

Министерство образования и науки Российской Федерации

Владивостокский государственный университет
экономики и сервиса

А.Н. КИСЕЛЕВ

БИОГЕОГРАФИЯ

Учебное пособие

Владивосток
Издательство ВГУЭС
2005

ББК 28.085я73

К 44

Рецензенты: Б.И. Семкин, д-р биол. наук,
профессор;
В.М. Урусов, д-р биол. наук,
профессор

Научный редактор: И.С. Майоров, канд. геогр. наук

Киселев А.Н.

К 44 БИОГЕОГРАФИЯ: Учебное пособие. – Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2005. – 120 с.

В пособии рассматриваются проблемы и задачи биогеографии и охраны растительного покрова и животного населения, дается система необходимых понятий и терминов, методологических подходов и методических приемов к исследованию конкретных объектов и явлений. Наряду с географией и экологией наземных биогеоценозов и экосистем более высокого порядка рассматриваются вопросы биогеографии океанов и морей, антропогенного воздействия на биосферу. Выделены проблемы оценки устойчивости экосистем, их разнообразия и сохранения.

Может быть использовано преподавателями и студентами факультетов экологических и географических специальностей, специалистами в области экологии, географии, охраны окружающей среды, экологическими службами территорий.

ББК 28.085я73

© Издательство Владивостокского
государственного университета
экономики и сервиса, 2005

© А.Н. Киселев, 2005

О Б А В Т О Р Е



Алексей Николаевич родился 10 апреля 1950 г. в Ленинграде, позднее с семьёй переехал в г. Дубну Московской области.

В 1972 г. он закончил обучение в Московском институте инженеров геодезии, аэрофотосъёмки и картографии (МИИГАиК) по специальности картография. По распределению уехал на ДВ стажёром-исследователем во вновь созданный Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР.

С тех пор и до своего последнего часа его трудовая и научная деятельность была связана с этим институтом. Уже первые его шаги в науке были успешными и удачными: результаты работы постоянно докладывались на конференциях молодых ученых Сибири и ДВ, нашего института и удаивались призовых мест. Составленная с его участием карта распределения иксодовых клещей была отмечена медалью на ВДНХ СССР.

В 1974 г. после успешного завершения стажировки его перевели на должность младшего научного сотрудника, а в 1976 г. – рекомендован в аспирантуру к доктору географических наук Пузаченко Ю.Г. После защиты кандидатской диссертации в 1981 г. в Институте географии АН СССР (г. Москва), его работа была опубликована в виде монографии.

Долгое время Киселёв А.Н. был председателем Совета молодых ученых института. В 30 лет возглавил крупную лабораторию биогеографии. С тех пор менялось название лаборатории, ее кадровый состав, акценты в темах исследований. Однако неизменным оставался стержень научных разработок лаборатории: изучение структуры лесной растительности и её связи с факторами среды, которое вёл сам Киселёв А.Н. Он умел сочетать неизбежную на этой должности организационную рутину с продуктивной научно-исследовательской работой. Его картографическое видение территории (качество, которое даётся не столько образованием, сколько складом ума и трудом!) позволяло ему очень рационально и эффективно организовывать полевые исследования, в которых сам он был участником. Поэтому результаты его работы базировались на огромном фактическом материале, собранном в ходе многолетних полевых исследований на территориях от ДВ до тропических островов Тихого и Индийского океанов.

Еще в конце 70-х гг. он много сделал для развития методов составления средне- и крупномасштабных карт лесной растительности с помощью ЭВМ. В то время эти работы носили пионерный характер и не утратили своего значения до сих пор. Им разработана методика прогнозного биогеографического картографирования, составлены оригинальные карты прогнозной, или расчётной лесной растительности ДВ. Предложен метод создания карт для оценки сложности территории, являющихся основой организации наблюдений за поведением объекта в разнообразии условий среды.

Киселёв А.Н. развивал уникальное научное направление – использование математических и картографических методов в биогеографии. Им выполнены научные разработки по пространственной организации ландшафтов островных экосистем, региональных экосистем Дальнего Востока, по оценке биоразнообразия, установлению закономерностей по высотной поясности растительности в условиях муссонного климата и другим. Научные разработки всегда основывались на обширном собственном полевом материале.

Киселёв А.Н. является автором большого ряда разномасштабных карт растительности, выполненных им в рамках научно-исследовательских тем, так и по договорным работам. К сожалению, не все они опубликованы.

Его научные результаты отражены в 5 монографиях и многочисленных (более 100) статьях, опубликованных в крупных российских (советских) и зарубежных изданиях. На его счету редактирование ряда сборников и монографий.

В 1999 г. Киселёв А.Н. успешно защитил докторскую диссертацию. Будучи членом диссертационного совета ТИГ ДВО РАН, выступал с отзывами на докторские и кандидатские диссертации в качестве оппонента. И на этом поприще его отличали объективность и доброжелательность.

С 2000 г. и до конца жизни он читал лекции по биогеографии, экологии животных, экологическому мониторингу, ландшафтоведению студентам кафедры экологии Владивостокского государственного университета экономики и сервиса (ВГУЭС). Подготовил учебную программу по курсу «Биогеография» и сдал в печать учебное пособие по этому курсу.

После себя Алексей Николаевич оставил трёх прекрасных сыновей, большое научное наследие, посаженные деревья... Но многое не успел... Однако научные результаты крупного российского учёного-географа Киселёва А.Н. – его книги, карты, статьи, как и светлая память о нём останутся навсегда с нами.

Основные монографии А.Н. Киселёва:

1. Пространственная организация островных экосистем Вьетнама. – Владивосток: Дальнаука, 1994. 92 с.

2. Географические аспекты оценки биоразнообразия: юг российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1997. 62 с.

3. Пространственно-временная структура экосистем Дальневосточного региона. – Владивосток: Дальнаука, 2002. 304с.

4. Прогнозное биогеографическое картографирование. – М.: Наука, 1985. 104 с.

Академик П.Я. Бакланов,
д-р биол. наук Б.И. Сёмкин,
д-р биол. наук В.М. Урусов,
канд. геогр. наук А.Н. Качур

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемая публикация предназначена прежде всего в качестве учебного пособия по курсу «биогеография» для студентов кафедры экологии и природопользования Социально-политического института ВГУЭС, а также в качестве дополнительной литературы для ряда других кафедр этого университета, где в той или иной мере затрагиваются вопросы биогеографии, экологии и охраны природы.

В довольно сжатом объеме невозможно отразить весь спектр решаемых и стоящих перед биогеографией задач, данных и знаний, накопленных этой наукой за несколько столетий ее развития. Однако это не является главной целью учебного пособия. Последняя заключается в освещении основных аспектов биогеографии, позволяющих далее ориентироваться и в частных вопросах и задачах, отражении сходства и различий между предметами и методами биогеографии, биоценологии и экологии, поскольку две последние дисциплины стали на современном этапе самостоятельными науками.

Учебное пособие состоит из двух частей. В первой рассматриваются общие вопросы, относящиеся к предмету и основным задачам биогеографии, ее прикладной роли на современном этапе, и вопросы, изучаемые также в рамках экологии, но необходимые для более полного понимания специфики пространственного распределения структурных единиц биосферы – экосистем различного ранга. Это понятие о биосфере и ее эволюции, приток энергии и трофические связи в экосистемах, взаимосвязь живых организмов с экологическими факторами среды.

Ряд глав посвящен сообществам организмов (биоценозам) и элементарным структурным единицам биосферы – биогеоценозам. Это вопросы внутривидовых и межвидовых взаимоотношений в сообществах и взаимоотношений между биоценозами и средой, динамики и классификации биоценозов.

Во второй части, наиболее биогеографичной по своему предмету, рассматриваются вопросы географического распределения живых организмов, их сообществ и крупных биологических формаций Дальнего Востока России и земного шара в целом.

Настоящее пособие в целом соответствует Программе дисциплин федерального компонента по специальности 013400 – Природопользование дисциплины «Биогеография».

ЧАСТЬ I. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Глава 1. Предмет и задачи биогеографии

1.1. Из истории вопроса

Становление биогеографии как науки часто относят к концу XVIII – первой половине XIX вв. Однако если учесть, что современная биология уходит своими корнями в древние страны Средиземноморья, а древние греки и египтяне были к тому же хорошими картографами, то представляется естественным, что тогда же появились первые карты земельных угодий, включающих и размещение лесов, лугов с их общими характеристиками. Так, становление ботанических знаний относится еще к IV в. до н.э. и связано с именами Аристотеля и его ближайшего ученика Теофраста (ботанические труды «Причины растений» и «Исследования о растениях»). Этот первый этап биогеографических работ – описательно-инвентаризационный – продлился достаточно долго и как составная часть более научно обоснованных и эффективных подходов используется и сейчас.

Тем не менее, именно в конце XVIII – первой половине XIX вв., в условиях бурно развивающегося капиталистического общества в Европе мощный толчок произошел и в развитии многих фундаментальных и прикладных наук, в том числе и в биогеографии. Благодаря многочисленным экспедициям для изучения флоры и фауны Экваториальной Африки, Южной Америки, Азии оформился сравнительно-географический подход к исследованиям, и соответствующий анализ позволил установить причины различий в растительном покрове и животном населении различных регионов. Подобные исследования характерны для многих натуралистов того времени, но, прежде всего, связаны с именами географа А. Гумбольта, зоогеографов А. Уоллеса и Ф. Склетера (провел одно из первых фаунистических районирований суши), ботаника-натуралиста К. Линнея, биолога и биогеографа Ч. Дарвина и др. В России в этот период в области биогеографии плодотворно работали П.С. Паллас, К.М. Бэр, Н.А. Северцов, И.Г. Борщов и др.

В XIX в. все в большей степени начинают проводиться исследования как отдельных видов, так и сообществ растений и животных с системных (экосистемных) позиций, т.е. учета взаимодействия живых ор-

ганизмов с условиями окружающей среды. Как отмечает Ж. Леме (1976), «первыми экологами были великие агрономы XIX в., которые в поисках способов увеличения продуктивности культур пытались определить влияние, оказываемое на нее составом почвы и особенностями климата».

1.2. Предмет изучения и основные задачи биогеографии

Биогеография последних десятилетий все в большей степени использует системный (экосистемный, эколого-географический) подход как в ботанической географии (геоботанике), так и зоогеографии. **Объектом** изучения биогеографии является биосфера и все ее структурные единицы вплоть до элементарных надорганизменных экосистем: биогеоценозов на суше и бентем или бентосных систем на дне Мирового океана, а также различные таксономические категории живых организмов. Конечно, эти объекты изучаются целым рядом наук и научных дисциплин о живой природе.

Различия в предмете исследования

На предмет биогеографии существуют известные разночтения, поскольку биоценология и экология, которые ранее считались ее дисциплинами, хотя и высокого интегративного уровня, выделились в самостоятельные науки со своими предметами исследований и методическими приемами.

В книге известного французского биогеографа и эколога Ж. Леме «Основы биогеографии» (1976) определяется, что **биогеография** – наука о географическом распределении живых организмов и причинах его изменения, т.е. о всех географических аспектах биологии.

Это биологическая наука, т.к. именно живые организмы составляют объект ее изучения. Поэтому биологические знания, конечно же, совсем не лишние для биогеографа, как и для эколога.

Но биогеография – это и географическая наука, т.к. стремится установить связи между растительностью и животным миром, с одной стороны, и географо-экологическими факторами среды (климат, рельеф, почвы, воды, деятельность человека и т.д.) – с другой, чтобы получить синтетическую картину, характеризующую особенности земной поверхности. Для географа познание живой части ландшафта занимает одно из ведущих мест в этом комплексе, поскольку растительность и животное население – это наиболее чувствительные индикаторы географической среды в целом.

Таким образом, биогеография занимается исследованием сложной области, в которой, по Ж. Леме, различают взаимозависимые и дополняющие друг друга направления:

1) **хорология** (греч. *chora* – пространство, страна) – изучение географических ареалов таксономических единиц – видов, родов, семейств,

отрядов и т.д., их происхождения и изменения, а также флористических и фаунистических (биофилотических) территорий, которые ими определяются;

2) **биоценология** (греч. *koinos* – общий) – изучение сообществ организмов, которые рассматриваются с точки зрения их организации, таксономического состава, динамики, географического распределения;

3) **экология** (греч. *oikos* – дом, жилище) – изучение связей организмов и их сообществ с окружающей средой.

В довольно пространным послесловии к книге Ж. Леме российский классик биогеографии А.Г. Воронов дает высокую оценку этому труду в целом и как учебному пособию в частности. Тем не менее А.Г. Воронов отмечает, что Леме, подобно основоположнику франко-швейцарской школы Рюбелю, понимает биогеографию как совокупность трех вышеуказанных разделов, и такое расширенное понимание представляется неправильным. Экология стала самостоятельной наукой, а биогеография использует те положения экологии, которые посвящены изучению влияния среды на распространение организмов и их сообществ. Это направление биогеографии именуют **экологической биогеографией**. Вся совокупность законов, определяющих географическое распространение организмов и их сообществ, и составляет, по А.Г. Воронову, **предмет биогеографии**.

К тому же и сам Ж. Леме отмечает, что происхождение этих трех направлений различно. Хорология появилась тогда, когда натуралисты впервые занялись инвентаризацией организмов и их сообществ на различных территориях, стремясь одновременно уточнить границы их распространения. Предшественниками биоценологии были натуралисты-путешественники, которые пытались определять и классифицировать особенности растительности применительно к климату. Первыми экологами, как уже было сказано выше, были английские агрономы, исследовавшие зависимость продуктивности сельскохозяйственных культур от эколого-географических факторов среды.

В итоге А.Г. Воронов в **предмет** изучения биогеографии (рис.1) включает:

- влияние среды на распространение организмов;
- зональное распределение основных сообществ;
- проблему ареалов и флористико-фаунистических областей.

Другой известный российский биогеограф П.Д. Ярошенко (1975) определяет **биогеографию** как науку, изучающую закономерности географического размещения животных, растений и микроорганизмов, а также их сообществ вместе со свойственной им средой.

П.П. Второв и Н.Н. Дроздов (1978) также считают, что **биогеография** занимается выяснением географического распределения организмов и их сообществ. На основе знания экологических особенностей и родственных связей разных видов и групп, с учетом современных физи-

ко-географических и палеогеографических характеристик территории биогеография призвана выявить закономерности географического распределения организмов и сообществ, вскрыть его причины, причины структурно-функциональных и исторических особенностей живого покрова Земли.



Рис. 1. Структура и основные задачи биогеографии (по А.Г. Воронову. Послесловие к «Основам биогеографии», Ж. Леме, 1976):

- 0) а – изучение фито-, зоо- и биоценозов, а также фауны и флоры территорий, б – изучение географического распространения сообществ, а также видов, родов и других таксонов;
- 1) изучение фауны и флоры различных территорий;
- 2) изучение сообществ и их географического распространения;
- 3) изучение влияния среды на распространение сообществ и их компонентов;
- 4) изучение влияния исторических причин на распространение сообществ и их компонентов;
- 5) выделение регионов различного ранга, выявление отличий друг от друга по характеру фауны и флоры или по набору и строению сообществ

1.3. Биогеография и экология

Практические цели биогеографии тесно смыкаются с задачами общей экологии и наук о Земле. Специфика биогеографии состоит, с одной стороны, в получении комплексных, сопряженных данных об органическом мире той или иной территории, а с другой – **в сравнительно-географическом подходе** к анализу и интерпретации этих данных. С его помощью биогеография способна в принципе прогнозировать (и это уже делается) результаты различных планируемых и случайных воздействий на биосферу. При этом биогеограф выступает как бы в качестве наблюдателя и толкователя экспериментов, поставленных самой природой.

дой. Специально ставить такие эксперименты чаще всего нельзя – это либо рискованно для биосферы, либо требует многих сотен и даже тысяч лет для получения результата.

Наиболее разработанными частными дисциплинами биогеографии являются **зоогеография** и **фитогеография** (география растений, ботаническая география, геоботаника). География микроорганизмов находится на стадии становления по причине трудности изучения самого объекта.

Зоогеография и фитогеография четко различаются по объектам, но процессы, определяющие закономерности распределения для животных и растений, имеют много общего. Отсюда вытекает и принципиальное сходство целей и методов для этих биогеографических дисциплин, их синтез в рамках единой науки.

Биогеографический синтез наиболее оправдан в тех разделах частных дисциплин, которые занимаются исследованием распределения комплексов организмов по территории и закономерностей этого распределения. Далее следует задача объяснения выявленных закономерностей, что требует знания современных и прошлых взаимодействий между разными группами организмов, между ними и средой. Таким образом, логически осуществляется переход к сравнительно-географическому исследованию сообществ и экосистем разного ранга, что и представляется основой биогеографической методологии. Реально исследователь имеет дело лишь с ограниченным набором видов или групп, однако и здесь необходимо осмысливать материал в биогеоценотическом и экосистемном плане*.

При всем этом при постановке соответствующих частных биогеографических исследований с экосистемных позиций превалирует зоо- или фитоцентризм, т.е. по отношению к конкретному объекту все остальное, включая и все другие биотические компоненты, выступает как «среда». При равенстве изучения растительности и животного населения исследования носят ландшафтоведческий или биогеоценологический характер. Резкого перехода между всеми аспектами нет.

Многие исследователи отмечают, что с применением терминов ландшафтоведения в биогеографии необходимо соблюдать осторожность. Действительно, ландшафты и геосистемы – это полицентрические природные (природно-антропогенные) системы. В биогеографии более предпочтительна концепция экосистемы либо биоцентрическая, либо свободная от априорных допущений.

* Даже общее число растений, животных и микроорганизмов на Земле оценивается лишь приблизительно: от 5 до 30 млн (Биологическое ..., 1992), т.е. разброс значений идет на порядок. Из этого количества описаны и имеют видовое название около 2 млн. Микроорганизмы, повсеместно распространенные в биосфере и играющие чрезвычайную роль в круговороте веществ, в отношении видовых оценок пока мало изучены.

Как следует из раздела 1.2, **биогеография** – наука о закономерностях распространения и распределения по земному шару (в пределах биосферы) сообществ живых организмов и их компонентов – видов, родов и других таксонов растений, животных, грибов и микроорганизмов.

Экология – биологическая наука и по объекту и по предмету исследования, изучающая структурную организацию и функционирование надорганизменных систем различных уровней: популяций, биоценозов (сообществ), биогеоценозов (элементарных территориальных экосистем) и биосферы в целом. Экология также и наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой или, как писал еще в середине XIX в. Э. Геккель, – общая наука об отношениях организмов к окружающей среде.

Различие между биогеографией и экологией и их взаимодополнение хорошо выразил американский эколог J.D. Clarkson (цит. по Л. Гроссман, 1979): «Пространственный (биогеографический) анализ занят факторами, имеющими отношение к месту действия ... Экологический анализ имеет дело с взаимодействием факторов, определяющих само действие. Предметом экологических исследований является система, формирующаяся в результате взаимодействия факторов, и законы ее функционирования. В известном смысле пространственный анализ начинается там, где кончается экологический. Он берет экологически исследованную систему и соотносит ее с местом».

Главный вклад экологии или экологического подхода в географию (биогеографию) связан с привнесением в нее методологии, т.е. концепции экосистемы.

Глава 2. Основные термины и понятия

Биогеоценоз – однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (биоценоз) и косных (биотоп) компонентов, объединенных обменом вещества и энергии в единый природный комплекс. Совокупность биогеоценозов образует биогеоценотический покров Земли, т.е. всю биосферу, а отдельный биогеоценоз представляет ее элементарную единицу (элементарную экосистему).

Понятие о биогеоценозе, введенное В.Н. Сукачевым в 1940 г., получило распространение в нашей стране. За рубежом, в аналогичном значении – экосистема, хотя последний термин более многозначен (аквариум, космический корабль, гниющий пень в лесу – это тоже экосистемы). Экосистемы имеют произвольные границы: от капли воды до биосферы, в то время как биогеоценоз имеет определенную территорию. При выявлении границ биогеоценоза ведущее значение придается растительности, поэтому границы биогеоценоза совпадают с границами

фитоценоза (совокупность растений на относительно однородном участке земной поверхности).

Различают:

биогеоценоз коренной;

биогеоценоз производный (из сукцессионного ряда);

биогеоценоз техногенный, биогеоценоз культурный и др.

Биосфера – оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются совокупной деятельностью живых организмов.

Биотоп – 1) относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство, занятое биоценозом; 2) синоним местообитания вида или группы видов.

Биоценоз – 1) любое сообщество взаимосвязанных организмов, живущих на каком-либо участке суши или водоема («безразмерное» понятие: биоценоз норы, болотной кочки); 2) сообщество из продуцентов, консументов и редуцентов (производителей органики, питающихся органикой, превращающих органику в неорганическое вещество), входящих в состав одного биогеоценоза и населяющих один биотоп.

Вид (биологический) – основная структурная единица в системе живых организмов, качественный этап их эволюции, т.е. вид – основная таксономическая категория в биологической систематике.

Строгого определения нет (Юрцев, 1992; Реймерс, 1990). Так, «Биологический энциклопедический словарь» (БЭС, 1986) определяет вид как «совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом общих морфологических признаков и типов взаимоотношений с абиотической и биотической средой и отделенных от других таких же групп особей практически полным отсутствием гибридных форм». Однако здесь же отмечается, что строгого общепринятого определения вида до сих пор не разработано. Действительно, в природе существует множество гибридных форм (Урусов, 1988) и их список все время пополняется.

Тем не менее, накопление к концу XVII в. сведений о многообразии форм животных и растений привело к представлению о виде как о вполне реальных группах особей. К. Линней еще в 1735 г. заложил основы современной систематики животных и растений («Система природы»), объединив близкие виды и роды, а сходные роды в отряды и классы. Он же ввел для обозначения видов двойную латинскую номенклатуру. Далее появилась эволюционная теория Ч. Дарвина (изменение видов в процессе развития живой природы), а в первой половине XIX в. накоплен материал о внутривидовой географической изменчивости и введено понятие подвида.

Различают:

вид автохтонный, возникший и первоначально эволюционирующий в данном месте;

вид аллохтонный, встречающийся в данном месте, но возникший в другом;

вид внедряющийся на какую-либо территорию;

вид восстановленный на данной территории, чаще с помощью человека;

вид вредный;

вид вымерший и **вид вымирающий** и др.

Животное население – совокупность зооценозов и их комплексов (далее, в соответствии с понятием «растительность»).

Комплекс – совокупность объектов или явлений, составляющих одно целое (например, комплекс растительных сообществ).

Консорция – структурная единица биоценоза, объединяющая автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных (топических) и пищевых (трофических) связей (например, любое отдельное дерево-эдикатор, с которым связаны фитофаги и их паразиты, микоризные грибы, эпифиты, гнездящиеся птицы и т.д. Понятие разработано В.Н. Беклемишевым и Л.Г. Раменским в начале 50-х гг. прошлого века.

Парцелла (в биогеоценологии) – структурная часть горизонтально расчленения биогеоценозов, отличающаяся от других частей составом и свойствами компонентов, спецификой их связей и вещественно-энергетического обмена. Парцеллы ограничивают обычно по ведущему элементу растительности (например, в хвойно-широколиственном лесу – участки елей с кисличным травостоем, заросли папоротника в «окнах» древесного полога).

Популяция – совокупность особей одного вида, в течение большого числа поколений населяющая определенное пространство и отделенная от соседних аналогичных совокупностей той или иной степенью тех или иных форм изоляции.

Различают следующие популяции:

агроценологическая;

географическая (в пределах географических регионов, физико-географических единиц и т.п.);

местная (локальная, в пределах группы биоценозов);

ценологическая (совокупность особей одного или группы близких видов в сообществе);

экологическая (особи одного вида в пределах биогеоценоза) и др.

Растительность или **растительный покров** – совокупность растительных сообществ (фитоценозов, групп фитоценозов и т.д.) Земли и ее отдельных регионов. В отличие от «флоры» характеризуется не только

видовым составом, но и численностью и сочетанием особей различных видов и жизненных форм растений, их пространственной структурой и динамикой. Для распределения растительности характерны зональность, секторальность и вертикальная поясность.

Синузия – структурная часть фитоценоза, отграниченная в пространстве или во времени (фенологически близкие группы растений). Синузии отличаются одна от другой в морфологическом, флористическом, экологическом и фитоценотическом отношениях (например, в сосновом лесу – синузия сосны, синузия брусники, синузия мхов).

Фауна – совокупность видов животных, обитающих на определенной территории. Фауна любой территории складывается из разных фаунистических комплексов (каждый такой комплекс включает виды, которые имеют сходные ареалы). Например, фауна степной зоны образована господствующим здесь степным фаунистическим комплексом.

