязательным изучение влияния факторов среды на растения.

В-четвертых, начали рассматриваться вопросы исторической ботанической географии.

В середине XIX в. теория катастроф в геологии стала утрачивать свое значение. **Ж.Б. Ламарк** выдвинул принципы **актуализма и историзма** в трактовке геологических явлений. Изменение среды – причина видообразования, а творец дает первый толчок. Принцип актуализма, развитие наук о Земле и органической жизни на ней в первой половине XIX века привел к появлению эволюционного учения Ч. Дарвина, имевшего огромное значение в развитии биогеографии.

Четвертый этап: вторая половина XIX века. Это бурное развитие ботанико-географических, зоогеографических и экологических исследований на основе теории эволюции Ч. Дарвина.

В 1859 г. вышел труд Ч. Дарвина «Происхождение видов», где он показал, что возникновение и отмирание видов – естественные процессы и их причина – естественный отбор, выживают наиболее приспособленные. В основе биогеографических воззрений Дарвина лежит мысль о непрерывности существования видов во времени и непрерывности расселения их в пространстве. В тех случаях, когда непрерывность существования в пространстве нарушается, ее причинами могут быть случайность способов расселения, вымирание вида в части ареала или распространение в иных, чем сейчас, условиях. С этих позиций легко объясняются существования одних и тех же видов растений и животных на островах и континенте (Британские о-ва и Европа), а также резкие различия во флоре и фауне областей, сходных по природным условиям, но разделенных водными пространствами (Ю. Америка, Ю. Африка, Австралия). После Дарвина перед биогеографами встала задача изучать распространение и распределение организмов не только в пространстве, но и во времени.

В этот период – во второй половине XIX в. – появилась самостоятельная наука экология, в основе которой лежали труды Геккеля. Дальнейшее развитие ботанической и зоологической географии было тесно связано с эволюционной теорией Дарвина. Появились новые работы: А.Н. Бекетов (1884) «Фитогеографический очерк Европейской России», «География растений», Н.А. Северцев (1873) «Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных», В.В. Докучаев «Наши степи прежде и теперь» (1892), А. Ортман (1896) «Основы морской зоогеографии» и др. В целом на развитие биогеографии во второй половине XIX века огромное влияние оказало создание эволюционного учения Ч. Дарвина.

Пятый этап: первая половина XX в. Осуществляется разработка учения о растительных сообществах, дальнейшее развитие

экологического и исторического направлений ботанической географии, попытка создания единой биогеографии, формирование учения о биосфере. Основные научные труды этого периода: Ч. Элтон «Экология животных», А. Вегенер (1912) сформулировал теорию мобилизма (дрейфа материков), В.И. Вернадский (1920–1930) – «Биосфера». Л.С. Берг (1913) подготовил доклад «Предмет и задачи географии», где предложил термин «ландшафт» и ландшафтоведение стало наукой. Учение Л.С. Берга о географических ландшафтах и В.В. Докучаева о природных зонах Земли способствовало становлению ботанической географии и зоогеографии как географических дисциплин, связанных с биологией. В целом для первой половины XX в. характерна параллельная разработка фито- и зоогеографических проблем и становление общей биогеографии.

Шестой этап: середина XX в. – наши дни. Происходит развитие единой биогеографии, ее экологизация, а также бурный рост экологических исследований в мире, изучение процессов, охватывающих биосферу в целом. Этап начинается с 60-х годов появлением обобщающих биогеографических работ: С. Матвеев (1962) «Биогеография Югославии», А.Г. Воронов (1963) «Биогеография (с основами биологии)», А.Г. Воронов (1987) «Биогеография с основами экологии», П.П. Второв, Н.Н. Дроздов (1974) «Биогеография материков», И.К. Лопатин (1989) «Зоогеография», И.А. Толмачев (1989) «Введение в географию растений».

На современном этапе биогеография и экология объединяет усилия географов, биологов и экологов в выполнении международной программы «Человек и биосфера». Обострение взаимоотношений быстро развивающегося человеческого общества и изменяемой им географической среды выводит эти науки на передовые рубежи естествознания. В исследованиях нарастает тенденция к международному сотрудничеству для обеспечения необходимой информацией мероприятий по охране природы. В биогеографии используются как традиционные методы исследований: описательный, картографический, так и новейшие: компьютерный, аэрокосмический, радиационный.

4. Задачи и практическое значение биогеографии. Задачи: изучение флоры и фауны различных участков земного шара; районирование земного шара на основе изучения особенностей флоры и фауны; составление биогеографических карт растительности и животного населения; изучение распространения отдельных таксонов животных и растений; анализ причин возникновения современных сообществ и истории развития Земли для объяснения распространения организмов.

Значение: борьба за здоровье человека – изучение ареалов распространения ядовитых растений, животных; мониторинг состояния географической среды; составление прогнозов для развития туризма;

биоиндикация поверхности Земли на наличие тяжелых металлов и радионуклидов; биорекультивация земель – разведение мхов, лишайников, высев бактерий; рациональное использование растительных и животных ресурсов.

Таким образом, биогеография решает ряд задач и имеет важное практическое значение.

Вопросы для повторения:

1. *Предмет биогеографии.*
2. *Основные подходы к изучению биогеографии.*
3. *Связь биогеографии с другими науками.*
4. *Основные термины и понятия.*
5. *Краткий очерк истории развития биогеографии.*

ЛЕКЦИЯ 2

АРЕАЛОГИЯ

План

1. *Ареал, типы ареалов.*
2. *Формирование ареала.*
3. *Космополиты, эндемики, реликты. Понятие викаризма.*

1. Ареал, типы ареалов. **Ареалогия** – это раздел биогеографии, изучающий формирование, динамику, очертания ареалов. **Географический ареал** – это часть земной поверхности (территории или акватории), на которой постоянно встречаются популяции определенного вида организмов, входящего в таксономические категории более высокого ранга – роды, семейства. В зависимости от таксона можно говорить об ареале вида, рода, семейства.

Типы ареалов

1. Простой ареал имеет сплошную территорию. Установление границ простых ареалов не составляет особых трудностей, если организмы лишены возможности активно перемещаться (растения), либо ведут оседлый образ жизни (некоторые животные).

2. Сложный ареал имеет разорванную территорию. Для птиц это может быть область размножения, зимовок, вместе с миграционным путем. Среди животных много видов, которые в различные периоды жизненного цикла или сезоны меняют область распространения (птицы, млекопитающие).

3. Сплошной – это ареал, все участки которого доступны для особей вида, занимающего его. Перемещение особей с одного участка на другой в пределах сплошного ареала осуществляется при помощи естественных факторов расселения и не носит случайный характер. Внутри сплошного ареала нет непреодолимых географических барьеров, разделяющих его на отдельные участки. Все простые ареалы являются сплошными. Следует отметить, что ареалы также бывают **первичные и вторичные**, причем **первичный** ареал, в котором происходит становление вида, является сплошным.

4. Разорванный ареал (дизъюнктивный) – возникает при изменении условий существования вида: появляются горные системы, изменяется климат.

а) **Гомогенная** (однородная) дизъюнкция, когда не граничащие друг с другом участки заселены одной и той же формой вида (русская выхухоль).

б) **Гетерогенная** (разнородная) дизъюнкция, когда разорванные участки заселены разными подвидами одного вида, разными видами одного рода (дуб скальный, дуб монгольский) или разными родами одного семейства. Гомогенные разрывы ареала в возрастном отношении моложе гетерогенных.

5. Выделяются типы ареалов в зависимости от занимаемой **площади**. Площадь ареала может быть сопоставима с площадью почти всей суши или ограничиваться небольшим участком. В зависимости от размеров занимаемой территории выделяют различные ареалы: узколокальные, локальные, субрегиональные, региональные, полирегиональные, космополитические.

а) **Узколокальные** – характерны для видов, имеющих крайне ограниченную площадь распространения (нелетающие насекомые: жуки-бомбардиры на 1–2 горных хребтах Кавказа; обитатели пещер: летучие мыши).

б) **Локальные** – по площади несколько больше узколокальных.

в) **Субрегиональные** – больше локальных.

г) **Региональные** – больше субрегиональных.

Если вид распространен по всей территории региона, его считают трансрегиональным. Под регионом в данном случае понимают определенную крупную территориальную единицу, как правило на одном материке.

д) **Полирегиональные** – более широкие ареалы, включающие регионы, расположенные на нескольких, но не более чем на трех материках (белая куропатка). К полирегиональным относятся ареалы следующих представителей флоры Евразии: евразийские виды в пределах умеренной зоны Евразии; евросибирские виды, встречающиеся по всей Европе, в западной и Восточной Сибири до Дальнего Востока. Для наименования полирегионального ареала используют названия регионов, в которых обитает вид, род и т.д.

е) **Космополитические** ареалы – характерны для таксономических категорий, обитающих не менее чем на трех материках. Они свойственны обычно водным и болотным растениям, нередко распространяемым перелетными птицами (тростник, ряска), сорным травам, многим морским животным, некоторым насекомым. Космополитические ареалы часто ограничиваются широтными пределами и присущи организмам, распространяющимся в определенных физико-географических поясах или природных зонах.

Дополнительно космополитические ареалы делят на несколько типов. Циркумконтинентальные ареалы встречаются на суше (циркумумеренные, циркумбореальные). Циркумокеанические ареалы встречаются на океанических и морских акваториях (планктон). Циркумполярные ареалы на суше охватывают зоны арктических пустынь, тундр, лесотундр (песец). Биполярные ареалы характерны для организмов циркумполярных областей в Северных и Южных полушариях. Некоторым организмам свойственны биполярные разрывы ареалов, когда они присутствуют в умеренных холодных широтах обоих полушарий, но отсутствуют в приполярных областях (виды сфагнумов, мхов, буков). Биполярное распространение растений возможно **связано** с переносом семян и **спор перелетными птицами** на большие расстояния. Не исключена **миграция** в Южное полушарие представителей бореальной флоры по горным системам во время четвертичного оледенения, когда снеговая линия в тропических широтах была ниже современной.

Границы ареала

Границы ареала могут быть постоянными (стативными) и подвижными (транзитивными), которые в свою очередь делятся на расширяющиеся (прогрессивные), сужающиеся (регрессивные) и пульсирующие.

а) **Постоянные** или стативные границы ареала имеют место, когда вид или род достиг естественных границ своего распространения и его дальнейшее расселение невозможно. Они могут быть климатическими, эдафическими, конкурентными. За пределами постоянных границ климатические и эдафические условия неблагоприятны для существования организмов какой-либо таксономической принадлежности, тогда как конкурентные границы связаны с присутствием конкурентных видов. Среди постоянных границ ареала выделяют также **непроходимые**, через которые невозможно механическое проникновение видов (разные среды).

б) **Подвижные** или транзитивные границы делятся на три типа: расширяющиеся, сужающиеся и пульсирующие.

– **Расширение** ареала имеет место, если вид не достиг естественных границ.

– **Сужающиеся** ареалы существуют лишь в пределах территорий, на которых организмы определенной таксономической категории не обеспечены ресурсами для жизнедеятельности.

– **Пульсация** ареала связана с изменением климатических и других природных условий на его границах.

Таким образом, ареалы могут быть простыми и сложными, сплошными и разорванными, а также различной площади с постоянными и переменными границами. Ареал является важнейшей географической характеристикой вида и один из основных объектов исследования биогеографии.

2. Формирование ареала. Прежде чем говорить о распространении ареалов, следует напомнить, что организмы узко распространенные называются стенохорными, а широко распространенные – эврихорными. Крайнее проявление стенохории – это эндемизм, а эврихории – космополитизм.

Формирование ареалов легче рассмотреть при сравнении их родственных видов или рас. Существуют **7 хронологических вариантов**:

I – совместный ареал, когда обе расы вместе;

II – частично налегающий;

III – обособленный (аллопатричный), когда обе расы живут врозь;

IV – прерывистый, когда ареал прерывается другой расой;

V – чересполосный;

VI – отдельный с островным вкраплением;

VII – островной.

Существует 2 способа происхождения ареалов.

1. Пантопное происхождение – образование расы на месте из исходной формы (видообразование, распад материнского ареала). Так образуются чересполосный (V), островной (VII), прерывистый (IV) ареалы.

2. Миграционное происхождение связано с миграцией видов. Их имеют: обособленный (III), отдельный с островным вкраплением (IV) ареалы.

Остальные варианты (I, II) по генезису могут подчиняться как пантопным, так и миграционным процессам.

Ареал в динамике проходит несколько стадий: **зарождение, развитие и угасание**. Обособившись систематически, зародившийся вид в форме популяции уже обладает ареалом, пусть даже точечным. Таковую же точечную форму может иметь и угасающий ареал. Выявить происхождение точечного ареала не просто. Для этого иногда изучают так называемые **центры ареалов**. Различают центры **возникновения**, современного **распространения**, **обилия** (место максимального обилия) вида. В ареале более крупных таксонов различают массовый

центр возникновения – место сосредоточения наибольшего разнообразия видов в ареале рода. Иногда обособляют центр развития, или вторичный центр, если вид попал в более благоприятные условия и стал быстро прогрессировать, расширять ареал (картофель в Европе). Поэтому, различают ареалы моноцентрические и полицентрические.

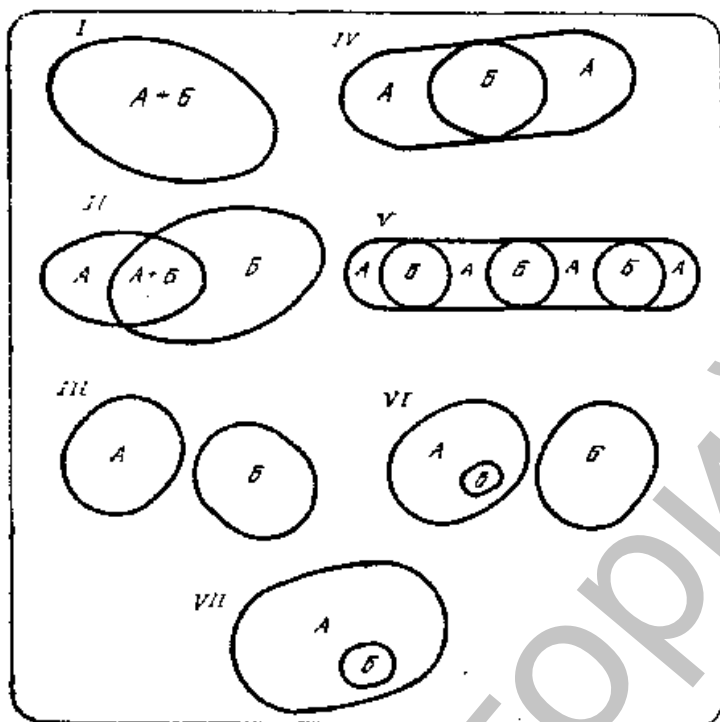


Рис. 1. Хорологические варианты ареалов близкородственных рас (по Е.В. Вульфу).

У молодых ареалов центры обилия, массовый и возникновения территориально совпадают, у старых – нет. В выяснении возраста ареалов и заключается смысл различения их центров.

Таким образом, преодолевая преграды, перемещаясь вслед за изменяющейся средой и образуя внутривидовые расы, вид может формировать ареалы разных размеров (сужающиеся, расширяющиеся) или же сдвигать положение

ареала в пространстве при сохранении его размеров.

Ареалы животных изучать труднее, так как они подвижны и живут не только на суше, а также им свойственны сезонные миграции. Ареалы животных отличаются расплывчатостью, изменчивостью границ.

3. Космополиты, эндемики, реликты. Понятие о викаризме.

Космополиты – виды, роды и более крупные таксономические категории растений и животных, обитающие не менее чем на 3-х материках.

Для отнесения наземных организмов к космополитам должно выполняться условие, заключающееся в распространении их по всей суше, а морских – по всему Мировому океану. Космополиты имеют не только весьма обширный ареал, но и широкий диапазон экологической толерантности: они способны существовать в различных местобитаниях. К космополитам относятся **растения водной среды** и

влажных местообитаний, что объясняется большой однородностью среды и расселением их текучими водами и перелетными птицами (тростник, рдест, ряска, рогоз, папоротник-орляк). К этой группе, благодаря широкой экологической адаптации, относятся также **сорные и мусорные** (рудеральные) растения: одуванчик, лебеда белая, подорожник большой, пастушья сумка. Среди **животных** космополитами оказались те виды, которые соседствуют с человеком: муха, постельный клоп, домовая мышь, серая и черная крысы, рыжий таракан. Сам человек также близок к полному космополитизму. Видов растений, подлинных космополитов, то есть распространенных на всех континентах (кроме Антарктиды) и во всех природных зонах не существует. Ни один вид из высших растений, произрастающих в Арктике, не встречается ни в субтропических пустынях, ни в тропических саваннах. Точно так же, ни одно из цветковых растений, наиболее широко распространенных в экваториальном и тропическом поясах не проникает в высокие широты. Поэтому понятие «космополит» в большей степени применяется только в отношении таксонов более высокого ранга, чем вид (род, семейство). **А.Г. Воронов предлагает называть космополитами виды, которые населяют не менее 1/4 поверхности суши или 1/4 акватории Мирового океана или внутренних водоемов планеты.**

Эндемики (редкие) – это виды, имеющие ограниченный ареал распространения, не выходящий за пределы той или иной природной области, имеющие географические границы. Понятие «эндемики» применяется в том случае, когда вид или род встречается только на одном материке или его части. Поскольку размеры территории или акватории не являются строго определенными, термином «эндемики» стали обозначать таксоны, ареалы которых не выходят за пределы административно-территориальных образований (эндемики России, Беларуси). Ареалы эндемиков иногда очень малы по площади. Так, сосна Эльдарская в Восточном Закавказье имеет площадь 50 га. Уникальную эндемичную флору имеет озеро Байкал; из 600 видов растений и 1200 видов животных 3/4 – эндемики.

а) **Палеоэндемики** (древние эндемики) – это эндемичные виды (роды) растений и животных, возникшие очень давно и существующие длительное время. Они обычно не связаны родственными отношениями с представителями местной флоры и фауны (фауна Австралии и Мадагаскара).

б) **Неоэндемики** (молодые эндемики) – это виды (роды) растений и животных, ограниченность ареала которых связана с их молодым происхождением, находятся в родственных отношениях с други-

ми представителями местной флоры и фауны. Так в Средней Азии появились виды полыней, а на Британских островах среди неоэндемиков белка, имеющая более светлый мех. В целом палеоэндемизм – признак угасания вида, а неоэндемизм – развития.

Реликты (древние) – виды растений и животных, входящие в состав биоты конкретной географической области как пережитки флор и фаун минувших геологических эпох и находящиеся в несоответствии с современными условиями существования. О реликтовых ареалах целесообразно говорить лишь в том случае, если вид за пределами своего основного ареала имеет **ограниченное местоположение**. Если же он широко распространен в области, значительно удаленной от главного ареала, то это островные находения – **эксклав**. Реликтовые ареалы и эксклав образуются в результате сокращения площади ареала под влиянием климатических и других экологических факторов. Решающие условия, когда вид относят к реликтам – **это редкость и изолированность**.

Классификация реликтов

Реликты классифицируются по их возрасту (климатические), отражению определенных эдафических условий (эдафические, или геоморфологические), принадлежности к растительным формациям (формационные).

а) **Климатические** реликты свидетельствуют о климатических условиях тех геологических периодов, в течение которых они имели обширные ареалы. В умеренных широтах Северного полушария реликты теплого периода (палеоген, неоген) сохранились в наиболее подходящих для них климатических условиях, образовав убежища (Западное Закавказья – каштан; Поозерье – водный папоротник сальвиния), много реликтов встречается в горах. Особую группу составляют климатические **реликты ледникового периода**. При наступлении ледника флора и фауна северных широт были оттеснены на более южные территории, а при отступлении часть видов там и осталась. Места обитания реликтов ледникового периода находятся южнее их основного современного ареала и понятие «реликт» в данном случае относительно. **На территории РБ** сохранилось много реликтов ледникового периода: береза карликовая, багульник болотный, клюква, росянка круглолистная, голубика и другие растения верховых болот.

б) **Эдафические, или геоморфологические** реликты свидетельствуют о смене песков грунтами более тяжелого механического состава, изменении береговой линии моря, солености водной среды.

в) **Формационные реликты** отражают смену растительных формаций на определенной местности. Например, при наступлении дубрав на темнохвойные леса в древесном ярусе в одиночных экземплярах остается ель. Возраст формационных реликтов, в отличие от климатических, может измеряться сотнями лет.

Часто очень трудно различать климатические, эдафические и формационные реликты, поскольку ни один из абиотических факторов не является единственной причиной реликтовости. Как правило, с изменением климата связаны трансформации почвенного и растительного состава.

Сказанное о растительных реликтах, во многом справедливо и для **животных**. Реликтами в животном мире считаются роды и виды уже прошедшие эпоху расцвета и сократившие или сокращающие свой ареал, так как изменились экологические условия. Для реликтов в мире животных характерны уменьшение численности их популяций и сокращение ареала. Они могут быть древними (гаттерия) и сравнительно молодыми (белая куропатка в Альпах, заяц беляк в Европе).

Как правило, реликт является палеоэндемиком, но в отличие от него имеет значительно большую площадь распространения. Вид может быть реликтовым не во всем своем ареале, тогда как палеоэндемик занимает всю площадь своего ограниченного ареала.

Викаризм – замещение вида другими видами, образовавшимися из одного корня (родственными), но развивавшимися самостоятельно в разных экологических условиях. Примером является викарный ряд лиственниц Евразии: европейская, сибирская, Гмелина (даурская), камчатская, бурый и гималайский медведь. Не следует путать викаризм и псевдовикаризм. **Псевдовикаризм** – это замещение видов, обитающих в разных климатических условиях неродственными видами: карликовая береза в Альпах и Скандинавии.

Таким образом, мы рассмотрели основные вопросы ареалогии – одного из разделов биогеографии.

Вопросы для повторения:

1. *Ареалогия как наука.*
2. *Типы ареалов.*
3. *Хорологические варианты ареалов.*
4. *Космополиты: привести примеры.*
5. *Эндемизм и его виды.*
6. *Реликты и их классификация.*
7. *Понятие о викаризме.*

ЛЕКЦИЯ 3

УЧЕНИЕ Н.И. ВАВИЛОВА О ЦЕНТРАХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

План

1. Группы культурных растений по происхождению.
2. Учение о гомологических рядах.
3. Географические центры происхождения культурных растений.
4. Классификация культурных растений А.И. Купцова.
5. Очаги одомашнивания диких животных.

1. Группы культурных растений по происхождению. Среди флоры земного шара выделяется значительная по числу (более 2500) видов группа растений, возделываемых человеком и получивших название **культурных**. Культурные растения и образованные ими агрофитоценозы пришли на смену луговым и лесным сообществам. Они – результат земледельческой деятельности человека, которая началась 7–10 тысячелетий назад. В переходящих в культуру диких растениях неизбежно отражается новый этап их жизни. **Отрасль биogeографии**, изучающая распространение культурных растений, их приспособление к почвенно-климатическим условиям в различных областях земного шара и включающая элементы экономики сельского хозяйства, называется **географией культурных растений**.

По своему происхождению культурные растения делятся **на три группы**: наиболее молодая группа, сорно-полевые виды и наиболее древняя группа.

1. Наиболее молодая группа культурных растений происходит от видов, до настоящего времени живущих в диком состоянии. Для растений этой группы установить центр начала их возделывания не составляет особого труда. К ним относятся **плодово-ягодные культуры** (яблоня, груша, слива, вишня, крыжовник, смородина, малина, земляника), все **бахчевые**, часть **корнеплодов** (свекла, брюква, редис, репа).

2. Сорно-полевые виды растений стали объектами культуры там, где основная культура из-за неблагоприятных природных условий давала низкие урожаи. Так, при продвижении земледелия на север **озимая рожь** вытеснила пшеницу; широко распространенная в Западной Сибири масличная культура **рыжик**, используемая для получения растительного масла, является сорняком в посевах льна.

3. Для наиболее **древних** культурных растений невозможно установить время начала их культивирования, поскольку их дикорастущие предки не сохранились. К ним относятся сорго, просо, горох, бобы, фасоль, чечевица.

Потребность в исходном материале для селекции и улучшения сортов культурных растений обусловила создание учения о центрах их происхождения. В основу учения легла идея **Ч. Дарвина** о существовании географических центров происхождения биологических видов. Впервые географические области происхождения важнейших культурных растений были описаны в 1880 г. швейцарским ботаником А. Декандром. Согласно его представлениям, они охватывали довольно обширные территории, в том числе целые континенты. Важнейшие исследования в этом направлении спустя полвека были выполнены замечательным русским генетиком и ботанико-географом **Н.И. Вавиловым** (1887–1943), который осуществил изучение центров происхождения культурных растений на научной основе.

Дифференцированный метод Н.И. Вавилова

Н.И. Вавилов предложил новый, названный им дифференцированным, метод установления исходного центра происхождения культурных растений, заключающийся в следующем. **Собранная из всех мест возделывания коллекция интересующего растения исследуется с помощью морфологических, физиологических и генетических методов.** Таким образом, определяется область сосредоточения максимального разнообразия форм, признаков и разновидностей данного вида. В конечном итоге можно установить очаги введения в культуру того или иного вида, которые могут **не совпадать** с территорией его широкого возделывания, а находится от нее на значительных (несколько тысяч километров) расстояниях. Причем центры возникновения культурных растений, возделываемых в настоящее время на равнинах умеренных широт, иногда оказываются в горных районах.

Стремясь поставить генетику и селекцию на службу народного хозяйства страны, Н.И. Вавилов и его соратники во время многочисленных экспедиций в 1926–1939 гг. собрали коллекцию, насчитывающую около 250 тыс. образцов культурных растений. Как подчеркивал ученый, его интересовали преимущественно растения умеренных зон, поскольку огромные растительные богатства Южной Азии, Тропической Африки, Центральной Америки и Бразилии, к сожалению, лишь в ограниченном масштабе могут быть использованы в нашей стране.

2. Учение о гомологических рядах. Важным теоретическим обобщением исследований Н.И. Вавилова является разработанное им учение о гомологических рядах. Согласно сформулированному им закону гомологических рядов наследственной изменчивости, **не только близкие в генетическом отношении виды, но и роды растений образуют гомологические ряды форм, т.е. в генетической изменчи-**

ности видов и родов существует определенный параллелизм. Близкие виды благодаря большому сходству их генотипов (почти одинаковому набору генов) обладают сходной наследственной изменчивостью. Если все известные вариации признаков у хорошо изученного вида расположить в определенном порядке, то и у других родственных видов можно обнаружить почти все те же вариации изменчивости признаков. Например, приблизительно одинакова изменчивость остистости колоса у мягкой, твердой пшеницы и ячменя.

Трактовка Н.И. Вавилова. Виды и роды генетически близкие характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости, с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе родство, тем полнее сходство в рядах изменчивости.

Современная трактовка закона. Родственные виды, роды, семейства обладают гомологичными генами и порядками генов в хромосомах, сходство которых тем полнее, чем эволюционно ближе сравниваемые таксоны. Гомология генов у родственных видов проявляется в сходстве рядов их наследственной изменчивости (1987 г.).

Значение закона

1. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости позволяет находить **нужные признаки** и варианты в почти бесконечном многообразии форм различных видов как культурных растений и домашних животных, так и их диких родичей.

2. Он дает возможность успешно **осуществлять поиск** новых сортов культурных растений и пород домашних животных с теми или иными требуемыми признаками. В этом заключается огромное практическое значение закона для растениеводства, животноводства и селекции.

3. Его роль в географии культурных растений сопоставима с ролью Периодической системы элементов Д.И. Менделеева в химии. Применяя закон гомологических рядов, можно **установить центр** происхождения растений по родственным видам со сходными признаками и формами, которые развиваются, вероятно, в одной и той же географической и экологической обстановке.

3. Географические центры происхождения культурных растений. Для возникновения крупного очага происхождения культурных растений Н.И. Вавилов считал необходимым **условием**, кроме богатства дикорастущей флоры видами, пригодными для возделывания, наличие древней земледельческой цивилизации. Ученый пришел к выводу, что подавляющее большинство культурных растений связано **7** основными географическими центрами их происхождения: Южно-Азиатским тропическим, Восточно-Азиатским, Юго-Западноази-

атским, Средиземноморским, Эфиопским, Центральноамериканским и Андийским (рис. 2).

За пределами этих центров оказалась значительная территория, которая требовала дальнейшего изучения с целью выявления новых очагов окультуривания наиболее ценных представителей дикой флоры. Последователи Н.И. Вавилова – А.И. Купцов и А.М. Жуковский продолжили исследования по изучению центров культурных растений. В конечном итоге число центров и охватываемая ими территория значительно пополнились, их стало 12 (рис. 3).

Краткие характеристики центров

1. Китайско-Японский. Мировое растениеводство обязано Восточной Азии происхождением многих культурных видов. Среди них – рис, многорядные и голозерные ячмени, просо, чумиза, голозерные овсы, фасоль, соя, редька, многие виды яблонь, груш и луков, абрикосы, очень ценные виды сливы, восточная хурма, возможно, апельсин, тутовое дерево, сахарный тростник китайский, чайное дерево, коротковолокнистый хлопчатник.