Термин «фауна» применяют к животным различных систематических категорий (например орнитофауна), к животным, объединенным общностью местообитания (почвенная, лесная фауна), имеющим значение для человека (фауна сельскохозяйственных вредителей).

Флора – исторически сложившаяся совокупность таксонов растений, произрастающих или произраставших ранее на данной территории. По территориальным рангам выделяют флору Земли (примерно 375 тыс. видов), флору материков и их частей, островные флоры, горные флоры, флоры государств и их административных районов. Кроме того, рассматривают флоры отдельных систематических подразделений (флоры водорослей, мхов, ископаемые флоры и др.).

Экосистема – совокупность совместно обитающих организмов и условий их существования, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом и образующих систему взаимообусловленных биотических и абиотических явлений и процессов (термин введен А. Тенсли в 1935 г.). Понятие экосистемы приложимо к объектам различной сложности и размерности.

Глава 3. Биогеография на современном этапе

В настоящее время роль биогеографии и экологии все более возрастает. Развитие человеческого общества непрерывно увеличивает потребность в природных ресурсах, что неизбежно и негативно отражается на географической среде и биосфере. Поэтому проблема сохранения окружающей среды, восстановления нарушенных ландшафтов и экосистем становится не просто актуальной, но является предотвращением угрозы развития и самого существования общества. Разрушение естественных ландшафтов и экосистем высокого ранга пока еще не приняло глобального катастрофического характера, но на локальном и регио-

нальном уровнях это разрушение в различных частях Земли достигло высокой степени, затронуло даже культурные природно-территориальные комплексы и нередко носит необратимый характер.

Как отмечал А.Г. Воронов (Леме, 1976): «Биогеография является необходимым звеном в системе научных знаний, без которых невозможно вести целенаправленную работу по рациональному использованию естественных ресурсов, по охране и восстановлению природной среды». В решении этих задач ведущее место принадлежит экологии и географии (биогеографии).

Полученная на конкретных участках земной поверхности и акваториях количественная экологическая информация, которая в целом по земному шару проводится примерно по одинаковой методике, должна не только использоваться для сравнения, но и служить основой интерполяционных и экстраполяционных оценок на значительные территории при обосновании и расширении оперативных наблюдений на множестве участков. Таким образом, важнейший путь максимизации значимости экологических данных – это перевод этих данных в сравнительно-географическое, биогеографическое русло (Второв, Дроздов, 1978).

Важная задача выбора все же ограниченного множества ключевых участков: типичных, экотонных и уникальных экосистем, которые требуют постановки исследований и оценок именно с позиций как классической, так и современной экологической биогеографии. В этой связи российские биогеографы и экологи принимали активное участие в исследованиях по Международной экологической программе (1965–1975 гг.) и с 70-х гг., включая и ученых Дальневосточного отделения РАН, – в целом ряде проектов по программе ЮНЕСКО «Человек и Биосфера (Man and Biosphere)», в том числе и по биогеографии островных экосистем Мирового океана (Киселев, 1994).

Общепризнаны отечественные достижения в биогеографическом (геоботаническом и зоогеографическом) картографировании (Леме, 1976) и эта роль будет возрастать, особенно при оценке биоразнообразия территорий.

Глава 4. Понятие о биосфере

4.1. Пределы биосферы и ее структура

Биосфера – оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяется совокупной деятельностью живых организмов.

Первые представления о биосфере как «области жизни» и наружной оболочке Земли восходят к К. Ламарку (XVIII в.). Термин биосфера ввел в научный обиход в 1875 г. Э. Зюсс, понимавший ее как тонкую

туры в атмосфере и могут жить хлорофиллоносные растения-продуценты (в Гималаях до 6,2 км). Выше, в золотой зоне, обитают лишь пауки, ногохвостки и некоторые клещи, питающиеся зернами растительной пыльцы, спорами растений, микроорганизмами и другими органическими частицами, заносимыми ветром (возможно также выпадающими из стратобиосферы). Абиссаль (зона наибольших глубин) также отличается почти полным отсутствием продуцентов (там из органики присутствует только то, что выносятся реками и выпадает в качестве детрита из более верхних океанических слоев).

Еще выше (до озонового экрана) организмы попадают лишь случайно (микроорганизмы могут сохранять жизнь в виде спор). Нижний предел жизни традиционно ограничивается дном океана и изотермой 100°C в литосфере, расположенными соответственно на отметках около 11 км в Мировом океане и, по данным глубокого бурения, около 6 км на материке (фактически жизнь распространена в литосфере до глубины 3–4 км).

Таким образом, вертикальная мощность биосферы в океанической области Земли достигает чуть более 17 км, в сухопутной – до 12 км.

Парабиосфера еще более асимметрична, поскольку ее верхние границы определяет озоновый слой. Еще значительнее колебания толщи мегабиосферы, охватывающей осадочные породы, но и она не опускается на материках глубже отметок самых больших глубин океана, т.е. 11 км (тут температура достигает 200°C), и не поднимается выше наибольших площадей озонового экрана (22–24 км) и, следовательно, ее наибольшая толщина 33–35 км.

Теоретически пределы биосферы намного шире, поскольку в гидротермах дна Мирового океана на глубинах около 3 км обнаружены организмы при температурах до 250°C. В литосфере, глубже 25 км, по некоторым оценкам, должна существовать критическая температура в 460°C, при которой при любом давлении вода превращается в пар и жизнь принципиально невозможна.

В.И. Вернадский рассматривал биосферу как область жизни, включающую наряду с организмами и среду их обитания. Он выделил в биосфере семь разных, но геологически взаимосвязанных типов веществ:

- живое вещество;
- биогенное вещество (горючие ископаемые, известняки и т.д.), т.е. вещество, создаваемое и перерабатываемое живыми организмами;
- косное вещество (образуется процессами, в которых живые организмы не участвуют: изверженные горные породы);
- биокосное вещество (создается одновременно живыми организмами и процессами неорганической природы: почвы);
- радиоактивное вещество;
- рассеянные атомы;
- вещество космического происхождения (метеориты, космическая пыль).

4.2. Живое вещество

Центральное звено в концепции В.И. Вернадского о биосфере – представление о живом веществе. **Живые организмы**, – писал Вернадский, – являются функцией биосферы и теснейшим образом материально и энергетически с ней связаны. Они являются огромной геологической силой, ее определяющей. Для того чтобы в этом убедиться, мы должны выразить живые организмы как нечто целое и единое. Таким образом, выраженные организмы представляют **живое вещество**, т.е. совокупность всех живых организмов, существующих в данный момент, численно выраженное в элементарном химическом составе, в весе, в энергии. Оно связано с окружающей средой биогенным током атомов: своим дыханием, питанием и размножением (Химическое строение биосферы Земли и ее окружения, 1965).

Живое вещество распределено в биосфере крайне неравномерно. Максимум его приходится на приповерхностные участки суши (особенно велика биомасса тропических лесов) и гидросферы, где в массе развиваются зеленые растения и живущие за их счет гетеротрофные организмы.

Более 90% всего живого вещества биосферы, образованного главным образом углеродом, кислородом, азотом и водородом, приходится на наземную растительность (97–98% биомассы суши). Общая масса живого вещества в биосфере оценивается в $1,8\text{--}2,5 \times 10^{18}$ г (в пересчете на сухое вещество, БЭС) и составляет лишь незначительную часть массы биосферы (3×10^{24} г).

По другим данным (Реймерс, 1990) общий вес живого вещества биосферы оценивается величиной $2,4\text{--}3,6 \times 10^{12}$ т (в сухом весе). По подсчетам самого В.И. Вернадского (1927) вес живого вещества составляет 10^{21} г, а вес биосферы – 10^{27} г. Живое вещество, таким образом, отвечает по крайней мере многим сотым или десятым процента всей массы биосферы. Тем не менее Вернадский, опираясь на многочисленные данные, считал живое вещество наиболее мощным геохимическим и энергетическим фактором, ведущей силой планетарного развития. Он отмечал, что живое вещество представляет собой неразрывное молекулярно-биохимическое единство, системное целое с характерными для каждой геологической эпохи чертами.

4.3. Биогенный круговорот основных элементов в биосфере

Несмотря на то, что масса живого вещества мала по сравнению с массой биосферы, энергетическое значение живых организмов несравненно значительнее. Они образуют места сильнейшей миграции атомов

в биосфере. Все вещество биосферы в течение короткого момента геологического времени может пройти через живые организмы.

Одно из наиболее важных тел биосферы, геохимическое влияние которого наиболее значительно, – свободный кислород – создается на Земле исключительно одной жизнью. Процесс его образования непрерывен, как непрерывна его активная роль в миллионах различных химических процессов. Но несмотря на это, его общее количество приблизительно постоянно и, вероятно, пребывало таковым в течение всего геологического времени. По современным данным, благодаря деятельности фотосинтезирующих организмов, начало накопления свободного кислорода в атмосфере произошло примерно 2 млрд лет назад, затем образовался озоновый слой.

Появление кислорода рассматривается как важнейший этап эволюции биосферы. По оценке В.И. Вернадского, вес общего количества кислорода около $1,5 \times 10^{24}$ г. Кислород в силу своей активности приводит в состояние миграции новые массы атомов, во много раз превышающие его вес. Так как он сам – создание одной жизни, то следует и это его действие рассматривать только как геологическое проявление жизни.

Все известняки биогенного происхождения содержат двуокись углерода. Их вес превышает вес кислорода. Большая часть известняков находится вне биосферы; в этих областях их химические элементы постепенно выходят из круга биогенной миграции. Однако в биосфере непрерывно происходит очень важный процесс миграции углекислой извести и течением рек миллиарды ее тонн ежегодно выбрасываются в океаны и она почти целиком выделяется из морской воды в виде биогенных известняков.

В истории других элементов (таких как железо, марганец, кремний, йод, бром, сера, фосфор, азот, медь, цинк, бор, стронций, радий, актиний, радон, актинон, молибден и т.д.) можно найти примеры биогенной миграции, которые ничем не уступают вышеупомянутым.

Жизнь на Земле в геологически обозримый период всегда существовала в форме сложно организованных комплексов разнообразных организмов – биоценозов. Вместе с тем живые организмы и среда их обитания тесно связаны, взаимодействуют друг с другом, образуя целостные динамические системы – биогеоценозы.

Питание, дыхание и размножение организмов и связанные с ними процессы создания накопления и распада органического вещества обеспечивают постоянный круговорот вещества и энергии. В ходе биохимических циклов атомы большинства химических элементов проходили бесчисленное количество раз через живое вещество. Так, например, весь кислород атмосферы оборачивается через живое вещество за 2000 лет, углекислый газ – за 200–300 лет, а вся вода биосферы за 2 млн лет. Со-

держание углерода в растениях в 200 раз, а азота в 30 раз превышает их уровень в земной коре.

Совокупная деятельность живого вещества непрерывно поддерживала и поддерживает режим неорганической среды, необходимой для существования жизни, т.е. относительный **гомеостаз** (способность противостоять изменениям и сохранять свою структуру).

Поэтому **биосферу** можно также определить как сложную динамическую систему, осуществляющую улавливание, накопление и перенос энергии путем обмена веществ между живым веществом и окружающей средой.

4.4. Биомасса биосферы и ее продуктивность

Биомасса – суммарная масса особей вида, группы видов или сообществ организмов, выражаемая обычно в единицах массы сухого или сырого вещества, отнесенных к единице площади или объема любого местообитания (кг/га, г/кв.м, кг/куб.м). Для того чтобы выявить связь между потоком энергии в экосистеме и средней биомассой, последнюю выражают в единицах энергии на определенную поверхность (дж/кв.м). Примерные показатели биомассы суши и океана приведены на рис. 3.

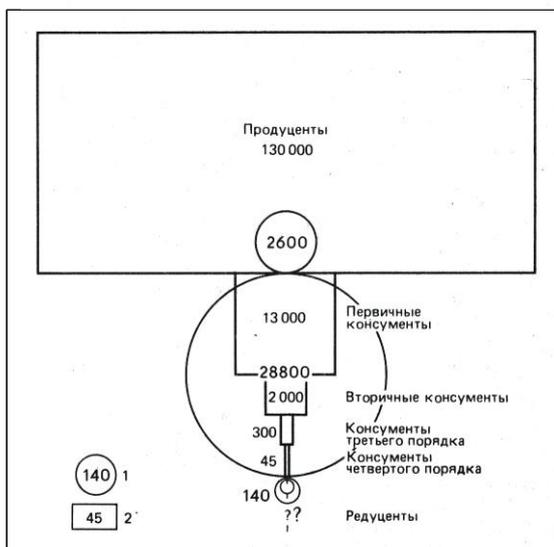


Рис. 3. Биомасса и продуктивность биосферы (по Реймерс, 1990)

Среди гетеротрофов суши наиболее высока биомасса почвенных микроорганизмов. Их численность на 1 кв.м и до глубины 50 см дости-

гает 1 трлн экземпляров. Значительна биомасса дождевых червей (200-1500 и даже 4000 кг/га).

Средняя суммарная биомасса позвоночных (млекопитающие и птицы) гораздо меньше – 1–15 кг/га. Для морских экосистем и крупных внутренних водоемов характерна малая биомасса растений. В несколько раз выше биомасса животных планктона и бентоса. Значительна биомасса прибрежных водорослей. Биомасса животных Мирового океана составляет в 20 раз больше общей биомассы водных растений.

При изучении биологической продуктивности и пищевых взаимоотношений в экосистеме строят пирамиду биомассы. Величины биомассы экосистем можно получить, если известны величины продукции (прироста биомассы) соответствующих сообществ. **Биологическая продуктивность** – способность природных сообществ или отдельных их компонентов поддерживать определенную скорость воспроизводства входящих в их состав организмов. Мерой биологической продуктивности служит величина продукции (биомассы), создаваемой за единицу времени (рис. 3). Материально-энергетическую основу биологической продуктивности составляет первичная продукция (продукция растений). Продукция животных составляет вторичную продукцию.

Круговорот веществ в природных сообществах происходит благодаря тому, что они включают организмы с различным типом питания, образующим трофические цепи. Первичную продукцию (фитомассу) потребляют растительноядные животные, которыми питаются животные следующего трофического уровня – хищники.

В отмершем виде растительные и животные организмы служат источником энергии для животных-сапрофагов, сапрофитных бактерий и грибов (деструкторы или редуценты).

Поток энергии (ее количество) в ряду последующих трофических уровней снижается. В каждом звене трофической цепи некоторая часть потребленной пищи не усваивается, из усвоенной обычно меньшая идет на прирост или продукцию, а остальная на энергетический обмен. Продукция каждого последующего трофического уровня обычно в 5–10 раз меньше продукции предыдущего. Чем длиннее пищевая цепь, тем меньше продукция ее конечных звеньев. В наземных экосистемах не только продукция, но и биомасса уменьшается от одного уровня к следующему.

Сравнительную оценку биологической продуктивности экосистем получают по характерным для них величинам первичной продукции. Суммарную первичную продукцию суши Земли оценивают за год в 171,5 млрд т сухого вещества, что примерно эквивалентно 70×10^{16} ккал. О первичной продукции океана судят лишь приблизительно, ее годовая величина находится в пределах $25\text{--}80 \times 10^{16}$ ккал.

Определение биологической продуктивности агробиоценозов имеет важное экономическое значение для прогнозирования урожайности.

Изучение биологической продуктивности природных экосистем различного ранга – необходимая основа рационального использования, охраны и обеспечения воспроизводства биологических ресурсов.

Глава 5. Эволюция биосферы. Ноосфера

5.1. Основные этапы эволюции

За миллиарды лет своего существования биосфера прошла сложный путь своего развития, называемый эволюцией. Впервые это выражение было использовано в биологии Ш. Бонне в 1762 г. Сейчас под **эволюцией** (от лат. *evolutio* – развертывание) понимается необратимый процесс исторического (зафиксированных геологических периодов) изменения живого вещества (БЭС, 1986).

Первым этапом эволюции было возникновение самой жизни из неживой материи. Ее возникновению предшествовало образование простых органических веществ из метана, аммиака, водорода и паров воды в условиях высоких температур, ультрафиолетового излучения Солнца и повышенной вулканической деятельности. Этими соединениями были молекулы сахаров, аминокислот, нуклеиновые кислоты, вещества-энергоносители типа аденозинтрифосфата (АТФ) и др.

Одним из важнейших подэтапов этого периода эволюции стало то, что органические молекулы стали подвергаться процессам синтеза и разрушения, причем продукты распада одних молекул служили материалом для построения других. Иначе, возник **первичный круговорот** органического вещества.

Неравномерное распределение органических молекул в толще воды привело к образованию более или менее устойчивых полужидких (коллоидных) сгущений, или **коацерватов** (от лат. – собранный). Характерная особенность этих сгущений состояла в том, что существовала некая граница их раздела с окружающим водным раствором. Коацерваты и рассматриваются в качестве первых предбиологических систем. Эти коацерватные капли могли разрушаться, образовываться вновь, причем в ряде случаев по достижении определенного размера они могли распадаться на дочерние, т.е. делиться.

В конечном итоге произошел неизбежный качественный скачок: сохраняться могли лишь те капли, которые при делении не теряли в дочерних каплях свои признаки, химический состав и структуру, т.е. приобрели способность к **самовоспроизведению**.

Еще более важен тот факт, что коацерватные капли обладали способностью избирательно поглощать вещества из окружающего раствора и избавляться от ненужных им соединений. Этот момент знаменует собой начало **обмена веществ**, возникновение **переноса энергии**, **обмена ин-**

формацией. Одновременно с повышением способности к избирательному адсорбированию вещества из окружающего раствора возрастало различие между структурой коацерватной капли и окружающей средой.

Считается, что с возникновением самовоспроизведения окончилась предыстория развития жизни и коацерватная капля превратилась в простейший живой организм. Первые остатки жизни найдены в слоях литосферы, образовавшихся около 3 млрд лет назад, т.е. на заре архейской эры.

Второй крупный этап эволюции и дальнейшее усложнение жизни связаны с развитием **многоклеточности**. Наиболее разработана и признана **колониальная гипотеза**. Считается, что колониальность возникла в результате не вполне законченного бесполого размножения: клетка разделилась, но дочерние части не разошлись. Причем, если сначала обе клетки были одинаковыми, то позднее между ними могли возникать те или иные различия в химическом составе. А это привело к **функциональной специализации**: одни клетки были ответственны за ассимиляцию (превращения веществ, поступивших из внешней среды, в собственное тело организма), другие обеспечивали подвижность, третьи принимали на себя функции выделения, воспроизводства и т.д.

Многоклеточные организмы совершенствовались и приобретали отличия друг от друга (дифференцировались) в течение многих миллионов лет. Круговорот органического вещества сменился **круговоротом биологическим**, который заключается в непрерывном обмене веществом, энергией и информацией между организмами и окружающей средой, в процессах возникновения и разрушения организмов, рождения и смерти.

Проникновение жизни в области Земли с разными физико-химическими условиями, в частности выход организмов на сушу, потребовало приспособления к новым, динамичным условиям, что неизбежно связано с гибелью части организмов, с дальнейшими процессами естественного отбора и эволюции.

История жизни на Земле, как уже говорилось, охватывает периоды с общей продолжительностью 3–3,5 млрд лет. Лишь небольшой отрезок времени (около 1,5 млн лет) прошел с момента возникновения **третьего этапа жизни**, т.е. с начала последнего периода кайнозойской эры – антропогена. Антропоген характеризуется высокими темпами эволюции человека, происходящего от высших ископаемых обезьян. Движущей силой антропогена была общественно-трудовая деятельность древних людей (сознание, речь, рука как орган труда). Человеческое общество есть одно из последовательных этапов развития жизни – биогенеза.

5.2. Ноосфера

Качественно новый этап развития биосферы наступил в современную эпоху, когда деятельность человека, преобразующая поверхность Земли, по своим масштабам стала соизмеримой с геологическими процессами. Антропогенные воздействия на биосферу, принявшие глобальный характер, ставят под угрозу возможность поддержания гомеостаза, т.е. способность биосферы и ее структурных подразделений противостоять изменениям и сохранять свои свойства.

По современным представлениям **ноосфера** (от греч. noos – разум) – сфера разума, новая стадия развития биосферы, связанная с возникновением и становлением в ней цивилизованного человечества, с периодом, когда разумная человеческая деятельность становится главным, определяющим фактором развития на Земле.

Понятие «ноосфера» было введено французским философом Э. Леруа и П.Т. де Шарденом в 1927 г. Однако наиболее полное представление о ноосфере было разработано в 30–40-х гг. В.И. Вернадским. По Вернадскому, **ноосфера** есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой. Он может и должен перестраивать своим трудом и мыслью область своей жизни, перестраивать коренным образом по сравнению с тем, что было раньше (Химическое строение биосферы Земли и ее окружения, 1965).

Однако не следует забывать, что человек, как и все живое, может мыслить и действовать в планетном аспекте только в области жизни – биосфере, в определенной земной оболочке, с которой он неразрывно связан и уйти из которой не может. Его существование есть ее функция (Вернадский, 1977). Стихийно человек от нее неотделим.

Именно неотделимость человека от биосферы указывает на главную цель в построении ноосферы. Она заключается в сохранении того типа биосферы, в которой возник и может существовать человек как вид, сохраняя свое здоровье.

Глава 6. Экологические факторы

6.1. Понятие и классификация

Экологический фактор – это любое условие среды, способное оказывать прямое или косвенное влияние на живые организмы, хотя бы на протяжении одной из фаз их индивидуального развития. В свою очередь, организм реагирует на экологические факторы специфическими приспособительными реакциями (Стадницкий, Родионов, 1988).

Экологический фактор – любое условие среды, на которое живое реагирует приспособительными реакциями (Реймерс, 1990).

Исследование связей между организмами и окружающей средой имеет два аспекта (Леме, 1976):

1) изучение характера среды, в контакте с которой живут организмы (мезология);

2) изучение поведения и реакций организмов в этой среде (этология).

Экологические факторы среды, с которыми связан любой организм, делятся на две категории: **абиотические и биотические** (табл. 1). Наряду с приведенной в табл. 1 классификацией существуют и другие. Можно выделить экологические факторы, которые зависят или не зависят от численности тех или иных организмов, занимающих некоторое пространство. Понятно, что макроклиматические факторы не зависят от животного населения, растений и даже от человека. В то же время животные могут существенно влиять на микроклимат. Растительность определяет фитоклимат, особенно под пологом леса.

Таблица 1

Классификация экологических факторов среды

(по И.Н. Пономаревой, 1975, с дополнениями и изменениями автора)

Абиотические факторы	Биотические факторы
<p>Климатические: свет, температура, влага, движение воздуха, давление</p> <p>Эдафогенные (от греч. edafos – почва): механический состав, влагоемкость, воздухопроницаемость, плотность</p> <p>Орографические: рельеф, высота над ур. м., экспозиция и крутизна склонов</p> <p>Химические: газовый состав воздуха, солевой состав воды, концентрация, кислотность и состав почвенных растворов</p>	<p>Фитогенные: растительные организмы</p> <p>Зоогенные: животные</p> <p>Микробогенные: вирусы, простейшие, бактерии, риккетсии (коки, палочки)</p>
<p>Антропогенные факторы: разнообразная деятельность человека</p>	

Оригинальную классификацию экологических факторов предложил А.С. Мончадский (см. Стадницкий, Родионов, 1988). Он исходил из того, что приспособительные реакции организмов к тем или иным факто-

рам среды определяются степенью постоянства их воздействия, т.е. их **периодичностью**. Мончадский выделяет первичные периодические факторы, вторичные и непериодические.

К первым относятся факторы, связанные с вращением Земли: смена времен года, суточная смена освещенности.

Вторичные периодические факторы – следствие первичных периодических: влажность, температура, осадки, динамика растительной продукции, содержание растворенных газов в воде и др.

К непериодическим факторам относятся те, которые не имеют правильной цикличности. Таковы почвенно-грунтовые факторы, стихийные явления. Антропогенные воздействия в целом относятся к непериодическим факторам, которые могут проявляться внезапно и нерегулярно.

К непериодическим факторам следует также относить примеси в воде, почве, атмосферном воздухе, связанные с деятельностью промышленных предприятий. В результате живые организмы оказываются под влиянием факторов, уровни и режимы которых выходят за пределы их приспособительных возможностей. Для того чтобы любая адаптация смогла наследственно закрепиться у того или иного вида, требуется длительное эволюционное время – десятки и сотни поколений морфологически и генетически разнородных индивидуумов. Но фактор должен действовать на организмы с определенной периодичностью.