2. Индонезийско-Индокитайский. Это центр многих культурных растений – некоторых сортов риса, бананов, хлебного дерева, кокосовой и сахарной пальм, сахарного тростника, ямса, манильской пеньки, наиболее крупных и высокорослых видов бамбука.

3. Австралийский. Флора Австралии дала миру самые быстрорастущие древесные растения – эвкалипты и акации. Здесь выявлены также 9 дикорастущих видов хлопчатника, 21 вид дикорастущего табака и несколько видов риса. В целом флора этого континента бедна дикими съедобными растениями, особенно с сочными плодами. В настоящее время в растениеводстве Австралии почти полностью используются чужеземные по происхождению культурные растения.

4. Индостанский. Полуостров Индостан имел огромное значение в развитии растениеводства древних Египта, Шумера и Ассирии. Это родина шарозерной пшеницы, индийского подвида риса, некоторых сортов фасоли, баклажана, огурца, джута, сахарного тростника, конопли индийской. В горных лесах Гималаев обычны дикие виды яблони, чайного дерева и банана. Индо-Гангская равнина представляет собой огромную плантацию культурных растений мирового значения – риса, сахарного тростника, джута, арахиса, табака, чая, кофе, банана, ананаса, кокосовой пальмы, масличного льна. Деканское плоскогорье известно культурой апельсина и лимона.

5. Среднеазиатский. На территории центра – от Персидского залива, полуострова Индостан и Гималаев на юге до Каспийского и Аральского морей, оз. Балхаш на севере, включая Туранскую низменность, особое значение имеют плодовые деревья. С древних времен

здесь возделывали абрикос, грецкий орех, фисташку, лох, миндаль, гранат, инжир, персик, виноград, дикие виды яблонь. Здесь же возникли некоторые сорта пшеницы, лука репчатого, первичные типы моркови и мелкосеменные формы бобовых (горох, чечевица, конские бобы). Древние жители Согдианы (современный Таджикистан) вывели высокосахаристые сорта абрикосов и винограда. Дикий абрикос и сейчас в изобилии растет в горах Средней Азии. Сорта дынь, выведенные в Средней Азии – лучшие в мире, особенно чарджоуские дыни, сохраняющиеся в подвешенном состоянии в течение года.

6. Переднеазиатский. В состав центра входят Закавказье, Малая Азия (кроме побережья), историческая область Западной Азии Палестина и Аравийский полуостров. Отсюда происходят пшеницы, двурядный ячмень, овес, первичная культура гороха, культурные формы льна и лука-порея, некоторые виды люцерны и дынь. Это первичный центр финиковой пальмы, родина айвы, алычи, сливы, черешни и кизила. Нигде в мире нет такого обилия видов дикой пшеницы. В Закавказье завершился процесс происхождения культурной ржи из сорно-полевой, засоряющей и сейчас посева пшеницы. По мере продвижения пшеницы на север озимая рожь, как более зимостойкое и неприхотливое растение, стала чистой культурой.

7. Средиземноморский. Этот центр включает территорию Испании, Италии, Югославии, Греции и все северное побережье Африки. Западное и Восточное Средиземноморье – родина дикого винограда и первичный центр его культуры. Здесь эволюционировали пшеницы, бобовые, лен, овсы (в диком состоянии в Испании на песчаных почвах сохранился овес со стойким иммунитетом к грибковым заболеваниям). В Средиземноморье началось окультуривание люпина, льна, клевера. Типичным элементом флоры стало оливковое дерево, ставшее культурой в древних Палестине и Египте.

8. Африканский. Для него характерно разнообразие природных условий от влажных вечнозеленых лесов до саванн и пустынь. В растениеводстве сначала использовались только местные виды, а затем уже занесенные из Америки и Азии. Африка – родина всех видов арбуза, центр возделывания риса и проса, ямса, некоторых видов кофе, масличной и финиковой пальм, хлопчатника и других культурных растений. Вызывает вопрос происхождение посудной тыквы кулеба-сы, возделываемой в Африке повсеместно, но неизвестной в диком состоянии. Особая роль в эволюции пшеницы, ячменя и других хлебных растений принадлежит Эфиопии, на территории которой не было их диких предков. Все они были заимствованы земледельцами уже окультуренными из других центров.

9. Европейско-Сибирский. Он охватывает территорию всей Европы, кроме Пиренейского полуострова, Британских островов и зоны

тундры, в Азии доходит до оз. Байкал. С ним связано возникновение культур сахарной свеклы, клеверов красного и белого, люцерн северной, желтой и синей. Главное значение центра заключается в том, что здесь были окультурены европейская и сибирская яблони, груша, черешня, лесной виноград, ежевика, земляника, смородина и крыжовник, дикие сородичи которых и сейчас обычны в местных лесах.

10. Центральноамериканский. Он занимает территорию Северной Америки, ограниченную северными границами Мексики, Калифорнией и Панамским перешейком. В древней Мексике развивалось интенсивное растениеводство с основной пищевой культурой кукурузой и некоторыми видами фасоли. Здесь же были окультурены тыква, батат, какао, перец, подсолнечник, топинамбур, махорка и агава. В наши дни в центре встречаются дикие виды картофеля.

11. Южно-Американский. Его основная территория сосредоточена в горной системе Анд с богатыми вулканическими почвами. Анды – родина древнеиндийских видов картофеля и различных видов томатов, культур арахиса, дынного дерева, хинного дерева, ананаса, каучуконоса гевеи, земляники чилийской. В Южной Америке возникла культура длинноволокнистого хлопчатника. Здесь много диких видов табака.

12. Северо-Американский. Его территория совпадает с территорией США. Он особенно интересен прежде всего как центр большого числа видов дикого винограда, среди которых многие устойчивы к филлоксере и грибковым заболеваниям. В центре обитают свыше 50 дикорастущих травянистых видов подсолнечника и столько же видов люпина, около 15 видов сливы, были окультурены клюква крупноплодная и голубика высокорослая, первые плантации которых совсем недавно появились в Беларуси.

Вторичные центры происхождения растений

Проблема происхождения культурных растений довольно сложная, так как иногда невозможно установить их родину и дикорастущих предков. Нередко культурное растение занимает большие площади и имеет огромное значение в растениеводстве не в очаге окультуривания, а далеко за его пределами. В таком случае говорят о вторичных центрах культурных растений. Приведем примеры вторичных центров.

1. Для ржи из Закавказья и чилийского картофеля – это умеренный пояс Евразии.
2. Арахиса из Северной Аргентины – это Африка.
3. Маньчжурской по происхождению сои – это США, где она занимает площадь около 20 млн га.
4. Перуанского длинноволокнистого хлопчатника – это Египет.

4. Классификация культурных растений по А.И. Купцову.

Как отмечал А.И. Купцов (1975), культурные растения являются молодой группой видов, которые значительно потеснили на Земле дикорастущую флору. Он предложил примерную классификацию культурных растений.

1. Зерновые культуры. Это три основных хлебных растения: рис, пшеница, кукуруза и второстепенные хлеба – ячмень, овес, рожь, просо, сорго.

2. Крахмалоносные растения: картофель в странах с умеренным климатом, батат, ямс, таро – в более южных областях.

3. Зернобобовые: фасоль, горох, чечевица.

4. Сахароносные культуры: сахарная свекла и сахарный тростник.

5. Волокнистые растения: хлопчатник, лен, конопля, джут, кенаф, которые обеспечивают человека одеждой и техническими тканями.

6. Плодово-ягодные культуры: яблони, груши, сливы и т.д.

7. Пряно-ароматические и тонизирующие растения, без которых невозможен современный пищевой рацион человека.

8. Промышленные или технические культуры – источники каучука, лекарственных препаратов, дубильных веществ, пробки.

9. Кормовые растения, на которых базируется современное животноводство.

Культурные растения развиваются под контролем человека, селекционная работа которого приводит к появлению новых сортов.

5. Очаги одомашнивания диких животных. Исследования Н.И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений имели большое значение для установления мест одомашнивания первых животных. Как утверждает С.Н. Боголюбский (1959), приручение домашних животных происходило, вероятно, разными путями: естественным сближением человека с животными, насильственным приручением молодых, а затем взрослых особей.

О времени и месте одомашнивания первых животных судят в основном по раскопкам поселений первобытного человека. В эпоху мезолита была одомашнена собака, неолита – свинья, овца, коза и крупный рогатый скот, позднее – лошадь. Предположительные очаги происхождения домашних животных определяются ареалами их вероятных диких сородичей. Однако в вопросе о диких предках домашних животных нет полной ясности. Предполагают, что дикими предками крупного рогатого скота были туры, овец – дикие овцы, распространенные на островах Корсика и Сардиния, в Передней, Средней и Центральной Азии, коз – винторогие и безоаровые козы, лошадей – лошадь Пржевальского и тарпан, домашнего верблюда – дикий верблюд, гуся домашнего – гусь серый.

Легко устанавливают места происхождения и одомашнивания тех животных, ареалы предков которых были небольшими, например яка. В отношении таких животных, как собаки, свиньи и крупный рогатый скот, дикие предки которых имели широкое распространение в Евразии и Африке, предположительные очаги происхождения установить **трудно**. Вероятно, первыми очагами происхождения домашних животных были Ближний и Передний Восток, а затем районы древних культур в бассейнах р. Нил, Тигр, Евфрат, Ганг, Инд, Амударья, Хуанхэ, в верховьях Енисея, где раньше всего возникло земледелие. Процесс одомашнивания диких животных еще не закончился. В настоящее время в переходной стадии от диких к домашним животным находятся пятнистые олени, песцы, соболи, лисицы, нутрии, оленимаралы, лось. В данном случае установить центры одомашнивания не представляет особых затруднений: приручение этих животных осуществляется в ареалах их современного распространения.

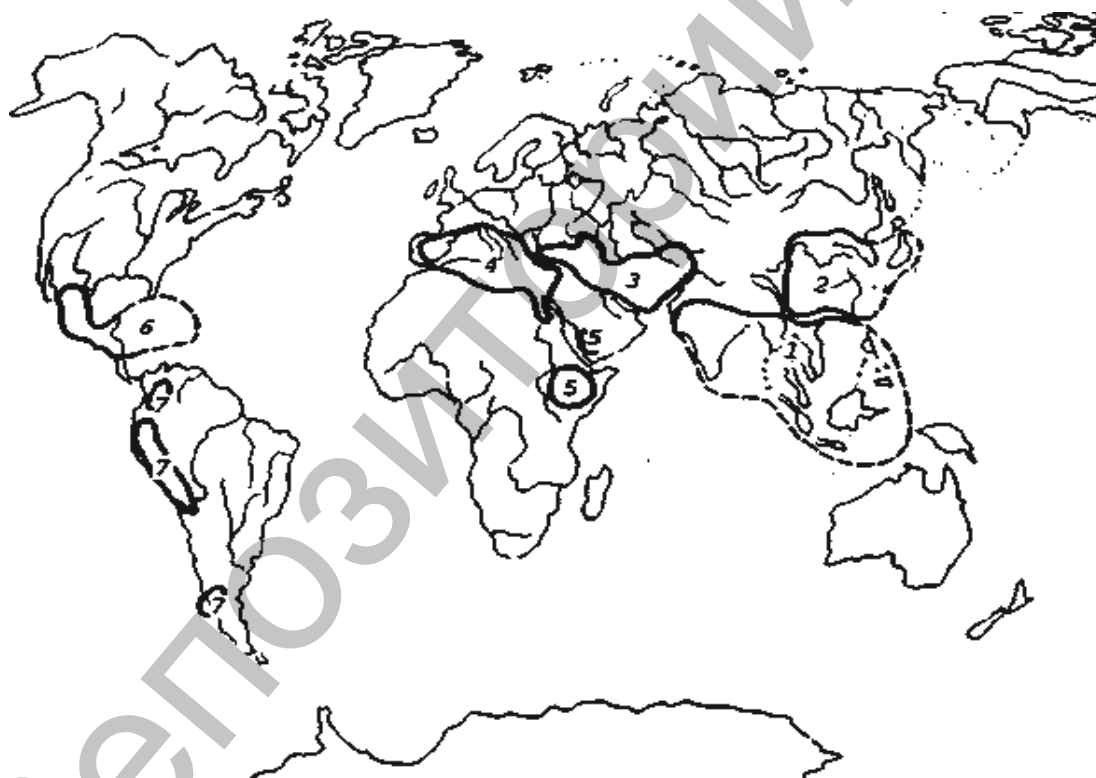


Рис. 2. Основные центры происхождения культурных растений (по Н.И. Вавилову): 1 – Южно-Азиатский тропический, 2 – Восточно-Азиатский, 3 – Юго-Западноазиатский, 4 – Средиземноморский, 5 – Эфиопский, 6 – Центральноамериканский, 7 – Андийский.



Рис 3. Центры происхождения культурных растений (по А.М. Жуковскому, 1974): 1 – Китайско-Японский; 2 – Индонезийско-Индокитайский; 3 – Австралийский; 4 – Индостанский; 5 – Среднеазиатский; 6 – Переднеазиатский; 7 – Средиземноморский; 8 – Африканский (а – Эфиопский); 9 – Европейско-Сибирский; 10 – Центральноамериканский; 11 – Южно-Американский; 12 – Северо-Американский.

Вопросы для повторения:

1. Перечислить группы культурных растений по происхождению.
2. Дифференцированный метод Н.И. Вавилова.
3. Закон гомологических рядов и его значение.
4. Назвать центры происхождения культурных растений по Н.И. Вавилону.
5. Дать краткую характеристику центров происхождения культурных растений по А.М. Жуковскому.
6. Классификация культурных растений по А.И. Купцову.
7. Одомашнивание диких животных.

ЛЕКЦИЯ 4

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ РЕГИОНЫ СУШИ

План

1. *Гипотезы распространения организмов.*
2. *Флористические регионы суши.*
3. *Голарктическое царство.*
4. *Другие царства суши.*

1. Гипотезы распространения организмов. Каждая географически обособленная территория имеет характерную для нее биоту, то есть присущий ей набор растений и животных – флору и фауну. При этом ведущим компонентом биоты выступает флора, слагающая все растительные сообщества данной территории и обеспечивающая животное население пищевыми ресурсами. Фауна является ведомым компонентом, так как за флористическими изменениями обязательно следуют изменения в видовом разнообразии животных.

Состав флоры и фауны любой территории формируется в результате совместного действия **трех основных факторов** – эволюции, миграции и вымирания видов. Мигрирующие организмы могут оказаться в географической изоляции, которая приведет к формированию флор и фаун, включающих определенное количество эндемиков. Медленная миграция, как правило, сопровождается эволюционными изменениями. Эволюция также не бывает без миграции организмов. Медленный и постепенный процесс вымирания может принимать катастрофический характер вследствие резких изменений физико-географической обстановки, приводя к уничтожению целых флор и фаун.

В расселении организмов и формировании биот важную роль сыграли **глобальные палеогеографические факторы**, прежде всего размер и морфология суши и моря, которые определялись тектонической эволюцией Земли. В этом плане интересны следующие гипотезы, объясняющие современное распределение организмов на планете:

Гипотезы современного распределения организмов на планете

1. Гипотеза **относительно постоянного расположения материков и океанов**, согласно которой в течение всей геологической истории Земли изменяется только уровень Мирового океана. Соответственно флора и фауна оставляют затапливаемые низменности и заселяют их вновь после осушения. Данная гипотеза не объясняет причины вертикального движения материков и изменения уровня Мирового океана;

2. Гипотеза **пендуляций** рассматривает перемещения биоты как результат **изменения** местоположений **полюсов оси вращения** Земли и предполагает существование в геологическом прошлом современной зональности климата. Смещение полюсов и сопровождается перемещением природных зон.

3. Гипотеза **«мостов суши»** объясняет сходство флор и фаун различных континентов и островов наличием сухопутных переходов между ними. В частности, сходство биот Северной Америки и Евразии – следствие миграций растений и животных по Берингии, занимавшей северную часть Тихого океана, или существования Северной Атлантиды. Некоторое родство биот Южной Америки и Африки объяснялось нахождением между ними материка Южная Атлантида, а Африки, Южной Азии и Австралии – Лемурии.

Современная теория движения литосферных плит не отрицает возможность расселения организмов после регрессий моря, в результате изменения положения оси вращения Земли и появления «мостов суши».

2. Флористические регионы суши. При флористическом делении суши учитывается прежде всего распространение **цветковых растений**, а затем голосеменных и папоротников. Палеонтологическая летопись цветковых, как отмечалось, началась в раннем мелу. Движение литосферных плит и образование океанов привели к географической изоляции материков в разное геологическое время. **Гондвана** распалась раньше, и длительная географическая изоляция Австралии, Африки и Южной Америки стала причиной их биотического своеобразия, которое определялось эволюционным процессом именно на этих территориях. Причем климатические условия континентов Южного полушария как в прошлом, так и сейчас идентичны. Распад **Лавразии**, который произошел гораздо позднее, обусловил близкородственную биоту Евразии и Северной Америки. Разъединение континентов в Северном полушарии сопровождалось их движением к северу на фоне общего похолодания, особенно в антропогене. Флора цветковых растений и фауна млекопитающих должны были приспосабливаться к более холодному, чем в Южном полушарии, климату. По этой причине биота Северной Америки и Евразии столь не похожа на биоту континентов в Южном полушарии.

Большую роль в географической изоляции флор и фаун Северного и Южного полушария сыграл океан Тетис, положение которого часто совпадало с тропическим поясом, являвшимся непреодолимым географическим барьером.

Географически и эволюционно сложившееся своеобразие флоры современных материков принимается во внимание при флористическом (естественно, фаунистическом и биотическом) районировании

суши. Высшая таксономическая категория – **флористическое царство** земного шара, которое представляет собой сложившееся крупнейшее объединение родственных по происхождению флор. В отечественной биогеографии принят следующий ряд более низких таксономических единиц: **подцарство, область, провинция, округ**. Самые низкие единицы используются при крупномасштабном районировании небольших по площади территорий.

Число царств, выделяемых различными биогеографами, неодинаково. Все большую популярность завоевывает флористическая система регионов, предложенная **А.Л. Тахтаджяном (1978)**. Согласно этой системе, выделяются **шесть царств** – Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Австралийское, Капское и Голантарктическое. Приведем флористические характеристики этих царств, причем более подробно рассмотрим Голарктику (рис. 4).

3. Голарктическое царство, или Голарктика (северный). Самое крупное по площади царство, занимает Евразию, Северную Америку и Африку, расположенные в основном севернее северного тропика. Для него свойственна четко выраженная широтная зональность (арктические пустыни, тундра, лесотундра, хвойные леса, смешанные хвойно-широколиственные леса, широколиственные леса, леса лаврового типа, лесостепи, степи и прерии, полупустыни и пустыни умеренного и субтропического поясов).

Царство включает **три подцарства**: Бореальное, Древнесредиземноморское и Мадреанское.

Бореальное подцарство

1. Циркумбореальная, или Евросибирско-Канадская, область. К ней относятся Аляска, большая часть Канады, Европа (исключая южные полуострова и побережье Средиземного моря), Кавказ (кроме аридного Закавказья и Талыша), Урал, Сибирь, Дальний Восток (без правобережья по нижнему течению Амура), Северный Сахалин, Курильские острова к северу от острова Итуруп и Алеутские острова.

Эндемичных родов здесь немного. В их числе **лунник** (Средняя и Юго-Восточная Европа), бородиния (Восточная Сибирь), городковия (Северо-Восточная Сибирь), редовская (Якутия), сольданелла (Южная и Средняя Европа), астранция (Европа), **медуница, телорез, телекия** (от Средней Европы до Кавказа), **купырь, сныть, чесночник**. Наиболее распространенными родами являются **ель, пихта, лиственница**, тсуга и туя (Канада), дуб, бук, **береза**, ольха, клен, граб, тополь, ива, ясень, вяз, липа, грецкий орех, кизил, слива, вишня, боярышник, груша, яблоня, рябина, калина, жимолость, бузина, крушина, ежевика, брусника, черника, а также представители разнотравной, осоковой и злаковой растительности лугов и болот.

2. Восточно-Азиатская, или Японо-Китайская, область. В ее состав входят восточные районы Гималаев, бассейны р. Янцзы, Хуанхэ (кроме верхнего течения) и Ляохэ, а также правобережье Амура и его притока Аргуни, Корея, Южный Сахалин, Япония и остров Тайвань.

Флора области невероятно богата, это один из главных центров эволюции высших растений Голарктики и Палеотропиков, гигантское убежище древних форм. Флора включает около **20 эндемичных семейств**: гинкговые, головчато-тиссовые, сциадопитиссовые, эвкоммиевые и др. **Эндемичных родов более 300**, среди них кетелерия, китайя, **метасеквойя**, криптомерия, микробиотз, акебия, **ложный тис**, аментотисс, маакия, феллодендрон, экзохорда, паулония, **саза (бамбучок)**, ховения и др.

3. Атлантическо-Североамериканская область. Флора этой области, занимающей в основном бассейн р. Миссисипи, **сходна с флорой Восточно-Азиатской**, которая все же богаче и включает больше примитивных форм. Здесь только **два эндемичных семейства** – лейтнериевые и гидрастидовые, **около 100 эндемичных и почти эндемичных родов**, в том числе азимина, гамамелис, саррацения, дионея (**венерина мухоловка**), диервилла, ливенворсия, гиления, санквинария. Характерными родами являются хвойные (тисс, сосна, таксодиум) и **цветковые** (магнолия, липа, копытень, кирказон, воронец, живокость, лютик, бородач, гравилат, **тюльпанное дерево**, спирея, береза, орех, крестовник, конский каштан, золотая розга, рододендрон, брусника, смородина, чубушник).

4. Область Скалистых гор, или Северо-Западноамериканская. В нее входят горные системы запада Канады и США до Сан-Франциско. На юге Большим Бассейном она разделена на два длинных языка.

Флора включает **одно эндемичное семейство** печеночников – гиротировые и **несколько десятков эндемичных родов**, в том числе дарлингтонию, ванкуверию, маконеллу, станлейю, литофрагму, кордилантус. В области растут наиболее богатые в видовом отношении **хвойные леса** из тсуг, псевдотсуг, туй, секвой, елей, сосен, тиссов, лиственниц и секвойядендронов (**мамонтово дерево**).

Древнесредиземноморское подцарство.

Как видно из названия, оно приурочено к древнему Средиземноморью – океану Тетис. После альпийского орогенеза территория высыхающего океана стала ареной переселения и смешения бореальных и тропических флор. Однако подавляющее большинство растений этого подцарства имеет восточноазиатское происхождение. Вместе с тем здесь обнаруживаются явные **связи с африканской, включая капскую, флорой**.

1. Макаронезийская область. Ее составляют острова Азорские, Мадейра, Канарские и Зеленого Мыса. Флора включает около **30 эндемичных родов** и примерно 650 эндемичных видов, среди которых

лавр азорский, клетра древовидная, **кустарниковый щавель**, **кустарниковая капуста**, кустарниковый, древовидный и кактусовый молочай, **драконово дерево**, древовидный василек, бузина мадейская, бирючина, падуб Канарский, подорожник (высотой до 1 м), **сосна Канарская и финиковая пальма**.

2. Средиземноморская область. Она расположена на побережье и островах Средиземного моря, занимает преобладающую часть Пиренейского полуострова до Пиренеев и Кантабрийских гор на севере. Известно **одно эндемичное** семейство – афилантовые, зато **каждый второй вид эндемичен**. Это единственная в Европе дикорастущая **пальма хамеропс приземистый**, **сосна алепская**, **пиния**, дуб каменный, лавр благородный, **земляничное дерево**, **олеандр**, древовидный молочай, акант, мирт, филлирия, солнцезвезд иволистный, кипарис, ликвидамбар, **ладанник** и др.

3. Сахаро-Аравийская область. В ее состав входит вся внетропическая часть Сахары и Аравийского полуострова. Флора не очень богата, эндемичных **семейств нет**, **родов мало**, **видовой эндемизм составляет около 25%**. Из видов-эндемиков можно назвать, например, нукуларию, **фредолию**, агатофору, мурикарию, **фредолию**, зиллу.

4. Ирано-Туранская область. Она занимает внутренние районы Анатолийского плоскогорья, верхнюю Месопотамию, большую часть Иранского нагорья, Восточное Закавказье, южные отроги Гиндукуша, южные склоны и отроги Западных Гималаев, а также территорию от низовьев Волги до пустыни Гоби, включая Казахстан и Среднюю Азию. Это в основном область степей, полупустынь и пустынь умеренного пояса, а также плоскогорий и высочайших горных систем. Для нее характерен **высокий родовой эндемизм**, на **видовой эндемизм приходится около 25%**. Эндемичными родами являются акантофиллум, агрофиллум, гамантус, нанофитон, самералия, страгоновия, бунгея, парротия (**железное дерево**), кумарчик, акация песчаная, дельфиниум, смолевка, **лимон**, **ферула**, шалфей, ирис, ковыль, василек, подмаренник, кузиния, эремурус и др.

Мадреанское, или Сонорское подцарство.

В подцарстве только одна одноименная область, занимающая юго-западную часть Северной Америки и Мексиканское нагорье (бассейны р. Колорадо и Рио-Гранде) с жаркими пустынями от Нижней Калифорнии до Аризоны. Флора этого подцарства развивалась **независимо** от флоры Древнесредиземноморского и резко отличается от флоры Бореального. Однако Мадреанское подцарство имеет ряд **общих с Древнесредиземноморским родов**, таких как **багрянник**, **земляничное дерево**, фисташка, можжевельник, кипарис, платан, дуб, тополь, роза, сосна, боярышник, слива, малина, крушина. Эндемичные семейства: кроссосомовые, коеберлиниевые, фукьериевые, симмон-

дсиевые. **Родовой эндемизм составляет около 10, видовой – 40%.** Эндемичные роды: калифорнийский лавр, анемописис, хризолепис, ромнея, дендромекон, карнегия, секвойя, секвойядендрон и др.

4. Другие царства суши

Палеотропическое царство, или Палеотропос. Это царство тропиков Старого Света (исключая Австралию) и всех тропических островов Тихого океана. Оно имеет богатейшую флору, образующую растительные формации от тропических пустынь, жестколистных лесов и колючих кустарников до влажных вечнозеленых экваториальных лесов. Из эндемичных семейств наиболее известны непентесовые, диптерокарповые, **банановые**, флагеллариевые и **панданусовые** (пальмовые виды).

Во флористическом отношении царство в большой степени дифференцировано на множество **областей** (**Гвинео-Конголезская, Судано-Замбезийская, Карру-Намиба, Островов Святой Елены и Вознесения, Мадагаскарская, Индийская, Малезийская, Фиджийская, Полинезийская, Гавайская и Новокаледонская**), флора которых известна только специалистам.

Неотропическое царство, или Неотропос. Оно полностью располагается в тропиках Нового Света. Флора имеет **общее происхождение с флорой палеотропоса**, о чем говорит множество семейств и родов с пантропическими ареалами. К таким семействам, в частности, относятся анноновые, лавровые, перечные, крапивные, бомбаксовые, молочайные, ризофоровые, миртовые, протейные, анакардиевые, сапиндовые, арековые, орхидные, мальпигиевые. Однако наиболее характерными для Неотропоса являются следующие семейства: анноновые, эбеновые, тыквенные, ластовневые. Среди эндемичных семейств бромелиевых, рапатовых и кактусовых есть представители и в Старом Свете.

Каждая из **пяти областей** (**Карибская, Гвианского нагорья, Амазонская, Центральнобразильская и Андийская**) имеет **множество (от 100 до 500) эндемичных родов.**

Капское царство. Оно образовано одной **одноименной областью** и является самым маленьким и самобытным среди флористических царств Земли. Царство занимает южную оконечность Африки и длительное время находится в географической изоляции благодаря океаническим водным просторам, а также пустыням, полупустыням и горным системам юга Африки. Несмотря на небольшие размеры царства, **флора необыкновенно богата: включает 7 тыс. видов, из которых 80% – эндемики**, 240 родов, из которых 210 – эндемичные, например вереск, солнечноик, **протея, серебряное дерево, пеларгоний**, крестовник, **амариллис**, фризия, **гербера**, бовея, **гладиолус**, кливия, плюмбаго, спаржа. Многие из них являются красивыми **садовы-**

ми и комнатными растениями, выращиваются как ценнейшие оранжерейные культуры.

Австралийское царство. В него входят материк Австралия, остров Тасмания и множество малых прибрежных островов. Царство также отличается очень самобытной флорой, **высоким эндемизмом**. Вместе с тем здесь имеются общие с Южной Америкой семейства (араукариевые, подокарповые, винтеровые, протейные, рестиевые) и роды (южный бук (нотофагус), донатия). Наиболее характерны **акации, эвкалипты, казуарины, банксия, миртовые и протейные**. Различаются **три флористические области: Северо-Восточно-австралийская** (преимущественно горная с лесными районами), **Юго-Западноавстралийская** (влажные вечнозеленые леса, саванны и редколесья) и **Центрально-Австралийская** (центральные пустыни, северные и восточные саванны, редколесья).

Голантарктическое царство, или Голантарктика. Образованное внетропической частью Южной Америки, Новой Зеландией и другими островами Антарктики, оно является **самым бедным** из всех флористических царств Земли. Расцвет голантарктической флоры связан с тем временем, когда ныне разрозненные участки суши **составляли единый материк Гондвану**. Наиболее характерные **семейства**: сложноцветные, осоковые, злаки, бобовые, лютиковые, крестоцветные, гвоздичные, норчниковые, губоцветные, **розоцветные, березовые, ивовые, ореховые**, таксодиевые и др., широко представлены **мхи и лишайники**. В целом для Голантарктики свойственны субантарктическая лесная, саванновоя, тундровая, полупустынная и полярно-пустынная растительность. В лесах Южной Америки между 40–48° ю.ш. господствуют вечнозеленые деревья: нотофагусы, эвкрифия, фицройя и араукария (на востоке), в нижних ярусах – бамбуки, протейные, дримис, древовидные папоротники. На Новой Зеландии распространены широколиственные и хвойно-широколиственные леса; из голосеменных следует отметить агатис, араукарию, подокарпус, дакридиум. Островам Голантарктики присущи в основном травянистые сообщества.

В царстве выделяются **четыре области: Хуан-Фернандесская, Патагонская, Субантарктических океанических островов и Новозеландская**, имеющие достаточно высокий видовой эндемизм.

Вопросы для повторения:

- 1. Гипотезы современного распределения организмов на планете.*
- 2. Принципы флористического деления суши.*
- 3. Характеристика географического положения подцарств и областей Голарктического царства.*
- 4. Флористические особенности областей Голарктического царства.*
- 5. Назвать другие флористические царства и их особенности.*

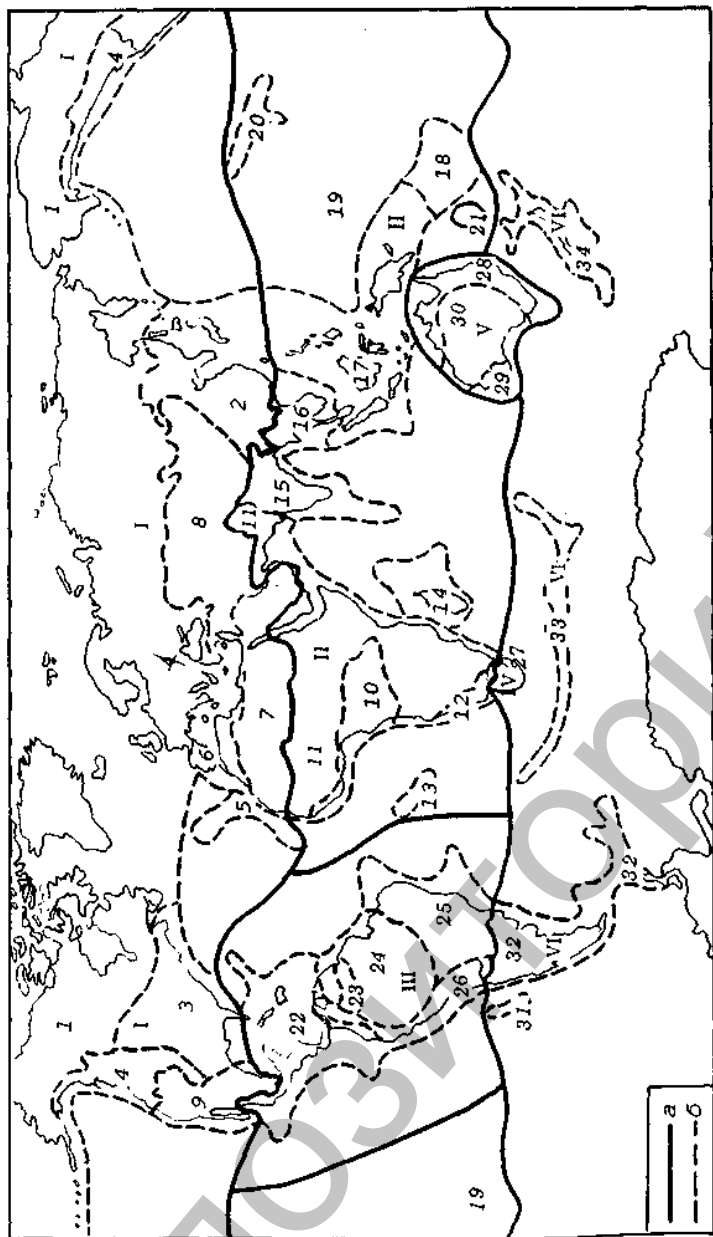


Рис. 4. Флористические регионы суши Земного шара (по Тахтаджану, 1978).

I – Голарктическое царство, области: 1 – Циркумбореальная; 2 – Восточно-Азиатская; 3 – Атлантическо-Североамериканская, 4 – Скалистых гор; Древнесредиземноморское **подцарство**, области: 5 – Макаронезийская; 6 – Средиземноморская; 7 – Сахаро-Аравийская; 8 – Ирано-Туранская; Мадрианское **подцарство**, область: 9 – Мадрианская.

II – Палеотропическое царство, области: 10 – Гвино-Конголезская; 11 – Судано-Замбезийская; 12 – Карру-Намба; 13 – Остров Святой Елены и Вознесения; 14 – Мадагаскарская; 15 – Индийская; 16 – Индокитайская; 17 – Малазийская; 18 – Фиджийская; 19 – Полинезийская; 20 – Гавайская; 21 – Новокаледонская.

III – Неотропическое царство, области: 22 – Карибская; 23 – Гвианского нагорья; 24 – Амазонская; 25 – Центральнобрразильская; 26 – Андийская;

IV – Капское царство: 27 — Капская область;

V – Австралийское царство, области: 28 – Северо-Восточноавстралийская; 29 – Юго-Западноавстралийская; 30 – Центральноавстралийская;

VI – Голантарктическое царство, области: 31 – Хуай-Фернадесская; 32 – Пагагонская; 33 – Субантарктических океанических островов; 34 – Новозеландская;

а – границы царств; б – границы областей.

ЛЕКЦИЯ 5

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ РЕГИОНЫ СУШИ

План

1. Два подхода зоогеографического районирования.
2. Царство Нотогея.
3. Царство Неогей.
4. Царство Арктогея.

1. Два подхода зоогеографического районирования. Зоогеографическое районирование предполагает два подхода: фауногенетический и ландшафтно-зональный (зонально-климатический).

При **фауногенетическом** подходе, примененном Ф. Склетером (1875), А. Уоллесом (1876), М.А. Мензбиром (1934), А.П. Семеновым-Тянь-Шанским (1936) и др., главную роль играют **эндемики и реликты**, подчеркивающие самобытность и древность фауны конкретных регионов.

Ландшафтно-зональный подход основан на изучении животного населения, представители которого связаны общностью местобитаний и экологическими отношениями как друг с другом, так и с компонентами фитоценозов. В данном случае зоогеографические регионы могут совпадать с **ландшафтными зонами**.

При обоих подходах весьма важным является установление границ между регионами различного таксономического ранга – **зоохоронами**. Проблема обусловлена не столько миграцией животных, сколько необходимостью определения своеобразия фаунистических комплексов.

Для картографирования зоохоронов применяется так называемый **метод синперат**, который сводится к следующему. На карту наносят границы ареалов возможно большего числа видов или родов. **Полосы сгущения** границ ареалов и называются синператами. Если синператы совпадают с географическими барьерами, установление границ между зоохоронами не вызывает особых затруднений. Сложность может возникать только при определении того, к какому более высокому таксономическому рангу в зоогеографическом районировании отнести эту территорию. На **равнинных территориях**, на которых физико-географические условия меняются постепенно, синператы, как правило, отсутствуют и тогда границы проводят условно или выделяют переходные области.

Следует заметить, что принципы и методы зоогеографического районирования и его содержание служат объектами постоянных научных дискуссий. Наибольшей популярностью среди географов пользуется фаунистическое подразделение суши, предложенное **В.Г. Гептнером** (1936). Согласно этому районированию, на суше существуют **три царства, или геи: Нотогея, Неогей и Арктогея, которые выде-**

лены по древности фауны млекопитающих, входящих в их состав (фауногенетический подход). Рассмотрим эти царства (рис. 5).

2. Царство Нотогея. Царство включает Австралию и сопредельные острова. Для него характерно господство сумчатых и отсутствие плацентарных (кроме некоторых грызунов), простейших однопроходных. К **сумчатым** относятся наиболее примитивные из ныне существующих живородящих млекопитающих, самки которых имеют выводковую сумку в складках кожи. **Плацентарные** характеризуются самой высокой среди живородящих млекопитающих организацией и эколого-морфологическим разнообразием. Свое название они получили из-за наличия плаценты – органа, осуществляющего связь и обмен веществ между организмом матери и зародышем в период внутриутробного развития. **Однопроходные** (клоачные) – единственная среди млекопитающих группа яйцекладущих животных (ехидна, утконос), в клоаку которых открываются кишечник, мочевой пузырь и половые протоки (отсюда название).

Нотогею образует **одна область**.

Австралийская область. В ней выделяются **пять подобластей**.

1. Папуасская подобласть. Эта подобласть включает острова Новую Гвинею, Сулавеси, Тимор и прилегающие к ним Молуккские острова, архипелаг Бисмарка, полуострова Арнемленд и Кейп-Йорк на севере Австралии, а также сопредельные с ними острова. Наиболее типичная фауна подобласти представлена на Новой Гвинее. Из эндемиков здесь обитают **род проехидна из семейства ехидновых, два рода сумчатых и три рода грызунов**. Некоторые млекопитающие (макаки, виверры, долгопят, ящеры и др.) сосредоточены в северной части подобласти, другие (сумчатые и примитивные грызуны) – в южной. Очень разнообразны **летучие собаки**, несколько родов из которых эндемичны. Из **птиц** широко распространены бескилевые **казуары, сорные** или большеногие куры, венценосные голуби, **шалашники, райские птицы, попугаи-какаду**.

2. Австралийская подобласть. Она занимает материк, кроме входящих в Папуасскую подобласть северных полуостровов, и остров Тасманию. Для нее наиболее характерны **сумчатые**, которые в большинстве своем являются эндемиками. Именно они занимают те экологические ниши, которые на других территориях заняты плацентарными млекопитающими. Среди сумчатых широко распространены **сумчатые муравьеды, барсуки** (вомбаты), белки, сони, кроты, коала, кенгуру. Сумчатый волк, возможно, исчез. Из **однопроходных эндемичен утконос**. Обитают здесь и плацентарные, однако они представлены только **грызунами** из семейства мышинных и рукокрылыми. Вселение собаки динго и кролика связано с человеком. **Птицы** разнообразны и при-

надлежат к **50 семействам** (эму, **казуары**, **лирохвосты**, **сорные куры**, **попугаи**, **медоносы** и др.). Из зимородков интересен гигантский **смеющийся зимородок**. Своеобразны также австралийские черепахи, ящерицы (**молох** – кукабарра), змеи, жабы, свистуны и квакши. Крокодилы встречаются только в северной части материка. Следует заметить, что фауна Австралии значительно изменена человеком.

3. Новозеландская подобласть. Кроме двух крупных островов Новой Зеландии подобласть включает и ряд малых сопредельных островов – Оклэнд, Кемпбелл, Антиподы и Чатем. Единственный грызун, обитающий здесь, – маорийская (полинезийская) крыса, очевидно, была завезена мореплавателями. **Млекопитающие** представлены двумя видами летучих мышей, один из которых – футляркрыл, ведущий и наземный образ жизни. **Эндемичны нелетающие птицы: киви**, совиный попугай (**какапо**), пастушок **такахе** (чрезвычайно редок), из летающих такими являются новозеландские крапивники, совы, кукушки, голуби, зимородки и различные воробьиные. **На малых островах** сохранилось наиболее древнее из современных пресмыкающихся – **гаттерия**. Из других рептилий представлены **гекконы** и **сцинки**, из лягушек эндемична лиопельма.

4. Полинезийская подобласть. Эта подобласть образована островами субтропических и тропических широт Тихого океана, кроме Гавайских и уже названных. Здесь преобладают странствующие формы – **летучие собаки** из млекопитающих, стрижи саланганы из птиц. Из наземных млекопитающих широко распространена **полинезийская крыса**, **ящериц – гекконы** и **сцинки**, змей – тихоокеанские удавчики.

5. Гавайская подобласть. На входящих в подобласть одноименных островах эндемично семейство **птиц цветочниц**.

3. Царство Неогей. Царство охватывает в основном Центральную и Южную Америку. В нем **нет однопроходных**, обитают несколько видов сумчатых, почти полностью отсутствуют насекомоядные млекопитающие из плацентарных и значительно разнообразны **неполнозубые**. У неполнозубых (**муравьеды**, **ленивцы**, **броненосцы**) зубы не дифференцированы, лишены эмали и корней, нет резцов и клыков.

Царству соответствует одна область.

Неотропическая область. Фауна области, занимающей Центральную и Южную Америку, а также острова Вест-Индии, Галапагосские, Хуан-Фернандес, Огненную Землю и Фолклендские, очень разнообразна. Уже назывались представители неполнозубых. Из эндемичных семейств рукокрылых интересны **вампиры** (листоносые). Из **сумчатых млекопитающих** эндемично семейство ценолестовых и почти эндемично – опоссумов, отдельные виды которых проникли в

Северную Америку. Многочисленны **обезьяны**, относящиеся к подотряду широконосовых. Много **грызунов**: морские свинки с самым крупным в мире грызуном **капибарой (водосвинка)**, **агути (золотой заяц)**, цепкохвостые дикобразы, нутрия, **туко-туко**, **вискачи и шиншиллы**. Мало **насекомоядных**, только в северной части обитают щелезуб, землеройки-бурозубки. На севере за пределы области выходят **тапиры (из копытных)**, здесь же широко распространены **свиньи пекари**. Повсеместны **ламы (безгорбые верблюды)** и **мазамы (мелкие олени)**. Разнообразны **хищные – ягуар, оцелот, гривистый волк, кустарниковая собака, носухи, очковый медведь**. Из птиц **эндемичны страусы нанду, краксы (древесные куры), тинаму, гарпии, древолазы, грифы-кондоры, туканы (перцеяды), гоацины**. Неотропос – центр разнообразия **колибри**. Обычны цапли, ибисы, аисты, утки, совы и другие хищные птицы, кукушки, попугаи (ара), дятлы, голуби и др. Южную Америку можно назвать **континентом птиц**. Однако здесь нет журавлей, дроф и птиц-носорогов, характерных для Старого Света. Из **ящериц** **обычны игуаны, змей – удавы кораллус (древесный) и анаконда**, а также ядовитые **жарараки, бушмейстер и гремучие змеи**. Разнообразны бокошейные черепахи. Настоящие лягушки встречаются только на севере, широко распространены квакши, жабы и лягушки **пиры**. **Эндемичны кайманы, аллигаторы** и двоякодышащая рыба цератоу.

Область делится на четыре подобласти: Центральноамериканскую, Антильскую, Бразильскую, Чилийскую. Своеобразие их фауны определяется свойственными этим территориям растительными формациями, а также наличием эндемиков и реликтов. Отметим только, что фауна Центральноамериканской подобласти **носит переходный характер**, сюда проникают представители голарктических родов – хорьки, лисицы, рыси, зайцы, суслики, полевки, землеройки-бурозубки, летяги и др.

4. Царство Арктогея. Царство включает всю остальную сушу – Северную Америку, Евразию с сопредельными на юге островами, Африку и остров Мадагаскар. В нем полностью **господствуют плацентарные** и совершенно нет сумчатых. В царство входят **три области**.

Эфиопская область. Эта область занимает большую часть Африканского материка, кроме его северной части, и Мадагаскар с тяготеющими к нему островами.

В фауне насчитывается **37 семейств млекопитающих**, из которых 9 (куницы, белки, кошки, землеройки, полорогие, свиньи и др.) распространены очень широко. Семь семейств млекопитающих (человекообразные обезьяны, лемуры, лори, слоны, носороги, оленьки и ящеры) обитают и в Индо-Малайской области, но отсутствуют в Па-

леарктике. **Эндемичными** или почти эндемичными являются **лемуры, руконожки**, прыгунчики, **щетинистые ежи тенреки**, выдровые землеройки, **златокроты, гиены, даманы**, белки, **бегемоты, жирафы** и **трубкозубы**. Наиболее разнообразны **копытные**: антилопы, зебры, жирафы, слоны, носороги, бегемоты. Совершенно нет кротов, медведей, бобров, тушканчиков, тапиров, верблюдов и оленей. **Птицы насчитывают 15 эндемичных семейств: африканские страусы, цесарки, пастушковые куропатки, китоглавы, секретари**, древесные удоны и др. Как и в Индо-Малайской области, здесь встречаются **птицы-носороги, павлины, питты, нектарницы**, белоглазки. Распространены рябки, турачи, дрофы и грифы. Очень мало скворцов. **Из пресмыкающихся** многочисленны вараны, агамы и сцинки. **Хамелеоны** почти эндемичны. Разнообразны **гадюки**. Из удавов обычны **питоны**, из **крокодилов** – настоящие (нильский, африканский узкорылый и болотный). Из **амфибий** отсутствуют хвостатые; жабы и настоящие лягушки представлены широко. Среди пресноводных рыб интересны двоякодышащие протептеры.

Область разделяется на **четыре подобласти**.

1. Западно-Африканская подобласть. Для нее характерны **шимпанзе, горилла**, лемуры маки, выдровая землеройка, **карликовый бегемот, жираф окапи**, оленьки и др. Из птиц наиболее богато представлены попугаи и несколько лесных обитателей – **птицы-носороги, павлин**. Эндемичны **тупорылые крокодилы**. Фауна очень схожа с фауной Индо-Малайской области.

2. Восточно-Африканская подобласть. Она огромной полуподковой окаймляет Западно-Африканскую подобласть. Известна огромными стадами **антилоп, жирафов и слонов**, обильна **носорогами, бегемотами, гепардами, львами и страусами**. Широко распространен **трубкозуб**. Из птиц много турачей, цесарок, голубей, сизоворонок, рябков, козодоев, стрижей, воробьев.

3. Южно-Африканская подобласть. За ее пределы почти не выходят **долгоног и златокрот**.

4. Мадагаскарская подобласть. В этой очень своеобразной и богатой эндемиками подобласти нет обезьян, отряд приматов представлен семействами лемурид (настоящих лемуров), **индрии и руконожками**. Из насекомоядных следует назвать **тенреков**. Эндемичны мадагаскарские хомяки, выдровые землеройки и несколько видов белозубок. Из хищников имеются только виверры, среди которых наиболее интересен **фосса**. Грызуны представлены семейством мышинных, а копытные – **кистеухой (речной) свиньей**. Из птиц-эндемиков типичны питты, **ванги и пастушковые куропатки**; в плейстоцене вымерли **гигантские нелетающие эпиорнисы и додо**. Страусы, дрофы, журавли, птицы-носороги, грифы, секретари и другие птицы Африкан-

ского континента отсутствуют. Нет также ядовитых змей. **Много** черепах, хамелеонов и гекконов, есть крокодилы, игуаны и древесные удавы.

Восточная, или Индо-Малайская, область.

Она включает тропическую и субтропическую части Южной и Юго-Восточной Азии и Малайский архипелаг. К ней относится южный склон Гималаев. Западная граница представляет собой широкую переходную полосу (пустыня Тар) к аридным областям Голарктической области. Юго-восточная граница с Нотогеей является предметом дискуссий.

Общность **фауны этой области и Эфиопской** уже указывалась. Здесь же отметим, что общих родов среди млекопитающих мало. Эндемичными семействами из млекопитающих являются **долгопяты, шерстокрылы и тупайи**, из птиц – древесные стрижи и широкороты. Много питт, козодоев, лягушкоротов. Пресмыкающиеся также обильны: вараны, агамы, сцинки, гекконы, удавы, слепозмейки, черепахи, крокодилы (включая **гавиала**). В области обитает одна из гигантских змей мира – **сетчатый питон** (длиной до 10 м), немало и ядовитых змей, включая королевскую кобру и куфию.

Область разделяется на две подобласти.

1. Индийская подобласть. Она образована материковой частью Восточной области и островами Шри-Ланка, Хайнань, Тайвань и некоторыми другими. В ее фауне **эндемичны только некоторые роды из полорогих (четырёхрогая антилопа, нильгау), медведь-губач и обезьяна-гульман. Тигр** занимает восточные районы полуострова Индостан, **лев** – западные. **Много обезьян (включая гиббонов)**. Разнообразны белки, среди которых крупные ратуфы. Из птиц обычны фазаны, ибисы, птицы-носороги, питты, дятлы, синий дрозд, ткачики, скворцы (майна), синицы и крапивники. Из рептилий часто встречается хамелеон. В реках живет **крокодил-гавиал**. Обычны очковые змеи.

2. Малайская подобласть. Она занимает островную часть Восточной области и полуостров Малакка. По всей ее территории распространены лишь немногие роды: **макаки, тупайи, пальмовые куницы**, белки, дикообразы, свиньи, олени, оленьки и некоторые другие. **Орангутан, мартышка-носач, полосатый заяц незолагус, долгопят** обитают только на одном или нескольких островах. Из птиц многочисленны дятлы, дронго, голуби, бородастики и **птицы-носороги**. Очень красивая птица **фазан аргус** живет на Яве. Из рептилий наиболее примечательны летучие драконы и гигантский (длиной до 3 м) **комодский варан**.

Голарктическая область.

Фауна самой крупной из 7 областей, в состав которой входят вся Европа, почти полностью Северная Америка, Азия (кроме территорий, относящихся к Восточной области) и Северная Африка, – молодая, относительно бедная и не отличается своеобразием. На ее формирование значительное влияние оказали аридизация климата в неогене и материковые оледенения в антропогене. По этим причинам древняя тропическая фауна Евразии сильно обеднена и вместе с тем ей свойственны филогенетически молодые группы, обладающие сухо- и холодоустойчивостью. Семейств, свойственных Евразии и Северной Америке – 15. Это землеройки, кроты, медведи, куницы, собаки, кошки, белки, бобры, мыши, тушканчики, пищухи (сеноставки), зайцы, свиньи, олени и полорогие. Среди млекопитающих только два эндемичных семейства: выхухоли и селевинии. Эндемичных родов много. Из копытных к эндемикам принадлежат серна, косуля, верблюд.

Голарктическая область подразделяется на **семь подобластей.**

1. Арктическая подобласть. К ней относятся острова Северного Ледовитого океана, тундра Евразии и Северной Америки. Млекопитающие представлены **леммингами, белыми медведями, овцебыками** (Гренландия и восток Северной Америки), **песцами, каланами и северными оленями**, птицы – **чайками, куликами, чистиками, гусями, особенно казарками**, утками, включая гагу, пуночками, подорожниками, тундровыми и белыми куропатками, полярными совами. Пресмыкающихся и земноводных почти нет.

2. Канадская подобласть. Своеобразие подобласти, включающей в основном территорию Канады, придают **пума и колибри**, имеющие панамериканское распространение, а также **снежная коза**, крот кондилула и грызуны полутушканчики, лесная полумышь, **гоферы, древесный дикобраз поркупин**, который отсутствует в Евразии. Из птиц почти эндемичен рябчик дикуша, встречающийся и на Дальнем Востоке.

3. Сонорская подобласть. Хотя ее название связано с пустыней Сонора в Северной Америке, территория подобласти значительно шире: вся южная половина США и север Мексики, включая Калифорнию. В составе фауны насчитывается несколько родов кротов, енотов, грызунов. Характерной является **вилорогая антилопа**. Из эндемичного семейства аплодонтовых интересен единственный вид **горный бобр** – грызун, близкий к беличьим. Много эндемиков среди птиц: **калифорнийский гриф**, калифорнийская перепелка, **земляная кукушка**, спящий козодой, некоторые виды колибри. Здесь же обитают индейки, краксы, танагры, американские сорокопуты и др. До освоения европейцами прерий в них бродили неисчислимые стада **бизонов**.

Прериям свойственны эндемичные **луговые собачки, койоты** (луговые волки), из птиц – **луговой тетерев**, луговые трупиалы, каракары и т.д. Рептилии представлены несколькими родами игуан и **ядозубов**, змеи – **гремучниками**, а земноводные – семейством сиреновых.

4. Европейско-Сибирская подобласть. В нее входят почти вся Европа, кроме южных полуостровов и средиземноморского побережья, Урал, Сибирь и Дальний Восток, исключая зону тундры. Несмотря на огромные пространства, занимаемые подобластью, фауна ее крайне бедна, особенно на севере. Эндемиков мало. Из млекопитающих характерны зубр, лось, бурый медведь, рысь, волк, лисица, зайцы, русская выхухоль, бобр, бурундук, горноста́й, ласка, куница, рыжие полевки, хомяки, из птиц – глухарь, тетерев, клесты, дятлы, кедровка, совы и др. Пресмыкающихся и земноводных мало.

5. Средиземноморская подобласть. Кроме южных полуостровов Европы и побережья Средиземного моря она охватывает Северную Африку, значительную часть Аравийского полуострова и Переднюю Азию, достигая долины Инда. Фауна носит переходный характер, в ее состав проникают представители соседних Эфиопской области и Центрально-азиатской подобласти. Встречаются также представители тропической фауны, среди которых **гиены, антилопы, верблюды, медоеды, мангусты, даманы, страусы**. Среди млекопитающих обычны слепыши, песчанки, хомяки и земляные крысы. В богатой фауне пресмыкающихся много сцинков, гекконов, агам и ящериц. Из рептилий встречаются ужи, полозы, гадюки, очковая змея, из земноводных – жабы, лягушки, древесницы, саламандры, тритоны.

6. Центральноазиатская подобласть. Это одновременно пустынный, степной и нагорный зоохорон. В состав подобласти входят Прикаспийские, Волжско-Уральские и Калмыцкие степи, а также Туркменистан. Восточная граница с Маньчжурско-Китайской подобластью находится у восточной оконечности центральноазиатских пустынь. Из млекопитающих распространены: **як, сайга, трехпалый суслик, разнообразные тушканчики, кулан, джейран, лошадь Пржевальского, снежный барс (ирбис), слепушонок**, горные полевки, хомячки, песчанки, **пищухи** (сенокоски), **домашний двугорбый верблюд**. Из птиц примечательны горные индейки, **горные вьюрки, грифы, пустынная славка, саксаульная сойка, саджа**.

7. Маньчжурско-Китайская область. Ее территория включает восточную часть материковой Азии и Японские острова. Фауна на севере смешивается с сибирской, на юге возрастает число индомалайских видов. Из млекопитающих наиболее характерны древние и примитивные землеройки и кроты, **безыглый еж, два рода панд,**

тигр, енотовидная собака, красный волк, горал и оронго, несколько видов обезьян (в том числе японский макак), **гималайский медведь** и др. Птицы довольно разнообразны: много родов и видов **фазанов**, зимородки, попугаи (на юге), белоглазки, тимелии, **голубая сорока, мандаринка**. Из пресмыкающихся обильны гекконы, нередко вараны. Земноводные представлены **гигантской саламандрой**, лягушками и древесницами. Из змей обычны полозы и восточный щитомордник.

Антарктическая область.

Она занимает весь материк Антарктиду с прилегающими островами (Южные Шетландские, Южные Оркнейские, Южная Георгия, Южные Сандвичевы, Кергелен, Буве, Крозе и др.).

Фауна отличается **крайней бедностью** и своеобразием видового состава. Здесь нет сухопутных млекопитающих, пресноводных рыб и летающих насекомых. К числу немногих связанных с сушей птиц принадлежат три эндемичных вида: **белая ржанка**, поедающая яйца пингвинов, антарктический конек и утка *Anthus georgiea*, обитающая на острове Южная Георгия. Самые типичные птицы области, жизнь которых частично связана с сушей (ледовым покровом) – **пингвины (императорский, королевский, золотоволосый, Адели)**. На островах гнездятся гигантский буревестник и **большой поморник**. В луговых и мохово-лишайниковых сообществах обычны тихоходки, мелкие клещи, пауки и бескрылые ногохвостки, жуки и мухи. **Отсутствие летающих насекомых** объясняется почти постоянно дующими сильными ветрами.

Следует отметить, что существуют и другие деления суши Земли по характеру фауны. В частности, иногда выделяют четвертое царство – Палеогей, тогда к Арктогее относят одну Голарктическую область, а к Палеогее – Эфиопскую и Индо-Малайскую. Мадагаскарской подобласти довольно часто придают ранг области и т.д.