Поскольку динамика естественных периодических факторов – одна из движущих сил естественного отбора и эволюции, живые организмы не успевают выработать приспособительные реакции к резкому изменению примесей в окружающей среде. Однако некоторые беспозвоночные животные (например растительноядные клещи), дающие десятки поколений за год, при постоянном применении ядохимикатов способны образовывать в противовес их воздействию невосприимчивые расы за счет отбора особей.

Воздействие человека на окружающую среду проявляется в изменении режима множества биотических и абиотических факторов, зачастую за те пределы, которые отвечают экологическим требованиям организмов.

Любому организму необходимы не вообще температура, влажность, минеральные и органические вещества и т.д., а их определенный режим, т.е. существуют некоторые верхние и нижние границы амплитуды допустимых колебаний этих факторов. Чем шире эти пределы, тем выше устойчивость или **толерантность** данного организма.

6.2. Абиотические факторы

Главнейшие **климатические факторы**:

1. Поступающая от Солнца **лучистая энергия**, распространяющаяся в виде электромагнитных волн. Около 99% всей энергии составляют лучи с определенной длиной волны, причем 48% приходится на видимую часть спектра, 45 – на инфракрасную и около 7% – на ультрафиолетовую.

Преимущественное значение для жизни имеют инфракрасные лучи, а в процессе фотосинтеза важную роль играют оранжево-красные и ультрафиолетовые.

Земная ось наклонена к плоскости эклиптики, вследствие чего различные области Земли получают неодинаковое количество солнечной радиации. Солнечная энергия не только поглощается, но и частично отражается поверхностью Земли. Чистый снег отражает 80–95% солнечной энергии, загрязненный – 40–50, чернозем до 5, хвойные леса – 10–15%.

2. **Освещенность** земной поверхности, связанная с лучистой энергией и определяющаяся продолжительностью и интенсивностью светового потока. Освещенность играет важнейшую роль для всего живого, и организмы физиологически адаптированы к смене дня и ночи и к их соотношению. Практически у всех животных существуют циркадные (суточные) ритмы активности.

3. **Влажность атмосферного воздуха**, связанная с насыщением его водяными парами. Наиболее богаты влагой нижние слои атмосферы (50% до высоты 1,5–2 км).

Обычно насыщение воздуха парами не достигает максимального порога и разность между максимальным и реальным насыщением носит название дефицита влажности. **Дефицит влажности** – важнейший экологический параметр, поскольку он характеризует сразу две величины: температуру и влажность. На анализе дефицита влажности основаны многие способы прогнозирования в мире живых организмов.

4. **Осадки**, тесно связанные с влажностью воздуха, представляют собой результат конденсации водяных паров. Режим осадков – важнейший фактор, определяющий миграцию загрязняющих веществ в биосфере. Осадки – одно из важных звеньев в круговороте воды на Земле, причем в их выпадении также прослеживается резкая неравномерность: гумидные и аридные зоны. Максимум осадков наблюдается в тропической зоне (в среднем 2000 мм/год), а в пустынях тропического пояса – 0,18 мм/год*. Зоны с 250 мм/год уже считаются засушливыми.

5. **Газовый состав атмосферы**. Ее состав относительно постоянен и включает прежде всего азот и кислород с примесью незначительного количества диоксида, углерода и аргона, а также некоторые другие газы. В верхних слоях атмосферы – озон. Присутствуют в атмосфере твердые и жидкие частицы (водяные пары, оксиды, пыль и дым).

* В низовьях рек Ганг и Брахмапутра (индийские штаты Бихар и Ассам) среднегодовое количество осадков превышает 5000 мм, а в отдельные годы непрерывные муссонные ливни приносят до 600 мм в сутки и до 12000 мм в год. В то же время в пустыне Атакама на северном тихоокеанском побережье Чили иногда в течение десяти лет не выпадает ни капли дождя, за исключением кратковременной утренней росы из туманов побережья.

Азот – важнейший биогенный элемент, участвующий в образовании белковых структур организмов. Кислород обеспечивает окислительные процессы; диоксид углерода – естественный демпфер солнечного и земного излучения. Озон выполняет экранирующую роль от ультрафиолетового излучения. Примеси мельчайших частиц влияют на прозрачность атмосферы.

6. **Температура** на поверхности Земли определяется температурным режимом атмосферы и тесно связана с солнечным излучением.

7. **Движение воздушных масс (ветер)**. Причина возникновения ветра – неодинаковый нагрев земной поверхности, связанный с перепадами давления. Сила вращения Земли воздействует на циркуляцию воздушных масс. В приземном слое воздуха их движение оказывает влияние на все метеоэлементы и транспирацию растений.

8. **Давление атмосферы**. Средняя величина атмосферного давления («нормальное» атмосферное давление над ур.м. при температуре 0°C на широте 45°) соответствует 760 мм ртутного столба; на уровне около 5 км над поверхностью Земли она убывает примерно наполовину.

На Земле существуют более-менее постоянные области высокого и низкого давления (например, субтропические азорский и гавайский барические максимумы, минимумы умеренных и полярных широт). Различают также морской и континентальный типы динамики атмосферного давления.

6.2.1. Абиотические факторы почвенного покрова и водной среды

Почва определяется как поверхностный слой земной коры, возникающий в результате воздействия биосферы и атмосферы на литосферу и обладающий плодородием (Энциклопедический ..., 1968).

Плодородие – важнейшее свойство почвы, которое характеризуется ее физическими и химическими свойствами, которые в совокупности образуют группу эдафогенных факторов (табл. 1).

Из 510 млн кв.км общей площади Земли на Мировой океан приходится 361 млн (около 71%). Водные условия отличаются от наземных прежде всего **плотностью** и **вязкостью**. Плотность воды в 600 раз, а вязкость в 55 раз больше, чем воздуха. Мировой океан – главный аккумулятор солнечной энергии.

Наряду с этими двумя факторами особенностями водной среды являются следующие:

- а) **подвижность водной среды;**
- б) **температурная стратификация;**
- в) режим, связанный с **периодическими** (годовыми, сезонными, суточными) **изменениями температуры** (самые низкие -2°C, высокие +35-37°C – гидротермальные воды);

г) **прозрачность**, определяющая световой режим. От нее зависит фотосинтез зеленых бактерий, фитопланктона, высших растений;

д) **соленость** воды (карбонаты, сульфаты, хлориды). Воды открытого океана содержат 35 г/л солей (полупресное закрытое Каспийское море – 14 г/л). В морской воде растворены практически все элементы периодической системы, включая металлы;

е) **растворенный кислород** и диоксид углерода (особенно важен для живых организмов кислород);

ж) **концентрация водородных ионов (рН)**. Все гидробионты приспособились к определенному уровню рН (кислая, нейтральная и щелочная среда).

6.3. Биотические факторы

Под **биотическими факторами** понимают совокупность влияния жизнедеятельности одних организмов на другие. Взаимоотношения между животными, растениями и микроорганизмами (коакциями) чрезвычайно многообразны. Их можно разделить на прямые и косвенные. Первые связаны с непосредственным воздействием одних организмов на другие; вторые проявляются, например, в том, что растения своим присутствием изменяют режимы абиотических факторов среды для животных и других растений. Известно, насколько специфика абиотических условий в лесу отличается от таковых в поле или в степи.

Взаимодействие организмов классифицируют по их реакции друг на друга. Выделяют **гомотипические** реакции, под которыми понимают взаимодействие между особями одного вида (эффект группы, защита кормового участка или участка гнездования), и **гетеротипические** – коакции (взаимодействие, взаимовлияние) между особями разных видов.

Растения создают первичное органическое вещество и следовательно обеспечивают энергией все иные организмы, представляя собой их пищу. **Пищевой** (или **трофический**) фактор может различаться по количеству, качеству и доступности.

Каждому растению необходим определенный состав минеральных элементов. Любой вид животного по-своему требователен к качеству пищи. Среди них различают виды, способные питаться одним видом растения или животного (монофаги), многими видами (полифаги) и питание более или менее ограниченным ассортиментом кормов (широкие или узкие олигофаги).

Наиболее распространенный тип взаимоотношений между животными – **хищничество** (наблюдается и у беспозвоночных: есть хищные насекомые, черви, моллюски, хищные простейшие и бактерии).

Другой тип – **паразитизм** в различных формах. В самом обычном случае паразит постоянно живет на теле или внутри хозяина. Такой паразитизм носит название истинного в отличие от периодического (перепончато-

крылые насекомые, которые во взрослой стадии живут свободно, но яйца откладывают в личинки других насекомых – бабочек жуков).

Из других распространенных типов взаимоотношений можно отметить следующие:

– **форезия** – перенос одних видов другими;
– **комменсализм** (сотрапезничество) – вид питается остатками пищи другого (гиены, шакалы);

– **синойкия** (от греч. *συνοικία* – совместная жизнь) – менее тесное чем **симбиоз** сожительство; использование одними животными нор и гнезд других (например птенцы кукушки);

нейтрализм – взаимная независимость совместно обитающих видов (например копытные различных видов в саванне);

мутуализм – способность одних видов развиваться только в присутствии других (например, в желудке и кишечнике человека существуют 400–500 видов организмов, не относящихся к паразитам, а выполняющих полезные функции пищеварения);

– **аменсализм** – когда один из видов в присутствии другого не может нормально питаться и размножаться; подавление одного организма другим без обратного воздействия со стороны подавляемого (например аллелопатия);

– **протокооперация** – например, совместное гнездование нескольких видов птиц, способствующее защите от хищников (сороки, вороны, мелкие пернатые);

– **интерференция** – непреднамеренное подавление одного организма другим (семяядные птицы и белки, разрушающие шишки, уничтожают обитающих здесь насекомых, не являющихся их пищей).

Отношения между растениями и животными могут быть более сложными и разнообразными: животные являются опылителями, переносчиками семян; растения же служат также укрытием для животных и других растений).

Рассматривать многих животных, а также растений в качестве «вредителей и врагов» в целом неверно. С общеэкологических позиций все виды взаимно необходимы друг другу. В процессе взаимодействия осуществляется естественный отбор и приспособительная изменчивость (важнейшие эволюционные процессы). В естественных условиях ни один вид не стремится (и не может) уничтожить другого. Более того, исчезновение какого-либо естественного «врага» из экологической системы может привести и к вымиранию самого этого вида (например, система «хищник – травоядные», где гибель хищников, питающихся в основном ослабленными и больными особями, приводит к возникновению эпизоотий в среде травоядных).

Все это должно учитываться при разработке подходов и практических задач по неистощительному управлению экосистемами.

6.4. Понятие о лимитирующем факторе

В 1840 г. немецкий химик-органик Ю. Либих, один из основоположников агрохимии, выдвинул **теорию минерального питания растений**. Развитие растений согласно этой теории зависит не только от тех химических элементов или веществ, которые присутствуют в достатке для организма, но и от тех, которых не хватает. В результате Либих сформулировал **закон минимума**, согласно которому необходимо увеличивать в почве содержание питательного вещества, находящегося в минимальном количестве (Химия в приложение к земледелию и физиологии. М.–Л., 1936).

Закон минимума справедлив не только для растений, но и для человека, здоровье которого также определяется специфическими веществами, которые по разным причинам могут выйти за рамки допустимого минимума.

Спустя 70 лет американский ученый В. Шелфорд показал, что не только вещество, присутствующее в минимуме, может определять урожай или жизнеспособность организма, но и избыток какого-то элемента может приводить к нежелательным последствиям (например избыток ртути). Для растений вреден как недостаток воды (затруднена ассимиляция элементов питания), так и ее избыток (задыхание корней, закисание почвы). Многие растения, животные и микроорганизмы очень чувствительны к изменениям рН.

Согласно Шелфорду, факторы, присутствующие как в недостатке, так и в избытке, называются **лимитирующими**, а соответствующее правило получило название «закона лимитирующего фактора», или «**закона толерантности**».

Глава 7. Понятие об экологической нише, жизненной форме и адаптации живых организмов

7.1. Экологическая ниша

Любой живой организм адаптирован к определенным условиям среды. Изменение ее параметров, их выход за некоторые границы толерантности подавляет жизнедеятельность организмов и может вызвать их гибель. Важный фактор среды представляет пища. Ее количество и качество определяют нормальную жизнедеятельность организмов. Пища разных видов животных отличается набором белков, углеводов и многими другими показателями.

Разные виды могут отличаться более широкими или узкими пределами приспособленности к тем или иным экологическим факторам. Тре-

бования того или иного организма к факторам среды обуславливают границы его распространения (ареал) и место, занимаемое в экосистеме.

Термин и понятие «экологическая ниша» были предложены Дж. Гриннелом еще в 1917 г. для характеристики пространственного распределения видов, т.е. экологическая ниша определялась как понятие, близкое к «местообитанию». До сих пор существуют «узкие» и «широкие» определения этого понятия (БЭС, 1986). Однако все же более применимыми являются следующие.

Совокупность множества параметров среды, определяющих условия существования того или иного вида и его функциональных характеристик (преобразование им энергии, обмен веществом и информацией со средой и себе подобными), представляет собой **экологическую нишу** (Стадницкий, Родионов, 1988).

По Н.Ф. Реймерсу (1990), **экологическая ниша** – место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и функциональную роль его в сообществе и его положение относительно абиотических условий существования. Если местообитание – это «адрес» организма, то экологическая ниша – это его «профессия».

Экологическая ниша может быть занята видом или не занята. Выражение «свободная экологическая ниша» означает, что в экосистеме слаба конкуренция за какой-то вид корма.

Другими словами, **экологическая ниша** – это совокупность условий жизни внутри экосистемы, предъявляемых к среде видом или его популяцией.

Модель экологической ниши можно представить как часть некоторого многомерного пространства, а ее положение определяется совокупностью координат ряда факторов (например, атмосферное давление, пределы температуры и влажности и т.д.). Другими словами, экологическая ниша вида вписывается в некое трехмерное пространство параллелепипеда. Однако в естественных биоценозах каждый вид будет определяться и от комплекса множества других факторов. Можно построить дополнительные координатные оси, создав как бы другое трехмерное пространство. Понятно, что из-за этого изначальный объем параллелепипеда уменьшится в силу введенных дополнительных ограничений.

Предположим, что вследствие тех или иных процессов воздействия на сообщество изменились физические параметры среды, например температура или влажность, причем изменились таким образом, что их значения вышли за пределы, при которых организм еще может существовать. Это означает нарушение параметров экологической ниши по данному признаку. Следовательно, отвечающий данной нише вид либо должен адаптироваться к изменению, либо погибнет, а его место займет другой, более пластичный.

Если режим какого-либо фактора изменяется под воздействием человека, то амплитуда его колебаний может оказаться шире, чем приспособительные возможности организма. В этой ситуации изменение приведет к разрушению многомерного пространства. Поэтому с позиции

системного подхода всегда следует учитывать, что изменение какого-либо одного фактора способно повлечь за собой изменение других, но в то же время, управляя каким-либо одним фактором (например, снижая концентрацию токсинов в реке после того, как она в течение какого-то времени превышала допустимую), можно и не вернуть в исходное состояние другие, которые прямому воздействию не подвергались.

7.2. Жизненные формы

С понятием экологической ниши связано понятие **жизненной формы** – группы видов (как систематически близких, так и далеких) со сходными приспособительными структурами для обитания в одинаковых условиях среды (кедровый стланник и тис остроконечный на прибрежных скалах, где тис также приобретает стланиковую форму из-за частых туманов и сильных ветров; в пустынях и кактусы, и молочаи схожи морфологически, поскольку именно такая форма предотвращает излишнюю потерю влаги).

Внешне жизненная форма характеризуется общими чертами приспособления к среде, схожестью основных морфологических черт и поведенческих признаков. Например, жизненные формы прыгунов представлены тушканчиками и кенгуру.

В геоботанике существует много определений жизненной формы (Воронов, 1973), но выделяют обычно два аспекта – эколого-морфологический и эколого-ценотический, тесно связанные друг с другом.

С эколого-морфологических позиций жизненная форма (Серебряков, 1962) представляет собой своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям.

С эколого-ценотической точки зрения жизненная форма – это выражение способности определенных групп растений к пространственному расселению и закреплению на территории, к их участию в формировании растительного покрова.

Оба определения жизненной формы не противоречат друг другу, а отражают различные грани единого сложного явления.

Какие же признаки растений следует принимать во внимание при установлении жизненной формы? При характеристике жизненной формы принимают во внимание приспособительные признаки (а не организационные, т.е. наследственно закрепленные: число тычинок, пестиков, лепестков и т.д.). При этом в каждом конкретном случае следует оценивать, насколько тот или иной признак соответствует условиям современной среды и насколько он является «наследием прошлого» – приспособлением к среде прошлых эпох, ныне находящихся в противоречии с современными условиями среды обитания.

При установлении жизненной формы в основу могут быть положены два принципа:

1 – жизненную форму выделяют по приспособлениям к одному-двум ведущим факторам среды (например, температура и влажность или по отношению к степени увлажнения местообитаний). В этом случае возможно множество систем жизненных форм;

2 – жизненную форму выделяют по совокупности приспособительных особенностей растений, относящихся к этим жизненным формам. В этом случае возможна лишь одна система жизненной формы.

Системы жизненных форм, построенные по первому принципу, более удобны для практического пользования.

Понятие жизненной формы неопределенно по объему. Например, можно говорить о жизненной форме дерновинных злаков вообще, а можно выделять жизненную форму крупнодерновидных и мелкодерновидных злаков. В практической работе объем понятия жизненной формы определяется той степенью подробности, которая необходима в конкретном исследовании.

В фитоценологии находят применение различные системы жизненных форм. При характеристике растительных сообществ необходимо знать, какие растения – травянистые или деревянистые, с отмирающими на неблагоприятный период надземными частями или сохраняющие их, многолетние или однолетние, с ползучими или прямыми побегами, с одиночными стеблями или образующие дерновины и подушки -- играют основную роль в том или ином сообществе.

Рассмотрим наиболее широко применяющуюся систему жизненных форм К. Раункиера (Воронов, 1973). Раункиер исходит из того, что не все экологические факторы равнозначны для выделения жизненных форм. Одни из них (содержание кислорода и углекислого газа в воздухе) колеблются в разных районах и в разных фитоценозах незначительно и их вообще не стоит учитывать при установлении жизненных форм. Другие (свет, химические и физические особенности почв, взаимоотношения между животными и растениями или между самими растениями) настолько сильно варьируют даже в пределах небольшой площади, что их трудно использовать при сравнительном анализе. Их можно применять лишь для детальной характеристики распределения растительности в пределах районов.

Поэтому при выделении жизненных форм растений, характеризующих обширные территории, следует использовать два признака: влажность, воду (количество осадков) и температуру (гидротермы Раункиера по месяцам).

При выделении жизненных форм Раункиер учитывает положение почек возобновления, а при выделении более мелких экологических групп растений – ряд других признаков: степень защищенности почек, наличие или отсутствие листьев в неблагоприятный период и др.

Раункиер различает следующие жизненные формы, которые он называет **биологическими типами**:

– **фанерофиты** – растения, почки и концевые побеги которых, предназначенные для переживания неблагоприятного периода года, поднимаются в воздух на стеблях, которые живут несколько, иногда много, лет. Эта жизненная форма подразделена на 15 подтипов (от травянистых фанерофитов, произрастающих в условиях постоянно влажного тропического климата (бегония, бальзаминовые, молочайные и др.) до деревьев и кустарников разных широт и нанофанерофитов – кустарничков умеренных и холодных широт (черника, карликовая березка и др.). Это растения, почки и концевые побеги которых возносятся от первых десятков см до 30 м и более;

– **хамефиты** – растения, почки и концевые побеги которых, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, развиты на побегах или частях побегов, которые или лежат на поверхности земли или расположены настолько близко к ней, что в областях, где зимой поверхность земли покрыта снегом, он закрывает их, а в теплых областях их частично закрывают отмершие остатки растений. Эти почки не поднимаются выше 20–30 см над поверхностью. Здесь выделяют 4 подтипа: полукустарниковые, пассивные, активные хамефиты (вечнозеленые виды и с опадающей листвой) и растения-подушки, характерные для альпийских поясов гор;

– **гемикриптофиты** – растения, побеги которых в начале неблагоприятного периода отмирают до уровня почвы, поэтому в течение этого периода остаются живыми только нижние части растений, защищенные почвой и отмершими листьями. Они-то и несут почки, предназначенные для образования побегов следующего сезона. Эти растения господствуют везде, кроме наиболее теплых и относительно влажных областей, в которых главная роль принадлежит фанерофитам.

Выделяют 3 подтипа (протогемикриптофиты, частично розеточные и розеточные гемикриптофиты);

– **криптофиты** – растения, у которых почки или окончания побегов, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, расположены под поверхностью почвы или на дне водоема. Здесь 3 подтипа (геофиты, гелофиты и гидрофиты) и ряд групп растений внутри подтипов;

– **терофиты** – растения благоприятного сезона, «летние растения». Переживают неблагоприятный сезон в виде семян (степи, пустыни). К этой группе, кроме обычных однолетников, относятся и зимующие однолетники, которые, начав развитие осенью, зимуют в вегетативном состоянии и будущей весной или летом заканчивают свой цикл развития, давая семена.

Из перечисленных пяти основных жизненных форм наиболее примитивной, родоначальной формой следует считать ту, которая господствовала на Земле в период, когда климатические пояса и зоны были еще не выражены. В это время климат мало чем отличался от климата

современных влажных тропических лесов. Следовательно, первичной формой следует считать фанерофитов с незащищенными почками, ныне господствующих в этих лесах. Постепенно климат стал дифференцироваться по количеству влаги, продолжительности сухого и влажного периодов, по температурному режиму.

В разных географических условиях фанерофиты вырабатывали неодинаковые приспособления к неблагоприятному периоду (защита листьев в почках). В более суровых условиях ряд фанерофитов утратил вечнуюзеленость, и листья стали опадать на сухой или холодный период.

Возникновению групп геофитов и терофитов способствовали условия жарких сухих стран, где растения за короткий благоприятный период успевают принести плоды.

Естественно, что эта картина отражает лишь общее направление эволюции жизненных форм, в действительности все обстоит сложнее.

7.3. Адаптация живых организмов к экологическим факторам

У всех видов и даже отдельных организмов требования к параметрам экологических факторов неоднозначны – у одних более широкие, у других – более узкие (рис. 4). Соответственно и выживаемость живых организмов имеет свои амплитуды.

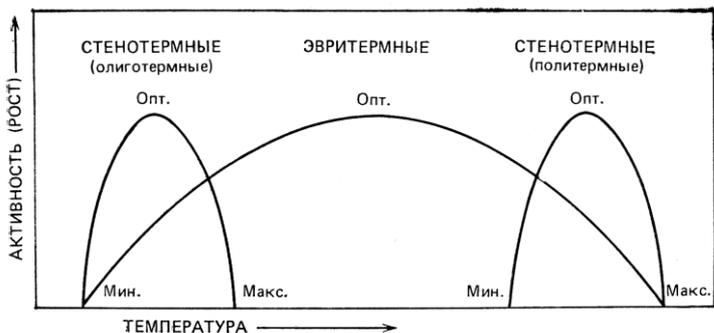


Рис. 4. Пределы толерантности стено-термных и эври-термных организмов (по Ruttner, 1963):

у стено-термного вида минимум, оптимум и максимум сближены, так что небольшие изменения температуры, которые мало сказываются на эври-термном виде, для стено-термного часто критичны. Стено-термные организмы могут быть толерантными к низким температурам (**олиготермными**), к высоким температурам (**политермными**) или обладать промежуточными свойствами

По отношению к влаге растения могут быть влаголюбивыми (гигрофильными), предпочитающими умеренную влажность (мезофильными) и сухолюбивыми (ксерофильными). Виды рода «береза» хорошо себя чувствуют как на сухих, так и увлажненных почвах, а рода «ель» – на почвах с умеренным увлажнением.

Значения любого экологического фактора, близкие к предельным минимальным и максимальным величинам, характеризуются как пессимальные или пессимумы. В таких условиях снижаются жизненная активность, упитанность, подвижность, плодовитость и другие характеристики. Кроме того, для живых организмов имеет значение не только амплитуда, но и скорость колебания того или иного фактора. Например, подопытные гусеницы погибли при резком охлаждении с +15 до -20°C, в то время как при постепенном охлаждении их удалось охладить до абсолютного нуля и вернуть затем к жизни (Стадницкий, Родионов, 1988).

Способность вида адаптироваться к отдельным факторам или их комплексу называется **экологической валентностью** или **пластичностью**. Чем выше пластичность вида, тем выше и его приспособляемость к конкретной экологической системе, тем больше шансов у его популяции выжить в условиях динамичных во времени факторов среды. Можно говорить о том, что экологическая пластичность лося, с точки зрения избирательности к пище, адаптированности к динамике температуры или высоте снежного покрова, выше, чем у кабана, а воробей более пластичный вид, чем дрозд.

Требовательность и толерантность к факторам среды определяют область географического распространения особей конкретного вида вне зависимости от степени постоянства их обитания, т.е. ареал вида.

Динамичность экологических факторов во времени и пространстве зависит от астрономических, гелиоклиматических, геологических процессов, которые выполняют управляющую роль по отношению к живым организмам. Эволюционно выработанные и наследственно закрепленные особенности живых организмов, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность в условиях динамичных экологических факторов, называются **адаптациями**. Различают:

– **морфологические адаптации** – например, строение организмов, обитающих в воде (приспособления к быстрому плаванию у китообразных, к парению в воде у планктона). Растения, обитающие в пустынях, лишены листьев, и их строение приспособлено к минимальным потерям влаги.

– **физиологические адаптации** – например, в особенностях ферментативного набора в пищеварительном тракте животных, определяемого составом пищи.

– **поведенческие (этологические) адаптации** – проявляются в различных формах. Существуют формы приспособительного поведения

животных, направленные на обеспечение нормального теплообмена с окружающей средой: создание убежищ, передвижение с целью выбора оптимальных температурных условий, суточные и сезонные кочевки млекопитающих и птиц.

Животные адаптируются не только к температурным колебаниям, но и к динамике влажности, освещенности, уровню солнечной радиации, множеству других экологических факторов. Наиболее интенсивно естественный отбор действует при широких колебаниях экологических факторов. Поэтому особенности поведения животных направлены на то, чтобы избежать угрозы оказаться в экстремальных условиях. Это проявлялось и в ходе эволюции. Согласно «принципу минимальной амплитуды» живой организм при прочих равных условиях выбирает такие местообитания, в которых обеспечивается минимальная амплитуда колебаний одного или нескольких лимитирующих факторов среды.

Приспособительное поведение может проявляться у хищников в процессе выслеживания и преследования добычи, а у жертв – в ответных реакциях (затаивание). Некоторые насекомые отпугивают хищников и паразитов резкими движениями. Чрезвычайно разнообразны поведенческие реакции млекопитающих и птиц в брачный период.

ЧАСТЬ 2. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ И ЕГО ПРИЧИНЫ

Глава 8. Основы учения об ареале

Географический ареал таксономической единицы (вида, рода, семейства и т.д.) – это часть земной поверхности, на которой данная единица представлена. Такой ареал состоит из элементарных, более-менее многочисленных и территориально близких участков, на которых действительно присутствует рассматриваемая таксономическая единица. Чтобы установить ареал в целом, необходимо предварительно произвести описание этих участков.

8.1. Картографическое воспроизведение

Самый точный метод состоит в изображении каждого местонахождения точкой на карте. Такая карта может быть создана лишь в очень крупном масштабе и годится только либо для очень редких форм с узким географическим распространением, либо для небольшого участка обширного ареала. Однако в таком подробном представлении может и не быть необходимости или же оно неосуществимо (например, если изучаемая форма обычна или если размер территории требует более мелкого масштаба для своего изображения). Тогда можно разбить территорию на клеточки (или взять градусную сеть в проекции Меркатора), обозначив значком те из них, где данная форма встречается. Подобные карты позволяют легко сравнивать распределение видов внутри какой-либо страны (метод использован в Скандинавии, Нидерландах, Англии для сосудистых растений).

Если необходимо изобразить ареал, включающий в себя как зоны, где таксон встречается очень часто, так и зоны, где он отсутствует или встречается на немногих изолированных участках, то составляется карта «площадей распространения», где зоны с высоким обилием изображаются в виде пятен, обрисовывающих их контуры, а изолированные места обитаний представлены точками (таких карт много в России).

Если площадь ареала велика или масштаб мал, то составляются карты абсолютных границ распространения, охватывающие всю совокупность местонахождений. Здесь не учитываются детали распростра-

нения и поэтому данный подход пригоден только в случае, когда ареал изучен неполностью (например циркумполярный и альпийский ареалы арктического зайца-беляка).

8.2. Структура ареала

Многообразие мест происхождения, возраста и факторов, лимитирующих существование таксонов, является причиной необычайного разнообразия протяженности и конфигурации их ареалов. Можно, однако, выделить ряд типов ареалов, различающихся по своим характеристикам.

Космополитные ареалы, т.е. те ареалы, которые покрывают большую часть обитаемых зон Земли. Частота распространения этого типа возрастает с повышением ранга таксономических единиц. Космополитны многие отряды и семейства и, напротив, роды и виды много реже бывают относительно космополитны. Для них более подходит наименование «**семикосмополиты**» (полукоосмополиты).

Насчитывается, например, около 20 видов семенных, ареал которых занимает более половины суши (водные и болотные растения, часто рассеиваемые перелетными птицами – ряска, тростник, рогозы). Вторую группу составляют распространяемые человеком сорные травы (мятлик, пастушья сумка, белая лебеда, одуванчик, большой подорожник). К животным космополитам относят тех, которые соседствуют с человеком (комнатная муха, серая крыса, да и черная также). Сам человек, без сомнения, является видом, наиболее приближающимся к полному космополитизму.

Циркумконтинентальные и циркумокеанические ареалы – это ареалы, занимающие совокупность земель или океанов, ограниченную какими-то широтными пределами. Двигаясь с севера на юг, можно выделить:

1) **циркумполярные бореальные ареалы**, занимающие земли, моря или побережья вблизи Северного полярного круга (некоторые тюлени, а среди цветковых растений – некоторые осоки, морошка). Часто этот тип подразделяют на циркумполярные ареалы, охватывающие зоны арктических пустынь, тундр и лесотундр, и бореальные, занимающие подзону тайги;

2) **циркумконтинентальные ареалы умеренных широт северного полушария** (смородины, калужницы, лютиковые и мн. др.);

3) **пантропические ареалы**, часто встречающиеся среди семейств и родов семенных: семейства акантовых (травы, полукустарники и кустарники), пальмовых и ареалы родов (например хибискус). Большая часть пантропических видов была распространена человеком.

4) **циркумконтинентальные южные** ареалы, расположенные южнее тропика Козерога, немногочисленны и, естественно, весьма прерывисты, как прерывиста суша здешних широт. Их заселяют некоторые

архаические группы – первичнотрахейные или онихофоры (беспозвоночные, обитающие в лесной подстилке), а также равноногие ракообразные (**циркумаустральный ареал**).

8.2.1. Эндемичные ареалы

Эндемичные ареалы ограничены по территории. Их площадь может быть очень разнообразной. Для рода, семейства или отряда она относительно велика. Австралия, Тасмания, Новая Гвинея в совокупности образуют территорию, для которой эндемичен отряд однопроходных (это семейства ехидновых и утконосовых). Для вида или разновидности эндемизм может быть ограничен всего несколькими квадратными километрами или даже метрами. Например, пещерные пауки были обнаружены лишь в одной пещере; семенное растение *Lisimachia minoricensis* занимает всего несколько квадратных метров на острове Менорка в западной части Средиземного моря.

С эволюционной точки зрения эндемизм может быть результатом двух совершенно разных процессов, которые необходимо различать.

1. **Палеоэндемики** (реликтовые или консервативные эндемики) представляют собой древние формы, ареал которых, первоначально весьма обширный, постепенно сократился под влиянием ухудшившихся климатических условий или из-за конкуренции с более приспособленными видами. Такие виды обладают архаическими чертами, чаще всего занимают обособленное положение в классификации организмов и вытеснены в среду, где конкуренция слабая. Условия их выживания очень ненадежны, и многие из них были уничтожены или находятся на пути к исчезновению из-за интродукции заносных видов или вмешательства человека.

Материковые острова, длительное время находящиеся в изоляции, образуют большей частью территории развития **консервативного эндемизма**. Хорошим примером этому служат Австралия, Новая Зеландия, Гавайские острова, Мадагаскар, Канарские острова. Напротив, для океанических островов, которые недавно образовались и никогда не были связаны с материком, эндемизм не характерен (Полинезия, Мальдивы).

Что же касается островов, подобных Британским, то на них могут существовать некоторые **неоэндемики**.

Реликтовому эндемизму благоприятствуют также изолированные горные цепи. Гинкго, покрывавшее в третичном периоде все континенты, сохранилось сейчас в горах внутреннего Китая. Секвойи, некогда произраставшие и в Европе, локализованы в прибрежной калифорнийской горной цепи Северной Америки.

В верхнем поясе сахарских массивов Аххагар и Тассилин-Аджер (юг Алжира), изолированность которых усиливается аридностью области, эндемичны соответственно 40 и 60% растений.

2. **Неоэндемики**, которые называют молодыми или прогрессивными эндемиками, – недавнего и локального происхождения и отличаются от родительских форм лишь некоторыми второстепенными чертами, что позволяет возвести их в ранг подвида (отсюда термин «микроэндемики»). Они принадлежат к эволюционирующим родам, сохранению новых форм внутри которых благоприятствует генетический или географический барьер. Например, сиги, обитающие в озерах Британии и Центральной Европы, представлены в каждом озере различными формами. На недавно изолированных Британских островах велик процент неоэндемиков среди наземной фауны (белка, отличающаяся от континентальной формы более светлым мехом, и землеройка, также несколько отличная от континентальной формы. Континентальные типы птиц представлены на островах особыми расами (ирландская синица, шотландский клест).

8.2.2. Викарирующие ареалы

Викарированием называется замещение таксономической единицы близкой единицей, происходящее либо в одинаковых местообитаниях двух соседних регионов, либо в различных местообитаниях, расположенных на одной и той же территории. В первом случае – это **хорологическое** или **географическое викарирование**; во втором – **экологическое викарирование**. Пример первого – оливковое дерево из Средиземноморья, дикая форма которого замещена в горных массивах Сахары очень близким видом. Пример второго – два вида альпийских рододендронов. Один приурочен к известняковому субстрату, а другой на нем не встречается.

Ареалы викарирующих видов могут быть полностью разобщены (пример с оливками). Они могут быть более-менее трансгрессивными и дают тогда гибриды, часто в зоне совместного распространения (осина из Европы и Западной Сибири и осина из Восточной Сибири; вороны серая и черная из Северной Европы и Южной).

Примером океанического викарирования является фауна западных и восточных побережий Панамского перешейка, изолированных друг от друга в плиоцене. Многочисленные рыбы и моллюски представлены парами близких форм, каждая из которых встречается либо в атлантических, либо в тихоокеанских прибрежных водах.

Напротив, викарирование родов и семейств имеет реликтовый характер. Таковы саговники, роды которых разъединены друг от друга в различных тропических областях.

8.2.3. Дизъюнктивные (разорванные) ареалы

На картах крупного масштаба ареалы часто имеют прерывистый характер. На периферии ареала могут быть островки меньшего размера. В этом случае говорят о **расчлененных (фрагментированных) ареалах**. Если же элементы ареала сильно удалены друг от друга, то это **разорванный, разъединенный** или **дизъюнктивный ареал**.

Разъединение может затрагивать любые таксономические единицы и о причинах разъединения было много споров. Однако чаще всего разъединение наступает из-за фрагментации первоначально сплошного ареала, которая возникает под влиянием климатических изменений или изменений конфигурации суши и моря, или конкуренции со стороны новых форм.

Особенно разительны биполярные разъединения, когда части ареалов ряда видов растений распределяются между северными и южными областями Земли без промежуточных местонахождений. Чаще это объясняется переносом семян перелетными птицами (например, ржанка бурокрылая мигрирует от Аляски до Магелланова пролива).

8.3. Причины ограничения ареалов

Такие причины имеют разнообразную природу:

1. Основной причиной является **географический барьер**. Эффективность морских барьеров зависит от способов перемещения видов, наличия океанических островов и островных цепочек, прорывтия каналов через узкие перешейки. Для обитателей суши барьером служит рельеф (например, Гималаи – непроходимая стена для многих видов, обитающих на низких высотах; широкие реки часто не могут преодолеться многими крупными млекопитающими; даже крупные лесные массивы являются барьером для животных открытых местообитаний).

2. Границы ареала во многих случаях обусловлены **климатическими условиями**.

3. В ряде случаев конфигурация ареала определяется неблагоприятным **субстратом**. Так, распространение видов ряда высших растений, обитающих на известняковых почвах, останавливается в зоне контакта с почвами, богатыми кремнием, и наоборот.

4. В локализации видовых ареалов существенную роль играют взаимовлияния организмов под общим названием **биотических факторов**. Если вид строго локализован в определенной формации, то его ареал тесно связан с судьбой этой формации.

5. Для объяснения образования эндемичных, викарирующих и разъединенных ареалов обязательно нужно учитывать **исторические факторы**.

Глава 9. Палеогеографические факторы современного распространения живых существ

Исследование эволюции ареалов, или **историческая биогеография (эпипонтология)** – очень важная, но крайне непростая задача. Здесь необходимо сопоставить знания, приобретенные в самых различных областях, чтобы собрать достаточно аргументов в пользу наиболее правдоподобных гипотез.

9.1. Методы исследования

Методы исследования могут заключаться, во-первых, в изучении данных о геологическом прошлом и, во-вторых, в анализе современного распространения таксонов.

1. Лишь **палеонтология** и **палеоботаника** могут найти прямые свидетельства возраста видов и их распространения в прошлом. Но, к сожалению, имеются большие пробелы в возможностях этого метода. Например, такие группы видов, как черви, не поддаются фоссилизации (т.е. окаменлости). Другое – мы судим об ископаемых формах только по морфологическим чертам тех частей организма, которые могут быть законсервированы нами, поэтому палеонтологическое понимание вида не может не отличаться от биологического, применяемого к современным формам.

Наряду с изучением макроскопических остатков сравнительно недавно стало развиваться исследование **микрофоссилий**: игл губок, раковин фораминифер, водорослей, спор, пыльцы растений.

2. **Палинология**, наука о пыльце и ее использовании, содействовала палеоботаническому изучению верхнетретичного и четвертичного периодов.

Переносимая в атмосфере пыльца может оседать на поверхностях, благоприятных ее фоссилизации при быстром погребении в условиях, способствующих ее сохранению. Этим обладают торфяники, днища озер и некоторые виды почв. Если взять некоторое количество «пыльцевых спектров» на различных уровнях отложений, то можно воссоздать эволюцию растительности за время образования этих отложений.

Особое значение придается выявлению деревьев. Это связано с их большой палеоклиматической ролью, с тем, что они являются определяющей частью растительности, а их пыльцу сравнительно легко определить с точностью до рода.

3. **Палеогеография** призвана воссоздать характер поверхности в далеком прошлом, распределение суши и моря, рельеф. С ее помощью можно узнать, каковы были возможности миграции морских и наземных видов в различные геологические эпохи.

Что касается способов, которыми осуществлялись временные коммуникации, то это геологическая проблема. Есть ряд гипотез об этих связях.

а) Теория межконтинентальных мостов, которые временно связывали континентальные щиты (Панамский и Суэцкий перешейки, Берингов пролив, Па-де-Кале, проливы между Малаккой, Явой, Суматрой и Калимантаном).

б) Теория «дрейфов континентов» Вегенера. Эта теория в свое время была принята с энтузиазмом, потом почти забыта; сейчас опять интерес к ней возрастает.

4. **Палеоклиматология**, или изучение древнего климата. Климатические реконструкции основываются, как и в случае с палеогеографией, на изучении флоры и фауны в древности, что не очень надежно.

Однако для восстановления эволюции климата имеются данные другого порядка: это древние формы рельефа, характер отложений и их чередование, ископаемые почвы и даже химические исследования (содержание изотопов углерода и кислорода в известняках скал и окаменелостях, которое зависит от температуры в период отложений).

5. Методы, которые позволяют восстановить историю эволюции таксонов – их **филогению**, могут косвенно содействовать восстановлению их прошлого распространения. Они основаны на сравнительном изучении морфологии, кариологии (изучение клеточного ядра для установления степени родства организмов) и ареалов родственных форм:

а) среди данных, способных указать на возраст и преемственность форм, особое значение имеет **хромосомная** характеристика. Она в итоге позволяет восстановить область возникновения и пути расселения организмов.

б) изучение современных ареалов дает наряду с **таксономической** и **кариологической** аргументацией дополнительные данные для изучения развития флор. При помощи хорологических методов стало возможным исследование центра расселения.

Богатство какой-либо таксономической единицы в пределах ее ареала неодинаково. Область наибольшего разнообразия, или центр максимального разнообразия, является центром расселения. Однако такой центр совсем не обязательно является областью возникновения данного таксона.

Для географических сопоставлений одним из основных показателей является **богатство, видовая (родовая и т.п.) насыщенность** территории. Используется и показатель отношения числа видов к числу родов и семейств.

Систематическая структура сообществ, помимо показателей общей насыщенности данного сообщества видами и другими таксонами, включает количественные характеристики обилия видов и систематических

групп. Обобщенные данные по видовому (групповому) разнообразию выражают с помощью **информационных индексов разнообразия**. Эти индексы чаще всего рассчитывают по формуле

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i ,$$

где p – доля особей i -го вида ($i=1, 2, \dots, S$) от общего числа i особей сообщества, т.е. вероятность обнаружения данного вида, если мы начнем «перебирать» подряд всех особей сообщества. Если основание логарифма равно 2, полученные величины выражаются в единицах «бит».

Информационные индексы видового разнообразия отражают не только степень разнородности, видовой пестроты, полидоминантности сообщества, но в какой-то мере указывают на степень «спрессованности» экологических ниш. Далеко не всегда богатство списка видов сопряжено с высокими значениями индексов видового разнообразия (т.е. H не всегда сопряжено с S). Это несоответствие особенно проявляется там, где сообщество сформировано немногими фоновыми видами, но в то же время имеет особенно большой набор видов редких, малочисленных. Наоборот, при небольшом списке редких видов, но при наличии большого числа доминантов индексы могут быть относительно большими.

Информационные индексы разнообразия применимы и на уровне крупных таксонов.

Глава 10. Закономерности дифференциации живого покрова суши

10.1. Зональность и секторальность

Факторы среды можно классифицировать с разных позиций. Для биогеографических целей наиболее важны условия тепла и влаги для наземных сообществ, условия солевого состава и обеспеченности кислородом – для водных сообществ. Иначе говоря, **гидротермический и геохимический режимы** – определяющие, важнейшие показатели, ответственные за наблюдаемое разнообразие живой природы.

Основные факторы среды прежде всего (по крайней мере для наземных сообществ) определяются **зональностью** в распределении температур и осадков по земному шару. Результатом этого являются природные зоны, сменяющие друг друга по мере удаления от экватора или полюсов. Важна также долготная провинциальность или секторальность, обуславливающая степень континентальности климата. Большое усложнение в идеальную картину зональности и секторальности вносят горные цепи, соотношение площадей суши и морей и т.п. В горах также выражена зональность, которую правильнее именовать высотной пояс-

ностью. В южных горах в самом общем виде иногда можно обнаружить аналогию высотных поясов с широтными зонами (Пять континентов ..., 1987), хотя эти аналогии все же достаточно ограничены принципиально различной сезонностью таких факторов, как режимы освещенности, температур, а иногда и влажности.

На общем фоне зональных изменений факторов среды проявляются также так называемые экстразональные и интразональные влияния, обусловленные наличием горных поднятий, межгорных котловин, заболоченных низин, различной экспозицией склонов и т.п.

Интразональность (азональность) – термин, употребляемый в почвоведении, геоботанике, ландшафтоведении для обозначения распространения какого-либо явления природы на отдельных участках, образующих закономерные вкрапления внутри одной или нескольких зон, но нигде не преобладающих по площади (например сфагновые болота в тайге и тундре, солончаки в пустынных и степных зонах и т.п.). Но в отдельных регионах интразональная растительность может и преобладать (например сосновые леса белорусского и украинского Полесья в подзоне широколиственных лесов; болота Западной Сибири в зоне тайги).

Экстразональная растительность – растительность, близкая к растительности какой-либо природной зоны, но произрастающая вне этой зоны в тех местах, где создаются условия, сходные с зональными условиями этой зоны, например, байрачные (сухие овраги, балки) широколиственные леса степной зоны, сходные с дубравами лесной зоны. Часто экстразональная растительность является реликтом прежней зональной растительности.

В наибольшей степени **зональные** условия выражены на плоских междуречьях (плакорях) в пределах небольших абсолютных высот (до нескольких сотен метров), в пределах «средних» эдафических норм (т.е. исключая плохо дренируемые, слишком засоленные, карбонатные, песчаные и т.п. места). Такие условия и называются плакорными. Условия, отличающиеся от плакорных (долины рек, котловины озер), называются интразональными.

Иногда употребляется понятие «азональные сообщества» – это сообщества, широко распространенные в пределах разных зон в виде отдельных участков, которые ближе друг к другу, нежели к соседним плакорным местообитаниям (например сообщества пляжей морских и озерных побережий, некоторые мелководья, болота). Но все это близко к понятию интразональности.

Естественно, что зональные гидротермические факторы бывают сильно трансформированы (иногда компенсированы) эдафическими, геоморфологическими, гидрологическими и другими местными и мало связанными с зональностью факторами.

Исторические факторы, влияющие на распределение организмов по земному шару, можно определить как комплекс прежде всего экологических факторов, которые действовали в прошлом. Все это привело к

усложнению современного распространения организмов, понять которое можно только с учетом комплекса палеогеографических факторов. Эти факторы и привели к хорошо выраженной биогеографической региональности, которая проявляется при сравнениях разных континентов, лежащих в пределах сходных зональных условий. И здесь задача биогеографии – расшифровать этот экологический эволюционный процесс, поставленный природой и длящийся уже миллиарды лет.

10.2. Высотная поясность

С увеличением абсолютной высоты температура воздуха снижается на 6°C с повышением на каждые 1000 м (Риклефс, 1979). Даже в тропиках можно обнаружить низкие температуры и вечные снега (влк. Килиманджаро высотой 5895 м).

В умеренных широтах снижению температуры на каждые 6°C соответствует 800-километровое повышение широты. Климат и растительность высокогорий во многом сходны с климатом и растительностью местностей, которые в высоких широтах расположены на уровне моря. Но несмотря на это сходство, было бы ошибочно приравнивать альпийские сообщества, особенно тропические, к арктическим сообществам. В альпийских сообществах сезонность обычно менее резко выражена, чем в соответствующих им местообитаниях, расположенных ближе к уровню моря, но в более высоких широтах, хотя средние температуры и годовое количество осадков могут быть сходными. В горных местностях в тропиках круглый год сохраняется почти постоянная температура, и во многих местах, где климат холодный, но морозов не бывает, могут жить многие тропические растения и животные.

В идеальную картину высотной поясности вносят существенные коррективы экспозиционные различия (световой и теневой склоны), крутизна склонов (распределение влаги) и другие факторы.

10.2.1. Общая структура высотной поясности (Сихотэ-Алинь)

Структура высотной поясности является интегральным показателем многогранной взаимосвязи природных условий в горах (Сочава, 1980). Когда говорят о высотной поясности, обычно подразумевают вертикальную дифференциацию ландшафтов, выражаемую в изменении с высотой климата, рельефообразующих процессов, литологии почв, растительности и животного мира. Однако в силу известных причин (недостаток сопряженных количественных разностей по отдельным компонентам) ландшафтная высотная поясность (высотные ландшафтные зоны) выделяется по распределению наиболее физиономичных признаков: климатических, геоморфологических (нивальный и субнивальный пояса). Несмотря на то, что растительность как существенно ведомый компонент с присущей ему инерционностью далеко не всегда четко отражает положение современного интегрального многофакторного порога, ее значение в указании на присутствие такового в данное

время и в данном месте достаточно велико. Поэтому условное объединение границ (зон перехода) высотно-растительных поясов с ландшафтными представляется в общем случае оправданным.

Структура высотной поясности, представленная конкретными рядами вертикальных поясов и (или) полос, при классификации обобщается в варианты, типы и классы поясности. Общим признаком высотной поясности, например, всех провинций Амура-Сахалинской области, как отмечает В.Б. Сочава, «является структура верхних ландшафтных полос: а) горнотундровая, б) подгольцовая с зарослями кедровника, редколесьями из аянской ели и в той или иной степени выраженным участием каменной березы» (Сочава, 1980). Для Южного Сихотэ-Алиня (южносихотэалинская провинция), обладающего наиболее характерными чертами амурского типа высотной поясности, этот же автор в общем виде выделяет следующий поясной ряд: низкогорная полоса (кедрово-широколиственные леса и соответствующие им почвенно-климатические режимы), среднегорная полоса (соответствующий комплекс с темнохвойными лесами), подгольцовая полоса (сочетание фаций темнохвойных редколесий, зарослей кедрового стланика, рощ каменной березы), собственно гольцовая полоса (фации горных тундр). При усилении континентальности климата в данную схему поясности вводятся лиственничные леса (Сочава, 1980).