Вопросы для повторения:

- 1. Фауно-генетический подход к фаунистическому районированию.*
- 2. Царство Нотогея: краткая характеристика подобластей Австралийской области.*
- 3. Царство Неогей: краткая характеристика областей и подобластей.*
- 4. Царство Арктогея: краткая характеристика областей и подобластей.*

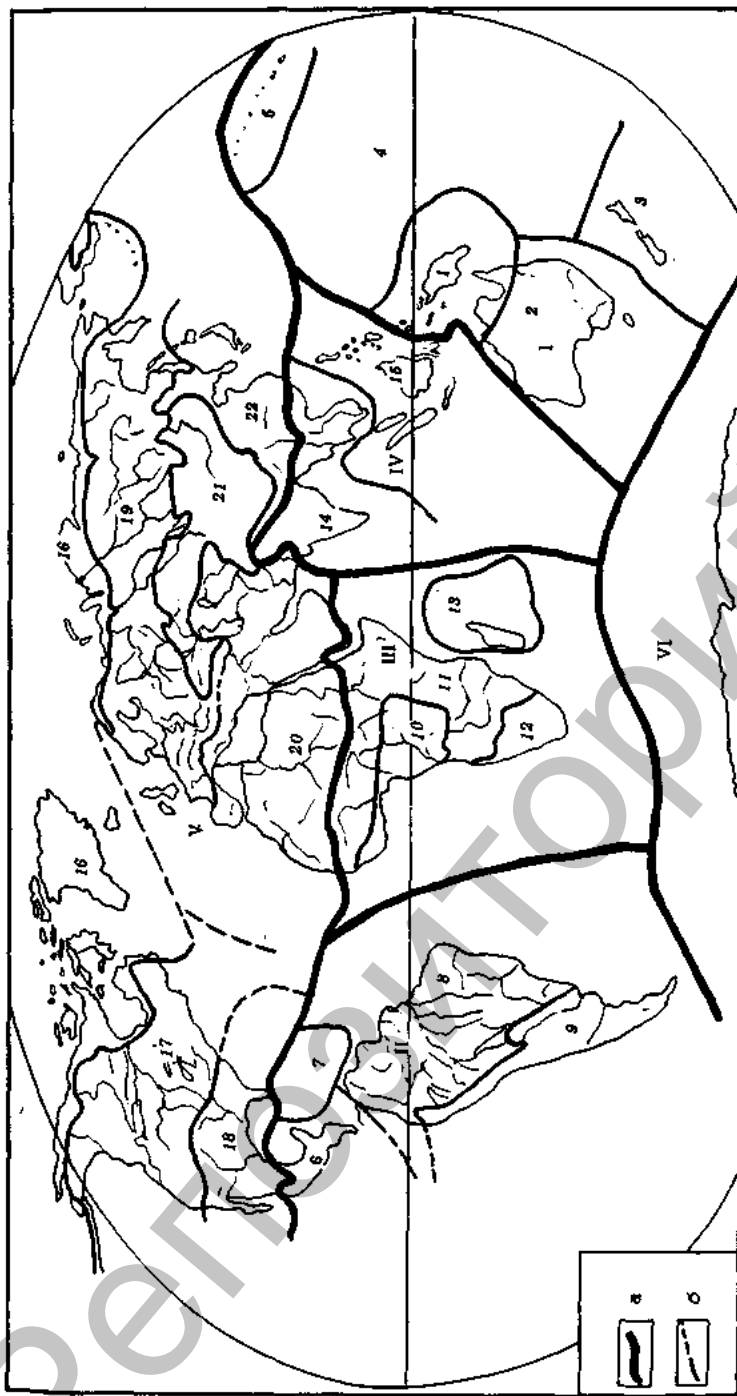


Рис. 5. Фаунистическое деление суши Земного шара (по Гейтнеру, 1936):

Царство Нотогея. I – Австралийская область; подобласти: 1 – Папуаская; 2 – Австралийская; 3 – Новозеландская; 4 – Полинезийская; 5 – Гавайская;

Царство Неогей. II – Неотропическая область; подобласти: 6 – Центральноамериканская; 7 – Антильская (Вест-Индская); 8 – Бразильская; 9 – Чилийская;

Царство Арктогея. III – Эфиопская область; подобласти: 10 – Западно-Африканская; 11 – Восточно-Африканская; 12 – Южно-Африканская; 13 – Мадагаскарская;

IV – Восточная (Индо-Малайская) область; подобласти: 14 – Индийская; 15 – Малайская;

V – Голарктическая область; подобласти: 16 – Арктическая; 17 – Канадская; 18 – Сонорская; 19 – Сонорская; 20 – Средиземноморская; 21 – Центральноазиатская; 22 – Маньчжурско-Китайская;

VI – Антарктическая область;

a – границы областей; б – границы подобластей.

ЛЕКЦИЯ 6

БИОТИЧЕСКИЕ РЕГИОНЫ СУШИ

План

1. *Биотические царства суши.*
2. *Хорология биомов.*
 - а) *Трехмерность хорологии биомов.*
 - б) *Зонобиомы.*
 - в) *Оробиомы и их особенности.*

1. Биотические царства суши. Биотическое районирование суши – задача невероятно трудная, поскольку необходимо одновременно учитывать чрезвычайно богатую флору и фауну континентов во всем многообразии их эволюционных связей. Причем биотическое районирование представляет собой не механическое сложение флористического и фаунистического, хотя биотические регионы могут совпадать с их регионами или иметь в качестве основы одно из них.

Попытки создания системы биотических регионов суши были предприняты в 1978 г. П.Г. Второвым и Н.Н. Дроздовым. В предложенной ими схеме районирования высшей таксономической единицей является биофилотическое царство, подразделяемое на области, а само районирование получило название биофилотического, или **флористико-фаунистического**. Корнем «фил» (от греч. *phylon* – племя, род, вид) подчеркивается, что комплекс видов организмов, входящих в тот или иной регион, есть результат длительного исторического развития как их самих, так и занимаемой ими территории. Биотическое подразделение суши основано на ее флоре и фауне и совершенно не учитывает растительный покров и животное население.

Биоты царств, расположенных в экваториальных и тропических широтах земного шара, имеют не только более сложную структуру и более насыщенный видовой состав, но и самую длительную историю формирования. Это позволило П.Г. Второву и Н.Н. Дроздову предложить следующий «генеалогический ряд» царств от наиболее древних к молодым: **Ориентальное, Эфиопское, Мадагаскарское, Капское, Австралийское, Антарктическое, Неотропическое, Неарктическое, Палеарктическое.**

1. Ориентальное царство. За некоторым исключением (восточная оконечность Аравийского полуострова, острова Тимор и Сумба, а также тихоокеанские) оно соответствует Восточной фаунистической области, границы которой проходят несколько севернее.

В состав царств входят **четыре** области: Индийская, Индокитайская, Малайская и Тихоокеанская.

2. Эфиопское, или Афро-Переднеазиатское, царство. В целом его биотические области соответствуют флористическому районированию материковой Африки.

Царство образуют **четыре** области: Суданская (флористическая Судано-Замбезийская), Конголезская (Гвинео-Конголезская), Калахари-Намибская (Карру-Намиба) и Атлантическая (острова Святой Елены и Вознесения).

3. Мадагаскарское царство. Оно занимает острова Мадагаскар и сопредельные с ним. Своеобразие биоты определяется уникальностью одноименных флористической области и фаунистической подобласти.

Царство на области не делится.

4. Капское царство. Оно находится в тех же границах, что и Капское флористическое царство с его эндемичной уникальностью.

5. Австралийское царство. По своей территории – это царство больше, чем одноименное флористическое царство, но меньше, чем фаунистическая область. Кроме континента оно включает крупные острова Сулавеси и Новую Гвинею, во флоре и особенно в фауне которых прослеживаются австралийские корни, а также острова Соломоновы, Фиджи, Новые Гибриды, Самоа и Новая Каледония. По сравнению с фаунистическим царством в биотическое не входят Новая Зеландия и тихоокеанские острова, кроме названных.

Австралийское биотическое царство подразделяется на **четыре** области: Материковую, Новогвинейскую, Фиджийскую и Новокаледонскую.

6. Антарктическое царство. Его границы близки к границам флористического Голантарктического царства. Вся его территория, несмотря на разобщенность отдельных частей, представляет собой осколки некогда единого материка Гондваны.

Выделяются **четыре** области: Магелланова, Хуан-Фернандесская, Циркумполярная и Новозеландская, которые в значительной степени соответствуют флористическим областям.

7. Неотропическое царство. Оно почти соответствует одноименному флористическому царству и распадается на пять областей: Карибскую, Гвианскую, Амазонскую, Южно-Бразильскую (Бразильскую) и Андийскую.

8. Неарктическое царство. По своим границам и количеству областей оно также соответствует территории Голарктического флористического царства, относящейся к Северной Америке. Выделенные области (Канадская, Миссисипская, Кордильерская и Сонорская) полностью отражают флористическое районирование Северо-Американского континента.

9. Палеарктическое царство. Данное царство соотносится с евразийской и североафриканской частью флористического Голарктического царства. Евразийская часть флористической Циркумбореальной области разделена на две биотические: Европейскую и Ангарскую: в последней неарктический элемент биоты выражен сильнее. Граница между ними проходит по Енисею. Биотическое районирование остальной Палеарктики в основном повторяет флористическое. Только вместо единой флористической Ирано-Туранской области выделены две биотические – Ирано-Туранская и Центральноазиатская (как в зоогеографическом районировании). Средиземноморская, Сахаро-Синдская и Восточно-Азиатская завершают перечень областей Палеарктического царства.

В отличие от П.Г. Второва и Н.Н. Дроздова, которые подчеркивают различия фаун Палеарктики и Неарктики, А.Г. Воронов (1987) считает Голарктическое царство единым.

В заключение подчеркнем, что предложенное биотическое подразделение суши представляет собой **первый опыт** таких сложных научных обобщений накопленной информации о флоре и фауне конкретных территорий и суши в целом.

2. Хорология биомов.

а) Трехмерность хорологии биомов. Биомом называется вся совокупность видов животных и растений (флоры и фауны) какой-либо зоны, региона и т.д. Различают биомы зон, гор, акваторий и т.д.

1. Первая ось, вдоль которой изменяется состав биомов – от экватора к полюсам, и вдоль этой оси изменяется зональность. Физической основой широтной зональности является температурная поясность. То есть, можно в разных термических диапазонах выделить экваториальный пояс, а затем по обе стороны от него субэкваториальные, умеренные и т.д. вплоть до арктического или антарктического. Например, на карте температур июля изотермы сменяют друг друга от экватора к полюсам.

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

2. Вторая ось проходит от окраины к центру континентов. Вдоль этой оси реализуется другая закономерность – региональность (провинциальность). Так, на карте осадков видно нарушение строгой зональности: ассиметрию в распространении осадков. Это связано с рельефом, континентальностью климата. Контуры осадков распространяются концентрически или меридиально (С. Америка). Не будь этой закономерности (региональности) изотермы бы шли строго по параллелям, чего не происходит. На карте растительности зон Земли прослеживаются также обе закономерности: зональность и региональность.

3. Третья ось изменений направлена снизу вверх в горах. На каждые 100 метров подъема среднегодовые температуры падают на 0,5–1°C. Эта величина называется аэродинамический градиент, вдоль которого реализуется высотная поясность.

б) Зонобиомы. Зонобиом – это совокупность экосистем крупнейшего ранга с единым зональным климатом. Зонобиомы формируются не на всем пространстве зоны, а лишь на плоских водораздельных участках, где атмосферное увлажнение, смыв и намыв почв ослаблены, а влияние грунтовых вод не сказывается. Такие участки называются **плакорными** (равнина, плоскость). Границы зонобиомов определяются многими физико-географическими и биологическими показателями, которые суммарно лучше представить спектром жизненных форм. Каждой зоне свойственен свой спектр, что позволяет отделить один зонобиом от другого.

Одним из основных понятий в физической географии является природная зона. **Природные зоны** – это крупные подразделения географической оболочки Земли, закономерно и в определенном порядке сменяющие друг друга в зависимости от климатических факторов, главным образом от соотношения тепла и влаги. Смена зон происходит в меридиональном направлении, от полюсов к экватору.

В каждой зоне составляющие ее природные компоненты, прежде всего климат, почвы, сообщества растений и животных (биоценозы), имеют типичные особенности. Для сообществ климатические и почвенные условия в пределах зоны являются зональными экологическими факторами. Названия зонам обычно даются по растительности, поскольку растительность, как отмечалось, служит ведущим компонентом биоценоза.

Зонобиомы внутренне неоднородны. Северная часть должна отличаться от южной. Мы называем их подзонами, а по классификации Г. Вольтера – это субзонобиомы. Переходные полосы между зонобиомами – **зоноэкотоны**. (существуют и другие экотоны более мелкие – от леса к лугу). Наличие зоноэкотонов, а зональных, интразональных и экстразональных сообществ усиливает пестроту зонобиомов суши. Различают **ряд сообществ**:

- зональные сообщества – формируют свою зону (леса, саванны);
- а зональные сообщества не формируют своей зоны, но присутствуют во всех зонах (луга, болота);
- интразональные сообщества не формируют своей зоны, но присутствуют в некоторых зонах (солончаковая растительность);
- экстразональные сообщества, формируя свою зону, находятся в пределах смежной, «чужой» зоны (степи среди тайги, саванна среди влажного тропического леса).

в) Оробиомы – это биомы гор. Они расположены вдоль вертикальной оси – по высотному (и термическому) градиенту в горах. Эта закономерность называется **высотной поясностью**.

На низшей таксономической ступени находятся биомы отдельных высотных поясов. Поскольку и зональность и высотная поясность связаны с температурным градиентом, можно было бы ожидать, что последовательность снизу вверх (и содержание оробиомов) должна повторять последовательность с юга на север (и содержание зонобиомов). В действительности это происходит редко, ввиду ряда особенностей оробиомов.

Особенности оробиомов

1. Существуют такие типы растительности, которые встречаются только в горах, а на равнинах отсутствуют (колючетравья, пуна, тола).

2. В массивных горных странах существуют (по отношению к влажным воздушным массам) внешние или наветренные и внутренние или подветренные хребты, на которых набор поясов различен.

Состав и высотное положение оробиомов, таким образом, зависят и от аридности климата. Чем суше (а также теплее и континентальнее) климат, тем больше сдвинуты вверх границы высотных поясов. Эта зависимость приводит к ассиметрии поясности. Внешние горы, обращенные в сторону влажных воздушных масс, с гумидным климатом могут иметь совершенно иной набор поясов, чем внутренние (аридные). В таком случае на пути влажных воздушных масс должен находиться некий климатораздел (ороклиматический рубеж).

3. На склонах разной экспозиции могут быть представлены пояса различных биомов. Следовательно, ассиметрия поясности проявляется и на склонах разной экспозиции, а значит разного уровня прогрева, испаряемости и т.д. Поясная ассиметрия способствует лучшей экологической изоляции популяции: на разных склонах одного хребта могут появиться фенологические расы одного вида или его альбиносные расы.

4. Горные системы имеют свою историю становления типов растительности.

5. В горах создается своя специфическая среда, не похожая на зональную.

Изоляции популяций способствуют и границы высотных поясов, в связи с чем в горах наблюдается проявление поясного викаризма: генетически близкие виды замещают друг друга по высотному профилю на разных высотах. В результате поясной изоляции в горах эндемизм всегда выше, чем на прилегающих равнинах. Отмечается большее разнообразие видов.

6. Ввиду повышенного ультрафиолетового излучения в горах много видов, имеющих мутации.

7. Протяженность природных зон гораздо больше, чем поясов в горах.

В итоге полного соответствия между зональностью и высотной поясностью обычно не наблюдается.

Состав и высотное положение поясов в горах зависят от **нескольких факторов.**

1. От положения горной системы в координатах **широтных зон.** Эта зависимость может быть прямой: чем ближе к экватору горная система, тем сложнее набор высотных поясов.

2. Зависимость от степени **континентальности** климата, а следовательно, от положения гор на окраине или в глубине континента. В этом ряду (от окраины к центру континентов) можно обособить три класса поясности:

– океанический – лесной пояс начинается снизу;

– континентальный – лесной пояс располагается в средней части горного профиля;

– ультраконтинентальный – лесного пояса вообще нет.

В соответствии с таким положением лесного пояса на высотном профиле различаются подлесные и надлесные пояса. Насыщение их сообществами зависит от положения горной системы в зонально-региональном ряду.

Подлесные пояса могут быть пустынными (Анды), эфемерными (Западный Тянь-Шань), степными (горы Южной Сибири) и т.д.

Надлесные – луговыми (Альпы), горно-тундровыми (Северный Урал), горно-степными (Туркестанский хребет), горно-пустынными (Тибет, Памир).

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

Таким образом, мы рассмотрели ряд вопросов хронологии биомов.

Вопросы для повторения:

1. *Флористико-фаунистическое районирование и биотические царства суши.*

2. *Биом, трехмерность хронологии биомов.*

3. *Оробиомы и их особенности.*

4. *Состав и высотное положение поясов в горах.*

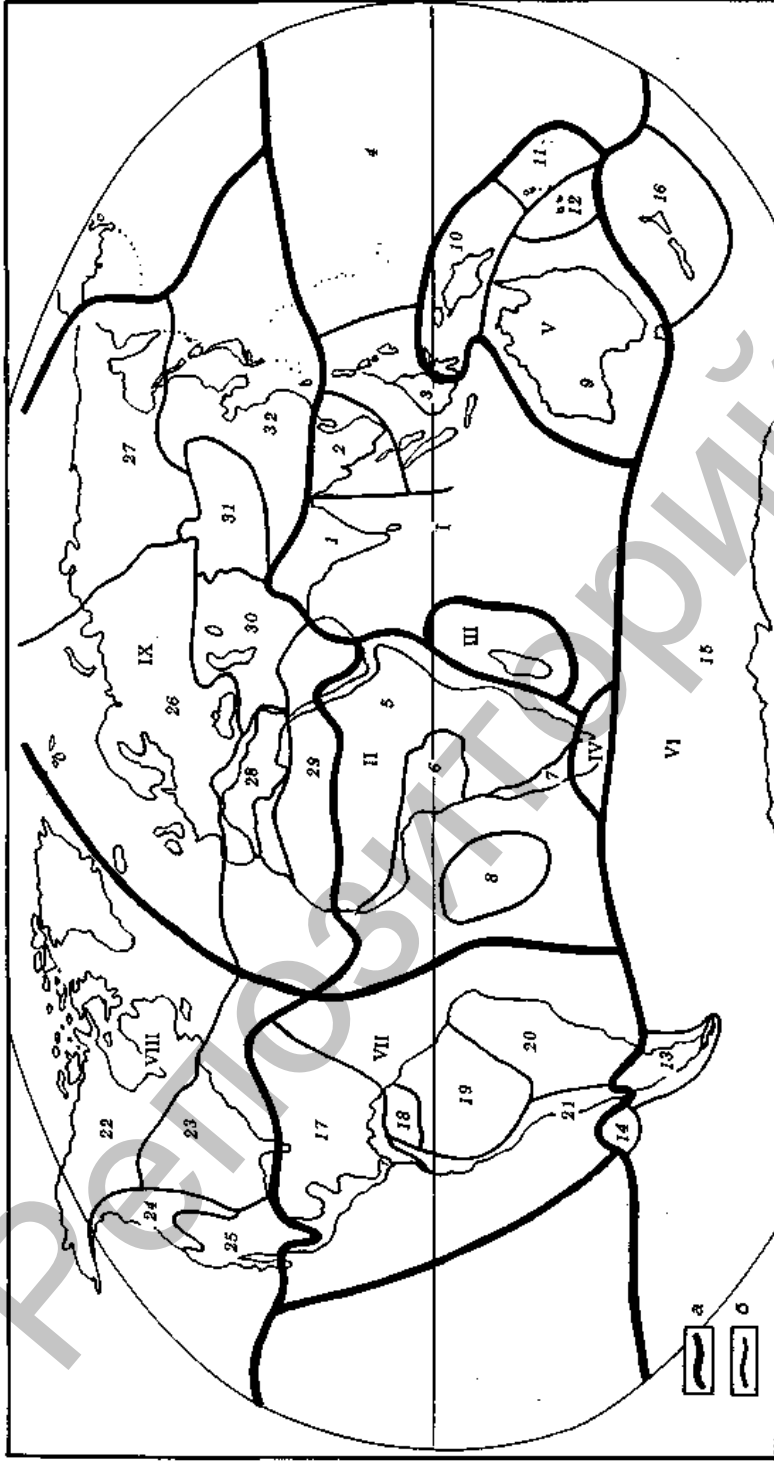


Рис 6. Биотические регионы суши (по Второву, Дроздову, 1978):

- I – Ориентальное царство: области: 1 – Индийская; 2 – Индокитайская; 3 – Малайская; 4 – Тихоокеанская.
 II – Эфиопское царство: области: 5 – Суданская; 6 – Конголезская; 7 – Калахари-Намибская; 8 – Атлантийская; 9 – Мадагаскарское царство.
 III – Каспское царство.
 IV – Австралийское царство: области: 9 – Материковая; 10 – Новогвинейская; 11 – Фиджийская; 12 – Новокаледонская.
 V – Антарктическое царство: области: 13 – Магелланова; 14 – Хуан-Фернандесская; 15 – Циркумпольярная; 16 – Новозеландская.
 VI – Неотропическое царство: области: 17 – Карибская; 18 – Гвианская; 19 – Амазонская; 20 – Южно-Бразильская; 21 – Андийская.
 VII – Неарктическое царство: области: 22 – Канадская; 23 – Миссисипская; 24 – Кордильерская; 25 – Сонорская.
 VIII – Палеарктическое царство: области: 26 – Европейская; 27 – Ангарская; 28 – Средиземноморская; 29 – Сахаро-Синдская; 30 – Ирано-Туранская;
 IX – Центральноазиатская; 32 – Восточно-Азиатская.
 а – границы царств; б – границы областей.

ЛЕКЦИЯ 7

Типы биомов суши: тундра

План

1. *Общая характеристика.*
2. *Особенности флоры и фауны.*
3. *Подзоны тундры.*
4. *Оробиомы тундр, биоресурсы и биомасса.*

1. Общая характеристика. Тундра – это безлесный зонобиом с узким слоем жизни, господством экосистем, в котором ведущую роль играют жизненные формы мхов, лишайников, стелющихся или низкорослых кустарников, включая находящиеся с ними в функциональной связи животные организмы. Тундры занимают самое северное положение на материках и островах Северного полушария. В южных полярных широтах формируются аналоги тундр, но там из-за сложных очертаний материков и разного их широтного положения тундры не формируют единой зоны и находятся преимущественно на островах (аналоги тундр). Севернее тундр располагаются лишь полярные пустыни. Их принадлежность к биомам оспаривается из-за крайней недоразвитости. Южнее тундр идет подзона (зоноэктон) лесотундр. Южная граница тундры проходит по июльской изотерме $+10^{\circ}\text{C}$ и годовой 0°C .

В разных субарктических секторах южную границу тундры формируют разные породы. В Скандинавском секторе – береза бородавчатая, на севере Восточной Европы – ель европейская, в Западной Сибири – лиственница сибирская, а в остальной части Сибири и Д. Востока – лиственница Даурская или Гмелина, на Камчатке – береза Эртмана, а в Америке – ель Мериана.

Климат тундр суров: низкие температуры, короткий вегетационный период, продолжительная зима, малое количество осадков (100–400 мм/год), сильные ветры, маломощный ледяной снеговой покров. Среди внешних факторов следует отметить: полярный день и ночь, требующие особых адаптаций организмов, высокая доля ультрафиолетовой радиации.

Почвы тундр формируются в условиях вечной мерзлоты. Зональный тип почв – **тундровые глеевые**, образование которых связано с переувлажнением почвенного слоя из-за слабой испаряемости, невозможности глубокой фильтрации при мерзлоте, слабой аэрацией и закисными процессами. Эти почвы слабо насыщены органикой, маломощны, малопродуктивны, так как мерзлота летом протаивает всего на 30–150 см. Встречаются и примитивные **полигональные грунты**, формирующиеся в условиях снежной коррозии. При избыточном застойном увлажнении в замкнутых понижениях происходит накопле-

ние торфа и формируются **гидроморфные торфяно-болотные почвы**, очень распространенные в тундрах. Пестроту почвенного покрова усиливает также засоление приморской полосы.

Рельеф тундры **равнинный**, но геоморфологическое разнообразие создают **останцовые горы**, проявления термокарста, дающие просадки при неравномерном протаивании мерзлоты, а также мерзлотное **вспучивание**. Плоские понижения летом заполняются водой, поэтому в тундре всегда много **мелководных озер**, хотя встречаются и крупные озера тектонического происхождения.

Генезис (происхождение тундр). Наблюдаемая сегодня адаптация тундровых растений выработалась задолго до оформления самой зоны тундр, так как такие адаптации требуют длительной эволюции. Известно, что тундры существуют с плейстоцена, в современных зональных границах они восстановились всего 10–12 тыс. лет тому назад. Поэтому существуют следующие **гипотезы происхождения**: за счет высокогорной тундровой флоры; бореальной флоры; флоры окраинно-ледниковых степей; частично доледниковых флор.

2. Особенности флоры и фауны. Безлесье – это отличительная зональная черта тундр. Среди главных **причин безлесья** тундры указывают следующие: низкие температуры; вечная мерзлота; сильные ветры, а значит, высокая транспирация; физиологическая сухость – высокий расход на транспирацию при слабом усвоении холодной воды корнями высокоствольных растений (деревья гибнут от дефицита влаги, тогда как у низких растений проводящий аппарат справляется с подачей воды, хотя ксероморфоз наблюдается почти у всех тундровых растений); бедность азотного питания или пейноморфоз (при недостатке азота у растений нарушается воднорегуляторный механизм, что приводит к гибели деревьев).

Адаптации растений (особенности флоры)

1. Отсутствие однолетников (кроме некоторых сорных растений – мокрица), господствуют многолетники.

2. Из цветковых растений господствуют мелкие кустарнички:

а) вечнозеленые: к моменту таяния снегов у них готова система органов ассимиляции (брусника, куропаточья трава);

б) летнезеленые: к моменту таяния снегов имеют систему ветвей, хотя и без листьев (карликовые березы, ивы).

3. Ксероморфоз листьев: кожистые, плоские или узкие верескового типа из-за физиологической сухости, недостатка воды и азота.

4. Почти нет растений с клубнями, луковицами, корневищами (геофитов). Если есть, то расположены неглубоко и на непромерзающих склонах речных долин.

5. Формы растений:

а) шпалерные – тянутся по поверхности почвы, поднимая вверх листья (ива полярная, сетчатая);

б) растения-подушки (крупка, камнеломка);

в) карликовые формы имеют многие виды, которые в обычных условиях достигают больших размеров (ива пушистая – 20 см).

6. Корни растений сосредоточены в поверхностных горизонтах, что связано с низкой температурой почвы и постоянным движением грунтов.

7. Высокая морозоустойчивость. Цветущая ложечная трава выдерживает – 46°C, тогда как физиологический стресс наступает при –50°C.

8. Безлесье, так как между испарением воды и поступлением ее в корни деревьев существует разрыв зимой и весной (испарение сильнее на непокрытых снегом растениях, а поступления воды почти нет).

9. Сроки цветения различных видов растений сближены, так как у них короткий вегетационный период (цветут почти все виды сразу).

10. Цветки яркие, с неглубоким расположением нектарников, открытым венчиком, опыляются часто двукрылыми, шмелями (бобовые). Цветки существуют недолго: морошка 2 суток, так как шансов на опыление насекомыми мало (ветры, заморозки).

11. Доминирует вегетативное размножение, реже цветки опыляются ветром и насекомыми.

12. Долголетие тундровых растений позволяет «дождаться» благоприятного сезона для генеративного размножения. Ива арктическая живет 200 лет, багульник 100 лет, береза карликовая 80 лет.

13. Каротинизация листьев (желтоватый оттенок), так как необходимо отражение избытка ультрафиолетовой радиации.

Слой жизни, объединяющий в сообществе все подземные и наземные ярусы, в тундре очень узкий – до 1 м.

Адаптации животных (особенности фауны)

1. Резко выражены различия в составе летнего и зимнего населения. Зимой в тундре остаются лемминги, некоторые полевки, северный олень, тундровая куропатка. Летом воздействие животных не так сконцентрировано и не так заметно, как зимой.

2. У некоторых северных птиц большие размеры кладок, чем у родственных видов южнее. Отмечен также более интенсивный рост птенцов (большой световой день и возможность выкармливания). Летом встречаются гуси, утки, казарки, лебеди, белые куропатки, воробьиные.

3. Из насекомых преобладают двукрылые: комары, мошки и др. Насекомые и другие беспозвоночные населяют подстилку и верхний торфяной горизонт почвы.

4. Правило Бергмана: при перемещении от полюсов к экватору размеры теплокровных животных уменьшаются, а холоднокровных –

увеличиваются. При укрупнении размеров объем увеличивается быстрее (и теплопродукция), чем поверхность тела. Кроме того, половая зрелость наступает позже, чем на юге, поэтому животные приступают к размножению, достигнув больших размеров, чем южные сородичи.

5. Правило Аллена: при перемещении от полюсов к экватору у родственных видов происходит увеличение выступающих частей тела (ушей и хвостов). Это связано с уменьшением теплоотдачи через капилляры в ушных раковинах северных видов.

6. Мало зерноядных птиц, так как непродуктивны растения, дающие семена. Корм для птиц и млекопитающих – это зеленая масса растений, кора и листья кустарничков, ягоды, лишайники (ягель). Рост их замедлен, поэтому олени оставляют пастбища надолго, совершая миграции.