Для материковых (западных) склонов Южного Сихотэ-Алиня выделяются пояс горной тундры, полоса подгольцовых кустарников (или стелющихся горных лесов), полоса каменноберезового криволесья, пояс пихтово-еловых лесов (ельников), пояс широколиственно-кедровых лесов (кедровников), пояс широколиственных лесов и пояс лесостепи (Колесников, 1961).

К настоящему времени накоплен и определенный объем данных о высотном положении верхней границы леса (ВГЛ) в Южном Сихотэ-Алине. Диапазон высот, занимаемый ВГЛ на конкретных вершинах и даже склонах одной и той же экспозиции, сравнительно широк и может достигать свыше 300 м по вертикали (Киселев, Кудрявцева, 1992). Ярко проявляется общая закономерность: чем выше вершина, тем выше ВГЛ (эффект высоты массива). В то же время, несмотря на то, что горные массивы удалены от моря на расстояние от 15 до 105 км, отношение высоты положения ВГЛ к высоте вершины везде практически постоянно. Это несколько неожиданный результат, который требует объяснения.

Неожиданность состоит в том, что полученные отношения не подтверждают выводов о значительном влиянии моря на положение ВГЛ. Точнее, в пределах Южного Сихотэ-Алиня это влияние в верхних поясах проявляется примерно в одинаковой степени. В противоположном случае рассматриваемые отношения для горных вершин прибрежных хребтов (Хуалаза-Литовка, Пидан-Ливадийская, Тавайза-Брусничная) должны были иметь более низкие значения. В данном случае налицо влияние на положение ВГЛ высоты собственно горного массива.

По названным параметрам выделяется лишь г. Облачная, наиболее высокая вершина Южного Сихотэ-Алиня (1855 м). Возможны два варианта объяснения этого факта: либо здесь высота массива достигает таких значений, что термический порог, определяющий ВГЛ, достиг своего высотного регионального максимума, либо лесная растительность, выведенная ранее из равновесия с климатом, еще не пришла в соответствующее соотношение с последним.

Есть отклонения от вывода о малом влиянии моря на положение ВГЛ. Так, на г. Брусничной (1005 м), находящейся в 22 км от моря, привершинная часть безлесна, тогда как вершина г. Лазовской (1270 м), расположенной в 80 км от моря, облесена полностью. Но этот пример не совсем удачен в плане опровержения, поскольку г. Лазовская – отрог более высокого массива, слабо выдается среди окружающих гор и имеет пологие привершинные склоны и плоскую вершину. С другой стороны, некоторое снижение положения ВГЛ на склонах восточных (юго-восточных) экспозиций можно объяснить только влиянием моря, как и снижение под воздействием зимних ветров на западных (северо-западных).

Более высокое среднее положение ВГЛ на склонах южных экспозиций также противоречит натурно-физиономическому стереотипу. Последнее объясняется достаточно просто. Обычно на более крутых южных склонах, к тому же в большей степени подверженных физико-химическому выветриванию, сильнее развиты курумы (каменные реки) и каменистые склоны, что создает эффект голого безлесного склона. Однако вне площадей курумов лес поднимается выше, чем на склонах остальных экспозиций. Хотя есть, конечно, и отклонения от общей схемы.

Имеющаяся база геоботанических данных в несколько тысяч описаний, выполненных в различных экотопических условиях Южного Сихотэ-Алиня, позволяет также оценить структуру высотной поясности рассматриваемого района на основе массового количественного материала. Выделение высотно-растительных поясов проводилось через усредненный состав древостоя, выраженный посредством распределения основных древесных пород по координате «абсолютная высота над ур.м.» (рис. 5). Дополнительной характеристикой выступает средний объем стволовой древесины, связанный, в свою очередь, с запасом надземной фитомассы. Значения последнего показателя получены с помощью данных по основным параметрам деревьев (диаметр и высота) и сомкнутости (полноты) древостоев. Несмотря на то, что здесь не учитывались объемы-массы других элементов лесных сообществ, картина вариации запаса фитомассы по всему высотному спектру представляется все же близкой к общему виду. Суммирование показателей по отдельным древостоям (геоботаническим описаниям) проводилось через шаг в 100 м по высоте, что при отражении необходимой детальности перехода от одной высотной ступени к другой позволило выполнить и условие обеспеченности большим количеством фактических данных каждой из них.

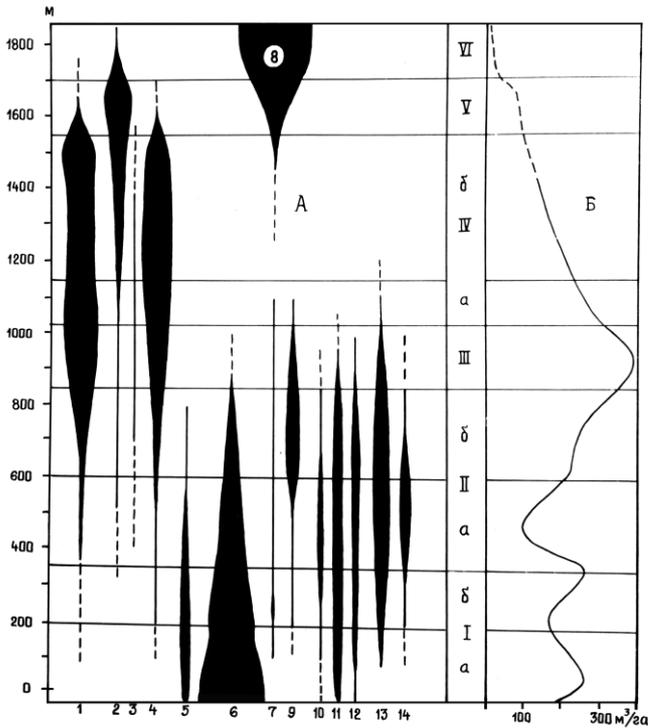


Рис. 5. Структура высотно-растительной поясности Южного Сихотэ-Алия: **А.** Размещение основных древесных пород по высоте над ур.м.: 1 – ель аянская; 2 – береза каменная (шерстистая); 3 – клен желтый; 4 – пихта белокорая; 5 – береза черная (даурская); 6 – дуб монгольский; 7 – клен мелколистный; 8 – кедровый стланик; 9 – береза желтая (ребристая); 10 – осина Давида; 11 – береза белая (маньчжурская); 12 – липа амурская; 13 – кедр корейский; 14 – лиственницы Гмелина и ольгинская; **Б.** Средний объем стволовой древесины. Высотно-растительные пояса и их основные подразделения: I – широколиственные леса (дубняки): а) приморские дубняки со склонов широких долин, б) горные дубняки; II – кедрово-широколиственные леса: а) дубово-кедровые, б) полидоминантные кедрово-широколиственные; III – кедрово-елово-пихтовые леса; IV – елово-пихтовые леса: а) елово-пихтовые с неморальными элементами в покрове и подлеске, б) елово-пихтовые леса южносихотэалинского высокогорного типа; V – подгольцовый пояс: каменноберезовые криволесья и заросли стелющихся лесов-кустарников; VI – гольцовый пояс: комплекс стелющихся лесов-кустарников и горных тундр (последние два пояса внутри не дифференцированы, поскольку общий характер распределения растительности зависит уже от нескольких ведущих факторов)

В итоге различается ряд основных высотных поясов и даже их главные структурные подразделения. Не останавливаясь на пространном анализе всего высотно-растительного спектра (суть выделения поясов видна из графической демонстрации), коснемся лишь принципов выделения пояса кедрово-елово-пихтовых лесов, отсутствующего как самостоятельная единица в названных выше классификациях.

Отличие данного пояса, переходного по своей сути от пояса кедрово-широколиственных лесов к поясу елово-пихтовых, в том, что здесь уже при абсолютном доминировании ели и пихты еще значительно участие в древостое кедр, березы желтой (*Betula costata*), липы амурской (*Tilia amurensis*), а также березы маньчжурской (*B. mandshurica*), клена мелколистного (*Acer mono*), липы Таке (*T. taquetii*) и ряда других пород, характерных для нижележащего пояса. Второй существенный признак, что именно здесь отмечается наивысший запас древесной фитомассы (рис. 5, Б), причем по основным таксационным показателям местные древостой имеют очень высокие значения. В группе елово-пихтовых с кедром корейским зеленомошно-папоротниковых лесов, наиболее часто встречающихся в данном поясе, запас может достигать до $700 \text{ м}^3/\text{га}$, что значительно превышает данный показатель по кедрово-широколиственным лесам (Леса..., 1969). Многие экземпляры кедра корейского, находящегося здесь вблизи верхней границы своего распространения и в условиях жесткой конкуренции со стороны ели аянской, достигают также наивысших размеров: 0,5–1 м и более в диаметре при высоте 30–35 м. Отмечается известное расхождение между морфологическим оптимумом вида, т.е. где его индивиды имеют максимальный габитус, и оптимумом расселения, где наблюдается максимальное количество его экземпляров на единицу площади (кедрово-широколиственные леса). Поправки можно внести за счет последствий хозяйственной деятельности человека, поскольку вырубки до последнего времени проводились в основном до высот 700–800 м над ур.м., т.е. в кедрово-широколиственных лесах. Решение вопроса следует искать и в генезисе елово-пихтовых и кедрово-широколиственных лесов на данной территории (Толмачев, 1954; Колесников, 1956; Куренцова, 1968; Урусов, 1988), и здесь немаловажную роль может сыграть изучение растительности именно рассматриваемого высотного пояса.

Протяженность по вертикали зоны распространения кедрово-елово-пихтовых лесов 150–160 м, что в линейном и площадном выражении может составлять значительные величины и по принятому нами условию вполне соответствует понятию «пояс». Следует отметить и тот факт, что данный высотно-растительный пояс выделяется и через установление зависимости-независимости рядов переменных (числа видов и их значимости в обществе) с помощью статистических методов, например χ^2 -статистики (Вайнберг, Шумекер, 1979).

Естественно, что представленная на рис. 5 общая структура высотной поясности Южного Сихотэ-Алиня отражает соответствующий интегральный эффект для этой части горной системы и на конкретных

хребтах, массивах и вершинах будут свои вариации, характеризующие поместные условия. Это представлено на рис. 6–9 для горных массивов Облачной, Изюбриной и Брусничной, имеющих различный диапазон высот и отстоящих на различное расстояние от моря.

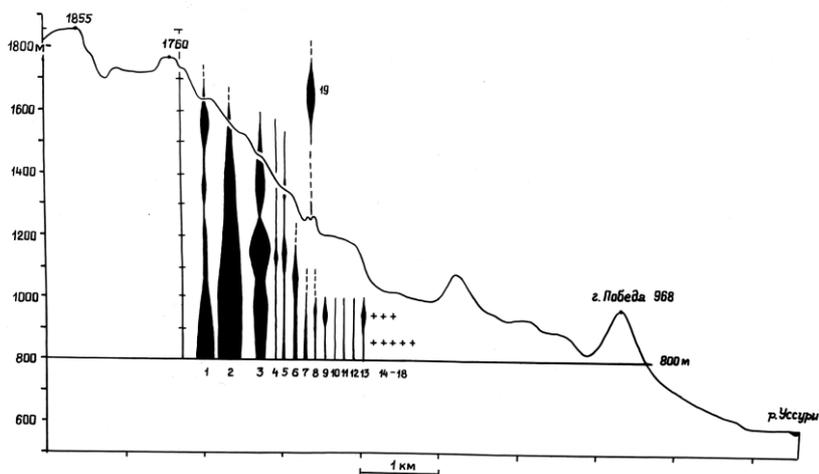


Рис. 6. Гипсометрический профиль г. Победа – г. Облачная и распределение древесных видов по абсолютной высоте: 1 – береза каменная; 2 – ель аянская; 3 – пихта белокорая; 4 – рябина амурская; 5 – клен желтый; 6 – кедр корейский; 7 – береза желтая; 8 – липа Таке; 9 – клен мелколистный; 10 – клен зеленокорый; 11 – липа амурская; 12 – береза белая; 13 – осина Давида; 14–18 – единичные экземпляры деревьев, соответственно сирени амурской, ильма горного, ясеня маньчжурского, ели корейской и клена бордчатого; 19 – кедровый стланник. Распределение видов дано с учетом запаса древесины по каждому из них на площади описания

На массиве Облачной пояс кедрово-елово-пихтовых лесов (по склонам) отмечен с высот 750–800 и до 1000–1050 м (рис. 6). Здесь при доминировании ели аянской, березы каменной, пихты белокорой и при участии кедра корейского можно наблюдать произрастание целого ряда древесных видов, характерных для пояса кедрово-широколиственных лесов, но подходящих к пределу своего высотного распространения. В этом же поясе на высотах 950–1000 м описано очень редкое сообщество – кленово-еловый крупнотравный лес с доминированием в 1 ярусе древостоя клена мелколистного. Эти леса высокого возраста (около 200 лет), занимают небольшие участки на приводораздельных склонах юго-западной экспозиции и представляют собой уникальный тип послепожарных смен в кедрово-елово-пихтовых лесах. Выше наблюдается почти абсолютное гос-

подство ели, пихты и березы каменной с участием во 2 ярусе рябины амурской (*Sorbus amurensis*) и клена желтого (*Acer ukurunduense*). С высоты 1250 м из древостоя полностью выпадает кедр, но на каменистых водоразделах появляются первые куртины кедрового стланика, знаменуя собой переход к высокогорным елово-пихтовым лесам. В целом высотнорастительный профиль г. Облачной хорошо сопрягается с общей структурой высотной поясности Южного Сихотэ-Алиня, что, в свою очередь, подтверждает правильность выбора данного массива в качестве ключевого.

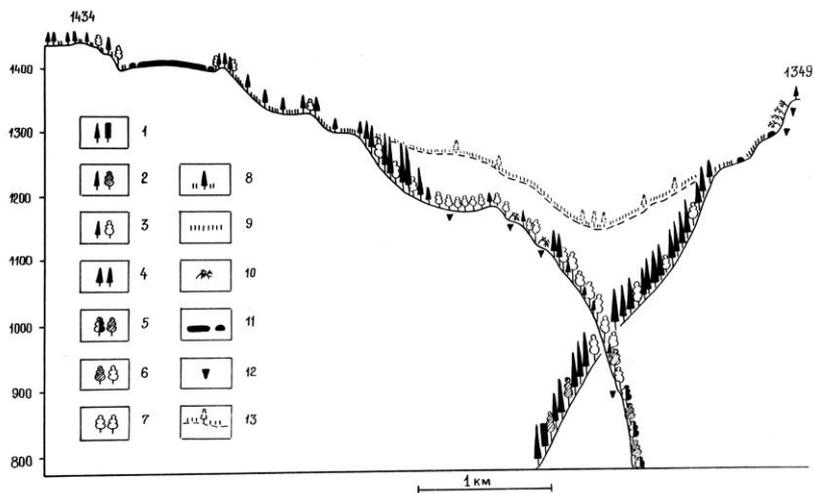


Рис. 7. Гипсометрические профили массива г. Изюбриной и распределение основных типов растительных сообществ по абсолютной высоте: 1 — елово-пихтовые с кедром папоротниковые с лианами леса; 2 — елово-пихтовые с березой желтой и липой папоротниковые с лианами леса; 3 — елово-пихтовые с березой каменной папоротниковые и крупнотравно-папоротниковые леса; 4 — еловые папоротниковые и крупнотравно-папоротниковые леса; 5 — вторичные мелколиственные леса из березы белой и желтой папоротниково-осоковые с лианами на месте кедрово-елово-пихтовых лесов; 6 — леса из березы желтой и каменной папоротниковые на месте кедрово-елово-пихтовых; 7 — леса из березы каменной мертвopoкpoвные, папоротниково-зеленомошные и разнотравные на месте елово-пихтовых лесов; 8 — еловое и елово-пихтовое редколесье в комплексе с папоротниково-высокотравными мезофильными лугами; 9 — папоротниково-высокотравные мезофильные луга; 10 — заросли микробиоты; 11 — заросли кедрового стланика и его отдельные куртины среди нивальных лугов; 12 — участки распространения курумов; 13 — перспективное отображение водораздельной части массива

Высотные профили г. Изюбриной (рис. 7) демонстрируют большее разнообразие за счет вторичных сообществ, произрастающих на южном мезосклоне, коренные леса которого почти полностью выгорели до высот 1200 м в начале нынешнего века. Но и здесь поместные вариации вписываются в рамки общей структуры высотной поясности. До высот 900 м (северный мезосклон) и 1000 м (южный) можно наблюдать коренные и производные типы леса, которые соответствуют поясу кедрово-еловых лесов. Диапазону высот 950–1000 м соответствуют и наивысшие показатели запаса древесины, в том числе и для вторичных лесов. Выше идут варианты елово-пихтовых лесов и их восстановительных смен. Следует отметить, что переход от кедрово-елово-пихтовых лесов к поясу елово-пихтовых прослеживается и по характеру зарастания участков курумов, расположенных на соответствующих высотах. В первом случае господствуют виды, типичные для кедрово-широколиственных лесов – аралия маньчжурская (*Aralia mandshurica*); во втором – микробиота, кустарнички и другие представители подгольцового пояса.

Сложнее выглядит ситуация на главном водоразделе массива Изюбриной – Луговом хребте. Здесь помимо температурного фактора включается еще один мощный фактор, определяющий специфику экологических условий высокогорья, – ветер. На схеме (рис. 7) обозначена линия водораздела, протягивающегося от главной вершины к одной из высоких южных вершин Лугового хребта. Последний ориентирован своей вогнутой частью на север и северо-запад, что усиливает воздействие зимних ветров на приводораздельную часть, и при имеющихся геоморфологических разностях вносит коррективы в высотное распределение растительных сообществ. Так, например, наиболее значительные площади зарослей кедрового стланика с фрагментами горных тундр находятся ниже облесенной плоской вершины Изюбриной, занятой молодым высокотравно-разнотравным ельником. Ситуация объясняется тем, что обширная седловина с кедровым стлаником открывается водосборной воронкой, ориентированной как раз на максимальное воздействие зимних ветров, в то время как основная вершина экранирована чуть более низкими боковыми хребтами.

Гора Брусничная, расположенная недалеко от моря, имеет уже ряд специфических черт в характере высотного распределения растительных сообществ, хотя и здесь общие закономерности проявляются в достаточной степени (рис. 8). Так, несмотря на то, что большая часть современного растительного покрова представлена здесь пирогенными типами сообществ, структура высотной поясности соответствует региональной схеме. Пояс дубняков (северный макросклон) прослеживается до высот 400 м; кедрово-широколиственных лесов – до 750 м; выше – варианты кедрово-елово-пихтовых лесов и на водоразделе полоса нивальных лугов с фрагментами зарослей можжевельника даурского (*Juniperus davurica*). Особенностью же является то, что верхняя граница леса на г. Брусничной представлена на северном склоне лиственнично-каменноберезовыми лесами, а на приводораздельных участках и крутых каменистых склонах южной экспозиции группой так называемых высоко-

горных дубняков с участием березы каменной. Если первые – это длительно производные сообщества, возникшие в результате неоднократных пожаров на месте кедрово-елово-пихтовых лесов и елово-пихтовых лесов, то вопрос о происхождении вторых не столь очевиден. Некоторые авторы (Шеметова, 1975; Растительный..., 1982) подчеркивают реликтовый характер высокогорных дубняков, свидетельствующий о более высокой границе произрастания дуба монгольского в прошлые периоды геологической истории Сихотэ-Алиня. Большинство же исследователей сходятся на том, что дубовые леса горных склонов вторичны. В.М. Урусов (1988) отмечает, что «формации каменных берез и дубов, получившие в антропогене широкое самостоятельное развитие, в генетическом аспекте вторичны как возникшие при упрощении исходных ценозов». Мы, в свою очередь, не отвергая тезис о более высокой границе произрастания дуба монгольского в прошлом и правомочности выделения особой группы высокогорных дубняков, все же придерживаемся точки зрения на пирогенное происхождение последних.

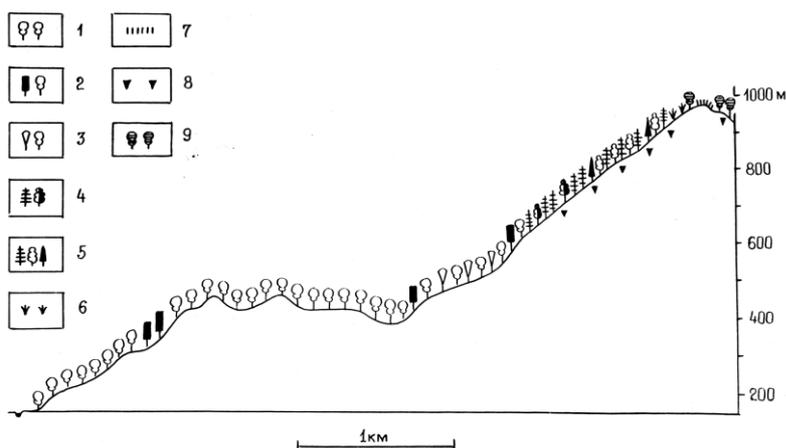


Рис. 8. Гипсометрический профиль г. Брусничной (Тавайза) и распределение основных типов растительных сообществ по абсолютной высоте: 1 – дубовые с березой черной лещиново-разнотравные и разнотравно-осоковые леса; 2 – кедрово-лубовые рододендрово-лишайниковые и разнотравные леса; 3 – вторичные дубово-осиновые лещиново-разнотравные леса на месте кедрово-широколиственных лесов; 4 – лиственнично-белоберезовые рододендрово-кустарничковые леса на месте кедрово-широколиственных лесов; 5 – лиственнично-каменноберезовые с пихтой и елью рододендровые разнотравно-кустарничковые леса на месте кедрово-елово-пихтовых лесов; 6 – те же разреженные леса с ольхой маньчжурской во втором ярусе; 7 – нивальные луга в комплексе с зарослями можжевельника даурского; 8 – участки распространения курумов; 9 – дубовые с березой каменной разнотравно-вейниковые леса («высокогорные дубняки»)

Способность дуба монгольского успешно конкурировать с любой другой древесной породой в пределах области дальневосточных хвойно-широколиственных лесов общеизвестна. Он прекрасно противостоит ветрам и туманам, выносит зимнее малоснежье и высокую инсоляцию на крутых склонах южных экспозиций. В условиях же длительного периодического воздействия пожаров, уничтожающих прежде всего хвойные породы и препятствующих их возобновлению, возможности устойчивого существования сообществ из дуба несомненно возрастают.

Структура высотной пояности, отмеченная для г. Брусничной, характерна для ряда высоких вершин приморской части как Южного, так и Среднего Сихотэ-Алиня (Лазовский..., 1989; Растительный..., 1982) прежде всего по наличию полосы высокогорных дубняков (каменноберезово-дубовых лесов). С другой стороны, распространение на Брусничной длительнопроизводных сообществ с доминированием лиственных ольгинской (*Larix olgensis*) и Гмелина, выходящих к верхней границе, указывает на переходный характер высокогорной растительности в бассейне р. Зеркальной. Рассмотренные варианты структуры высотной пояности Южного Сихотэ-Алиня уже дают представление о том множестве поместных ее вариаций, которое можно встретить в условиях конкретных горных массивов. В то же время данные вариации укладываются в общие рамки закономерностей проявления высотнорастительной пояности рассматриваемого района.

10.3. Катены и биоценокомплексы

Катенация (от лат. *catena* – цепь) – нелинейная ординация (т.е. упорядочение видов или сообществ вдоль некоторых осей, определяющих характер варьирования растительности), упорядочение фитоценологических объектов в непрерывную последовательность (катену) с учетом нелинейного характера отношения видов к факторам среды. Методы катенации основаны на локальном сходстве ближайших объектов, в то время как методы линейной ординации основаны на сходстве всех объектов.

Сам термин «**катена**» первоначально использовался в географии почв для обозначения закономерной последовательности размещения типов почв на склонах. Сейчас используется в ландшафтоведении в более широком смысле для обозначения последовательности расположения на склонах или вокруг водоемов элементарных природных комплексов: фаций, геотопов (Охрана ландшафтов ..., 1982).

Комплекс природный – закономерное пространственное сочетание (мозаика) конкретных природных компонентов (Там же).

Различные фитоценозы и зооценозы, сочетаясь друг с другом, образуют **биоценокомплексы**. Комплексами называется чередование чаще небольших, иногда более обширных биоценозов, относящихся к раз-

личным ассоциациям, сменяющих друг друга (обычно неоднократно) в пространстве в зависимости от условий среды. Комплексы характеризуются сопряженностью элементов, которые представляют собой стадии одного сукцессионного процесса; например, комплексы на солончаковых почвах, на черноземных и луговых водораздельных почвах и т.д. (Воронов, 1973).

В отличие от комплексов **комбинации** представляют собой такое сочетание участков местности с характерной для них растительностью, которое отличается отсутствием сопряженности между элементами. Здесь элементы имеют независимое друг от друга происхождение (сочетание участков глинистых почв с песчаными, такыров и песков).

Комплексы классифицируют по различным признакам:

- 1) причины возникновения;
- 2) взаимное расположение компонентов;
- 3) количество различных компонентов;
- 4) характер границ (контурный и плавный).

Известна и используется классификация, предложенная Г.А. Глумовым (1948):

1. Поясные комплексы (узкие полосы растительности, сменяющиеся в пространстве в зависимости от увлажнения, засоления и т.п.).
2. Мозаичные (включают несколько типов почвенных разностей и растительных ассоциаций, причем ни одна из них не господствует; комплекс связан с микрорельефом и деятельностью животных, чаще норových).
3. Мозаично-поясные.
4. Диффузные (отдельные участки одной ассоциации диффузно включены в площадь другой).
5. Мозаично-диффузные.
6. Комбинированные.

Глава 11. Флористическое и фаунистическое районирование суши

11.1. Принципы биогеографического анализа

Основными принципами биогеографического анализа являются следующие (Второв, Дроздов, 1978).

1. Знание систематической принадлежности.

В конкретных исследованиях структуры экосистем и биоценозов всегда осуществляется **таксономический анализ**, т.е. указывается состав видов, родов, семейств и других систематических категорий. Любой структурный и структурно-функциональный анализ (трофический, расчета чистой продукции, расчета метаболизма и потока энергии) потребует данных по видовому составу или по составу более крупных таксонов.

Но, помимо огромной важности системного, структурно-функционального аспекта существует и другая обширная область биогеографических подходов. Они рассматривают в первую очередь естественно-исторические особенности разных участков биосферы. Пути и способы формирования современных комплексов видов (и других систематических категорий), характерных для разных территорий (и акваторий), различия в генеалогии даже сходных в функциональном отношении сообществ, закономерности пространственно-временных изменений в составе и соотношении систематических категорий – вот основные проблемы, которыми занимается **филогенетическое** направление биогеографии. Это направление в виде флористики и фаунистики имеет давнюю историю и признанные достижения со времен Дарвина.

Современная систематика стремится отразить степень родства между видами и другими таксонами, т.е. стремится к построениям на филогенетической основе. Поэтому состав и соотношение разных таксонов (таксономической структуры) по сути дела отражают филогенетическое разнообразие фауны, флоры или какого-либо сообщества.

2. Таксономическая структура.

Анализ таксономической структуры (филогенетической структуры) равным образом применим как к флорам и фаунам, так и к сообществам. В последнем случае участие того или иного таксона статистически взвешивается по обилию (численности), биомассе или участию в потоке энергии от всей анализируемой совокупности, от всего сообщества. При анализе списков каждый вид имеет представительство «в один голос». При анализе сообщества представительство прямо пропорционально участию вида в общем запасе особей, биомассе или суммарном потоке энергии в пределах данного трофического уровня.

Анализы таксономической структуры начали проводить на основе лишь списков видов. Поэтому здесь и накоплено больше данных.

Список видов любой ли территории можно считать флорой или фауной? Однозначного мнения нет. По отношению к термину «фауна» существует большая вольность (фауна нор, почвы, древесины, ельника, луга). Иногда даже не делают различия между «фауной» и «животным населением». С «флорой» дело обстоит строже.

Какова наименьшая территория, комплекс видов растений которой уже может быть назван «флорой»? Очевидно, эта территория должна включать в себя все типы местообитаний данной территории. В первую очередь представительность всех условий среды гарантируется тогда, когда в данном месте есть крайние варианты местообитаний и весь спектр переходов между ними (сухо-влажно, север-юг, долина-плакор и т.д.).

Такого рода наименьший комплекс видов, который уже можно назвать флорой, называется **конкретной** или **элементарной флорой**. При выделении и изучении конкретной флоры рекомендуется, чтобы изу-

чаемый район охватывал все многообразие местообитаний в некоторой повторности. При полевых исследованиях (несколько лет и в разные сезоны) площадь работ с течением времени постепенно увеличивают и прекращение регистрации все новых для района видов служит показателем того, что площадь конкретной флоры и она сама уже выявлены.

Обычно на равнинах умеренных и приполярных широт конкретная флора выявляется на площади 100–500 кв.км (10×10 км или максимум 20×25 км, т.е. примерно размер конкретного ландшафта). В горах конкретную флору выделяют двойко: или в пределах одного водосбора со всем спектром высотных поясов, или же в пределах одного или нескольких поясов такого бассейна (группы бассейнов, например, флора гольцового или подгольцового пояса).

По мнению ряда исследователей, флоры горных стран можно сравнить только путем сравнения **естественных флор** – совокупностей видов данного природного региона. Наименьшей естественной флорой является **элементарная естественная флора** – флора, ограниченная площадью того или иного водосборного бассейна, имеющая в своем составе хотя бы один эндемичный вид или же характерный вид для этого района и отсутствующий в смежных, но встречающийся и в других.

По аналогии с конкретными флорами можно выделять и **конкретные фауны**. Это дает сравнимый цифровой материал для широких географических сопоставлений.

Систематическая структура сообществ помимо показателей видовой (и другой таксономической) насыщенности включает количественную характеристику обилия видов и систематических групп. Обобщенные данные по видовому (групповому) разнообразию выражают с помощью информационных индексов разнообразия (см. в предыдущей главе).

3. Ареалогический, географо-генетический и возрастной (стадиальный) анализы.

В составе почти любого сообщества есть виды с разными очертаниями ареалов (космополиты и узкие эндемики, виды с широкими и ограниченными ареалами, охватывающими набор существенно различающихся районов, стран, природных зон).

Разделение флор, фаун, их совокупностей (биофилот), а также сообществ в соответствии с их распространением представляет собой **ареалогический анализ**, т.е. проводится группировка всего видового состава по типам ареалов. Размер и ранг таких типов выбирают из конкретных задач. В результате анализа выявляются доли (проценты) разных ареальных групп от общего числа видов, которое принимается за 100%. Ареалогический анализ сообществ проводится по сходной схеме, где за целое (100%) принимается весь комплекс особей. Участие конкретной ареальной группы выражается в долях (%), которые приходится на всех особей всех видов, относящихся к этой ареальной группе. Ком-

плексы видов растений с одним типом ареала часто называют географическим элементом соответствующих флор (или фитоценозов), но лучше называть **ареальными группами**.

Результаты анализов сообществ (населения) и списков видов часто различаются очень сильно. Первые отражают современные экологические условия, а над вторыми довлеет история, «память» о прошлых экологических особенностях территории. Оба анализа (сообществ и биофилот) дополняют друг друга.

Наличие «памяти» позволяет выдвигать гипотезы об этапах становления ареалов разных видов. На этой основе и на базе палеогеографических свидетельств выявляются территории становления тех или иных видов, их географический генезис. Виды, имеющие сходные черты географического генезиса, возникшие в одном «центре» становления, объединяются в одну **географо-генетическую группу**. Такое разделение флоры, фауны или сообщества и представляет собой **географо-генетический анализ**.

Одни и те же ареалы могли образоваться разными путями, поэтому ареальные и географо-генетические группы могут совпадать лишь частично.

При географо-генетическом анализе выделяются автохтонные виды (становление на данной территории) и аллохтонные (появились из других мест).

Виды организмов суши и моря могут резко отличаться по возрасту.

Можно иметь в виду как **абсолютный возраст** видов, так и время их обитания (для аллохтонных) в данном районе. Данные о времени заселения территории разными видами и их предками важны для понимания многих биогеографических закономерностей. При этом на первый план выходят: **относительный возраст**, последовательность заселения района. На одной территории могут быть «спрессованы» многие временные напластования, на другой – застывшее время», где сообщества и состав таксонов длительное время остаются неизменными (например, лавровые леса на о. Тенерифе близки к третичным лесам Европы. Это реликт).

В итоге любая флора и фауна (биофилота), любое сообщество разнородны по ареалогическим, географо-генетическим и возрастным характеристикам составляющих их организмов. Объединение таких разнородных элементов в единые флоры, фауны, биофилоты, сообщества происходит в результате процессов флорогенеза, фауногенеза, биофилотогенеза и филоценогенеза. При биогеографических исследованиях такого рода разнородность, гетерогенность биотических комплексов должна быть расшифрована для полного понимания сущности современных процессов. Тот факт, что любой обитаемый участок биосферы представляет собой всегда сложное сплетение элементов, неоднородных

по пространственно-временному генезису, следует рассматривать как важнейший принцип развития живого покрова планеты. Это принцип **гетерогенезиса**.

Поток энергии и круговорот вещества Юджин Одум назвал двумя великими принципами или законами общей биологии и экологии, непосредственно вытекающими из действия физических законов термодинамики. Принцип гетерогенезиса столь явно не вытекает из физических явлений и в большей степени ограничен «биологическими» рамками. При этом его действие проявляется на высших ступенях (уровнях) организации живой природы (биоценотический уровень).

11.2. Подходы к биогеографическому разделению территории

11.2.1. Классификации территориальных группировок организмов

Под территориальными группировками понимаются флоры, фауны и сообщества той или иной территории (акватории). Сравнивать их между собой можно по разным наборам характеристик. Количество их зависит от целей. Но выделяют обычно два направления в классификации:

- 1) приоритет сходству во внешнем строении и функционировании;
- 2) сходству в происхождении, кровному родству элементов.

Эти два аспекта можно сопоставить с классификацией жизненных форм и с филогенетической классификацией организмов. Первый аспект выдвигает во главу угла аналогичные признаки, второй – гомологичные (сходные, но выполняющие разные функции – рука и крыло) признаки.

Классификация по **аналогичным** более применима к сообществам. **Гомологичные** доминируют при классификациях флор и фаун.

Всякая иерархическая классификация территориальных группировок организмов одновременно может быть представлена и в качестве классификации самих территорий (в виде подразделения их на участки, в разной степени сходные по группировкам организмов).

Подразделение территории, проведение границ (часто в виде широких переходных полос), определение ранга разных участков в системе – все это и представляет собой **районирование**.

Можно говорить о районировании по аналогичным признакам и по гомологичным. Примером первого может служить зональный подход, основанный на конвергентном сходстве многих параметров сообществ (продуктивность, жизненные формы у эдификаторов, соотношение биологических групп, сезонная ритмика) в сходных климатических условиях.

Примером второго служит флористическое и фаунистическое районирование (региональный подход). При переходе к районированию, охватывающему большие территории, трудно избежать эклектического

чередования разных принципов при попытке синтеза принципов аналогии и гомологии.

Как правило, каждый выделенный при районировании район индивидуален, т.е. очерчен одной непрерывной границей. Иногда выделяют эксклавы – участки, оторванные от основного региона, но это – исключение. В то же время распределение какого-либо типа территориальной группировки имеет прерывистый характер – это типологические карты.

11.2.2. Биоценотическая классификация, картографирование и районирование по аналогичным признакам

Для классификации биоценозов используют фитоценологические схемы, поскольку растительность выступает удобным индикатором всего биотического сообщества. В этих схемах самой мелкой единицей выступает **ассоциация** (тип фитоценоза). Ассоциация вместе с условиями среды соответствует и самой мелкой единице классификации биогеоценозов – типу биогеоценозов.

Ассоциация характеризуется одними видами – доминантами – каждого яруса, сходной пространственной структурой и условиями среды. Отдельные фитоценозы, объединяемые в ассоциацию, могут иметь разные размеры, но самые крупные превышают сотни квадратных метров.

Следующие за ассоциацией таксономические категории включают **группы ассоциаций, формации, группы формаций, классы формаций, тип формаций (тип растительности)**.

Вплоть до формации главный критерий – систематическая общность каких-либо элементов сообщества (для формации – общность видов-эдификаторов). Следовательно, здесь важны гомологические признаки сообществ.

Обычно в одну группу формаций объединяют те, в которых эдификаторы относятся к сходным жизненным формам. Например, выделяют такие группы формаций, как темнохвойные леса, светлохвойные листопадные леса, широколиственные леса, крупнозлаковые луга, мелкозлаковые луга и т.п.

Среди классов формаций идут хвойные леса, листопадные летнезеленые леса, листопадные дождезеленые (дождевые) леса и т.п. Обще-признанной системы не существует и обычно строится своя рабочая классификация.

К высшему таксону – типу формаций (типу растительности) – близко понятие «формация» у англоязычных исследователей. Понятие о типе формации близко к понятию «биом», т.е. климаксовый класс или тип формации (зональный класс), свойственный региону с данными климатическими условиями. Территориально, картографически классы и типы формаций и биомы совпадают с системой физико-географических или природных зон.

В классификационных категориях от группы до типа формаций господствует принцип сходства по аналогии – по эколого-морфологическим особенностям эдификаторов. По прямым и косвенным влияниям сходных условий среды глубокие аналогии наблюдаются и в других характеристиках сообществ – в уровне первичной и вторичной продукции, в соотношениях биомасс и разнообразии разных структурных и функциональных элементов, по геохимическому режиму.

11.2.3. Районирование и картографирование по гомологичным признакам

Классификация по гомологичным признакам применима и к биоценозам (распространена до уровня формации), и к биофилотам. В таксонах растительности (до формации) этот принцип вполне сочетается с характеристиками структурно-функционального свойства.

Пока нет глобальной системы районирования растительности, в которой филоценогенетический принцип выдерживался бы на всех ступенях (особенно для таксонов высшего ранга) региональной иерархии. Есть чередование геоботанического и филоценогенетического принципов. С животным населением дело обстоит еще хуже (за исключением карт населения отдельных групп животного населения).

До сих пор гомологичные признаки применяются главным образом для классификации флор и фаун и для целей соответствующего районирования.

При **флористическом районировании** обычно придерживаются следующего нисходящего по рангу ряда регионов: царство – область – провинция – округ – район – элементарный район (район конкретной флоры). Иногда царства называют областями, области – провинциями и наоборот. Нередко выделяют промежуточные категории: подцарства, подобласти, надпровинции и т.п. Приморье принадлежит к Голарктическому царству Восточно-Азиатской области Маньчжурской провинции (Тажтаджян, 1978). В названной классификации А.Л. Тахтаджяна выделено 6 флористических царств и 34 области.

Фаунистическое районирование обычно начинают с областей (иногда области объединяют в царства, или геи). Фаунистические царства занимают ранг более высокий, чем флористические, и число их меньше – 3–4.

Сопоставляя флористическое и фаунистическое деление, можно обнаружить много совпадений не только в границах, но и в рангах. Но есть и типичные различия. Это касается в первую очередь внетропических регионов южного полушария, которые обычно объединяют Антарктическое и Капское флористические царства, а на фаунистических схемах показывают лишь как провинции, относящиеся к разным облас-

тям. Новая Гвинея фаунистически относится к Австралийской области, а флористически тяготеет к Юго-Восточной Азии.

Имеющиеся схемы флористического районирования все же ближе стоят к единому флористико-фаунистическому (биофилотическому) делению суши.

Система современных флористических и фаунистических регионов отражает ареалогическое и географо-генетическое своеобразие позвоночных животных и сосудистых растений. Полноценной системы еще нет.

Биофилотические царства (близкие к фаунистическим) характеризуются эндемичными или почти эндемичными семействами и многими эндемичными родами. Биофилотические области – эндемичными родами и многими эндемичными видами. Биофилотические провинции – эндемичными видами (виды широкоареальных родов).

Во всех случаях необходимо принимать во внимание и степень обособленности, и древность таксонов. Трудно пока указать точную грань между «много» и «очень много» эндемичных групп. Для характеристики региона часто не менее важны не только эндемики, но и другие географо-генетические группы. Так, например, ряд семейств подчеркивает гондванские связи ряда регионов, хотя ни для одного из них эти семейства не являются эндемичными.

Глава 12. Краткая характеристика биофилотических царств и областей

Всего выделяется 9 биофилотических царств и 32 области (Второв, Дроздов, 1978). Ж. Леме (1976) выделяет 8 флористических и фаунистических царств).

Биофилоты царств, расположенных в экваториальном и тропических районах, имеют более сложную структуру и более длительную историю формирования. Поэтому рассмотрение царств проводится от наиболее древних к более молодым. Помимо древности учитываются преобладающие исторические связи, «родственность» между биофилотами. «Генеалогический ряд» биофилотических царств выглядит так: **Ориентальное – Эфиопское – Мадагаскарское – Капское – Австралийское – Антарктическое – Неотропическое – Неарктическое – Палеотропическое.**

12.1. Ориентальное царство

Ориентальное царство включает в себя полуострова Индостан и Индокитай, Малакку, восточную оконечность Аравии и ряд островов – Суматру, Яву, Калимантан, Филиппины, Шри Ланку и острова Пацифики: от Каролинских и Маршаловых до Туамоту и Гавайских. Естественно, что границы царства представляют широкую переходную зону, где

происходит смешение биофилот соседствующих царств (линия Уоллеса между Ориентальным царством и Австралийским).

Царство включает 4 области: Индийскую, Индокитайскую, Малайскую и Тихоокеанскую.

Современные территориальные контакты Ориентального царства с Палеоарктическим и Австралийским обуславливают их взаимовлияние в позднейшие геологические эпохи. Однако более примечательными оказываются древние связи Ориентального царства с Мадагаскарским и Эфиопским: еще в карбоне полуостров Индостан имел непосредственный контакт с Восточной Африкой, Антарктидой и Мадагаскаром (в то время – часть Африки). Даже в мелу Африку и Индию разделял неширокий пролив.

В целом ориентальная биофлота насыщена как древними, так и более поздними таксонами. Особенно ярко это проявляется в континентальных областях царства – Индийской и Малайской, где самая древняя флора цветковых растений, а многие семейства животных если и не эндемичны, то имеют здесь центры происхождения или разнообразия.

Наиболее разнообразна и богата эндемичными формами флора Б.Зондских о-вов. На Калимантане более 11 тыс., на Яве более 6 тыс. видов высших растений.

На Зондских о-вах отмечено и наличие бореальных элементов (в горах), которые проникли сюда в плейстоцене, когда горные цепи Гималаев, Индокитая и этих островов имели более широкие связи.

Выражен эндемизм и на Шри Ланке, где из 3100 видов высших растений около 800 эндемичны.

Флора Тихоокеанских о-вов Ориентального царства обладает характерными чертами островной флоры. Она сравнительно бедна, здесь высок эндемизм на видовом и отчасти родовом уровне, но все эндемики ориентального происхождения (на Гавайях эндемизм видов достигает 90%).

Фаунистическое разнообразие в основном подчинено флористическому. Отряд приматов представлен богато, и три семейства (тупайи, лоризиды и гиббоновые) обитают лишь здесь. На Суматре и Калимантане обитает орангутан. Индийский слон распространен от Индии до Суматры (он более близок к мамонту, чем к африканскому слону). Среди непарнокопытных эндемичны три вида носорогов – индийский, суматранский и яванский, имеющие родичей в Эфиопском царстве, а также чепрачный тапир.

12.2. Эфиопское царство

Занимает большую часть Африки (от южной окраины Сахары и до бассейна р. Оранжевой); южную Аравию и о. Сокотра, ряд островов в Атлантике (Св. Елены и Вознесения).

Включает в себя 4 области: Суданскую, Конголезскую, Калахари-Намибскую и Атлантическую.

Биофлота Эфиопского царства имеет широкие и древние связи с биофлорами Индостана и Малайи, а также Мадагаскарского царства; менее связана с Палеарктикой, но образует на севере широкую переходную зону. Что же касается Капского царства, с которым Эфиопское имеет открытую сухопутную границу, то здесь прослеживается общность только в позднейшем фаунистическом компоненте биофлоры (птицы и млекопитающие), а древняя часть флоры и фауны имеет резкие отличия.

Флора Эфиопского царства имеет несколько очагов глубокого эндемизма. Так, очаг в Конголезской области имеет 5 эндемичных семейств; в Калахари-Намибской – эндемики высокого ранга, но локально распространенные; 25 эндемичных родов растений Суданской области обитает на острове Сокотра.

Эндемики Атлантической области имеют ближайших родичей в Неотропиках.

Многие роды растений Эфиопского царства широко выходят за его пределы (род «акаций» представлен здесь большим числом эндемиков, но центр разнообразия этого рода лежит в Австралии).

Примечательно распространение ламантинов (семейство сирен) – один вид семейства населяет пресные воды Африки, а близкий к нему вид – бассейн Амазонки.

Наиболее молодые и широкие связи прослеживаются с биофлорами Ориентального и Палеарктического царств; менее широкие, но более древние – с Палеотропиками.

12.3. Мадагаскарское царство

Остров Мадагаскар и прилегающие архипелаги – Маскаренские о-ва, Сейшельские, Амирантские и Коморские. До конца мелового периода (около 70 млн лет) еще была сухопутная связь между Мадагаскаром (тогда – частью Африки) и Индией. Остатки этого расхождения – Сейшельские острова.

В связи с этим можно понять взаимное влияние мадагаскарской, эфиопской и индо-малайской биофлоры через наиболее транспортабельные группы организмов вплоть до четвертичного периода. Специфика Мадагаскарского царства заключается и в сокращении ареалов ряда групп, обитавших в Палеарктике и Эфиопском царстве, но вытесненных более активными видами. Сохранение их в Мадагаскарском царстве можно трактовать благоприятностью рефугиума.

Область одна – Мадагаскарская. Архипелаги идут в ранге подобластей.

12.4. Капское царство

Крайний юг Африки (на севере по уступу Роджерса – цепь хребтов, водораздел между бассейном Оранжевой и реками, текущими на юг).

В пределы Капского царства входят складчатые хребты пермско-риасового возраста (285–240–195 млн лет – самая древняя складчатая структура в Африке).

Для региона характерен климат средиземноморского типа (жаркое сухое лето и прохладная дождливая зима), что резко отличает Капское царство от расположенных севернее уступа тропических областей.

Согласно геологии, юг Африки сохранял континентальную связь с Южной Америкой до мелового периода, а с Антарктидой – до третичного периода. Для царства характерно наличие одного из видов папоротников из семейства осмундовых, который произрастает и в Восточной Австралии, и в Новой Зеландии.

Флора цветковых Капского царства отличается высоким эндемизмом (210 родов и 80% видов из общего числа 7.5 тыс. флоры царства).

Целый ряд семейств имеет здесь центр разнообразия, что указывает на древность флоры. Максимум видового разнообразия достигают роды вереск, лилейные, различные суккуленты.

В целом флора Капского царства представляет собой древний очаг, сохранившийся в субтропическом рефугиуме. Наиболее примечательны связи флоры царства с флорами Антарктики и Австралии и со средиземноморской флорой Палеарктики.

Фауну Капского царства считают менее своеобразной по сравнению с флорой (по наземным позвоночным). Но среди беспозвоночных (насекомых) имеется большое число эндемичных форм и групп. Среди млекопитающих имеется ряд видов и родов, четко связанных с биофилотой самого Капского царства, копытные же – это пришельцы с севера. Наиболее широкие современные связи прослеживаются с Эфиопским царством.

12.5. Австралийское царство

Австралия с прилежащими островами, острова Сулавеси, Новая Гвинея, Соломоновы, Новая Каледония, Новые Гебриды и о-ва Фиджи.

Формирование биофилоты этого царства восходит к времени разединения Гондваны (240–70 млн лет назад). Была длительная связь Австралии с Антарктидой, а через нее и с Южной Америкой. Эта связь сохранялась до эоцена, и лишь 60–50 млн лет назад в результате дрейфа произошло отделение Австралии. Но этот разрыв сопровождался таким резким изменением климатических условий (оледенение Антарктиды), что полностью исключило связь неотропической и австралийской биофилот после миоцена (30 и менее млн лет назад).

Продвижение Австралии на север (15° по широте за 50 млн лет) привело ее в квазиконтинентальный контакт с Юго-Восточной Азией. Островные мосты обеспечили широкое взаимопроникновение элементов ориентальной и австралийской биофилот (линия Уоллеса: для рептилий по одним островам, для птиц – по другим; выделяют «зону Уоллеса» между Калимантаном и Новой Гвинеей).

В пределах Австралийского царства четыре области: Материковая, Новогвинейская, Фиджийская и Новокаледонская. Материковая – наиболее крупная и сложная. Новогвинейская по флоре тяготеет к Ориентальному царству, а по фауне – к Австралийскому. Фиджийская и Новокаледонская ввиду значительной изоляции имеют сравнительно слабо выраженные связи с другими областями Австралийского царства.

Процесс внутренней дифференциации Материковой области протекал под влиянием длительного разделения западной и восточной части материка в результате обширной морской трансгрессии в меловом периоде (137–66 млн лет назад).