7. Миграции: сезонные (гуси), пищевые поперек зоны (олени, лемминги, полярные совы).

8. Хорошо развит меховой, перьевой покровы, а также подкожный жир у птиц и млекопитающих.

9. Велика роль леммингов в переработке зеленой массы, а их ходы занимают до 20% площади тундры. Рост их численности повторяется через 3–4 года. Один лемминг за год съедает 50 кг фитомассы.

10. В тундре нет рептилий и пресмыкающихся.

11. Приморские адаптации:

– гнездование питающихся рыбой птиц на неприступных для хищников скалах (птичьи базары);

– жизнь ластоногих на льдинах возле прорубей;

– круглогодично активный образ жизни белого медведя в прибрежной зоне или во льдах океана.

В экосистемах тундры доминируют фитофаги: лемминги, водоплавающие птицы, олени, зайцы, овцебыки, которые служат пищей зоофагам (совы, песцы). Определенную роль играют и беспозвоночные, живущие в отмирающей органической массе. В целом это хрупкие экосистемы с немногочисленными пищевыми связями.

3. Подзоны тундры. По тепловому градиенту с севера на юг происходит постепенное изменение состава и структуры тундровых биомов. К югу нарастает роль сначала кустарников, а затем, при переходе к лесной зоне, и деревьев. Выделяют несколько подзон зонобиома тундры.

Полярные пустыни. Полярные пустыни – это еще не сложившийся зонобиом с начальной стадией зарастания полигональных грунтов. При их зарастании сначала (на Крайнем Севере) появляются лишайники, а южнее – отдельные представители разнотравья. Диагностический признак подзоны – **отсутствие мхов**. Нет и сообществ, так

как не сложилась их структура. Отсутствуют оседлые животные, нет насекомых-кровососов, зато вдоль скалистых берегов океана встречаются **птичьи базары**.

Подзона пятнистой (арктической) тундры. Диагностическим признаком подзоны является **несомкнутость растительного (разнотравно-мохового) покрова**. На севере ее проективное покрытие равно 40%, а к югу уже достигает 95%. Кустарников еще нет и почти нет сфагновых мхов. **Формирование пятнистой тундры** происходит следующим образом. При мерзлотном вспучивании образуются бугры с линзами льда внутри. Снежная коррозия как бы срезает дернину с такого бугра, и суглинистая глеевая почва оголяется. Образуется незаросшее пятно. Оно может увеличиваться при всплывании почв, излиянии их на дернину.

Флора. Основу растительности составляют лишайники и зеленые мхи, с которыми ассоциируется разнотравье (куропаточья трава, полярный мак, камнеломка). Приобретают заметную роль осоки и злаки (лисохвост альпийский, щучка альпийская). К югу появляются полярная ива, костяника, морошка, брусника, багульник. Все это складывается в пестрые растительные ассоциации. В замкнутых западинах встречаются болотистые пушицевые и осоковые тундры, по окраинам которых обычны торфяные бугры – это проявление термокарста. Болотистые тундры могут иметь и **мочажинную структуру**.

Мочажины зоогенны. Лемминги проделывают в травостоях ходы, сгрызая траву. При постоянном росте резцов лемминги вынуждены постоянно что-то грызть, чтобы стачивать их. Если уклон местности слабый, сгрызенное леммингами сено сносится вниз и складывается валками поперек склона. Постепенно сено полуразлагается и формируются торфяные мочажины. Лемминговые ходы иногда служат начальной стадией образования морозобойных трещин, что иногда образует полигональную структуру.

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

Фауна. Издалека видны тундровые куропатки, имеющие белое оперение. Поскольку лемминги и куропатки составляют основу питания мелких хищников, тут же находятся белые полярные совы, в рацион которых входят также воробьи-пуночки, детеныши песцов. Чем больше леммингов, тем больше сов и песцов. Крупных животных обычно нет. Изредка встречаются северные олени, да вдоль морского побережья попадают белые медведи, связанные пищевой цепью с рыбами и ластоногими. Тут же на побережье обитает множество птиц:

чайки, кайры и др. Все они питаются рыбой и гнездятся у океана, часто формируя птичьи базары.

В течение 3–5 недель арктическая тундра в фенологическом смысле живет очень интенсивно, но все быстро сменяется покоем при наступлении холодов. Уже в августе начинаются заморозки и снегопады, а затем короткая осень переходит в длинную зиму с полярной ночью.

Подзона типичной (субарктической) тундры

Флора. Это кустарниковые тундры (в Европе от Кольского п-ва до р. Лена). Над моховым и злаково-разнотравным ярусом формируется ярус кустарников. Появляются также березы: карликовая, растопыренная, Миддендорфа, ивы: стелющаяся, лапландская, багульник, местами (Приберингийские тундры) – кедровый и ольховый стланик, много кустарничков: брусника, морошка, черника, клюква, голубика. Кустарниковые тундры обычно располагаются в глубине континента, где ветры слабее, суммы осадков повыше и средние температуры лета достигают 10°C. Мерзлота протаивает до 150 см. Чем южнее, тем теплее и важнее роль кустарников в растительных сообществах. Иногда **кустарниковый ярус** бывает сплошным, корни густо пронизывают моховой покров, как бы связывая его, местами формируется настоящая дернина. Характерны в сообществах и **грибы**, причем их привязанность сохраняется и подберезовик растет именно под кустарниковыми березами, а иногда и над ними, если береза стелющаяся. В изобилии появляются **сфагновые мхи**, которых не было в предыдущей подзоне. Иногда, особенно на щебнистых местах, моховый ярус заменяется лишайниковым (Ямальские, Гыданские, Аляскинские, Лабрадорские тундры). **Травостой** становится богаче, появляются кислицы, щавель, валерьяна, а на олуговелых участках – лютики, лапчатка, осоки, луговые злаки.

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

Зимуют в тундре лишь лемминги, песцы и полярные совы, остальные виды на зиму откочевывают или улетают на юг. Некоторые (белая куропатка, северный олень, ласка, горноста́й) одинаково свойственны как тундре, так и таежной зоне.

Максимальное воздействие на растительный покров оказывают следующие виды.

а) лемминги, каждый из которых за год съедает или сгрызает до 50 кг фитомассы. Когда популяция лемминга слишком велика, животные начинают миграцию огромным потоком в десятки миллионов экземпляров. Вдоль траектории такой миграции растительность изрядно потравлена.

б) северный олень оказывает меньшее воздействие на растительность, да и осталось его сравнительно мало (в 60-е годы 70 экз. на 100 км²). Так как олень питается ягелем (лишайник кладония), растущим медленно, то ягельники быстро истощаются, а олени вынуждены кочевать. Так как олени скусывают молодые побеги деревьев, лес проникает из тайги на север медленнее, чем мог бы, а местами уже отступает к югу. В целом наблюдается бореализация тундры.

в) на травостой влияют и водоплавающие птицы, особенно гуси, которые возле озер изрядно стравливают растительность.

Подзона лесотундры (зоноэктон). Лесотундру иногда называют зоноэктоном, а иногда подзоной. Она начинается там, где **деревья** выходят на плакор, водоразделы. Здесь существует два типа растительности – тундровая и лесная. Переход от одного к другому постепенный. Сначала на плакоре появляются отдельные деревья, низкие, кривые, с флагообразной формой кроны. Южнее они сливаются в островные сообщества, еще южнее появляется размытая, мозаичная, но уже сплошная граница хвойного леса. Иногда проводится еще и экономическая граница леса, южнее которой возможна деловая рубка леса. Подзона лесотундры несплошная. Там, где тундра соприкасается с горами таежной зоны, происходит резкий переход от равнинных тундр к горной тайге (С-В Сибирь, Аляска).

Переходный характер лесотундр проявляется в том, что разреженный древесный ярус просто накладывается на тундровый. Даже южнее, где формируются уже самостоятельные таежные сообщества, в нижних ярусах еще долго присутствуют тундровые виды (в Карелии ельники с ярусами карликовой березы). Лесотундра теплее тундры: средняя температура июля до 12°C, больше выпадает осадков (до 450 мм в год), глубже протаивает мерзлота. Рост тепла к югу определяет весь характер биоты лесотундр. Лесные сообщества с редколесьями занимают в середине подзоны 30% площадей, тундровый комплекс 10%, а 60% площади приходится на азональные болота и луга. При таком соотношении назвать лесотундру самостоятельным зонобиомом трудно.

Флора и фауна имеет свои особенности. В лесотундре уже проявляется многоярусность сообществ, обогащается состав древесных пород: помимо берез и ив в состав биоценозов входят ель, лиственница, ольха, кедр и др. Древесный ярус всегда разрежен, зато кустарнико-

вый выражен четко и включает много видов. Среди животного населения больше таежных видов: бурый медведь, россомаха, ласка. Меньше становится песцов, полярных сов, водоплавающей птицы, окончательно исчезают приокеанические птицы и животные. Возрастает роль гнуса.

4. Оробиомы тундр. Оробиомы – это биомы гор. Примерно 25% площади зоны тундр (вместе с лесотундрой) занято горами. Высотно-поясной спектр гор тундровой зоны предельно примитивен. Поясная колонка начинается внизу либо с **равнинной тундры** и тогда она на склонах переходит в **горную тундру**, а в верхних ярусах в **гольцы** (начальная стадия зарастания рухляка); либо с лесотундры или с северной тайги и тогда горные тундры по верхним ярусам хребтов выдвигаются далеко к югу от границы тундровой зоны (по Уралу, горам С-В Сибири, Дальнего Востока и Аляски). Встречаются горные тундры и далеко от границ зоны в качестве пояса-изолянта в Скалистых горах Аляски, в горах Сибири и Урала.

Поскольку гольцы нельзя считать сформировавшимся биомом, рассмотрим единственный оробиом этой зоны – **горные тундры**. Сообщества горных тундр сложены в основном типичными тундровыми видами. Сукцессии растительности приводят к **поэтапному** заращиванию обломочного материала гор.

1. Накипные лишайники с редким участием сосудистых растений: овсяница, куропаточья трава.
2. Листоватые и кустистые лишайники.
3. Кустарники и мхи: зеленые мхи, багульник, черника.
4. Кустарниковые, с карликовыми березами и ивами и травяно-моховые горные тундры (осоки, ситники).

Эти сукцессии напоминают равнинные тундровые. В других горных районах меняется лишь состав травяного и кустарникового ярусов: вместо карликовой березы появляются другие ее виды, кедровый стланик и т.д. Аналогичные сукцессии, вероятно, наблюдаются и в южных аналогах горных тундр архипелага Огненная Земля, но представлены другими эдификаторами.

Биомасса. В тундрах и лесотундрах биомасса нарастает с севера на юг, от подзоны к подзоне довольно резко. Средние величины биомассы следующие: в арктической тундре фитомасса составляет 5 т/га (70–75% корни), в кустарниковой (субарктической) – 25 т/га, в лесотундре – 40–45 т/га (22% корни). Прирост очень низок: в тундрах за год за вычетом опада прирост равен 0,05–0,1 т/га, лесотундре – до 0,3 т/га. В Канадской тундре показатели выше из-за меньшей континентальности климата. Зоомасса составляет даже для травяно-кустарниково-моховой тундры всего 0,012 т/га.

Биологические ресурсы

1. Фитомасса используется под пастбища для оленей. Кормовые ресурсы тундр Евразии практически исчерпаны. (327 млн га на 2,280 тыс. голов скота).

2. Лесные ресурсы отсутствуют, так как леса малопродуктивны (лиственница за 300 лет вырастает на 8–12 м).

3. Запас пищевых растений значителен: брусника, голубика, черника (0,4 т/га), грибы (до 0,07 т/га). В Канаде и Финляндии, пользуясь агротехникой, в лесотундрах выращивают клюкву, дающую огромный доход.

4. Животные ресурсы – пушнина. Добывают песца, горностая, а в Канаде норку и ондатру. Мясо северного оленя, шкура, рога (панты) (используются в медицине для получения тонизирующего вещества пантокрин); овцебык дает мясо и шерсть в Канаде (интродуцирован на Таймыр).

5. Промысловые птицы являются охотничьим ресурсом (25 млн птиц на территории бывшего СССР), но орнитофауна обедняется. Исчезли лебеди, в 5 раз меньше гусей и уток.

6. Рыбные ресурсы рек, озер и шельфовых акваторий Арктики так же широко используются (там есть и ластоногие, но к зообиому тундр имеют косвенное отношение).

Таким образом, подводя итог, отметим следующее. Экосистемы тундр и лесотундр очень **хрупки**. Это связано с малым количеством вещества и энергии, вовлекаемых в круговорот, отсюда нарушение функций даже при слабых антропогенных воздействиях, низкая сопротивляемость, низкие восстановительные способности. Освоение Севера приводит к физическим деформациям, химическому и тепловому загрязнению экосистем, гибели видов и сообществ. Поэтому нужна экологически грамотная стратегия освоения Севера: создание охраняемых территорий, технологий охраны почв и т.д. Канда-лакшского и Таймырского заповедников недостаточно, их должно быть до 14 (для Евразии и С. Америки).

Вопросы для повторения:

1. *Причины безлесья тундры.*
2. *Общая характеристика биома тундры: климат, почва, генезис.*
3. *Адаптации тундровых растений.*
4. *Адаптации животных тундры.*
5. *Общая характеристика подзон тундры.*
6. *Оробиомы тундры.*
7. *Биоресурсы тундры и их запасы.*

ЛЕКЦИЯ 8

ТИПЫ БИОМОВ СУШИ: ХВОЙНЫЕ И ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА

План

1. Зонобиом хвойных лесов.
 - а) Общая характеристика.
 - б) Структура биома.
 - в) Состав биоты.
 - г) Оробиомы, биомасса и биоресурсы.
2. Зоноэктон смешанных лесов.
3. Зонобиом широколиственных лесов.
 - а) Общая характеристика.
 - б) Оробиомы, биомасса, биоресурсы.

1. Зонобиом хвойных лесов.

а) Общая характеристика. Леса – это экосистемы с господством древесной жизненной формы. Во внетропическую группу попадают леса умеренного пояса. Экологически они неравноценны. Выделяются хвойные (таежные) леса, растущие при холодно-умеренном климате – это **бореальные** леса, а также летнезеленые леса, растущие в условиях типично умеренного климата с коротким морозным периодом – это **широколиственные** леса. Обе экологические группы лесов относятся к разным зонобиомам. Между хвойными и широколиственными лесами располагается зоноэктон **смешанных** лесов, где содоминируют как хвойные, так и широколиственные породы.

Бореальные леса земного шара в отечественной литературе называют таежными. Они занимают обширные пространства С. Америки и Евразии с холодно-умеренным климатом, подзолистыми почвами и абсолютным господством хвойных древесных пород.

Гипотезы происхождения (генезис)

1. Происхождение биоты бореальных лесов связано с неогеновыми поясными (кайнозойская эра) **темнохвойными лесами гор Азии и Сибири**. В позднем плиоцене при похолодании эти поясные леса спустились на равнины и быстро заняли обширные пространства Сибири и части Русской равнины, где из-за большей континентальности климата сократилась роль широколиственных пород.

2. В Западной Европе немалую роль сыграли также **хвойные доледниковые леса**, распространившиеся в плейстоцене (межледниковье) на востоке вместе с широколиственными породами.

Следует также отметить, что в голоцене (четвертичный период) происходила миграция северной границы тайги: она сдвигалась к севе-

ру или к югу иногда на 300 км, а в горах – вверх и вниз на 150–200 м. Относительная молодость умеренно-лесной зоны сказалась на его флоре. Она относительно бедна. Так, в СНГ, занимая до 51% территории, она включает 14,5% видов от общей численности флоры.

Климат. Хорошо выражен морозный период, иногда с очень низкими температурами, разной степенью континентальности климата и широким диапазоном сумм годовых осадков (400–900 мм/год), особенность климата – прохладное лето. Термические условия в пределах зонобиома меняются с юга на север: становится холоднее, снижается испаряемость. В том же направлении меняется и соотношение **темнохвойных** (ель, кедр, пихта) и **светлохвойных** (сосна, лиственница) пород: роль светлохвойных к югу нарастает. Отсюда принятое в отечественной геоботанике деление хвойных лесов на **северную, среднюю и южную тайгу**.

Почвы. Доминируют **подзолы**, что связано с промывным режимом. Однако огромная часть зоны при вечной мерзлоте лишена такого режима и там образуются **мерзлотно-таежные** почвы, а при достаточно высоком увлажнении **дерново-подзолистые** почвы, господствующие на территории Белоруссии и Западной Сибири. При грунтовым увлажнении происходит заболачивание и формируются **торфяно-болотные** почвы. Кроме того, в неплакорных условиях образуются **пойменно-луговые гидроморфные** почвы.

б) Структура биома. В бореальных лесах господствуют деревья, кустарники, многолетние травы, папоротники, мхи, лишайники. На деревья приходится около 20%, на кустарники 37% видов. Господство древесной жизненной формы меняет как облик, так и экологию зонобиома.

Экологические особенности зонобиома

1. Многоярусность лесных сообществ.
2. Подавление верхними ярусами нижних.
3. Расширение слоя жизни до 25 м и более (тундра 25–150 см).
4. Усложнение консорциев (совокупность видов, связанных с одним деревом эдификатором) в экосистемах.
5. Усложнение горизонтальной структуры экосистем.
6. Резкое возрастание фитомассы (по сравнению с лесотундрой) – до 150 т/га, причем 60% фитомассы законсервировано в одревесневших тканях.
7. Возможность гнездования и устройства лежек на деревьях, на земле и под землей.
8. Лесная экосистема создает свой микроклимат (фитоклимат), поглощает 80% солнечной радиации, вместе с тем, отражение солнечной радиации (альбедо) заметно меньше, чем в тундре (10–12%).

9. Усложнены обменные биохимические процессы. Например, аккумуляция и движение кальция происходит в результате ассимиляции, вымывания. Лес представляет собой сложную функционально-целостную экосистему, объединенную пищевыми цепями и круговоротом вещества и энергии.

в) Состав биоты. Состав биоты существенно варьирует от континента к континенту и от региона к региону. Лесообразующие породы реагируют на сумму температур, континентальность климата и на другие показатели, характеризующие биом.

Бореальные леса Северной Америки и Евразии

1. В С. Америке бореальные леса формируют ели: американская, ситхинская; пихты: бальзамическая, белая, Дугласа; сосны: желтая, Веймутова, Банкса; можжевельник: болотный и виргинский; кипарис аляскинский, туя, тсуга, секвойя.

2. В Европе основные лесообразующие породы: ель и лиственница европейские, тис, пихта белая, можжевельник, сосны: обыкновенная, черная и др. Европейские хвойные леса не принято называть тайгой, за исключением корельских и печорских, сложенных кроме европейских и таежными породами. Всюду характерна примесь мелколиственных пород – березы и осины.

3. В Сибири главные лесообразующие породы: лиственница сибирская и Гмелина (Даурская), ель сибирская, сосна обыкновенная и кедровая, кедр и пихта сибирские. Леса из этих пород принято называть **тайгой**, в которой важную роль играют также можжевельники и кедровый стланик. В примеси есть также березы и осины.

4. На Д. Востоке кроме лесообразующих пород (лиственниц Гмелина и камчатской), растет пихта Курильская, ель Саянская, кедровый стланик, березы.

Всюду в бореальных лесах важную роль играют многочисленные **кустарники**: лещина, бересклет, крушина, малина и др. От характера биотопа зависит и участие в экосистемах **трав, мхов и лишайников**. При снижении температуры растет доля лишайников в напочвенном покрове, при росте температур обильнее в нижнем ярусе представлены травы и кустарники, возрастает и **примесь широколиственных** пород; при заболачивании возрастает роль сфагновых мхов и т.д. Все это создает усложненную фитоценотическую картину конкретных биомов бореального леса.

Региональные особенности бореальных лесов

1. Западносибирская тайга (до Енисея) сложена шестью лесообразующими породами: сибирские: пихта, ель, лиственница, кедр и сосна обыкновенная. Сильно заболочена и труднопроходима – это урманная тайга.

2. Среднесибирская тайга (от Енисея до Лены). Доминирует ли-

ственница Гмелина с периферической корневой системой. Тайга мало заболочена и редкостойна.

3. Для Камчатской тайги характерна обильная примесь берез, тополей, рододендронов.

4. Для Приморской тайги характерна примесь амурского винограда, бархатного дерева и других так называемых «манчжурских» видов. На открытых участках много луговой растительности.

5. Европейские бореальные леса, сложены соснами, елями европейской и финской. Они отличаются обилием примесей в древесном ярусе (рябина, клен, ольха, липа и др.) и богатством кустарникового яруса. Эти леса могут быть сильно заболочены. Типы болот самые различные: бугристые в лесотундре, Скандинавско-Карельские островные, грядово-мочажинные болота, верховые, смешенные и низинные. Чем южнее, тем большую роль в заболачивании играет рельеф.

Таким образом, во внетропической Евразии бореальные леса абсолютно господствуют. В СНГ они занимают 78% лесопокрытой площади (с мелколиственными 95%). В Норвегии эти леса занимают 69% территории, в Польше – 83%, в Швеции – 85%.

Фауна. В пределах биома бореальных лесов мало членистоногих в почвенном ярусе, но много насекомых в коре мертвых деревьев. Плотность позвоночных невелика. Встречается благородный олень, лось, лиса, соболь, белка и др. В **Сибирской тайге** олень-марал, бурндук, даурский еж. Богат состав пресноводных **рыб**: омуль, бычки, кета, горбуша, семга и др. В лесах Канады встречается американский лось, олень-карибу, лесной бизон. В бореальных лесах **С. Америки** много зайцев, дикие кролики, северный и белохвостый олени, медведь гризли, рысь, пума, енот, канадский бобр, ондатра.

г) Оробиомы, биомасса и биоресурсы. В пределах зонобиома **оробиомы** бореальных лесов представлены в основном горными лесами. Горная тайга чаще всего расположена южнее зональной границы равнинной тайги и отличается появлением в сообществах некоторых специфических горных видов, хотя древостой обычно сформирован теми же лесообразующими породами, что и на равнине. Выше границы леса **при влажном океаническом климате** располагаются пояса стлаников (Д. Восток, Аляска, Альпы) и горных лугов (Кавказ, Аппалачи). Луговой пояс может существовать и при **континентальном** климате (Алтай, Урал, Саяны). При **резко континентальном** климате луга замещаются горными тундрами или гольцами.

Педобиомы. Для бореальных и смешанных лесов характерны олуговения пойм и широкое заболачивание. Пойменные луга и болота – азональные сообщества, связанные с гидроморфными почвами, что и позволяет рассматривать их как педобиомы.

а) **Луга** представлены травостоями из многолетних мезофитов, среди которых эдификаторами являются лисохвосты, тимофеевки, осоки, двудольные (чина,

клевер, люцерна). Пойменные луга часто закустарены и засорены рудеральным разнотравьем.

б) **Болота** умеренного пояса – это сообщества многолетних травянистых гигрофитов и мезофитов, формирующихся при застойном увлажнении на торфяных почвах. Различают верховые, низинные и переходные болота в зависимости от источника и механизма переувлажнения. В качестве эдификаторов выступают осоки, пушица, камыш, тростник и различные мхи (зеленые, сфагнум). Осушение болот дает как положительные, так и отрицательные результаты (Полесье). Олужование и заболачивание свойственно также и широколиственным лесам, но в меньшей степени.

Биомасса. Суммарная фитомасса в пределах **северной тайги** колеблется от 50 до 150 т/га, в **средней тайге и смешанных лесах** от 150 до 400 т/га. Ежегодный прирост фитомассы равен 40–80 ц/га в тайге, а в смешанных лесах 80–100 ц/га. Прирост зависит от суммы годовых осадков и степени континентальности климата. Например, в среднетаежных лесах З. Сибири – 50 ц/га в год, а в Приморье или Канаде – 80–100 ц/га в год.

Биоресурсы

1. Основным ресурсом является древесина. Запас древесины бореальных лесов Евразии равен 62 млрд м³, а мелколиственных – еще 10 млрд м³. В Канаде запасы древесины равны 24 млрд м³, а в США – 13 млрд м³.

2. Вторым по значимости ресурсом является рыба: омуль, бычки, кета, горбуша, семга, причем ресурсы многих промысловых видов сокращаются.

3. Грибы и ягоды – это значимые ресурсы. Так, в С. Америке клюква дает большой доход государству.

4. Охотничьи ресурсы – дичь, пушнина.

5. Лекарственные растения, используемые в фармакологии.

2. Зонаэотон смешанных лесов. Топография смешанных лесов зависит от ареалогии широколиственных пород: они не выносят континентального климата, но, обладая разной выносливостью к низким температурам, заходят далеко на север. Так, в Европейской России они доходят до устья Невы, на Д. Востоке – до севера Приамурья, а в С. Америке заходят севернее Великих озер. Поскольку все это бореальные территории, то на них формируется смешанный состав древостоев: хвойных и широколиственных (с примесью мелколиственных).

Региональные особенности

1. В Европейской России подзона смешанных лесов быстро сужается к востоку (нарастает континентальность климата), за Урал не заходит и вновь появляется лишь на юге Д. Востока.

2. На Д. Востоке рядом с таежными марями (лесами из даурской лиственницы по сфагновому ковру) встречаются заросли **липы** в смеси с хвойными и примесью амурского винограда, аралии, чубушника (жасмина) и других деревьев и кустарников.

3. В смешанных лесах Канады наряду с многочисленными елями (серая, Энгельмана), пихтами, лиственницами, соснами древостой формируют также осины, **тополя** и многочисленные кустарники (слива, канадский рододендрон).

4. На Тихоокеанском побережье С. Америки, теплом и влажном, формируются уникальные леса из древесных гигантов – ложной тсуги (до 70 м), гигантской туи (до 45 м), пихты любимой с примесью **тополей**.

5. На юге Скандинавии смешанные леса занимают немалое пространство. Состав широколиственных пород там чисто Европейский: **дуб** черешчатый, **клены**.

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

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

Леса Беларуси относятся к экотону смешанных лесов. Постепенность перехода от бореальных лесов к широколиственным сказалась в обособлении на территории республики **трех полос**, которые принято называть подзонами. В действительности это не так. Смешанные леса сами принадлежат к экотону или подзоне, а полосы являются частью подзоны. 1. На севере преобладают дубово-темнохвойные леса (ель европейская, дуб черешчатый). 2. В средней части господствуют грабово-дубово-темнохвойные. 3. На юге растут широколиственно-сосновые леса (граб, бук, сосна). В РБ 34,5% территории занимают леса, из них 23,2% хвойные. В смешанных лесах республики хвойных лесов в 2 раза больше, чем лиственных – 67% лесопокрытой площади.

Фауна. В смешанных лесах представлена множеством млекопитающих, в том числе бореальных видов. Встречаются бобры, зубры, бурундуки и др. Из птиц обитают тетерева, глухари, рябчики, много ворон, воробьев, сорок. Много наземных насекомых, есть клещи, шелкопряды, но рептилий и амфибий мало: ящерицы, гадюки, лягушки, живородящая жаба.

3. Зообиом широколиственных лесов

а) Общая характеристика. Широколиственные леса распространены в Европе до Урала, на Д. Востоке, в США и на юго-востоке Канады. Имеются они также в Гималаях, на Балканах, в Альпах, на

Кавказе и в Турции. В СНГ они занимают лишь 5% лесопокрытой площади. Эти леса сопряжены с районами океанического и умеренно-континентального климата: теплое, влажное лето, не очень холодная относительно непродолжительная зима, отсутствие сильных морозов, достаточно высокий уровень осадков. Структурно леса значительно сложнее бореальных.

Разные широколиственные породы **неодинаково реагируют** на экологические факторы. Дуб черешчатый, например, обитает в относительно широком диапазоне показателей влажности почв (не выносит заболачивания) и их механического состава (не выносит песков). Другие породы более прихотливы: рябина не выносит переувлажненных почв, а черная ольха – сухих и т.д.

Особенности структуры широколиственных лесов

1. Они многоярусны: в наших дубравах насчитывается до 8, в дубравах США – до 12 ярусов.

2. Богаты и травостой этих лесов, хотя в северо-американских широколиственных лесах травостой бывает несколько подавлен верхними ярусами.

3. Древесный ярус выше, чем в бореальных лесах и достигает 30 м и более.

4. Мхи встречаются редко, лишайников нет. Набор жизненных форм вообще иной, чем в бореальных лесах.

5. Леса отличаются большой активностью обменных процессов, так на одном дереве взрослого дуба насчитывается до 25 тыс. листьев. Не меньше листьев и на других широколиственных деревьях. Поэтому очень высоки темпы ассимиляции и накопления органики. Суммарная ассимиляция древесного яруса исчисляется более чем 20 т/год, а прирост древесины – 10 т/год. Максимальная продуктивность деревьев отмечается в возрасте 35–40 лет, но остается высокой до 80 лет.

Почвы. Некоторое уменьшение осадков, по сравнению с предыдущим зонобиомом и листовая подстилка снижают или вовсе устраняют промывной режим почв, поэтому подзолы сменяются **серыми лесными почвами**.

Региональные особенности

1. В Западной Европе основными лесообразующими видами являются: бук, каштан, дуб (пушистый, скальный), граб, клен (25 видов), шелковица, вяз, ясен и др.

2. В Восточной Европе растут: дуб черешчатый, липа, граб, бук, ясени, черная и серая ольха, вяз, клены.

3. На Дальнем Востоке – дуб монгольский, клен, яшень маньчжурский, вяз приморский, маньчжурский орех и др.

4. В Северной Америке – много видов **дуба** (алый, каштановый), вяза, **клена**, тюльпанное дерево, несколько видов **ореха** и др.

На границе с другими зообиомами в широколиственных лесах появляются бореальные, степные или субтропические виды.

Особенности фауны широколиственных лесов

1. Рекордное в умеренном поясе обилие беспозвоночных (особенно в подстилке), рептилий и амфибий.

2. Сравнительно высокая плотность наземных животных (олени, кабаны и т.д.), множество птиц.

3. Численность и функциональная роль таежных видов резко сокращается (бурого медведя).

4. Пищевые связи в экосистемах более многообразны: от продуцентов потоки энергии идут к млекопитающим и птицам, к которым сходится энергия через беспозвоночных от подстилki и древесины.

б) Оробиомы. В пределах зообиома широколиственных лесов оробиомы заметно скромнее по набору типов поясности, но сложнее по строению. Над широколиственными лесами обычны пояса смешанных, затем горных хвойных лесов; в надлесных поясах северного полушария господствуют луговые, а южного – криволесные и луговые типы оробиомов. Имеются различия и между оробиомами регионов с летним и зимним максимумом осадков.

1. При **зимнем максимуме** осадков, например в З. Европе дубовые, буковые и грабовые леса сменяются вверх по склонам сосновыми, еловыми, лиственничными лесами, а те можжевельновыми. Выше границы леса идут сообщества стлаников и лугов.

2. При **летнем максимуме** осадков, например в северной Японии, снизу вверх сменяются следующие пояса: сначала леса дубовые, буковые, вязовые, кленовые, пихтовые, лиственничные, из ели с бамбуком в подлеске; выше 800 м – елово-пихтовая тайга с бамбуком; выше 2000 м – каменно-березовые леса, ольховое криволесье, заросли рододендрона, а вершины заняты горными тундрами с пятнами лугов.

Биомасса в широколиственных лесах биомасса равна 120 ц/га в год, суммарная фитомасса (наземная и подземная) до 400 т/га, т.е. **в 2 раза выше**, чем в бореальных лесах.

Биоресурсы скромнее, чем в бореальных лесах. Так, на широколиственные породы в СНГ приходится 2,5 млрд м³ запаса древесины или 3% общих запасов. В широколиственных лесах США эта доля равна 40%. Поделочное качество древесины широколиственных пород выше, чем хвойных. Богаче охотничьи ресурсы, но они быстро сокращаются, несмотря на большую сложность, а значит и устойчивость экосистем.

Вопросы для повторения:

1. *Общая характеристика зонобиом хвойных лесов.*
2. *Экологические особенности хвойных лесов.*
3. *Флора и фауна хвойных лесов.*
4. *Бореальные леса Северной Америки и Евразии.*
5. *Региональные особенности бореальных лесов.*
6. *Общая характеристика зоноэотон смешанных лесов.*
7. *Особенности структуры широколиственных лесов.*
8. *Оробиомы, биомасса и биоресурсы бореальных, смешанных и широколиственных лесов*

ЛЕКЦИЯ 9

ТИПЫ БИОМОВ СУШИ: СТЕПИ И ПУСТЫНИ

План

1. *Биом степей.*
 - а) *Общая характеристика.*
 - б) *Подзоны степей.*
 - в) *Оробиомы, биоресурсы.*
2. *Биом пустынь.*
 - а) *Общая характеристика.*
 - б) *Экологические типы пустынь.*
 - в) *Оробиомы и биоресурсы.*

1. Биом степей

а) Общая характеристика. Степи – это безлесные сообщества многолетних ксерофитных трав. В Евразии они так и называются – степи, в С. Америке – прерии, в Ю. Америке – пампасы, в Австралии устоявшихся названий они не имеют. Территориальная разобщенность их связана с недостатком увлажнения.

Климат. В степях выпадает 350–450 мм осадков в год, в прериях – до 800 мм, в пампасах – 600 мм. Однако наблюдается засуха – период с обостренным дефицитом влаги. Выраженность засухи различная, так как от широтного положения зависит испаряемость: степи находятся в умеренном поясе, прерии – в умеренном и субтропическом поясах, пампасы – в субтропиках.

Топография сугубо региональна. Степи Евразии вытянуты в виде зоны с запада на восток; прерии – в меридиальном направлении и занимают середину материка С. Америки, там, где сильнее выражена континентальность климата; пампасы Ю. Америки связаны с особенностями местной циркуляции воздуха.

Почвы: богатые гумусом черноземы и темно-каштановые почвы.

Генезис: молодой ландшафт и флора частично унаследована от флоры неогена, а частично – от лесной флоры межледниковий.

Гипотезы происхождения степей

1. Само появление зонального степного ландшафта связывают с ледниковым периодом, с **окраинно-ледниковыми водоразделами**, которые слабо увлажнялись в условиях стационарного антициклона над ледником.

2. Вторая гипотеза заключается в том, что первичными были **доледниковые травостои**, развивавшиеся в теплых и сухих условиях, которые при похолодании частично адаптировались, а частично изменились.

3. **Выпас дикого скота** вызвал появление у растений системы защиты: накопление кремния, одревеснение тканей. Такие травы устойчивы к вытаптыванию, быстро отрастают.

Флора. Особенность флоры – это **безлесье**, вызванное следующими **причинами:**

1. Конкуренцией трав, которые формируют мощную дернину, препятствующую прорастанию семян деревьев.

2. Если семена прорастают, то на них влияют: засоленность почв, ветры-суховеи, дефицит влаги.

Поэтому деревья растут только в оврагах, долинах рек, но часто встречаются кустарники. Травянистые растения степей очень разнообразны. **В степях Евразии** господствуют ковыли, пырей, мятлик, двудольные. **В прериях С. Америки** – бизонья трава (трава грамма), пырей, ковыли, двудольные, в том числе высокотравье: флоксы, астры, кактусы, подсолнухи. **В пампасах Ю. Америки** травостой гораздо беднее: ковыли, осоки, ячмени, люцерна. **В степях Патагонии** – мятлик, табак, ковыль. Вдоль рек встречаются ивы, камыш, тростник, тополь. В неплакорных условиях растут широколиственные леса: дуб, граб, ясень, клен.

Фауна. В целом отличается обилием грызунов, землероек, рептилий, хищных птиц, млекопитающих. В степях Евразии обитают сурки, хомячки, сайгаки, волки, шакалы. В прериях встречаются бизоны, олень-вапити, американский олень, вилорогая антилопа луговая собака, земляная белка. В пампасах живут пампасные олени, грызуны, змеи, ящерицы, муравьи.

б) Подзоны степей. Все разнообразие травостоев в степях укладывается в несколько жизненных форм. По соотношению злаков, двудольных трав и полукустарников степи и прерии делятся на **подзоны**.

1. **Подзона северных луговых степей Евразии:** Венгерские пушты, степи Украины, степи Европейской России. Здесь много дву-

дольных трав со злаками (больше корневищных, чем дерновинных) и примесью кустарников. Это **красочные степи**, так как с весны до конца осени до 11 раз сменяется цветной ковер (фенофазы). Имеют ярусы: верхний (100 см) – тысячелистники, хризантемы, коровяк; второй (70 см) – ковыль; третий (40 см) – типчак, шалфей, фиалки, чабрец. Продуктивность фитомассы до 110 ц/га в год.

2. **Восточные луговые прерии С. Америки** отличаются богатейшими травостоями, сильной задернованностью и погодичной изменчивостью феноритмов (засухи). Восточнее 100° з.д. в Великих равнинах расположены высокотравные прерии сопоставимые с луговыми степями Евразии, где растут ковыли, фиалки, флоксы, традесканции. Продуктивность прерий – 200 ц/га в год.

3. **Подзона южных типичных степей Евразии** распространена от Украины до Маньчжурии. Там мало двудольных трав, господствуют дерновинные злаки – это **ковыльные степи**. Здесь больше эфемеров и меньше кустарников. На юге подзона опустынивается: появляются полукустарники (полыни) и солянки. Реже меняется облик степи – 3 раза в сезон. Продуктивность равна 80 ц/га в год.

4. **Западные злаковые прерии** низкотравны, являются аналогами ковыльных степей Евразии. Здесь часто бывают засухи и феноритмика неустойчива. Растут злаки с примесью горной лилии, полыни, дикого лука, а на юге – кактусов и опунций. Продуктивность – 140 ц/га в год.

5. **Пампасы** на подзоны не делятся. Для них типичны не сложные по структуре осоково-злаковые травостои, обилие подушечные растений и крайне низкая продуктивность фитомассы – 10–15 ц/га в год. Это хорошие пастбища, но есть интродуцированные виды растений: ячмень, желтая люцерна, что связано с перевыпасом скота.

в) Оробиомы и биоресурсы

Оробиомы. Горные степи располагаются выше в горах с повышением сухости и континентальности климата. Состав травостоев несколько отличается от равнинных, появляются горные эндемики, родственные равнинным. Много в горах вторичных (производных) сообществ: колючетравий, пахучего разнотравья (тимьян, шалфей). Поясная колонка **начинается со злаковников**, затем над ними располагаются **лесные и надлесные** высотные пояса (повторяется широтная зональность).

Биоресурсы. 1. Почвы богаты гумусом, что является основой для зернового хозяйства. 2. Травостои являются пастбищами – основа животноводства. 3. Имеются охотничьи ресурсы.

Основная экологическая проблема – это ветровая эрозия («черные бури»).

2. Биом пустынь

а) Общая характеристика. Пустыни – это экосистемы, функционирующие в условиях аридного климата. В СНГ они занимают 2,4 млн км² в основном в Азии.

Генезис. Существуют следующие гипотезы появления пустынь.

1. Обширные территории с обостренным дефицитом воды появились в кайнозойе и все адаптации организмов к аридному климату продолжались десятки лет. Таким образом, пустыни не всегда создает человек.

2. Современное опустынивание: а) естественное – под влиянием современных климатических факторов; б) антропогенное – в результате рубки леса в саванне и перевыпаса скота.

Демутация или распустынивание – это возврат от антропогенных пустынь к прежнему состоянию ландшафта при закреплении песков.

Климат. В субтропических пустынях температура летом – до +25+35°C, а зимой – до – 5–15°C. В тропических пустынях температура летом достигает +35°C, при этом песок нагревается до 90°C, а зимой возможны заморозки. Осадки в тропических пустынях возможны в виде тумана или с муссонным режимом, когда есть влажный сезон.

Адаптации животных пустыни

1. Быстрое передвижение.
2. Ночной образ жизни.
3. Летняя спячка или состояние анабиоза при высоких температурах.
4. Зарываются в песок, прячась от жары (ящерицы).
5. Светлая окраска, отражающая солнечный свет.
6. Накопление метаболического жира (верблюды).
7. Выделение вместо мочевины мочевой кислоты, что сокращает потери воды (черепахи).
8. Некоторые птицы постоянно мигрируют в поисках воды и много пьют (рябки), а млекопитающие – переселяются ближе к водопое (копытные).
9. Покровы тела, уменьшающие испарение воды (чешуя рептилий).

Адаптации растений пустыни

1. Ксероморфоз: мелкие сухие листья – колючки у суккулентов (кактус), сухие и обезвоженные ткани у склерофитов (верблюжья колючка).
2. Восковые налеты на стеблях и листьях.
3. Эфемеры (1 летние) и эфемероиды (многолетние) – растение с коротким периодом вегетации.
4. Корни растений или очень длинные стержневые (верблюжья колючка), или практически редуцированы (перекати-поле).

5. Состояние диапаузы в особенно жаркий период.

Таким образом, биота пустынь – итог жесткого отбора организмов, адаптированных к условиям высоких температур.

а) **Адаптации на уровне организмов:** глубокие корневые системы, особая пигментация насекомых, выносливость к обезвоживанию, запасы жира, ночной образ жизни, быстрое передвижение и т.д.

б) **Адаптации на уровне биоценозов:** сжатость зоны жизни по вертикали, обилие жизненных форм, малоярусность и разреженность сообществ, медленная возобновляемость, низкая продуктивность фитомассы и уход ее части под землю, формирование подземных стаций животных и т.д.

б) Экологические типы пустынь

Пустыни расположены в разных тепловых поясах и делятся на следующие экологические типы.

1. **Пустыни умеренного пояса с равномерным выпадением осадков** в течение года – северные пустыни (Ср. Азия, Казахстан, С. Америка). Отличаются отсутствием влажного сезона, а поэтому особенно низкой продуктивностью экосистем (20–40 ц/га в год), обилием быстроногих (сайгаки, лошади Пржевальского) или мигрирующих животных. На **глинистых** грунтах преобладают полынные и солянковые сообщества, на **щебнистых** – солянковые, а в С. Америке – суккулентные, на **песках** – кустарники (саксаул). От пустынь умеренного пояса близок переход к зоноэотону полупустынь, а от них к зонобиому степей. **Почвы** – серо-бурые пустынные с засолением.

2. **Субтропические пустыни** (Памир, Тибет, С. Америка). Это южные пустыни со средиземноморской ритмикой климата: теплая зима (-5°C) (влажный сезон) и жаркое, сухое лето ($+35^{\circ}\text{C}$). Отсюда сезонность ритма жизни, обилие эфемеров и эфемероидов, множество оседлых животных (грызуны), более высокая продуктивность экосистем (40–80 ц/га в год). На лессовых и глинистых почвах (сероземы, серо-бурые) господствуют эфемеры и эфемероиды (маки, луковичный мятлик, тюльпаны). На песках растет саксаул, эфемероиды, на засоленных – солянки, а в С. Америке – кактусы и опунции. Из животных фитофагов встречаются верблюды, грызуны, из хищников – тигры (в приречных лесах Азии), гиены, гепарды, шакалы. Много рептилий и хищных птиц.

Пустыни С. Америки. На Мексиканском плато и прилегающих территориях широко представлены все семейства кактусовых, отсюда название пустынь «кактусовые». Кроме того, растут агавы, юкки, злаки: трава грамма и бизонья трава. Здесь находится «долина смерти» – одно из самых жарких мест на Земле, где температура воздуха равна $56,7^{\circ}\text{C}$. Средняя температура июля в субтропических пустынях изменяется от 25°C до 35°C , а января $-5-15^{\circ}\text{C}$. Летом песок нагревается до 90°C , а зимой возможны заморозки.

Высокогорные пустыни Памира с холодным климатом. Летние температуры не выше +15°C, а зимой обычны морозы от –15°C до –20°C.

Пустыни Тибета. Это высокогорные пустыни, где в растительном покрове доминируют центральноазиатские виды термопсиса, ревеня, а также полыней, овсяниц. В более влажных местах Западного Тибета с солеными озерами кобрезия из осоковых образует обширные бугристые болота.

3. Тропические пустыни с равномерным режимом выпадения осадков (Атакама, Намиб, Карру) – самая низкопродуктивная экологическая группа пустынь с наибольшим подавлением жизнедеятельности организмов. В Атакаме (Ю. Америка) выпадает 25 мм/год осадков в виде тумана. Растут прутняк, пырей, дикое просо. В оазисах – пальмы, акации. На щебнистых грунтах встречается баобаб, древоподобный молочай, протей. На засоленных почвах растут солянки, а на глинистых – только лишайники. Продуктивность фитомассы равна 10 ц/га в год. Пищевые цепи простые: травостой-грызуны-гиены-немного хищных птиц.

Атакама – пустыня Ю. Америки, включает береговые Кордильеры (высотой до 3200 м) и западные склоны Кордильеров Домейко (высотой 4325 м). Из-за воздействия холодного Перуанского течения климат здесь прохладный. Среднее годовое количество осадков менее 50 мм/год, причем выпадают они не каждый год. До высоты 600 м обычны туманы «команчос» и мелкая морось «гаруа». На береговой полосе во время туманов развивается временный растительный покров «ломас», в течение нескольких дней образуются формации эфемеров и эфемероидов. В целом поверхность Атакамы покрыта движущимися песками, солончаками и щебнем по склонам гор.

Намиб – уникальная приокеанская пустыня на Атлантическом побережье Ю. Африки. Водный режим ее более суровый, чем в Атакаме, климат холоднее. На береговой полосе, увлажняемой морскими туманами обитает **вельвичия удивительная** из голосеменных, которая больше нигде не встречается. В местах с неглубоким залеганием грунтовых вод среди песчаных, щебнистых и галечных покровов растут акации, молочай, алоэ, которые широко распространены и в пустыне Карру.

Карру – пустыня, расположенная восточнее Намиб. Здесь растет интересное растение, похожее на **цветущий камень** – мезембриантемум.

4. Тропические пустыни с влажным сезоном (Ю. Сахара, Мексика, Австралия, север Чили) и с муссонным режимом выпадения осадков (Тар, Аравийская). Характерно сезонное функционирование экосистем, растут суккуленты, склерофиты, есть деревья. Продуктивность варьирует от 10 до 200 ц/га в год.

Сахара – это огромные песчаные, каменистые, галечниковые и солончачковые пространства, которые почти полностью лишены растительности, сосредоточенной лишь по руслам временных водотоков и у подножья гор. Основу растительного покрова Сахары составляют многолетние засухоустойчивые злаки и кустарники. На полузакрепленных песках растут джужгун, дрок, эфедра, местами растут злаки «дрин» и представители рода сыть из осоковых. Растительный покров крайне разрежен. В Африканских пустынях много быстроногих животных: антилопа, гепард, масса термитов, а из растений – баобабы, акации, опунции.

Аравийские пустыни. Для песчаных массивов этих пустынь характерны кустарниковые сообщества растения джужгун и полыней. А в грядовых песках обычен белый саксаул. Очень беден травяной покров каменистых почв, покрытых пустынным загаром. Вдоль ручьев растут пустынные леса и с господством акаций, тамариска, в оазисах – пальмы.

Австралийские пустыни. Здесь очень сложно разграничить полупустынные и пустынные сообщества. Австралию называют «пустынным континентом». Песчаным пустыням присуща относительно высокая сомкнутость растительного покрова, господство злаков. В кустарниковой пустыне растет акация мальга с примесью казуарина. На глинах растут галофиты семейства маревых: лебеда, марь, солерос. В Австралии растет голубой кустарник, казуарина, а из животных – кролики, зайцы, мелкие кенгуру.

в) Оробиомы и биоресурсы.

Оробиомы. Различают несколько типов горных пустынь.

1. Высокогорные пустыни (Тибет, Памир, внутренний Тянь-Шань), расположенные за горными экранами, препятствующими выпадению осадков. Из-за холода и сухости биота обеднена: полынь, солянки, из животных – сурки, суслики, яки, горные бараны, горные козлы.

2. Нагорные ксерофиты – сообщества из колючих растений астрагалов, акантолимонов, нутов.

3. Криофиты (в холодных пустынях) – занимают верхние ярусы гор: эдельвейс, крупка, приспособленные к сухим и холодным местобитаниям. Существуют и **региональные варианты** пустынных оробиомов: «чиченские» степи – разновидность С. Африканских эфемерных пустынь; «гумусовые» пустыни Месопотамии; пустыни Анатолии в межгорных котловинах. Следует отметить, что пустыня Гоби считается пустыней лишь у нас, а в Монголии ее относят к степям.

Биоресурсы. Основная проблема пустынь связана с разрушением растительного покрова. Прогрессирующее опустынивание – это следствие использования пастбищ при кочевом животноводстве. Предотвращение опустынивания – международная проблема.

Вопросы для повторения:

1. *Гипотезы происхождения степей.*
2. *Общая характеристика флоры и фауны.*
3. *Причины безлесья степей.*
4. *Характеристика подзон степей и прерий.*
5. *Оробиомы и биоресурсы степей.*
6. *Общая характеристика биома пустынь.*
7. *Адаптации растений и животных.*
8. *Привести примеры экологических типов пустынь.*
9. *Оробиомы и биоресурсы биома пустынь.*

ЛЕКЦИЯ 10

ТИПЫ БИОМОВ СУШИ: САВАННЫ И СУБТРОПИЧЕСКИЕ ЛЕСА

План

1. *Биом саванн.*
 - а) *Общая характеристика.*
 - б) *Региональные особенности.*
 - в) *Биомасса, оробиломы.*
2. *Биомы субтропических лесов.*
 - а) *Средиземноморские леса.*
 - б) *Муссонные субтропические леса.*
 - в) *Оробиломы субтропических лесов.*

1. Биом саванн

а) Общая характеристика. Саванна – это тропический зонобиом с господством травянистой (иногда суккулентной) жизненной формы, с участием в экосистемах деревьев (или кустарников) и с резко выраженной сезонной ритмикой развития. Как зонобиом саванны распространены в субэкваториальном поясе всех материков. Они как бы окаймляют вечнозеленые тропические леса с заветренной стороны. При разной степени участия деревьев в формировании сообществ, следует отметить, что саванны – это **травянистый или кустарниковый** тип экосистем и деревья в них играют подчиненную роль.

Климат. Климатические показатели в разных саваннах сильно колеблются, например, суммы осадков варьируют от 500 до 1500 мм/год (амплитуды сезонных температур изменяются в пределах 15–32°C, а суточных – 25°C).

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

Среди животного населения преобладают крупные виды – слоны, гиппопотамы, жирафы, львы, зебры и другие. Все они или массивные листоеды, или хищники, или быстроногие травоядные. Обычны также гиены, зайцы, гиеновые собаки, а из птиц – страусы, цесарки. Господствуют ксерофилы, много термитов, саранчи и других насекомых. Проблемы водопоя и добывания пищи в сухой сезон придают животному миру саванн миграционную подвижность.

Биомы саванн иногда трудно отличить от тропических листопадных лесов с одной стороны, и тропических пустынь – с другой. Состояние биомов зависит от многих **обстоятельств**:

1. От сезона года, так как во влажный сезон саванна похожа на тропическое редколесье, а в сухой – на пустыню.

2. От изменчивости метеорологических показателей в разные годы.

3. От типа саванн. Это стабильный признак, связанный с серией переходов от тропических лесов к пустыням. Различают **влажные, сухие и колючие саванны**:

Влажные саванны – это зеленые в сезон дождей высокотравья с редкостойными невысокими деревьями. Под этими саваннами развиты мощные и плодородные **красные почвы** (латеритного ряда). Высота деревьев здесь может достигать 5 м. Бывают, также **затопляемые саванны**, где почвы солончатые.

Сухие саванны – это крупнозлаковые сообщества с групповым ярусом мезофитных листопадных деревьев высотой до 1,5 м. Почвы здесь **красно-бурые**.

Колючие саванны – более аридные. Это разреженные склероморфные травостои с примесью низкорослых колючих деревьев и кустарников (или суккулентов) на **серо-коричневых** почвах.

Таким образом, по нарастающей сухости меняются: ярусное строение саванн, высота деревьев и травостоев. Все эти особенности объясняют обилие экотонных – переходных состояний экосистем.

Генезис. По происхождению различают следующие саванны.

1. Климатические, то есть коренные, находящиеся в равновесии с современным климатом.

2. Вторичные – на местах пожаров, распашек, вырубок лентезеленых тропических лесов (зона Сахеля в Африке).

3. Эдафические – на почвах, не пригодных для тропических лесов: песках, почвах с близкими водоупорами, каменистых грунтах.

б) Региональные особенности саванн

Существуют региональные различия внутри зообиома саванн.

1. В **Африканских саваннах** господствуют сообщества из жестких злаков, часто одного вида: слоновая трава, дикое просо, бородач. Среди деревьев – акации, баобабы, древовидный молочай, пальмы (дум, барассовые). Характерны перечисленные выше животные и птицы. Сезонные циклы в Африканских саваннах выражены очень резко.

В начале влажного сезона отмечается рост трав, образование стеблей и листьев, накопление в них питательных веществ, начинается обильное цветение. Крупные травоядные животные расселяются по большим площадям пастбищ, наблюдается взрывной рост многих популяций мелких млекопитающих и птиц. К концу влажного сезона число видов съедобных растений южнее Сахары доходит до 200 на 1 км², корни растений достигают максимальных размеров, обильно созревают плоды, молодняк крупных травоядных прячется в расти-

тельном покрове и часто гибнет от хищников. **В сухой сезон** травы засыхают, остаются лишь суккуленты, листья деревьев опадают, в зелени снижается содержание питательных веществ. Число видов съедобных растений уменьшается до 140 на 1 км². Пасущиеся животные сосредотачиваются около воды. К концу сухого сезона возрастает их падеж от истощения. Мелкие млекопитающие часто впадают в спячку.

От количества осадков зависит вся биомасса, в том числе и зоомасса. При среднегодовой сумме осадков до 500 мм зоомасса в сухих саваннах Африки достигает 5 т/км²; при годовых осадках до 1000 мм – 8–10 т/км², а при сумме осадков 1000–1500 мм/год она может превысить 20 т/км². В саваннах Кении с сентября по март максимальные значения зоомассы составляют популяции слона, жирафа, зебры, антилопы-гну, буйвола. Каждый вид дает до 90–100 т/км². С апреля по август максимальные показатели зоомассы составляют 15–50 т/км² для каждого вида, преимущественно за счет популяций сернобыка, газелей.

2. **В Южной Америке** саванны называют другими терминами.

а) **В Венесуэле** это льяносы – парковые ландшафты бассейна р. Ориноко. По травостою разбросано пальмовое редколесье. Иногда растут фикусы.

б) **В Бразилии** различают кампосы 2-х типов.

– Кампос-лимпос – травяные саванны из злаков, осоковых, расположенные между Амазонкой и Ла-Платой.

– Кампос-серрадос – кустарниковые и древесные саванны. Кроны здесь почти смыкаются, но сохраняется травостой. Растение кампос-серрадос – это кустарник из семейства бобовых, по которому назван подтип саванн.

– На северо-востоке Бразилии различают также каатингу – типичные колючие сухие саванны-редколесья с бутылочным деревом, колючими кактусами, опунциями, молочаями и т.д.

3. **В Мексике** обедненные кактусовые саванны называют мескитос.

Животный мир саванн Ю. Америки беден: рептилии, птицы, броненосцы, муравьеды.

4. **В саваннах Ю. Азии** по ксерофитному травостою разбросаны деревья и кустарники, пальмы, а из животных обитают антилопы, львы, шакалы, гиены, много птиц. Эти саванны часто определяют как пустыни, что отражает их промежуточное положение в экотоне от тропических лесов к пустыням.

5. **В саваннах Австралии** обычны сообщества вечнозеленых эвкалиптов, акаций, кустарников. Из животных: рыжий кенгуру, собака динго, сумчатый муравьед, кролики и др.

В цепях питания саванн велика роль хищных млекопитающих, птиц, рептилий, земноводных и червей.

в) Биомасса, оробиомы

Биомасса. Фитомасса саванн изменяется от 50 до 150 т/га сухого вещества, а прирост равен 80–500 ц/га в год, но бывает выше и ниже (в колючих саваннах). Зоомасса на два порядка меньше фитомассы.

Оробиомы. В пределах внутренне неоднородной зоны саванн оробиомы еще более разнородны. Каждой горной системе присущи свои оробиомы с разным набором высотных поясов.

1. При муссонном климате (южные склоны Гималаев) снизу вверх тропические **редколесья саванны** (пальмы, бамбук) сменяются сначала вечнозелеными горными лесами (каштан и др.), затем листопадными (дуб, клен, ольха, береза) и хвойными (пихта, сосна, ель, можжевельник). Выше границы леса расположены несомкнутые сообщества из стелющихся и подушечных форм. Местами встречаются луга.

2. При пассатном климате (Венесуэльские Анды) снизу вверх идет нарастание (слой облаков), а затем снова снижение общей увлажненности. Соответственно снизу вверх **льяносы** сменяются листопадными лесами, которые постепенно переходят в пышные горные дождевые леса (бальза, хинное дерево), выше которых расположен пояс с ксероморфной несомкнутой растительностью, где доминирует растение эспедиция.

Верхние пояса в зависимости от увлажненности представлены сначала оробиомами пуны. **При осадках 400–1000 мм/год** там формируются разреженные сообщества из короткостебельных и подушечных растений (фиалка, горцы). Однако общий фон формируют дернистые злаки, типчак и ковыль. Пуна – это практически горная степь или полупустыня, в которой встречаются и редкие низкорослые деревья.

При осадках ниже 400 мм/год формируется подобие холодной пустыни «сухая пума» или «тола» (это кустарник из семейства сложноплодных).

Сообщества формируют и другие **креофиты** (холодостойкие растения), они не сомкнуты, почвы часто засолены и покрыты лишайниками. Тола формируется на высоте 3000–4500 м, где низкие температуры, а тропическая природа оробиома мало сказывается. Встречаются возле родников и луга из местных мезофитов.

2. Биомы субтропических лесов. Согласно классификации Г. Вальтера, субтропические леса и кустарники объединяют два самостоятельных зообиома: жестколистные леса и кустарники со средиземноморским климатом и вечнозеленые лиственные леса с муссонным климатом. Их объединяет лишь наличие зимней вегетации и вечнозеленых растений.