Флора Австралийского царства имеет высокую степень и глубину эндемизма. Для островных областей это естественно. Но и для Материковой области видовой эндемизм очень высок (75%; 9000 видов из 12000). В Новогвинейской области – 85% (5800 из 6870). Новокаледонская – 80% и Фиджийская – 50%. На уровне родов (глубина эндемизма) в Материковой области более 500 эндемичных родов, в Новогвинейской – около 100, Новокаледонской – более 100 и Фиджийской – всего 15.

В Материковой области весьма разнообразны папоротникообразные, цветковые (бобовые, миртовые), орхидные.

Пресмыкающиеся демонстрируют эндемизм уже на уровне семейств, а на уровне родов – 80–85%. Эндемизм у птиц еще больше. Млекопитающие Австралийского царства уникальны (подкласс яйцекладущих, семейство утконосов и ехидн). Отряд сумчатых представлен 7 эндемичными семействами. Хищные (динго) проникли вместе с первобытным человеком.

12.6. Антарктическое царство

Антарктида, южная оконечность Южной Америки, Новая Зеландия и субантарктические острова. Это осколки некогда единого массива суши и соответственно единого центра формообразования.

Расхождение частей Гондваны разобщило первичную голантарктическую биофилоту, сложившуюся еще в условиях умеренного климата.

В пределах Антарктического царства выделяют области: Магелланову, Хуан-Фернандесскую, Циркумполярную и Новозеландскую. Биофилота Магеллановой имеет широкий контакт с Неотропиками. Биофилоты остальных областей царства имеют ярко выраженный островной характер.

Флора цветковых Антарктического царства включает 11 эндемичных семейств. В Магеллановой и Новозеландской областях наблюдается влияние голарктической флоры, проникшей сюда еще в третичном периоде.

Флора Новозеландской области содержит 50 эндемичных родов. Видовой эндемизм ярко выражен, среди папоротников – 80%, хвойных – 100%, у цветковых – 80%. Флора этой области содержит мало элементов типично австралийской флоры. Это связано с тем, что Новая Зеландия потеряла связь с Австралией до того, как на материке сложился типичный облик хвойных и цветковых. Зато более древняя группа – папоротники – демонстрирует большую общность (45% видов).

Фауна Антарктического царства небогата, но содержит ряд древних элементов со времен Гондваны (хищные улитки, первичнотрахейные, ряд видов рыб). В основном пределами царства ограничен отряд пингвинов (16 видов). Фауна Новозеландской области наиболее самобытна (древнегондванские связи с Австралией, Индией и Южной Африкой).

12.7. Неотропическое царство

Основная часть Южной Америки, Центральная Америка с Карибским архипелагом на север до Флориды и Калифорнии. Территория Неотропического царства в мезозое входила в состав Гондваны. Вплоть до эоцена сохранялась квазиконтинентальная связь с Эфиопским царством, а контакт с Антарктическим существует и ныне.

В пределах царства выделяют 5 областей: Карибская, Гвианская, Амазонская, Южно-Бразильская и Андийская (сюда входят и Галапагосские о-ва).

Богатейшая флора Неотропического царства содержит около 30 эндемичных семейств. Фауна содержит громадное число эндемиков на всех уровнях, вплоть до отрядов.

В биофилоте царства, древней и богатой, можно выделить ряд слоев и периодов влияний. Наиболее древние гондванские влияния и связи выявляются в двух направлениях – с Эфиопской и Австралийской биофилотами (последняя – через Антарктиду). Далее – позднемиоценовые и раннетретичные связи с Неарктикой. Уже в палеоцене (60 млн лет назад и позднее) они были прерваны и затем возобновлены в виде новейшего этапа обмена между биофилотами Неотропиков и Неарктики.

12.8. Неарктическое царство

Вся Северная Америка с островами (кроме юга Мексики и Карибских о-вов). Царство включает области: Канадская, Миссисипская, Кордильерская и Сонорская.

Флора Неарктического царства содержит 8 эндемичных семейств. В Сонорской области – 5 эндемичных семейств. В Канадской эндемизм

доходит лишь до родового ранга. Флора трех южных областей имеет много общих родов и семейств с Неотропиками. Напротив, в Канадской значительна доля участия родов общих с Палеарктикой.

12.9. Палеарктическое царство

Почти вся Евразия (исключая юг Аравии, Индостан и Индокитай) и Северная Африка. На юге Палеарктическое царство имеет широкий континентальный контакт с Эфиопией и Ориентальным царством, а на севере – островной контакт с Неарктикой.

На территории Палеарктики выделяют 7 биофилотических областей: Европейская, Ангарская, Средиземноморская, Сахаро-Синдская, Ирано-Туранская, Центральноазиатская и Восточно-Азиатская.

Флора характеризуется наличием около 20 эндемичных семейств (в Восточно-Азиатской области – реликтовое семейство «гинговых»). В остальных областях хорошо выражен видовой эндемизм, достигающий в южных горных районах до 50%.

Во флоре Средиземноморья прослеживаются древние связи с капской флорой (через горные системы Великого Африканского разлома). В целом флора голосеменных и цветковых Палеарктики имеет большое сходство с флорой Неарктики. Поэтому большинство флористов объединяют Палеарктику и Неарктику в единое Голарктическое царство. Однако, с другой стороны, имеется общность флоры Палеарктики с ориентальной и эфиопской, а Неарктики с неотропической на уровне семейств и родов.

В фауне Палеарктического царства также хорошо прослеживается эфиопско-ориентальное влияние. В целом различия фаун Палеарктики и Неарктики выступают гораздо отчетливее, чем их сходство. Сходство более выражено для приполярных районов.

Глава 13. Основные типы биомов суши

Биом – крупное системно-географическое (экологическое) подразделение в пределах природно-климатической зоны. В этом понимании «биом» совпадает с пониманием ландшафтной провинции в экологической интерпретации.

Тип биома – высшая таксономическая единица типологической классификации биомов, объединяющая их по сходству генезиса, физико-географическим процессам, флоре, фауне, набору биоценозов, морфологической структуре биоты и структурно-функциональным особенностям биофилот.

В отечественной и зарубежной биогеографической литературе сравнительно немного разночтений при выделении конкретных типов биомов.

13.1. Тундра

Под названием «тундра» объединяется зона растительности от естественной границы древесной растительности по направлению к полюсам. Помимо **арктических** и **антарктических тундр** часто выделяют, ввиду очевидного сходства, **альпийскую тундру**, которая расположена выше границы древесной растительности в высокогорьях средних широт. Для более континентальных высокогорных районов России используют название **горная тундра** (Восточная Сибирь, Дальний Восток) или **альпинотипная тундра** (Камчатка), учитывая специфику климатического режима и видового состава сообществ.

13.1.1. Тундра высоких широт

Выделяется по специфике климатических и экологических факторов.

К полюсам безморозный период составляет меньше трех месяцев, а средняя температура воздуха наиболее теплого месяца опускается ниже 10°C, что приводит к исчезновению деревьев. В течение короткого лета почва оттаивает не полностью, и ее вечно мерзлые слои препятствуют дренажу талых вод, благоприятствуя явлениям солифлюкции (от лат. *solum* – почва и *fluctio* – истечение) и вспучивания.

Тундра высоких широт представляет мозаику сообществ, локализация которых определяется продолжительностью периода вегетации и водным режимом почвы. Результатом являются значительные физиономические различия арктической тундры: густые кустарниковые формации ив и берез в зоне, соседствующей с границей древесной растительности, формации низких пустошей с мелкими ивами, луговины с осоками, формации мхов и лишайников.

Защита от холода и обеспечение питанием – черты приспособления животных к арктическим условиям. Близость вечной мерзлоты и плохой дренаж исключают укрытие в глубоких норах. Мелкие животные, грызуны, горностаи укрываются в снегу; только суслик – в норах, на участках с песчаной почвой. Но многие гомотермы мигрируют – северные олени и карibu в более южные широты и даже в леса; большинство птиц также являются мигрантами.

Животные, остающиеся на месте, должны активно питаться: травоядные – лишайниками и зелеными частями растений; многие хищники всеядны (рыба, яйца птиц, моллюски).

Пойкилотермные (рептилии, амфибии) представлены очень малым числом видов; насекомые многочисленны, в особенности кровососущие.

Продуктивность растительности низка. Поэтому крупные травоядные (олени) нуждаются в значительной площади (до 8 кв.км на особь), и их плотность низка. Мелкие грызуны образуют обильные популяции на

лугах и мезофильных пустошах. За первыми охотятся волк и человек, за вторыми – песец, горностаи, хищные птицы.

Ввиду малого числа трофических уровней любое колебание обилия одного вида сказывается на численности другого и т.д., поэтому велики периодические флуктуации. В антарктических тундрах трофические связи еще проще (нет местных млекопитающих).

Наряду с наземными экосистемами в Арктике и Антарктике существуют литоральные экосистемы, для которых характерно обилие плотоядных, птиц, тюленей, медведей, песцов, использующих ресурсы моря.

13.1.2. Горная тундра (альпийский пояс)

Изотерма 10°C (июль) рассматривается как показатель минимума для роста деревьев. В средних широтах (Тибет) с резко континентальным климатом деревья достигают отметок абсолютных высот – до 4500 м; к полюсам граница леса прогрессивно снижается от 1500 м в горах Юра (на границе Франции и Швейцарии) до 250 м на севере Норвегии и затем теряется в тундре.

Переход от субальпийского леса к альпийской тундре идет через переходную зону типа пустоши (низкорослые кустарники: рододендроны, верески в сочетании с низкорослыми или увечными деревьями).

Условия существования живых организмов в горных или альпийских тундрах выражаются в следующем.

1. Уменьшенное содержание и давление кислорода оказывает сильное влияние на гомотермных животных (необходим большой объем легких).

2. Прямое солнечное излучение, в связи с разреженностью воздуха, очень интенсивное.

3. Средняя температура воздуха понижается с высотой на 1°C на каждые 140 м в Центральных Альпах, на 165 м – на Кавказе, на 200 м – в экваториальных Андах.

Низкие зимние температуры оказывают неблагоприятное воздействие на участках, где снег не задерживается (крутые или ветробойные склоны).

4. Влажность воздуха подвержена сильным колебаниям. Изолированные вершины и хребты, открытые морю, окутаны облаками и получают осадки по мере подъема влажного воздуха вверх по склону. Напротив, обширные плато (Тибет, Центральные Анды, Большой Бассейн в США) в существенной степени аридны.

5. Снежный покров более или менее обилен, но распределяется крайне неравномерно.

6. Ветер, часто очень сильный, и сложный рельеф: скалы, осыпи, курумы и т.п.

В растительном покрове здесь значительна доля видов, общих с циркумполярной тундрой, что является следствием ледниковых периодов, но имеются и многочисленные собственные (монтанные) виды.

Значительное число форм в альпийском поясе перебралось сюда из нижних поясов; некоторые даже с равнин, однако в высокогорной среде они имеют иную морфологию – типичны карликовые формы (измененный метаболизм).

Физиономически монотонные сообщества флористически различны. Размещение их строго подчинено рельефу, распределению снега, ветру, дренажу, субстрату.

Среди животных здесь мало видов, общих с широтными тундрами. К тому же большинство из них обитает и в нижних поясах. Много бескрылых насекомых; редки рептилии. Почти все млекопитающие травоядны; снежный барс и россомаха – исключение.

13.2. Леса умеренного пояса

13.2.1. Бореальные и субальпийские хвойные леса

Бореальные хвойные леса или **тайга** образуют непрерывный пояс на равнинах двух континентов между тундрой на севере, листопадными лесами или континентальными степями на юге.

В низкие широты тайга проникает по горным цепям, где и образует высотный пояс растительности – пояс субальпийских хвойных лесов между альпийской тундрой и лиственными или смешанными горными лесами.

Особенности растительного покрова и экологических условий проявляются здесь в следующем.

Хвойные породы представлены видами сосен, пихт, елей и лиственниц. Растут и ряд двудольных: березы, виды рода *Populus* (осины, тополя), ольхи и др.

Нижние ярусы менее богаты и менее густы, чем в листопадных лесах: ивы, дерен, смородины, кустарнички, мхи и лишайники, травы: грушанки, папоротники и др., но на многих участках травы редки (т.н. мертвый покров).

Период активной жизни доходит до 4-х месяцев (снег, глубокое промерзание). Количество осадков сильно варьирует: на континентальных равнинах до 250 мм, в горах – до 1000 мм и более).

Почвы маломощные и сильно оподзоленные. Биомасса ниже, чем у южных лиственных лесов. По Л.Е. Родину и Н.И. Базилевич (1965) составляет:

- | | |
|----------------------------|------------|
| – сосняки северотаежные | – 80 т/га, |
| – сосняки южнотаежные | – 280, |
| – пихтарники северотаежные | – 100, |

- пихтарники южнотаежные – 330,
- дубняки – 400 т/га и выше.

На северной границе лес становится прерывистым, образуя в глубине тундры острова и галереи в долинах. Южнее своих равнинных границ хвойный лес формирует в горах высотные формации, образованные теми же родами и видами, что и бореальный лес.

Фауна в большинстве представлена беспозвоночными, грызунами и мелкими хищными, которые зимуют в почве под снегом. Большинство птиц – мигранты. Крупные травоядные (лоси, олени) кормятся почками, корой, лишайниками.

Летом травоядные переходят на травы, побеги и т.п. Хищные представлены различными видами собачьих: волк, лисица, а также россомаха, рысь, норка, куница, ласка. Медведи всеядны. Ярко выражены связи «хищник-жертва». Много насекомых.

13.2.2. Дождевой хвойный лес

Вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки, от Британской Колумбии до севера Калифорнии, склоны Берегового хребта и Каскадных гор от уровня моря до 1000 м покрыты хвойными особенно пышными лесами, называемыми здесь «береговыми».

Климатические условия существенно отличаются от климата бореальных лесов. Температура воздуха незначительно меняется по сезонам; влажность высокая, осадки 1000–3000 мм, часты туманы.

Из деревьев характерны тсуга, туя, или «красный кедр», дугласова пихта, красное дерево, ситхинская ель. Некоторые деревья достигают высоты 100 м и в диаметре – 6 м. Многие из них являются долгожителями (до первых тысяч лет).

Густой кустарник образован множеством видов. Среди травянистых обильны папоротники, характерен плотный моховой ковер.

Специфична и фауна этих лесов.

13.2.3. Листопадные леса умеренного климата

Образуют хорошо развитую зону в Западной и Центральной Европе между бореальными лесами и Средиземноморской областью. В Восточной Европе она сужается по широте и на юге ограничивается степью. Почти отсутствует в Сибири и снова появляется в Восточной Азии. В Северной Америке листопадные леса занимают восток США, переходя в зону хвойных бореальных лесов на широте Великих озер, на западе – в приречье, на юге и юго-востоке – в вечнозеленые леса.

В южном полушарии представлены лишь на юге Нового Света.

Климатические условия характеризуются удлинённым холодным периодом и (или) недостатком тепла летом, что регулирует переход к

бореальным лесам. Возрастание сухости знаменует переход к травянистым степным формациям.

Во всех областях распространения этих лесов в холодный период наблюдаются заморозки и осадки в виде снега. Количество осадков – 500 мм равномерно распределяется в течение года.

Леса почти повсюду изменены человеком. На коренных участках высота деревьев может достигать 40 м. У всех деревьев опадающие листья, но есть вечнозеленые виды (падуб в Европе, дримис в Южной Америке). Лианы редки. Травяной ярус (как и моховой) варьирует по густоте и составу.

Ряд североамериканских родов деревьев отсутствует в Европе, но встречается на Дальнем Востоке (ликидамбр, лириодендрон).

Зоологические группы представлены многочисленными видами. Особенностью данных лесов, по сравнению с лесами более теплых климатов, является резко выраженная сезонная периодичность. Большую часть животного населения составляют мигрирующие виды (птицы) или впадающие в зимнюю спячку (мелкие млекопитающие, рептилии, земноводные, моллюски, членистоногие).

Каждая большая группа животных занимает различные ярусы. Среди млекопитающих встречается множество землероев-грызунов (полевки, мыши) и насекомоядных (землеройки, кроты), а также наземные травоядные (олени, кабаны), хищные (лисицы, хорьки, барсуки и др.), всеядные (медведи), древесные виды – белки, дикие кошки, рысь.

Биомасса грызунов (4–25 кг/га) превышает биомассу крупных млекопитающих. Птицы также распределяются по различным уровням (гнездящиеся на земле, в траве и кустарнике, на стволах деревьев и в их кроне). Но половина из всех птиц добывает пищу на поверхности почвы.

Насекомые многочисленны, велика биомасса кольчатых червей (до 600 кг/га).

13.3. Степи

Степь – тип растительности, характеризующийся преобладанием ксероморфных злаков с интенсивным укоренением и не покрывающих поверхность почвы сплошь. В промежутках могут развиваться различные жизненные формы: от однолетних трав до полукустарников.

Степи существуют в двух различных типах климата, для которых характерны периоды продолжительной засухи. Это континентальные климаты умеренных широт с суровой зимой и засушливым концом лета, а также средиземноморские субаридные климаты, с зимой мягкой или холодной, но с продолжительным сухим периодом.

Термин «степь» распространяют на различные формации субаридных тропических климатов. Таковы сахельские «степи» по южным границам Сахары, субаридные регионы юго-западной Африки и Австралии

(разреженные сообщества кустарников и злаков, что приближает их к саваннам). Для них предложен термин «псевдостепи».

В Евразии степи образуют полосу, протянувшуюся от Молдавии к восточной Монголии. Венгерские «пушты» представляют изолированный анклав степей в Центральной Европе.

Типичен резко континентальный климат с суровой зимой, теплым летом. Осадки малы: до 450 мм в год (в 2–3 раза меньше испаряемости), летом их недостаток и нередко засухи.

В Северной Америке степи протягиваются полосой от Манитобы и Саскачевана на севере до Мексиканского залива на юге и от Мичигана на востоке до Скалистых гор на западе (на востоке – «прерии», на западе – «Великие равнины»).

Изолированные острова степей есть и западнее – это «тихоокеанская прерия» Калифорнии и степные острова в Канаде (но там климат обуславливает наступление леса).

В Южной Америке – «пампасы» Аргентины: 60 мм осадков; рассматриваются тоже как реликт, не соответствующий современному климату. Южнее, в Патагонии – типичные степи.

Господствующей жизненной формой в степях являются многолетние ксерофильные злаки (ковыль, пырей, тонконог, овсяница, бородач и др.). Корневая система может достигать у злаков до 2 м глубины; у прочих многолетников (бобовые, сложноцветные) – до 3–4 м.

Различия в периодичности сезонного роста сводят к минимуму конкуренцию между видами.

Условия жизни животных существенно различаются от того, остаются ли виды на поверхности или хотя бы временно ведут подземный образ жизни.

Животные, обитающие на поверхности – крупные травоядные и хищники (газели, сайгак, кулан, дикие лошади – в евроазиатских степях; бизон, американские олени, вилорогая антилопа – в североамериканских прериях; гуанако и олень пампы – в степях Аргентины. До истребления, например, стада бизонов насчитывали до 60 млн голов.

Степные птицы гнездятся на почве и некоторые приспособились к ходьбе (дрофа и куриные). Большинство (например журавли) мигрируют на холодный и сухой периоды.

Многочисленны насекомые (саранчовые).

Роющие животные очень обильны. Это характерная черта степей. Особенно обильны грызуны (ночной образ жизни): суслик, хомяк, тушканчик, сурок – в Евразии; луговые собачки, гоферы, кролики – в Америке. Хищники (лисица, койот) также обитают в норах.

Обилие животных тесно связано с густотой растительности. Луговые собачки Аризоны потребляют до 87% продукции растительности. Бизон съедает столько же травы, что и корова (в Аризоне на 1 км кв. 6–

7 бизонов, что равно 3 т биомассы. Если крупным травоядным почти не приходится опасаться хищников (только волк в Старом Свете), то у грызунов много врагов: койоты, лисицы, куньи, хищные птицы, змеи.

13.4. Тропические листопадные и постоянно влажные леса

В тропических странах с небольшими абсолютными высотами температура воздуха держится на уровне, благоприятном для активной жизнедеятельности растений, однако режимы осадков здесь разнообразны: начиная с зон с чисто экваториальным режимом (два коротких сухих периода) до зон, где режим с одним коротким дождливым периодом, включая переходные зоны.

13.4.1. Леса гигрофильные (или вечнозеленые) и мезофильные (или полулистопадные)

Растительность представлена различными жизненными формами:

А. Деревья – разнообразнейший видовой состав (В Малайе описано 22000 видов) и почти ни один вид не доминирует. Деревья расположены в три яруса. Верхний (40–50 м) составляют деревья с контрфорсами и досковидными корнями. Другие виды с придаточными корнями или спускающимися от ветвей. Но корневые системы неглубокие. Листья лаврового типа, их сезонный ритм зависит от климата. Цветки часто размещаются на стволах.

Б. Деревца – густой ярус из подроста или кустарников; некоторые (драцена) имеют неветвистый ствол.

В. Травяной ярус – редкий, с очень тенелюбивыми видами: папоротниками, широколистными злаками, бегониями и гетеротрофными видами – сапрофитами или паразитами (раффлезия).

Г. Лианы – большей частью деревянистые, очень развиты и обладают различными способами прикрепления (крючки, усики, вьющиеся стебли, опорные корни). Некоторые лианы достигают в длину 100 м, связывая деревья друг с другом.

Д. Эпифиты особенно обильны в вечнозеленых лесах. Деревья буквально покрыты ими. Относятся преимущественно к папоротникам, орхидным, ароидным. Примечательны фикусы-душители, первоначально развивающиеся как скромные эпифиты. Потом выпускают корни, обволакивают «хозяина» до полого цилиндра и таким образом душат его.

Фауна обильна и разнообразна. В связи с древностью биоценозов здесь сохранились и такие примитивные группы, как первичнотрахеальные.

Многочисленные группы животных населяют различные растительные яруса или попеременно перемещаются между ними. Активность распределяется как во времени, так и в пространстве.

В горах тропической зоны наблюдается образование высотных поясов. Горные тропические леса более низкорослы, с однообразием

верхнего яруса, с искривлением стволов. Здесь обилие эпифитов (влажность), мхов и лишайников. Обильны древовидные папоротники и бамбук. Верхняя граница леса располагается от 2000 м в изолированных горах до 4000 м во влажных Андах.

На небольших высотах мезофильные леса вблизи границы своего распространения, как и сухие леса, часто погибают и замещаются саваннами, за исключением днищ долин. Среди этих галерейных лесов различают вечнозеленые, полулистопадные, болотистые и приречные.

Гигрофильный вечнозеленый лес может выходить за пределы тропиков в тех случаях, когда осадки остаются обильными. Это **субтропический вечнозеленый лес** (Флорида, юг Бразилии, юго-восток Африки и Австралии, Южный Китай, Тайвань, Гавайи). Деревья принадлежат к тропическим группам, но встречаются и насаждения из голосеменных (араукария).

13.4.2. Сухие листопадные леса

Теряют свою листву полностью в период длительного сухого сезона.

К этим группам формаций относятся муссонные леса, светлые тропические и колючие леса (часто в формации деревьев).

1. Зона **муссонных лесов** занимает значительную часть Индии. Осадки 600–1700 мм. Сухой сезон 4–8 мес. Среди них различают **влажные муссонные леса**, в которых листва опадает полностью в верхнем ярусе (30–35 м). Нижние сохраняют листву, лианы и эпифиты редки, а бамбуки обильны. **Сухие муссонные леса** высотой 15–20 м, где все деревья сбрасывают листву. Бамбуки редки, травяной ярус активен лишь в период дождей.

2. **Светлые леса** – несплошной древесный свод, единообразный по высоте, с почти полностью листопадными видами. Травяной ярус сплошной, с господством злаков (т.е. лес неогнестойкий).

Мангры – тропическая формация, выходящая и за пределы тропиков, с господством деревьев и деревьев, уникальная по своей экологической приуроченности к илам эстуариев и болотистых лагун в пределах приливно-отливной зоны морей.

13.5. Аридные зоны (пустыни умеренных и тропических широт)

Эти зоны характеризуются очень малой плотностью активной жизни.

Термический режим здесь очень различен в силу значительного широтного простираания аридных зон: Арало-Каспийская и Центральноазиатская впадины, Большой Бассейн в Кордильерах с их резко континентальным климатом с суровой зимой, где почти нет снега.

Зима средиземноморских аридных зон прохладна. Вблизи экватора постоянно тепло.

Атмосферная влажность очень низка на удаленных от моря территориях; ближе – увеличивается, что выражается в росах и совсем немалых.