Климат

1. Средиземноморским принято называть субтропический климат с влажной, теплой (обычно вегетационной зимой) и жарким, сухим летом. Здесь **дефицит воды** и господствуют ксероморфные виды.

2. Муссонным называют климат, когда летом выпадает максимум осадков, которые приносят с океана муссоны, однако, и зимой сохраняется влага. Здесь дефицита влаги нет и растут вечнозеленые леса, кустарников мало. Однако, можно отметить некоторый **дефицит тепла**.

а) Средиземноморские леса. Зонобиом средиземноморских лесов и кустарников характеризуется растениями-доминантами, приспособленными к летней засухе (ксероморфоз, эфемеры, суккуленты). Флористическое богатство очень велико – более 6 тыс. видов растений, в том числе 400 видов деревьев и кустарников. Хвойные и лиственные породы растут в равных количествах. Среди деревьев – эдификаторов обычны вечнозеленые заросли (лавр, дуб пробковый, мирт, кипарис, лаванда, ель, пихта, кедр); леса и кустарники с опадающей листвой (бук, граб, инжир, виноград, фисташка).

Различают несколько **типов средиземноморских зарослей**.

1. Маквис – многовидовые заросли вечнозеленых кустарников высотой 1,5–4 м (маслина, мирт, фисташка), колючие и ксероморфные. Выделяют **вторичные маквисы**, формирующиеся после сведения лесов и **ложные маквисы** – одновидовые заросли (Турция, Балканы).

2. Гарига – сообщества низкорослых 0,5–1,0 м вечнозеленых кустарников (от Франции до Палестины). Сюда входит дуб кермесовый, мирт, молочай, карликовые пальмы.

3. Шибляк – это вторичные после сведения лесов заросли кустарников с опадающими листьями (сирень, дуб, бобовник). Часто встречается на Балканах.

4. Фригана – это не лесной тип растительности, сложенной кустарниками – ксерофитами и растениями подушками. Развивается на месте сведения маквиса или леса. Эдификаторами являются лаванда, терновник, шалфей.

Почвы. Все перечисленные типы зарослей развиты на коричневых лесных почвах и красноземах.

Региональные особенности

Экологически близка к средиземноморским лесам и кустарникам **растительность Ю. Африки**, где холодная зима и жаркое солнечное лето, а весной буйно цветут растения – это центр многообразия декоративной флоры. Сообщества формируют преимущественно травянистые виды, на дюнах – кустарники (вересковые), на побережье

много зарослей листопадных деревьев, хвойных, суккулентов. Однако все сообщества обеднены зайцами (завезены мореплавателями), выпасом скота и рекреационными нагрузками.

Американские вечнозеленые субтропические кустарниковые заросли называют **чапораль**. В Чили различают также **матораль** – переходный тип от субтропических к тропическим зарослям. Характерно, что средиземноморский тип субтропических экосистем – это не столько леса, сколько именно кустарниковые заросли. Настоящие леса встречаются в виде оробиемов, горных лесов, где летняя засуха не так остра, а земледелие не повсеместно. Примером являются леса Тихоокеанского побережья США с гигантскими секвойями до 83 м.

Фауна. Крупные животные отсутствуют, но много грызунов, рептилий, членистоногих. Их хищников обитает гиена, шакал, волк, а из копытных лань и благородный олень. Следует отметить, что плотность заселения экосистем животными очень велика.

Биомасса. Суммарная биомасса колеблется от 150 до 400 т/га. Прирост фитомассы неодинаков: в гариге – 100 ц/га в год, а в шибляке и маквисе – 200–240 ц/га, хотя все показатели сильно варьируют.

б) Муссонные субтропические леса. В типичном виде зонобиом представлен в Китае, Японии, Ю. Корее. Минимум-фактором является не влага, а тепло.

Флора. Господствуют многоярусные, сложного состава летнезеленые леса, но есть и вечнозеленые хвойные (туя). В верхнем ярусе – каштан, бук, ольха, дуб, клен, много бамбука и винограда.

Фауна. Из животных много древесных видов (обезьяны, белки, медведь-панда), хищников, копытных (кабан, олень), птиц, насекомых. Встречаются и самые северные в мире обезьяны – японские макаки. Биомасса составляет более 400 т/га, прирост – 240 ц/га в год.

На востоке Австралии имеется аналог муссонных лесов, сложенный гигантскими эвкалиптами и акациями. В сухих субтропических лесах Австралии формируются «леса без тени» из эвкалиптов. Однако, есть и заросли ксерофитов – **скребы**. На севере **Новой Зеландии** также есть субтропические леса из подокарпуса и агатиса.

в) Оробиемы

1. В горах **Средиземноморья** обычны океанические высотнопоясные спектры: снизу вверх – вечнозеленые и листопадные леса и кустарники, мелколиственные, хвойные. Выше – высокотравные луга, кустарники (можжевельник, вереск) и ковровые травостои. Но бывают исключения.

Так, на **Канарах** – нижний ярус занимают пустыни, затем идут лавровые и вересковые заросли. На о. **Танериф** последовательность

поясов другая: лавры, горные леса из Канарской сосны, полупустыни (2600–3000 м), затем холодные пустыни.

2. В горах с муссонным климатом (В. Азия) у подножья растет лес из туи, кипариса с примесью дуба, мирта; выше – сосновый; вечнозеленый лавровый; затем (2000 м) пихтовый с кленом и яблонью; выше – 3000–3600 м – заросли рододендрона и луга.

Таким образом, муссонные горные леса богаче средиземноморских. Данные о биомассе даны выше при характеристике зонобиомов.

Вопросы для повторения:

1. *Общая характеристика биома саванн.*
2. *Региональные особенности саванн, их типы.*
3. *Биомасса, оробиомы саванн.*
4. *Характеристика субтропических лесов со средиземноморским климатом.*
5. *Характеристика муссонных субтропических лесов.*
6. *Оробиомы субтропических лесов.*

ЛЕКЦИЯ 11

ТИПЫ БИОМОВ СУШИ: ВЛАЖНЫЕ ТРОПИЧЕСКИЕ И ЭКВАТОРИАЛЬНЫЕ ЛЕСА

План

1. *Общая характеристика.*
2. *Экологические особенности организмов и сообществ.*
3. *Региональные особенности влажных лесов.*
4. *Биомасса и оробиомы.*

1. Общая характеристика. Тропические и экваториальные леса занимают приэкваториальное положение на всех континентах кроме Европы и Антарктиды. Зона этих лесов ассиметрична. Тропические и экваториальные леса сопряжены территориями, получающими обильные осадки. Поэтому зона выражена с той стороны континентов, откуда воздушные массы приносят осадки. В Ю. Америке – с востока, в Африке – с запада, в Азии – с юга, в Австралии – с востока, со стороны Тихого океана.

Существуют **два типа** зонобиома тропических лесов.

1. Вечнозеленые экваториальные и тропические леса с суточным ритмом увлажнения, которые называют **гилеи** (дебри, леса пояса туманов).

2. Тропические леса с опадающей листвой и сезонным ритмом развития. Их называют **листопадными** и полувечнозелеными, так как в пределах этого зообиома наблюдается относительно сухой сезон, когда деревья сбрасывают листву.

Леса занимают субэкваториальное положение, оба зообиома – тропические.

Генезис. По происхождению гилей и сезонные тропические леса – это самые древние зообиомы на суше. Их исходные сообщества появились в условиях влажного тропического климата. С тех пор эти условия в экваториальном поясе мало изменились, лишь увеличилась сезонность и расширилась (за счет вечнозеленых) доля листопадных лесов.

Покрытосеменные, составляющие основу этих лесов, появились еще в меловой период. Последующее изменение климата планеты, его охлаждение, привело к сужению этой зоны, обеднению ее флористического состава и обособлению зообиома сезонных тропических лесов. Несколько упростилась и структура экосистем тропического леса.

Климат. Климатические условия развития тропических лесов самые благоприятные для растений. В течение круглого года отмечаются высокие температуры, в гилеях – круглосуточное обильное увлажнение, в сезонных лесах – относительно сухой период, который не доходит до уровня водного дефицита. Годовые суммы осадков редко бывают ниже 1000 мм/год, обычно они варьируют в пределах 1500–4000 мм/год (максимально 12500 мм). Количество дней с осадками достигает 250. Среднегодовая температура равна 25–26°C, а среднесуточный минимум температур в гилеях составляет 22–23°C, в листопадных лесах – 11–15°C.

Почвы имеют ряд особенностей.

1. Необычно мощная кора выветривания в тропиках иногда достигает более 20 м.

2. В почвах очень быстро протекают биохимические процессы.

3. Продукты выветривания остаются на месте образования, поскольку вымывание очень слабое. Однако при использовании земель под плантации почвенный покров быстро смывается (за 5–10 лет) до материнской породы.

4. Характерно почти полное отсутствие подстилки, которая быстро разлагается грибами и термитами.

5. Генетические горизонты почвы морфологически выражены слабо, кислотность равна pH 4,6–5,3.

6. Господствующие типы почв в гилеях – **ферраллитные красные**, а в листопадных лесах – **красноземы**. Оба типа относятся к латеритному ряду почвообразования.

7. Почвы очень плодородны: обычно содержат 2,5–4,0% органики, но это сравнительно мало для зоны, поскольку гумус быстро растворяется и разлагается.

8. Цвет почв колеблется от оранжево-коричневого до пурпурно-коричневого и блекло-лилового в зависимости от химических процессов.

9. Мощность почвенного слоя 250 см и более.

10. Преобладают грязевые болота, торфяные почвы почти не образуются, так как торф быстро разлагается.

2. Экологические особенности организмов и сообществ

Флора. В растительном покрове преобладают гидро- и гигрофиты.

1. Господствуют **деревья**. Так, в Индонезии их более 2 тыс. видов, а в Амазонии на 1 га растет до 400 экз. деревьев, относящихся к 87 видам.

2. Деревья очень **крупные**. Средняя высота верхнего яруса достигает 40 м, а эвкалипты Австралии растут до 107 м. В Новой Зеландии деревья рода агатис имеют высоту 75 м, а окружность ствола 23 м. Деревья растут быстро. Так, гигантский бамбук о. Ява вырастает на 57 см в день.

3. Для фиксации у высоких деревьев развиваются **дисковидные корни**, или корни подпорки, растущие параллельно стволу из нижних побегов. Из-за высокой плотности деревья часто умирают «стоя».

4. **Годичные кольца** в гилеях отсутствуют, но в тропических листопадных лесах они образуются.

5. Фенологических **фаз нет**: на одном растении можно видеть бутоны, цветы, плоды, семена. Некоторые растения цветут и плодоносят без перерыва круглый год (опунции).

6. Сообщества в тропических лесах, особенно в гилеях, многоярусны – до 22 ярусов. Ограничивающим фактором является **свет**. Поскольку до земли доходит лишь 0,7% света, **борьба за свет** проявляется по-разному:

- лианы имеют длинные стебли до 300 м;
- эпифиты – селятся на коре деревьев ближе к свету;
- макрофилия – формирование крупных листьев, растущих даже на стволе, давая дополнительную поверхность для фотосинтеза;
- гетерофилия – разнолистность: верхние листья более мелкие и жесткие, чем средние;
- крона расположена очень высоко и ниже 35 м листьев почти нет, а травяной ярус отсутствует.

7. Высоко **видовое разнообразие** растений. Особенно много пальм: 2800 видов. Они имеют гибкие стволы, часто глубокие корни (кокосовая), есть морозоустойчивые виды (чилийская винная). Пальма

полностью используется человеком (плоды, древесина, листья, волокна для одежды и веревок).

8. Растения испытывают **недостаток азота**, поэтому среди них много насекомоядных видов (травы-мухоловки), сапрофитов (мертвое дерево за несколько дней разлагается до трухи), паразитических видов (раффлезия паразитирует на корнях деревьев).

9. На берегах океанов, полупогруженные в соленую воду формируются **мангры** – заросли галофитных гигрофитов, перевитые лианами, галерейные леса в долинах рек образуют тоннель, в котором течет река.

Фауна. Животные ведут древесный образ жизни. Одни из них активны днем, другие – ночью. Крупных животных нет, но много беспозвоночных: термиты, клещи, москиты (переносят малярию), много червей. Из млекопитающих очень распространены обезьяны, а из птиц – цветочницы, попугаи, много также рептилий и земноводных.

3. Региональные особенности влажных лесов. Базисную роль в пищевой пирамиде гилей и листопадных лесов играют зеленые растения и грибы.

В Африке гилей формируют древовидные папоротники, пальмы, деревья из бобовых, сложноцветных. Предметом экспорта являются многие виды-эдификаторы: хлорофора, окотея и др. Дождевые тропические леса занимают 200 млн га, а мангры – до 6 млн га. **В листопадных** лесах Африки доминируют пальмы, земляничное дерево, древовидные папоротники и мало эпифитов. **Среди животных** следует отметить следующие виды: мартышки, гориллы, шимпанзе, много крыс, дикобразов, мышей, птиц, рептилий, хищных млекопитающих. **Наземный образ жизни** ведут: карликовый бегемот, дикие свиньи, антилопа-бонго.

В Ю. Америке гилей имеют несколько **разновидностей**.

а) **Затопляемые гилей.** Труднопроходимые заросли формируют гевея, фикусы, шоколадное дерево, множество лиан. Они сильно заболочены, с множеством пираний, крокодилов, электрических угрей.

б) **Незатопляемые гилей.** Занимают плакорные пространства – это зональные гилей. Здесь растут: молочное дерево, гевея, индиго, дерево путешественников (равенала) и др. Из хвойных в этой группе лесов главный лесообразователь – это араукария. Часть растений широко используется: гевея, бразильский орех, индигофера (дает краситель).

в) **Кустарниковые гилей.** Здесь растут мирты, древовидная брусника, кустарниковый шалфей.

г) **Горная Андийская гилея.** Имеет обедненный состав растений по сравнению с равниной. Растет хинное дерево, молочное дерево, лианы, бальза, пальмы.

На плантациях зонобиома выращивают рис, кукурузу, маис, табак, бананы, хлопчатник, сахарный тростник, ананасы, что имеет важное хозяйственное значение.

Среди **животных** незатопляемых гилей Ю. Америки встречается много птиц (колибри, попугаи, кукушки и др.), обезьян (нет человекообразных), змей (удава боа, анаконда), жаб, лягушек и летучих мышей.

В **гилеях Ю. Азии** ведущими лесообразователями являются: пальмы, расамалы, много лиан, эпифитов, растет паразит раффлезия. В **листопадных** тропических лесах растут смешанные заросли, включающие: пальмы, древовидные папоротники, акации, сандаловое дерево и др. Однако встречаются монодоминантные леса из акации, вечнозеленых сосен. Многие породы дают ценные продукты (манго, корицу, чай, гвоздику), а также каучук, ценные смолы и древесину. Расчистка леса под плантации и вырубки привели к быстрой деградации лесов Ю. Азии: высокорослые густые дождевые леса превращаются в низкорослые и разреженные, а листопадные леса – в саванны (Индия, плато Индокитая).

Животное население азиатских гилей очень богато. Прежде всего, обезьяны: орангутаны, гиббоны и др. В Индии, где господствуют листопадные леса, есть крупные животные: индийские слоны, носороги, бык-батенг, гепарды, азиатский лев, тигр бенгальский, антилопы, олени, много мелких хищников и грызунов, рептилий (в т.ч. ядовитых змей), много птиц: нектарницы, орлы, ястребы, соколы, павлины, фазаны. Масса беспозвоночных – черви, пауки, пиявки. Из 25 тыс. видов птиц здесь встречаются 24 тыс., в том числе 500 видов – перелетные с севера.

Австралийские тропические леса занимают узкую полосу на Тихоокеанском побережье и севере континента. В **гилеях** сообщества формируют пальмы, древовидный перец, фикусы, бананы, агатисы. Все это перевито лианами. Доминируют эвкалипты (94% общей лесной площади), они же и эдификаторы. Обширны леса из араукарии. Австралийские гилеи часто заболочены. Южнее они переходят в **субтропические гилеи**. Это экотон на границе с сезонными тропическими лесами, где помимо эвкалиптов и акаций растет редкое **красное дерево**. Животный мир представлен сумчатыми, много грызунов.

3. Биомасса и оробиомы.

Биомасса в тропических лесах достигает выше 400 т/га. **Прирост** существенно меняется в зависимости от характера экосистем и региональных особенностей природы. В гилеях **Африки** он составляет 300–500 ц/га, а в листопадных лесах – 380 ц/га в год. В незатопляемых гилеях **Южной и Ц. Америки** прирост равен 400 ц/га, а в горной

Андийской гилее – 100 ц/га. В гилеях **Ю. Азии** прирост – 380 ц/га, а в листопадных лесах – 150–320 ц/га. В настоящих гилеях **Австралии** этот показатель варьирует от 100 до 500 ц/га. Следует отметить, что 75% энергии фитомассы тропического леса теряется на дыхание, тогда как в умеренном поясе – лишь 43%.

Оробиомы. В горах тропической зоны на абсолютных высотах 1000–2500 м различают **леса пояса туманов**, на высоте облачного слоя. С высотой период биологической засухи сокращается. В связи с хорошим дренажом в горах уменьшается заболоченность сообществ, снижаются температуры. **Выше слоя облаков** снижается увлажненность, а **листопадные** леса сменяются **хвойными** или подокарпусовыми. В верхней границе леса при температуре почвы +15°C исчезают тропические виды, а при температуре почвы 7–8°C и другие деревья. Выше, в субтропическом поясе, леса сменяются **кустарниками**, иногда со стелющимися видами. Выше субтропического пояса формируются **луга**, сообщества **нагорных ксерофитов**. При большом пространственном разбросе гор, состав оробиомов и набор высотных поясов в разных регионах меняется.

Рассмотрим 3 характерных высотных профиля.

1. **Горы Ц. Америки.** До высоты 800 м растут тропические **листопадные** леса из акаций и цедреллы. Выше, до 1500 м – **сухие саванны**; выше, до 2500 м – **хвойные леса** из ели тонкохвойной и кипарисов; выше, до 3500 м – идет пояс **сырых среднегорных лесов** из дуба, можжевельника, ели, пихты гватемальской. Выше расположены заросли ели Хартвича и **кустарников**.

2. **В экваториальных Андах** до 1400 м растут обычные **экваториальные** леса, выше которых, до 2800 м – леса с **хинным деревом** (40 видов), древовидными папоротниками, бамбуками, восковой пальмой. Это изолированный оробиом, где встречаются 230 видов птиц, из которых 109 видов эндемики. Выше, до 3600 м – пояс **высокогорного хвойного** леса из подокарпусов, а за уровнем 3600 м – оробиомы **пуны и толы**.

3. **В горах Новой Гвинеи** до высоты 300 м растут обычные **тропические дождевые** леса; выше, до 1600 м – **лес предгорий сложного состава**: фикусы, архидендрон, вечнозеленые дубы. Затем, до высоты 2200 м – пояс **среднегорного леса** из араукарий, вечнозеленых дубов. В диапазоне 2200–3300 м во всех горах Новой Гвинеи, Малайзии расположен пояс **моховых лесов**. Это горные дождевые леса из деревьев с подавленным ростом, искривленных, высотой не более 6 м: подокарпусов, древовидных папоротников с примесью бамбука. Выше 3300 м растут высокогорные леса с **хвойными породами**, затем – пояс **злаковников, болот и низкорослых кустарников** (горная саванна).

Экологическое состояние тропических лесов крайне сложное. За 1 час на Земле вырубается 30 га тропического леса. Из 16 млн км² леса, еще в 1975 г. оставалось лишь 9,3 млн км², а в 1985 г. было уничтожено еще 4,4 млн км², следовательно к настоящему времени осталось менее 5 млн км² тропического леса. На Филиппинах и в Малайзии он почти уничтожен. Причины уничтожения – лесозаготовки, строительство дорог, расчистка плантаций. Через **175 лет** тропические леса исчезнут. Учитывая их роль в воспроизводстве кислорода атмосферы, их сохранение становится глобальной экологической проблемой.

Вопросы для повторения:

1. *Общая характеристика тропических и экваториальных лесов.*
2. *Типы зообиома тропических и экваториальных лесов.*
3. *Экологические особенности организмов и сообществ.*
4. *Региональные особенности влажных лесов.*
5. *Биомасса и оробиомы.*
6. *Роль тропических и экваториальных лесов для биосферы.*

ЛЕКЦИЯ 12

БИОГЕОГРАФИЯ ОКЕАНОВ И МОРЕЙ

План

1. *Биогеографическое районирование Мирового океана.*
2. *Ареалы морских животных и растений, реликты фауны.*
3. *Биологическая структура океана.*
4. *Концепции биологической структуры океана.*

1. Биогеографическое районирование Мирового океана. При биогеографическом районировании Мирового океана, которое носит зональный характер, А.Г. Воронов (1987) использовал схему зоогеографического районирования, предложенную В.Г. Гептнером (1936). В результате были выделены семь биогеографических областей: Арктическая, Бореально-Тихоокеанская, Бореально-Атлантическая, Тропико-Индо-Тихоокеанская, Тропико-Атлантическая, Нотально-Антарктическая (Субантарктическая) и Антарктическая (рис. 7).

Эти области являются общими для неритической и океанической водной среды, но не учитывают своеобразия жизни в бентали и пелагиали, других экологических зонах Мирового океана. В частности, в зоогеографическом районировании Мирового океана по донной фауне материковая отмель разделена на три царства: холодных и умеренных морей Северного полушария, тропическое, холодных и уме-

ренных морей Южного полушария, а абиссаль на три области: Тихоокеанско-Северо-Индийскую, Атлантическую и Антарктическую.

1. Арктическая область. Ее южная граница между Северной Америкой и Европой проходит от острова Ньюфаундленд в направлении архипелага Шпицберген к северо-западной оконечности Кольского полуострова, а между Азией и Северной Америкой – по северной части Берингова моря. В области постоянно низкая температура воды (**около 0°C**), соленость ниже средней для океана (результат таяния льда и выноса пресных вод реками). Зимой и летом преобладающая часть акватории покрыта ледовым панцирем, встречаются польдины и разводья. Растительность более холодных вод отличается преобладанием бурых водорослей, а теплых – зеленых. Красные водоросли представлены сравнительно равномерно. Летом у кромки тающих льдов образуется массовое скопление планктона, которое определяет богатое разнообразие водных обитателей от крылоногих моллюсков лимацин до нарвалов и белух (из китообразных), а также чаек и чистиков. Среди чаек эндемична белая, из чистиков характерен люрик. Гренландский кит, обильный раньше, почти полностью истреблен. Из тюленей обычны нерпа, морской заяц, хохлач и морж. Круглый год по льдам бродит белый медведь. Из рыб характерны сайда и навага. Из беспозвоночных много бокоплавов и равноногих, которые достигают здесь наибольшего разнообразия.

2, 3. Бореально-Тихоокеанская (Бореально-Пацифшеская) и Бореально-Атлантическая области. Эти области имеют значительное сходство. Им свойственны резкие сезонные колебания температуры воды – от **3 до 15°** и более. Большинство организмов, обитающих здесь, эвритермны. По **световому режиму** бореальные области океана отличаются от Арктической круглогодичной ежесуточной сменой дня и ночи, что позволяет растительным организмам вегетировать большую часть года. Границы областей неодинаковы для организмов, обитающих в пелагиали на разных глубинах. Если в районировании учитывать сублиторальную (от уровня воды до глубины, где есть растительность) фауну, то южная граница пройдет между **30 и 40°** с.ш. и почти совпадет со среднегодовой изотермой **15°C**. Система теплых и холодных течений у восточных берегов, как Северной Америки, так и Азии, клинообразно суживает акваторию областей. По видовому разнообразию бореальные флора и фауна значительно превосходят арктическую, но уступают тропической. Наибольшее обилие организмов приурочено к литорали (затапливаемая прибрежная часть) и сублиторали.

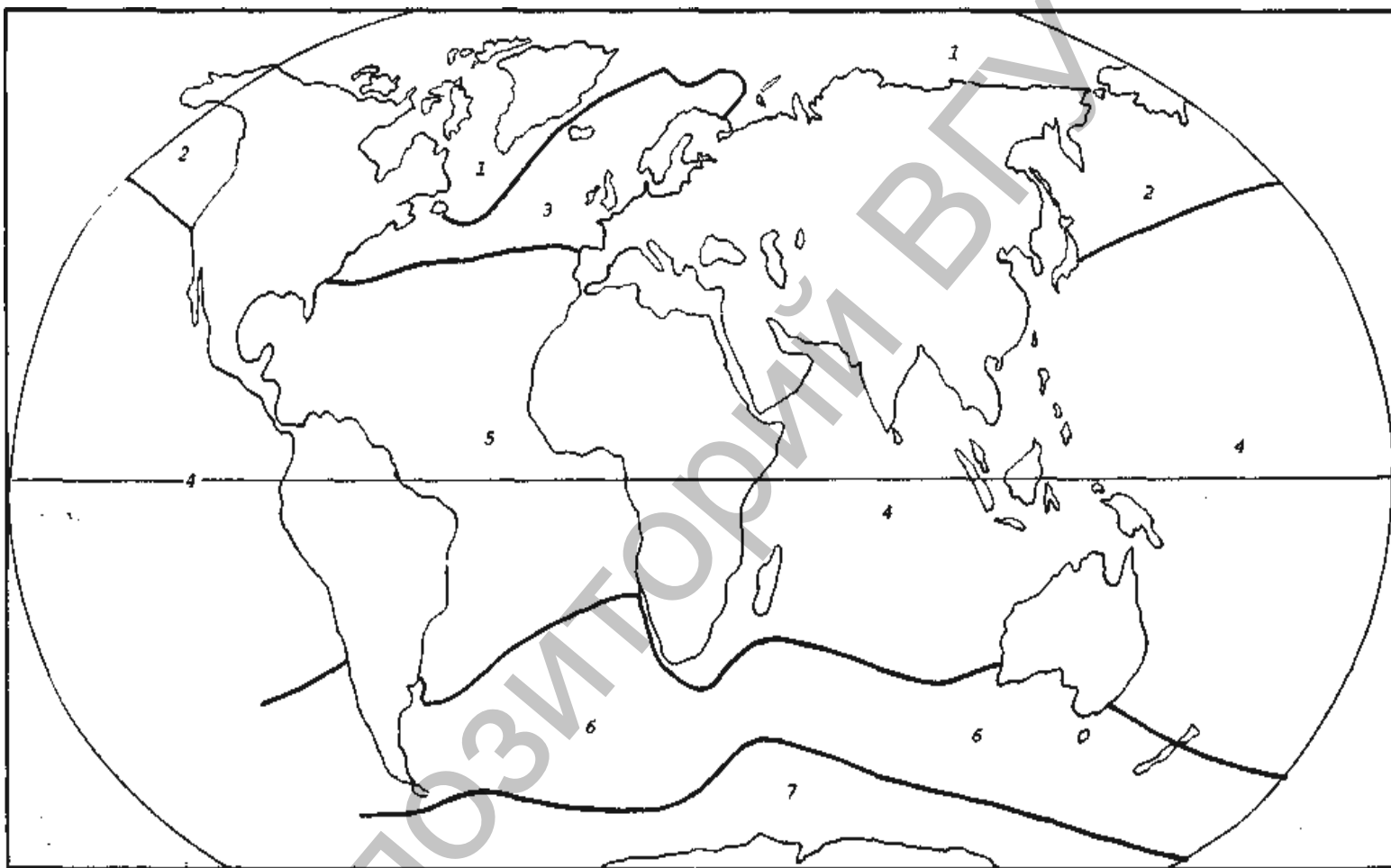


Рис. 7. Биogeографическое районирование Мирового океана (по Воронову, 1987):

Области: 1 – Арктическая, 2 – Бореально-Тихоокеанская, 3 – Бореально-Атлантическая, 4 – Тропико-Индо-Тихоокеанская, 5 – Тропико-Атлантическая, 6 – Субантарктическая (Субантарктическая), 7 – Антарктическая.

Для **Бореально-Тихоокеанской** области особенно характерны **бурые водоросли** (макроцистис и нереоцистис). Среди моллюсков обычны устрицы, мидии, морские гребешки, тихоокеанский **кальмар** и **осьминог** Дофлейна. Ракообразные представлены вислоногими (каланус тихоокеанский) и десятиногими раками (**камчатский краб**, креветки чилимы). Из иглокожих наиболее распространен трепанг. **Рыбы** (кета, горбуша, чавыча, нерка, иваси и др.) имеют большое промысловое значение. Из **птиц** особенно много чистиковых. Разнообразны **млекопитающие**: морской котик, сивуч, калан, японский кит, серый кит, дельфин, белокрылая морская свинья.

В **Бореально-Атлантической** области обильны **бурые водоросли** (ламинария, алярия, фукусы) и **красные** (анфельция). **Ракообразные** представлены вислоногими раками, креветками, лангустами, омарами, **рыбы** – треской, пикшей, сайдой, кефалью, камбалой и зубаткой. Среди **птиц** много чаек, чистиков, кайр, гагарок, **ластоногих** – хохлатей, серых и гренландских тюленей, китообразных – гринд.

Некоторые представители фауны (серый дельфин и обыкновенная морская свинья, обыкновенный тюлень, чистики, сельдевая акула, морские сельди, треска и др.) имеют **амфибореальное** распространение у берегов Евразии и Северной Америки. Они отсутствуют в морях, омывающих северные побережья этих континентов. Л.С. Берг объяснил эту разорванность ареалов тем, что **температура воды полярных морей** в плиоцене **была значительно более высокой** и многие виды морских животных могли проникнуть из Северной Атлантики через полярные моря, омывающие северное побережье Евразии, в северную часть Тихого океана, и наоборот. Наступившее в антропогене похолодание вызвало резкое понижение температуры в полярных морях, и многие виды вымерли. В более южных широтах понижение температуры воды было не столь значительным, что способствовало сохранению формирующейся амфибореальной фауны.

4,5. Тропика-Атлантическая и Тропика-Индо-Тихоокеанская области. Для них также характерны общие черты природных условий и биоты.

Прежде всего, постоянно высокая температура поверхностных слоев воды (**выше 20°C**) с незначительными годовыми колебаниями (не более 2°), а также контрастные температурные различия между поверхностными и глубинными горизонтами. Северная граница этих областей совпадает с годовой изотермой воды 15°C, а южная (в Южном полушарии) – 17°C. Только в этих областях распространены сообщества **мангров и коралловых рифов**. Из водорослей следует отметить саргассовые (саргассум и турбинария). В водах тропических областей обитает подавляющее большинство видов **планктонных** фораминифер, крылоногих и килевогих моллюсков, сифонофор, кольчатых червей, сальп и аппендикулярий. В тропических областях обычны **крупные акулы**, летучие рыбы, меч-рыбы, парусники, скаты, морские черепахи, морские змеи, лангусты, жемчужницы. С тропическими морями связаны птицы **фаэтоны и фрегаты**, большую часть

жизни проводящие в поисках пищи над водной поверхностью. Из **млекопитающих** обычны белобрюхие тюлени, кашалоты, дюгони и ламантины. Хотя в целом фауна тропических областей океана отличается **большим разнообразием**, она имеет значительно **меньшую**, чем в других поясах, **численность отдельных видов**. Только в районах апвеллингов наблюдаются массовые скопления животных.

6. Нотально-Антарктическая область. По условиям существования жизни эта область сходна с бореальными. Для нее характерны те же **резкие сезонные колебания температуры**, подъемы глубинных вод, обогащенных биогенными веществами, и обилие жизни. Кроме **биполярно** распространенных представителей флоры и фауны (бурые водоросли, несколько видов китов, котика, обыкновенные тюлени, кильки, сардины и др.) следует отметить: из млекопитающих – гривистого сивуча, южного **котика**, южного и карликового **китов**, морского слона и морского леопарда, из рыб – представителей семейства нототениевых, а птиц – **королевского альбатроса**.

7. Антарктическая область. Как и Арктической, ей свойственны **постоянно низкие температуры** воды и развитие ледового покрова. Кроме того, условия существования жизни ограничены многочисленными **айсбергами**, которые, как бы перепахивая приливно-отливную полосу, уменьшают обилие жизни в литорали.

Антарктические воды более благоприятны для живых организмов, чем суша, и по этой причине их фауна несравненно разнообразнее. Морские беспозвоночные – **криль** (планктонные ракообразные) летом в поверхностных слоях воды образуют огромные скопления, служащие кормом для ряда видов рыб, птиц и млекопитающих. Из рыб распространено семейство **белокровных щук**. Летом многочисленны буревестники и поморники, нередко встречаются крачки, альбатросы и качурки. Наиболее типичные представители области – **пингвины**. У берегов Антарктиды, близ островов и среди дрейфующих льдов обитают настоящие **тюлени** (Уэдделла, Росса, крабед, морской леопард, морской слон). Довольно многочислен **морской котик**. Массовое скопление криля привлекает большие стада китов (синего, финвала, горбача, сейвала, полосатика и др.). Встречаются кашалоты, касатки и бутылконосы. Своеобразна **донная фауна** Антарктической области. Обильны губки и иглокожие. **Масса медуз достигает 156 кг**.

К сожалению, флора и фауна Мирового океана в значительной мере испытали на себе разрушительное воздействие антропогенного фактора. Не только уменьшилась численность их представителей, но и полностью уничтожены отдельные виды, загрязнены нефтью, нефтепродуктами, бытовыми стоками и разнообразными токсичными веществами промышленного происхождения воды.

2. Ареалы морских животных и растений. Реликты фауны.

Ареалы морских организмов различной систематической принадлежности определяются не только **термической однородностью** водной среды, но и течениями. Среди них встречаются таксономические категории циркумполярного, биполярного и циркумокеанического распространения. Для многих океанических видов характерно **амфибореальное** (от греч. *amphi* – по обе стороны) распространение: амфиатлантическое – вдоль западного и восточного побережий бореальной части Атлантического океана и амфипацифическое – вдоль западного и восточного побережий Тихого океана. В Арктике виды с такими ареалами отсутствуют. Ряду представителей животных и растений Мирового океана, которые встречаются в бореальной области Северного полушария и в нотальной (аналог бореальной, от греч. *notos* – юг) Южного полушария, свойственно **биполярное** распространение. К ним относятся ламинариевые, фукусы (из бурых водорослей), обыкновенные **тюлени**, котики, несколько видов китов, некоторые акулы, разнообразные рыбы (кильки, сардины) и многочисленные беспозвоночные.

Для **объяснения** такой дизъюнкции ареалов были выдвинуты различные гипотезы от древнего космополитического распространения до исходного существования в глубине тропических вод. Наиболее вероятная из них принадлежит Л.С. Бергу. **По Л.С. Бергу (1934)**, биполярность представителей морской фауны и флоры есть **следствие охлаждения вод Мирового океана** в четвертичный период. В этот период могла осуществиться миграция перечисленных представителей органического мира из одного полушария в другое через тропические и экваториальные воды, особенно там, где расстояние между холодными течениями полушарий невелико (Перуанское, Калифорнийское у западного побережья Америки, Бенгальское и Канарское у западного побережья Африки). Причем северные виды были более активны и сыграли большее значение в возникновении биполярности. Однако в ледниковый период понижение температуры тропических и экваториальных вод было достаточным, чтобы только некоторые представители морской фауны умеренных широт смогли переселиться из одного полушария в другое. Кратковременный характер незначительного охлаждения океанических вод не позволил большинству арктических и антарктических представителей фауны расширить свои ареалы. Последующее потепление климата и вызвало биполярные разрывы ареалов.

Реликты фауны. Как среда, в которой развивается и распространяется жизнь, Мировой океан резко отличается от суши. Отличия связаны в основном с тем, что это водная среда с **относительно постоянным** солевым составом, мало изменяющимся в пространстве и

во времени. Это свойство обусловило сохранение в Мировом океане представителей древнейших геологических эпох, особенно на больших глубинах с низкой температурой воды. Таковы, например, морские звезды, ежи и стебельчатые морские лилии, обитавшие еще в палеозое. В 1952 г. датское судно «Галатея» подняло с глубины 3950 м моллюска **неопилину** (*Neopilina chulumnae*), очень близкого к кембрийскому роду триблидиум. Научной сенсацией стала первая поимка у берегов Южной Африки в 1938 г. **латимерии** (*Latimeria chulumnae*), принадлежащей к древним целикантовым рыбам. Палеонтологические остатки целикантовых, от которых произошли наземные позвоночные, неизвестны в слоях моложе мелового возраста. Целикантовые рыбы живут только у островов Анжуан и Большой Комор, где они изредка попадают местным рыбакам.

3. Биологическая структура океана. Жизнь в океане чрезвычайно богата. Морская **флора** насчитывает около **10 тыс. видов растений**: многообразны водоросли, травы, мангровые деревья и кустарники, бактерии, беднее представлены низшие грибы. Повсеместно распространены только бактерии и некоторые низшие грибы. Они участвуют в круговороте веществ, усваивая содержащиеся в воде и донных осадках продукты жизнедеятельности других организмов и будучи пригодными для использования рядом животных. Остальные растительные организмы населяют лишь эвфотическую зону. **Водоросли** являются основными продуцентами в Мировом океане, производя ежегодно около **100 млрд т органического вещества** из общей продукции морской растительности, составляющей **550 млрд т**. Среди высших растений обильны травы (около 50 видов) из семейства рдестовых и водокрасовых, образующие настоящие подводные луга на глубинах до **100 м**. Как отмечалось, особенно распространены zostера, посеидония и талассия.

Морская **фауна** включает около **160 тыс. видов**: простейшие (фораминиферы, радиолярии, жгутиковые и инфузории) (10 тыс. видов), губки (5 тыс.), кишечнополостные (9 тыс.), многощетинковые и другие черви (более 7 тыс.), плеченогие и мшанки (свыше 4 тыс.), моллюски (примерно 80 тыс.), ракообразные (более 20 тыс.), иглокожие (6 тыс.), оболочники (1 тыс.), рыбы (16 тыс.), черепахи и змеи (50 видов). С океаном и морем связана жизнь более 100 видов млекопитающих, главным образом китообразных и ластоногих, и 240 видов птиц (пингвинов, альбатросов, чаек и др.).

Адаптации глубоководных видов

Ультраабиссальные животные отличаются резко выраженным эндемизмом и древностью. Пищей им служат бактерии, а также «дождь трупов» и оседающий органический детрит. По этой причине

все глубоководные животные – детритоеды и хищники. Они слепы или имеют очень развитые глаза, часто **телескопические**. У многих рыб и головоногих моллюсков есть органы **свечения** – фотофоры. У некоторых видов светится или вся поверхность тела или ее участки. Окраска животных темная, при отсутствии пигментации тело **белесоватое**. Скудные запасы пищи – причина **малых размеров животных**, а низкая температура и обилие углекислого газа – обызвествления скелетов и желеобразности тканей. Уплощенное тело не позволяет животному погружаться в ил, а длинные конечности – **ходули, иглы и стебли удерживают его** над дном. Среди глубоководных рыб имеются виды со специальными приспособлениями для ловли добычи (например, рыбы-удильщики с отростками-приманками, снабженными фотофорами). У некоторых рыб (мешкороты и большероты) **огромные пасти**, часто с острыми, загнутыми вовнутрь длинными зубами (хаумюд и тактостом). Живоглоты, у которых стенки тела и **желудок сильно** растягиваются, способны заглатывать добычу, по размерам в 2–3 раза большую самих хищников. Интересно, что глубоководные удильщики, живущие на глубинах, где отсутствуют свет и какие-либо сезонные изменения, **размножаются весной и летом**. Абиссальные глубины еще мало изучены. Постоянство глубоководной океанической среды на протяжении длительного геологического времени позволило выжить довольно большому количеству древнейших организмов, среди которых рыба латимерия, десятиногие раки, стебельчатые морские лилии.

4. Концепции биологической структуры океана. Жизнь в океане распространена довольно неравномерно. Впервые **концепция биологической структуры океана** была сформулирована **В.И. Вернадским в 1926 г.** Согласно этой концепции, жизнь в океане сконцентрирована в «пленках» – географических пограничных слоях различного масштаба. Причем ее максимальная концентрация («сгущение») приходится на районы сближения многих пограничных слоев. По мнению ученого, лишь около 2% общей массы океана занято «сгущениями» жизни, а вся остальная содержит рассеянную жизнь. Он выделил **четыре постоянных «скопления»** жизни: две «пленки» – планктона и донную и два «сгущения» – прибрежное и саргассовое. Прибрежному «сгущению» жизни В.И. Вернадский придавал наибольшее значение, рассматривая его в качестве «области мощной химической активности». Позднее, когда интересы гидробиологии стали фокусироваться на первичной продуктивности и рыбопродуктивности верхнего слоя океана, концепция В.И. Вернадского относительно глобального распределения жизни и ее биохимической активности в океане отошла на второй план.

В 40–50-е гг. **Л.А. Зенкевичем** была разработана другая концепция биологической структуры океана. В соответствии с ней все явления в биотической и абиотической средах распространяются в зависимости от положения относительно **трех плоскостей симметрии**: одной экваториальной и двух меридиональных, проходящих через «середины» океанов и материков. Экваториальная плоскость представляет собой плоскость широтной симметрии, по обе стороны от которой сменяют друг друга **четыре зоны** специфического температурного режима и связанных с ним биологических особенностей. **Экваториальная зона, сравнительно богатая жизнью, сменяется двумя (по одной в северном и южном направлении) субтропическо-тропическими зонами биологического минимума, далее следуют две зоны умеренных широт биологического максимума и две полярные зоны биологического минимума.** Меридиональная симметрия выражается в возрастании биомассы планктона (в десятки раз) и бентоса, изменении видового состава организмов и их вертикального распространения от середины океанов к шельфу и неритической зоне. Нарушения меридиональной симметрии (асимметрия) закономерны и связаны с наличием океанических течений и других явлений в водной среде. Концепция Л.А. Зенкевича подтвердила значение береговой границы раздела и прибрежного сгущения жизни.

Концепции биологической структуры океана, предложенные В.И. Вернадским и Л.А. Зенкевичем, не исключают, а **дополняют друг друга**. 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. Жизнь в Мировом океане сконцентрирована около берегов, где наиболее благоприятны условия питания живых организмов. По сравнению с прибрежными водами и лиманами большая часть открытого океана представляет собой «пустыню». Однако и в прибрежных районах жизнь распространена довольно неравномерно. Максимальная ее концентрация приурочена к коралловым рифам и эстуариям.

Зоны апвеллинга. Большую роль в распределении жизни в океане играет процесс, названный **апвеллингом**. Он происходит там, где ветры постоянно отгоняют поверхностную воду от крутого берегового склона. В результате на поверхность поднимается холодная глубинная вода, богатая биогенными элементами. Как правило, апвеллинги расположены у западных берегов континентов, которые нередко заняты пустынями. Образование пустынь связано с тем, что ветры, формирующие апвеллинги, дуют большей частью с суши, унося влагу. Во многих случаях только частые морские туманы поддер-

живают развитие своеобразной растительности (вельвичия удивительная в пустыне Намиб).

В противоположность пустынным берегам зоны апвеллинга характеризуются колоссальными популяциями рыб и птиц и являются наиболее продуктивными океаническими областями. В коротких пищевых цепях, что также свойственно зонам апвеллинга, доминируют диатомовые водоросли и сельдевые рыбы. Большие популяции морских птиц на берегах и островах откладывают бесчисленные тонны гуано, богатого нитратом и фосфатом. Осадки на морском дне также содержат много фосфата и органических веществ. Изменение направления ветра, когда в бескислородной водной среде происходит «цветение» ядовитых водорослей динофлагеллат, вызывает массовую гибель рыбы. Наиболее часто подобные катастрофы происходят в зоне перуанского апвеллинга.

Вопросы для повторения:

1. *Принципы биогеографического районирования Мирового океана.*
2. *Области Мирового океана.*
3. *Ареалы морских животных и растений, реликты фауны.*
4. *Биологическая структура океана.*
5. *Адаптации глубоководных животных.*
6. *Концепции биологической структуры океана.*

ЛЕКЦИЯ 13

БИОМЫ ОСТРОВОВ

План

1. *Общая характеристика.*
2. *Биомы материковых островов.*
3. *Биомы океанических островов.*

1. Общая характеристика. Биомы островов морей и океанов чрезвычайно разнообразны. Тесно связанные с условиями образования самих островов, они, однако, не имеют ни одной черты, которая была бы свойственна всем островам без исключения. Разнообразие биоты острова зависит от его происхождения, возраста, размеров, удаленности от материка и свойственных ему природных условий.

По своему происхождению острова в морях и океанах подразделяются на две основные группы – **материковые и океанические**.

1. Материковые представляют собой отделившуюся в ту или иную геологическую эпоху часть континента. Они выступают над уровнем воды в пределах подводной окраины материков и сложены обычно коренными породами (Великобритания, Гренландия, Мадагаскар, Новая Зеландия, Новая Каледония, Гавайские и др.). Мелкие могут образовываться в результате аккумулятивной деятельности волн и прибоя.

2. Океанические острова распространены в пределах ложа океанов и на срединно-океанических хребтах. К ним относятся коралловые (атоллы и рифы) и вулканические острова (Галапагосские, Кергелен, Маскаренские, Канарские, Пасхи и др.).

Между этими двумя группами островов, материковых и океанических, встречаются промежуточные формы – **геосинклинальные** острова, или острова переходной зоны и островных дуг. Они отличаются наибольшим разнообразием природных условий и имеют более сложную структуру ландшафтов – от равнинных до горных территорий. Как правило, все геосинклинальные острова формируются в архипелаги или образуют островные дуги (Большие Зондские, Филиппинские, Японские и др.).

По **сложности экосистем** острова могут быть низкими, включая биогенные (атоллы, рифы и мангровые) и шельфовые, и высокими (вулканические, геосинклинальные и материкового склона, или шельфовые). Высокие острова, в свою очередь, могут иметь слабо или хорошо выраженную высотную поясность.

Условия для формирования биоты на материковых и океанических островах совершенно **различны**.

1. Материковые острова отделились от континентов с тем видовым разнообразием растительного покрова и животного населения, которое было присуще этому участку континента.

2. Океанические острова заселялись только организмами, способными преодолеть большие водные пространства. В первом случае тип формирования биоты может быть определен как **реликтовый**, во втором – как **иммиграционный**.

2. Биомы материковых островов. На островах материкового происхождения биота со временем постепенно **обедняется за счет вымирания** части форм и даже видов. Вымирание вида можно объяснить его малой численностью в момент отделения острова от материка, не обеспечивающей длительное существование в условиях **изоляции**. Причем гибель видов, унаследованных островом, не компенсируется появлением иммигрантов, которые попадают на остров, как правило, в ограниченном числе особей и не всегда выживают.

О постепенном вымирании видов на островах можно судить по тому, что небольшие по площади острова материкового происхождения в отличие от крупных имеют почти чисто океаническую фауну. Так, среди островов Пирл на большом острове Рей обитают около 1/3 континентальных видов, а на маленьком острове Кондатора – лишь 1/10 (Воронов, 1987). Если два острова разной величины одновременно отделились от материка, то исходная биота может почти полностью сохраниться на большем из них и полностью или частично исчезнуть на меньшем.

Особенности биоты материковых островов

1. Изоляция и удаленность от материка определяют высокий эндемизм флоры и фауны. Чем древнее остров, тем больше **эндемичных** видов и форм. Например, видовой эндемизм флоры Новой Зеландии, Новой Каледонии, Гавайских островов достигает 70–80%. При меньшей отдаленности от материковой суши (острова Великобритания, Ирландия, Японские, Шри-Ланка) эндемизм менее выражен.

2. На островах нередко в облике тех или иных групп животных наблюдаются **отклонения**. Например, крупные млекопитающие обычно мельче, чем на материке (пони, филиппинский буйвол и др.). У птиц и пресмыкающихся, наоборот, выражен островной гигантизм (вараны на острове Комодо, черепахи на Галапагосских островах). Причина этого явления пока не выяснена.

3. Нередко для островов характерны **нелетающие** птицы и насекомые. Происхождение нелетающих птиц связано с **отсутствием** на островах **млекопитающих**, которые могли бы их истребить. В отборе нелетающих насекомых важную роль сыграл их **снос ветром** и ураганами в океан. Для многих видов летающих насекомых устанавливается равновесие между числом особей, унесенных ветром, и числом особей, приносимых на остров, при условии, что остров входит в архипелаг.

4. В своем распределении **биоценозы островов** подчиняются тем же зональным закономерностям, что и сообщества континентов. Однако их структура и энергетические связи при меньшем по объему видовом составе **проще**. Только на больших островах с горными системами (Мадагаскар, Новая Зеландия, Куба, Великобритания и др.) растительный покров и животное население не менее сложны, чем на сопредельных материках. На островах с упрощенной ландшафтной характеристикой сообщества более однотипны, а обеднение видового состава более значительно.

3. Биомы океанических островов. На островах океанического происхождения сообщества возникают на продуктах вулканической деятельности или коралловых известняках. Флора и фауна этих остро-

вов полностью иммиграционная, однако по возрасту она может оказаться старше самих островов.

Особенности биоты океанических островов

1. **Проникновение видов** с материка на тот или иной остров облегчается по так называемым «**мостам суши**» и по цепочке островов вулканического или иного происхождения. На некоторых из этих островов вид мог иметь временное пристанище и переселиться на вновь образовавшийся остров в качестве реликта, возникшего в результате вымирания на соседних участках суши. Таким образом, не исключается возможность элемента реликтового происхождения флоры и фауны на островах океанического происхождения.

2. **Перенос организмов** через водное пространство по отношению к каждой особи носит **случайный характер**. При длительном существовании миграционного процесса этот перенос приобретает определенную статистическую вероятность. Так, при пересечении пространства шириной 100 миль выживает лишь одна особь из тысячи, следующих 100 миль – опять одна особь из тысячи и т.д. Шанс достигнуть остров, расположенный в 200 милях от источника миграции, имеет одна особь из миллиона.

3. Наиболее распространенными способами заселения островов организмами являются **гидрохория** (морские течения), **анемохория** (ветры, штормы и ураганы) и **зоохория** (перенос с помощью птиц). В заселении островов растениями и животными большую роль играет человек (антропохория).

4. **Активно заселять** острова могут в основном **птицы**, однако этот процесс сдерживается «гнездовым консерватизмом» самих птиц. Взрослые растения, прибитые волнами к берегу, как правило, редко приживаются. Выживают эпифиты, находящиеся на стволах. Ветром на большие расстояния переносятся **споры и легкие семена**, в связи с чем, например, папоротники на островах имеют широкое распространение. Насекомые в целом плохо переносят пребывание в соленой воде и заселяют острова в случае заноса их ветром или птицами. **Гибнут в морской воде** амфибии, рептилии и пресноводные рыбы. Из рептилий на островах распространены только **гекконы и сцинки**. В конечном итоге гибель в морской воде приводит к довольно бедному видовому составу этих групп животных. Так, в Южной Америке много земноводных, а на соседних Галапагосах нет ни лягушек, ни саламандр, отсутствуют виды птиц, характерные для материка, а из наземных млекопитающих представлены по одному роду летучих мышей, крыс и грызун, напоминающий хомяка.

5. Большое значение в заселении острова организмами, переносимыми ветром и в меньшей степени водой, имеет его «**ловчий угол**» –

расположение острова по отношению к потоку мигрантов. Так, если остров расположен перпендикулярно к потоку мигрантов, то вероятность того, что мигрант попадет на остров, больше.

Флора островов океанического происхождения отличается малочисленностью видового состава. В их фауне отсутствуют млекопитающие, земноводные и змеи.

6. Процесс видообразования на океанических островах протекает **быстрее**, чем на материковых и континентах, так как на океанических островах образуется, как правило, малочисленная популяция какого-либо вида с обедненным генофондом. К тому же эта локальная малочисленная популяция оказывается в географической изоляции. В результате на разных островах возникают различия в наборе генов одного и того же вида, приводящие к возникновению на каждом острове внутривидовых форм, а впоследствии и видов. Большое значение при этом имеет и незаполненность экологических ниш.

В качестве доказательства, достоверно подтверждающего своеобразие видообразования на островах океанического происхождения, можно привести вьюрков, обитающих на Галапагосах.

Ч. Дарвин в своем дневнике «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль» отмечал, что естественная история этих островов в высшей степени интересна и вполне заслуживает внимания. Большинство обитающих здесь организмов являются аборигенами, в других местах не встречающимися. Этот «спутник Америки», отделенный от материка пространством открытого океана в 500–600 миль, получил с континента нескольких случайных колонистов. Очевидно, на Галапагосы попал один вид вьюрка, питающийся свойственной ему пищей. Вьюрки, которым не хватало корма, погибали или переходили на другой корм. Так, они научились ловить насекомых, вытаскивать личинки из щелей в стволах деревьев, разгрызать орешки, питаться листьями растений и т.д. В конечном итоге естественный отбор привел к образованию специализированных форм, которые заполнили на острове все экологические ниши, предназначенные для певчих птиц. На Галапагосах существуют 3 рода, 13 видов и 37 островных форм вьюрков: большой, средний и малый земляные, кактусовый, толстоклювый древесный, дятловый, попугайный, кокосовый, мангровый, славковый и др. Интересно, что дятловый дарвинов вьюрок, не имеющий длинного языка, использует для добывания насекомого из-под коры дерева иголку кактуса.

На Галапагосских островах живут и довольно экзотичные представители эндемичной фауны: гигантские черепахи, древние морские и наземные игуаны, морские львы, лавовые змеи, нелетающий баклан и галапагосский пингвин. Большинство представителей биоты островов имеют сородичей на Южно-Американском континенте.

7. Характерная черта биоты островов – постоянная «доставка» поселенцев. Виды, попавшие на остров раньше, имеют несомненное преимущество перед экологически близкими к ним видами, которые попали на остров позднее. У первопоселенцев больше времени для размножения и увеличения численности при отсутствии конкуренции или наличии более слабой конкуренции.

8. Каждый вид может натурализоваться на острове только при следующих **трех условиях**:

– **успешное** прохождение эцезиса (полного цикла развития от появления на острове до принесения жизнеспособного потомства включительно);

– **выживание в конкурентной борьбе** с ранее заселившими остров видами;

– **адаптация** к новым условиям существования.

Стадии адаптации видов

а) Уже на стадии эцезиса начинается **формирование сообщества**, заключающееся в приспособлении организмов к совместной жизни.

б) На следующей стадии – стадии **сложной группировки** образуется растительность с несколькими ярусами. При этом высокие растения защищают более низкие от избытка солнечного света, ветра и соленых брызг. Одновременно активизируются процессы почвообразования.

в) На конечной стадии, несмотря на отсутствие многих характерных для суши групп растений и животных, на островах океанического происхождения устанавливается **биоценоз**. Однако цепи питания в нем укорочены (обычно 2–3, реже 4 звена). Бедность видового флористического состава приводит к малому разнообразию растительноядных животных и однообразию хищников при их невысокой численности.

Многие представители животного населения **имеют связь с океаном**, проходя в нем одну или несколько своих стадий развития или добывая в водной среде пищу.

9. Для островных биот характерен процесс **космополитизации**, вызванный тем, что животные и растения, наиболее успешно преодолевшие океанические пространства, заселили многие острова и встречаются даже в нескольких климатических зонах и поясах. Больше всего космополитов на низменных атоллах с наиболее однородными экологическими условиями и наименьшим видовым разнообразием биоты. Как ни парадоксально, космополитизации островной биоты способствуют ученые, перевозящие животных и растения с одного острова на другой.

10. Ограниченная численность популяций островной биоты и ее изолированность приводят к **быстрому исчезновению многих видов** при прямом истреблении человеком и нарушении условий местообитания. Так вымерли стелерова корова (Командорские острова), бескрылый чистик (Ньюфаундленд), моа (Новая Зеландия), дронг (Маврикий) и др. На грани исчезновения находятся яванский и суматрин-

ский носороги, цейлонский слон, галапагосские черепахи и другие представители своеобразной островной биоты.

11. Наиболее **катастрофическими для флоры и фауны** многих островов являются преднамеренный или случайный завоз человеком коз, свиней, собак, кошек, крыс, домашних мышей и других синантропных видов, а также неудачные попытки акклиматизации животных – объектов охоты. Вселение на Новую Зеландию европейского благородного оленя привело к гибели лесов на значительной площади. К тому же завезенный из Австралии на этот архипелаг опоссум (растительноядное сумчатое) уничтожил леса во многих районах. Свиньи истребили киви, совиного попугайчика и гаттерию, которая сохранилась только на сопредельных мелких островах. Флора островов Святой Елены и Кермадек понесла невосполнимые потери в результате завоза коз.

К сожалению, примеров бессмысленного уничтожения и островных экосистем, и представителей их органического мира можно привести множество. За каких-нибудь несколько тысячелетий развития земледелия и столетий развития промышленности человек внес заметные изменения в создававшиеся природой на протяжении миллионов лет биологические ценности Земли.

Вопросы для повторения:

- 1. Общая характеристика материковых и океанических островов.*
- 2. Особенности биоты материковых островов.*
- 3. Особенности биоты океанических островов*
- 4. Стадии адаптации видов океанических островов.*

ЛИТЕРАТУРА

1. Киселев В.Н. Биogeография с основами экологии. – Мн.: БГУ, 1985.
2. Агаханянц О.Е. Биogeография. – Мн.: Высшая школа, 1992.
3. Лопатин И.К. Зоogeография. – Мн.: Высшая школа, 1989.
4. Алехин В.В., Кудряшов А.В., Говорухин В.С. География растений. – М.: Учпедгиз, 1964.
5. Воронов А.Г. Биogeография с основами экологии. – М., 1987.
6. Воронов А.Г., Дроздов Н.Н. Биogeография. – М., 2001.
7. Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Биogeография мира. – М., 1982.
8. Леме Ж. Основы биogeографии. – М., 1986.
9. Гордеева Т.Н., Стрелкова О.С. Практический курс географии растений. – М.: Высшая школа, 1968.
10. Тахтаджян А.Д. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978.
11. Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Д.: ЛГУ, 1974.

Репозиторий ВГУ