Немаловажный фактор – ветер (суховей).

Флора аридных областей родственна флоре соседних территорий. При высоком видовом эндемизме мало самобытных родов. Различия в климате, топографии, субстрате формируют относительно богатую флору, относящуюся к различным жизненным формам, и образуют различные типы растительности. Жизненные формы пустыни относят к двум противоположным группам. Одни, избегая засухи, проходят цикл развития во влажные сезоны. Другие – переносят период засухи в состоянии метаболической активности. К первой относятся однолетние и многолетние виды с постоянными подземными органами (деревья и высокие кустарники, низкие кустарники, злаки, суккуленты, кактусы).

Жизнь животных сопряжена с теми же трудностями, что и растений. Животные, которые испытывают регулярную потребность в воде, поселяются вблизи постоянных источников, но в самих пустынях отсутствуют (слон, носорог, лев, леопард).

Животные, пьющие нечасто, – обычные хозяева аридных регионов (верблюды, антилопы и газели). Для животных, способных впитывать влагу всей поверхностью тела, атмосферная влажность является лимитирующим фактором (моллюски).

Защитой от перегрева служит ночная активность, укрытие в норах. Птицы активны утром и вечером.

Развитие растительности после дождей дает толчок к быстрому размножению многих групп животных.

Глава 14. Биogeография океанов, морей и пресных водоемов

Основными свойствами водной среды, имеющими особое экологическое значение, являются:

1. Плотность, вязкость, давление

Плотность чистой воды (при температуре 0°C и давлении 760 мм рт.ст.) в 775 раз больше, чем плотность воздуха (при тех же условиях). Это значительно снижает расход энергии, затрачиваемой организмами, на создание опорных тканей, чтобы выдержать собственный вес.

Разница в плотности воды и воздуха обуславливает большую разницу между вариациями давления по вертикали в обеих средах. Давление возрастает на 1 атм. на 10 м глубины.

Вязкость воды в 60 раз выше вязкости воздуха при той же температуре. Поэтому вода оказывает большее сопротивление передвижению организмов.

2. Проникновение солнечной радиации

Часть солнечной радиации, падающей под большим углом падения, отражается. Та, что проникает в толщу воды, частично поглощается и рассеивается. Степень проникновения солнечной радиации – выражение прозрачности – варьирует в зависимости от веществ, растворенных и взвешенных в воде. Она логарифмически уменьшается с глубиной.

Инфракрасное излучение полностью поглощается на глубине 1 м.

Различие в проникновении (чистоты водоемов) выражается в большом разнообразии цвета водоемов.

3. Распределение тепла

Источник тепла – энергия солнечной радиации. Причина охлаждения – собственное излучение водных масс и испарение с их поверхности. Эти вариации затрагивали бы тонкий слой, если бы не было перемешивания толщ воды под воздействием вертикальных течений, ветра и конвекции. В глубоких стоячих водоемах устанавливается термическая стратификация, которая меняется по сезонам.

В глубоких пресных водоемах умеренной зоны различают:

- верхнюю зону с постоянной и высокой температурой вследствие перемешивания воды (слой перемешивания или **эпилимнион**);
- зону, где температура быстро понижается (слой скачка или термоклин, или **маталимнион**);
- глубинную зону с постоянной температурой 4°C (глубинный слой или **гиполимнион**).

Осенью происходит выравнивание температуры до 4°C.

Океаны также обладают термической стратификацией:

- верхний слой, где перемешивание осуществляется благодаря вертикальным конвекционным токам и течениям (**термосфера** или **тропосфера моря**);
- переходный слой, где температура равномерно и медленно понижается до глубины 1500 м (слой **постоянного термоклина**);
- глубинный слой с постоянной температурой от 3 до 4°C в низких и средних широтах и несколько ниже 0 в полярных областях.

4. Растворенные газы

Процентное содержание в воде углекислого газа и кислорода меняется в противоположном направлении под воздействием фотосинтеза и дыхания.

В озерах воды эпилимниона насыщены кислородом. В гиполимнионе, где только дыхательное окисление, концентрация углекислого газа максимальна.

Концентрация кислорода зависит от наличия органики в гиполимнионе. Она одинакова на всех уровнях в бедных, **олиготрофных озерах**, но становится низкой – ниже термоклина – в высокопродуктивных, **эвтрофных озерах**.

Подобные же явления и в океанах, где кислород, выделяемый водорослями, насыщает воду до глубины, зависящей от прозрачности воды (плюс атмосферный кислород). Его содержание уменьшается до постоянного термоклина, где оно минимально. В глубинных водах (1000–1500 м) концентрация кислорода повышается до новой постоянной величины (медленные холодные течения с поверхности вод высоких широт). Минимум в переходной зоне связывают с разложением мертвых планктонных организмов, скапливающихся там, где плотность воды становится равной их плотности.

5. Растворенные соли

Это признак, по которому пресные воды противопоставляются морским. Первые содержат очень мало минеральных веществ переменного, варьирующего состава, а вторые отличаются их высоким содержанием и постоянным составом.

В открытом океане средняя концентрация растворенных солей равна 23,5% (выше в тропиках – сильное испарение).

6. Неживые органические вещества

Органические вещества, растворенные в воде и частично в коллоидах, представлены иногда в существенных количествах. В олиготрофных озерах их меньше, чем в эвтрофных, но все же их масса в несколько раз превосходит массу планктона. Эти вещества имеют большое биологическое значение из-за содержащихся в них азота и фосфора, а также ряда питательных и токсических веществ для организмов. Так, вода в озерах и прудах, захваченных торфяниками, содержит значительное количество бурых гуминовых веществ: это **дистрофные озера**.

7. Показатель pH (кислотности).

8. Крупные экологические группы водных организмов и классификация их по жизненным формам, применимая ко всем крупным скоплениям воды:

– **бентос**, включающий организмы, локализованные на дне. Это сложный комплекс, состоящий из:

1) укорененных растительных организмов, проникающих и в воду, и в субстрат – продуцентов;

2) сидячих организмов, прикрепленных к субстрату;

3) свободно живущих организмов, ползающих по дну или плавающих у дна;

4) организмов, живущих в донных отложениях (в основном редуценты);

– **планктон** – свободно живущие и пассивно перемещающиеся в воде организмы (фито- и зоопланктон);

– **нектон** – виды, способные к перемещению для того, чтобы организмы не зависели от течений (рыбы и млекопитающие, черепахи, ра-

кообразные). Совокупность планктона и nekтона противопоставляют бентосу и называют **пелагическими** организмами;

– **нейстон** – организмы, плавающие или перемещающиеся на контакте воздушной среды с водной поверхностью (насекомые и одноклеточные, в основном в пресных водоемах).

14.1. Население морей и океанов

Биота морской среды распределена по зонам в зависимости от глубины вод и от дна. Неглубокие районы образуют **неритическую зону** (континентальная платформа до обрыва на глубине 200 м). Здесь приток вод с материка, волнения; характер дна различный, а население обильно и разнообразно.

Области открытого моря образуют **океаническую зону**. Эти воды постоянны по физико-химическому составу, прозрачны и бедны организмами.

Каждая из этих зон (провинций) состоит из **бентической** и **пелагической области**.

Вертикальная зональность бентической области, выделенная на основе экологических признаков, выглядит следующим образом:

1) **супралитораль** – заливается только в исключительных случаях, чаще увлажняется брызгами, накатами;

2) **медиолитораль** – организмы этой зоны довольно длительное время оказываются в надводном положении. Это приливно-отливная зона;

3) **инфралитораль** – выступает из-под воды лишь в исключительных случаях (глубины 15–80 м);

4) **окололиторальная зона** – зона слабой освещенности, совместимая с существованием водорослей и простирающаяся до края континентальной платформы (шельфа);

5) **батинальная зона** – это континентальный склон (основание выше 2000–3000 м, изотерма 4°C, резкая смена фауны);

6) **абиссаль** – организмы глубинных равнин;

7) **ультраабиссаль** – очень бедна организмами (впадины, 6000–7000 м).

Первые четыре часто объединяют в литоральный комплекс, а три последние – в глубинный.

Пелагическая область обладает вертикальной ярусностью биоценозов, параллельной ярусности населения бентоса:

1) **эпипелагиаль** – зона, нижняя граница которой соответствует минимальной освещенности, обеспечивающей фотосинтез;

2) **мезопелагиаль** – зона, в которую не проникает свет (нижняя граница в среднем на 200 м глубины);

- 3) **инфрпелагиаль** – зона от 200 до 500–600 м, затрагиваемая суточными вертикальными миграциями поверхностного планктона;
- 4) **батипелагиаль** – зона от 500–600 м до 2000–2500 м, нижняя граница которой в средних широтах соответствует изотерме 4°C;
- 5) **абиссо-пелагиаль** – от 2000–2500 до 6000–7000 м.
- 6) **хадопелагиаль** – зона больших глубин.

14.2. Жизнь бентоса

Таксономическое разнообразие и плотность организмов, очень высокие в медиолиторали, быстро снижаются с глубиной. Сначала разнообразие водорослей, а затем и животных. Биомасса на глубине 1,5 м (берег Калифорнии) составляет 4800 г/ кв.м (из них 4670 г/ кв.м приходится на водоросли) и всего 980 (600) на глубине 22 м. Уменьшение продолжается в батии и абиссали (для последней биомасса 0,7–1,0 г/м кв), а большие впадины Средиземного моря почти необитаемы.

Ярко выраженная борьба за сбор пищи является одним из следствий высокой плотности литорального бентоса. Она обуславливает локализацию и обилие сидячих и роющих форм, подстерегающих добычу (захват и сбор). Мидии и устрицы фильтруют за час количество воды в 50–100 раз большее своего объема.

Консументы имеют различные источники питания. Фитофаги, локализованные в неритических зонах, представлены брюхоногими моллюсками и морскими ежами. Хищники – морские звезды – поедают брюхоногих моллюсков; последние питаются другими брюхоногими, ракообразными и донными рыбами. Редуценты – многочисленными бактериями.

Многие организмы питаются живыми и неживыми органическими частицами, взвешенными в воде.

Глубинный бентос, в котором отсутствуют организмы-фотосинтезаторы, получает органику из двух источников:

- 1) медленно оседающие трупы пелагического планктона и nekтона;
- 2) автотрофные бактерии, составляющие значительную долю в питании сидячих и роющих организмов бентоса.

14.3. Разнообразие бентических биоценозов

1. Супралитораль

На скалистых берегах она заселена лишайниками, морскими гастроподами, некоторыми ракообразными. На песчаных – ракообразными, питающимися растительными остатками. Илы эстуариев и низких берегов заселены ассоциациями галофитов.

2. Медиолитораль

Представленные здесь виды распространены в зависимости от их способности выдерживать отсутствие воды или избегать его. На скали-

стых субстратах вертикальное распределение горизонтов сильнее выражено на берегах с большой амплитудой приливов и отливов. Различают верхнюю подзону, часто выступающую из-под воды. Продукенты представлены сине-зелеными и зелеными водорослями. Наиболее характерными сидячими животными являются усонogie мелкие ракообразные, подвижными животными – гастроподы (медузы и гребневика). В нижней подзоне с небольшими приливами и отливами – бурые водоросли. У основания медиолиторали располагаются банки устриц и мидий.

Рыхлые субстраты, благодаря их свойству сохранять воду, позволяют животным избежать выхода из воды и воздействия солнечных лучей (иглокожие, ракообразные, рыбы, некоторые моллюски и мелкая псаммофильная фауна).

Население илов, недостаточно насыщенных кислородом, отличается от населения песков (двухстворчатые моллюски, брюхоногий моллюск). Семенные растения укореняются в илах: травянистые в умеренных широтах и мангры в тропических.

3. Инфралитораль

Самая верхняя из неосушаемых зон. Вследствие еще значительной освещенности она обладает высокой плотностью водорослей (биоценозы светлюбивых бурых водорослей) и известняковыми колониями животных. Первые представлены ламинариями; вторые – червями, моллюсками, кораллами.

4. Окололитораль

Слабая освещенность благоприятствует сциофильным водорослям, известковым красным водорослям.

5. **Глубинные** или **афитальные зоны** еще мало изучены, объединяются с глубиной. Фауна абиссали почти полностью эндемична. Это крупного размера виды, что связано с замедленным метаболизмом.

14.4. Жизнь пелагиали

В этой области различают взаимосвязанные группы: **фитопланктон, зоопланктон, бактерии и нектон.**

Вертикальное распределение фитопланктона, его географическое распространение и сезонные изменения являются результатом многочисленных экологических факторов, которые влияют на размножение фитопланктона, поддержание его во взвешенном состоянии, горизонтальные перемещения течениями и поедаемость животными.

Размножение фитопланктона со скоростью деления клеток 1 раз в день зависит от лимитирующих факторов, его фотосинтеза и минерального питания. Свет играет решающую роль в вертикальном распределении. Все же максимум продукции приходится на глубину, варьирующую в зависимости от прозрачности воды и интенсивности освещения.

Зоопланктон различают по формам: перманентно планктонные (**голопланктонные**) и формы определенного времени развития (**меропланктон**). К первым относятся простейшие (форамениферы, радиолярии, ресничные), кишечнополостные, коловратки, голотурии; ко вторым – личиночные стадии многих форм бентоса.

Распределение зоопланктона характеризуется также вертикальной стратификацией и горизонтальными и сезонными вариациями. В отличие от фитопланктона зоопланктон доходит до абиссали, однако плотность его выше там, где локализованы живые водоросли. Видовой состав зоопланктона зависит от глубины. Суточные миграции видов происходят с амплитудой от 100 и до 600 м.

Зоопланктон питается фитопланктоном. В глубинных зонах зоопланктон питается «органическим дождем» из верхних зон.

Нектон состоит в основном из головоногих моллюсков, рыб и китообразных, к которым на литоралиях добавляются тюлени, моржи, чистяки и пингвины. Моллюски, молодь рыб, усатые киты питаются планктоном.

Хищные рыбы активно охотятся за мелкими рыбами. К ним следует добавить кашалотов, зубастых китообразных, ластоногих и морских птиц. На больших глубинах хищные рыбы проявляют способность пожирать животных, почти равных им по величине.

Бактерии крайне неравномерно распределены по вертикали; они дают кривую плотности, параллельную кривой плотности фитопланктона (редкие на поверхности и на глубине).

14.5. Особенности пресноводных сообществ

Пресноводные водоемы обычно стоячие, существуют сравнительно недолго – сотни или тысячи лет. Исключение: крупные и глубокие озера (Байкал, Виктория и др.) существуют длительное время и обладают разнообразной, часто эндемичной биофилотой.

При прочих равных условиях наиболее разнообразны сообщества тропических рек и озер. В России весьма богата и самобытна фауна Байкала и бассейна реки Амур.

Первичная продукция озер зависит от привноса биогенных веществ, глубины и температуры воды. Выделяют олиготрофные озера, отличающиеся сравнительно малой продукцией, чистой и холодной водой, и эвтрофные (эвтрофные), имеющие высокую продуктивность фитопланктона, часто вода здесь «цветет» от обилия водорослей.

Искусственная эвтрофикация озер и водохранилищ часто вызвана сбросом сточных вод. Но наиболее ценные для людей рыбы (сиговые) связаны с олиготрофными водоемами.

Особыми типами экосистем, занимающими промежуточное положение между водными и наземными экосистемами, являются болота и

прибрежные околводные заросли, включая мангры тропиков. Эти экосистемы, а также эстуарии (опресненные морские заливы) и дельты нередко оказываются очень продуктивными, хотя и крайне уязвимы под влиянием деятельности человека.

Глава 15. Оценка и сохранение биологического разнообразия (горно-таежные территории Приморья)

15.1. Подходы и методы оценки биоразнообразия

Задача сохранения многообразия форм жизни на Земле была осознана, а точнее – акцентирована, как важнейший принцип природоохранной деятельности совсем недавно – в конце 80-х годов, когда ЮНЕП (Экологическая программа ООН) принял решение о подготовке Международной конвенции о сохранении биологического разнообразия. В России в этот период прошли подготовительные конференции с принятием соответствующего Меморандума (Биологическое разнообразие..., 1990), и отечественные ученые приняли деятельное участие в разработке и подписании в 1992 году в Рио-де-Жанейро Международной конвенции о биологическом разнообразии (БР). В общем и целом Конвенция о БР рассматривалась как выражение всеобщей озабоченности утратой того, что не может уже быть восстановлено – видов живых существ, каждый из которых занимает определенное место в структуре (пространственно-временной организации) биосферы (Красилов, 1992).

Нет сомнения, что вопросы оценки БР, но под названием «видового разнообразия или богатства» или т.п., не столь новы в территориальной постановке. Иначе не было бы многих вариантов флористического, фаунистического, геоботанического, зоогеографического и, наконец, биогеографического картографического районирования суши и Мирового океана и их отдельных частей.

С другой стороны, именно осознание Проблемы БР на уровне общестственности, научных кругов и правительств возможно позволит сконцентрировать усилия в рамках этого нового интегративного уровня данных и знаний, где вопросы экологии и ее частных областей вплотную соприкасаются с многообразием вопросов развития Общества и его хозяйства, оптимизации отношений с Природой и, в конечном итоге, недопущении глобального регресса в этих отношениях.

В настоящее время биологическое разнообразие (БР) рассматривается как концепция или система взглядов, вокруг которой группируются известные и новые проблемы, связанные с биологической охраной (охраной живой природы). БР относится к разнообразию и изменчивости живых организмов и среды, в которой они обитают, и признается на генетическом уровне организации и уровнях организации видов, попу-

лящий, экосистем и, часто, ландшафтов. Задача сохранения БР состоит в том, чтобы изменить в обратную сторону или хотя бы стабилизировать процессы биологического обеднения на каждом из этих уровней организации живого вещества. Экологические и эволюционные процессы в конечном счете также важны в стратегии сохранения БР. Таким образом, сохранение БР представляет существенный шаг вперед, в сравнении с только охраной видов, которым угрожает исчезновение (Scott et al., 1993).

Потеря БР несет непредсказуемые последствия и для человека как биологического вида, появившегося на поздней стадии эволюции биосферы и являющегося также элементом ее биоразнообразия.

Таким образом, понятие «биоразнообразия» в широкой трактовке включает в себя совокупность разнообразия, существующего на различных иерархических уровнях организации живого вещества. В целом БР отражает пространственно-временную и функциональную структуру биосферы, обеспечивая решение задач: 1) непрерывность живого покрова планеты и развития жизни во времени; 2) эффективность биогенных процессов в экосистемах; 3) поддержание динамического равновесия и восстановление сообществ. В более кратком виде БР можно рассматривать как процесс и результат эволюции жизни на Земле.

Вид – основная структурная единица в системе живых организмов, качественный этап в их эволюции. Вид определяется и как опорная единица учета БР (Юрцев, 1992). Поэтому не случайно, что изучению и анализу видового разнообразия придавалось и придается очень большое внимание. Хотя, по мнению того же Б.А. Юрцева (1992), имеется серьезная проблема выбора концепции вида.

Видовое разнообразие – показатель, которым оценивается видовое богатство как в одном сообществе, так и в пределах целого ландшафта (Миркин, Розенберг, 1983; Одум, 1986; Уиттекер, 1980 и др.). Принято различать три основных варианта видового разнообразия: альфа, бета и гамма. Альфа-разнообразие – показатель сложности фитоценоза. В наиболее простом виде альфа-разнообразие измеряется числом видов на единицу площади. Однако чаще одновременно с оценкой числа видов проводится учет их соотношения, т.е. разнообразия количественных частей или «выравнивания видов». Бета-разнообразие – показатель, измеряющий степень дифференцированности распределения видов по градиентам местообитания, т.е. скорость изменения флористической композиции сообщества по пространственным и экологическим градиентам ландшафта. Наиболее простой мерой для оценки бета-разнообразия является отношение числа видов во всех сообществах к числу видов в среднем на одно сообщество. Гамма-разнообразие – показатель разнообразия растительности ландшафта, объединяющий альфа- и бета-разнообразие. Простейшим показателем гамма-разнообразия является конкретная флора, т.е. список видов в пределах одного ландшафта.

та. Измерение гамма-разнообразия не имеет принципиальных отличий от оценки альфа-разнообразия (Миркин, Розенберг, 1983).

По мнению В.И. Василевича (1992), между варьированием видов по одному или ряду градиентов факторов среды нет принципиальных различий и целесообразнее рассматривать бета- и гамма-разнообразие как один тип разнообразия (здесь – бета). Ю. Одум (1986) также сводит видовое разнообразие к двум основным вариантам: 1) видового богатства, или плотности видов, которое характеризуется общим числом имеющихся видов; 2) выравненности, основанной на относительном обилии или другом показателе значимости вида и положении его в структуре доминирования.

Как правило, видовое разнообразие увеличивается при увеличении размеров площади (при известных скачках такого увеличения), вызываемых неравномерностью градиентов факторов среды в пространстве. В сообществах, подвергающихся негативным внешним воздействиям, видовое разнообразие падает; кроме этого, оно может снижаться и в результате конкуренции в старых (климаксовых) сообществах, существующих в условиях стабильной среды.

Генетическое разнообразие, т.е. поддержание генотипических гетерозиготности, полиморфизма и другой генотипической изменчивости, которая вызвана адаптационной необходимостью в природных популяциях, также играет значительную роль в сложении БР. Разные виды обладают различным генофондом совокупности генов, которые имеются у особей данной популяции, группы популяций или вида в целом. Предполагается, что образование более высоких, чем вид, таксономических категорий (т.е. вся биологическая эволюция) основывается, подобно видообразованию, на изменениях генофонда (Биологический..., 1986). Охрана генофонда природных и искусственных популяций растений и животных определяется сейчас как одна из центральных задач сохранения БР. Уменьшение генетического и видового разнообразия, происходящее вследствие деятельности человека, ставит на грань риска возможность будущих адаптаций как в природных экосистемах, так и агроэкосистемах. Это может, в конечном счете, обернуться катастрофой и для человека.

Принято различать (Одум, 1986) еще один важный тип БР – **структурное разнообразие**, которое является следствием зональности, стратифицированности, периодичности, наличия пищевых цепей и других способов ранжирования компонентов популяций, сообществ, экосистем, конкретных местообитаний (экотопов). В зависимости от решения конкретных задач природопользования и охраны живой природы выделяются и другие уровни организации живого вещества как, например, таксономический или ценотический с присущим им разнообразием.

В последние годы все больше исследователей, занимающихся проблемами охраны живой природы (Биологическое разнообразие..., 1992;

Красилов, 1992; Юрцев, 1992; Scott at al., 1987; Scott at al., 1993 и др.), приходят к сходным выводам: для сохранения генетического и видового разнообразия необходимо в первую очередь позаботиться о сохранении разнообразия более высокого уровня – **экосистемного**.

Необходимость такого подхода в общем-то очевидна. Во-первых, популяции и их совокупности реализуют свои генотипические возможности в рамках экосистем различного уровня, и сохранение генофонда на каждый момент времени зависит от сохранения именно экосистем. Во-вторых, оценки БР через прямые и сколько-нибудь полные оценки видового разнообразия в обозримом будущем просто невероятны. Даже общее число видов растений, животных и микроорганизмов на Земле оценивается весьма приблизительно: от 5 до 30 млн (Биологическое разнообразие...), т.е. разброс значений идет на порядок. Из этого количества описаны и имеют видовое название около 1 млн. Микроорганизмы, повсеместно распространенные в природе и играющие чрезвычайно важную роль в круговороте веществ в биосфере, в отношении видовых оценок в общем и целом пока являются до сих пор областью «terra incognita» биологии. «Плюс» проблема выбора концепции вида, о которой сказано выше. Глобальная проблема подобной оценки видового разнообразия в той или иной степени характерна и для локально-регионального уровня.

Опять-таки представляется, что это реализуемо на уровне экосистем. В свою очередь, необязательность характеристик экосистем диктует поиск ограниченного числа параметров, отвечающих за их структурно-функциональный и динамический облик, а следовательно и за БР как следствие.

Экосистемный (или ландшафтный, или геосистемный – здесь уже суть не в названии) подход к оценке БР вроде бы ничего не говорит о видах, находящихся под угрозой исчезновения, редких, реликтовых. Тем более, что некий рефрен «осреднения» оставляет их вроде бы за чертой особого внимания. Остановимся на вопросе подробнее.

Несмотря на существенный прогресс в деле охраны природы, достигнутый за последнее столетие, те же американские ученые (Scott at al., 1987; Scott at al., 1993) считают, что при нынешнем уровне знаний наша способность даже начать оценку потерь видов очень затруднена. Различные базы данных обычно ограничиваются мониторингом либо немногих процентов редких видов, либо тех видов, которые являются охотничьими. Программы мониторинга редких видов, одновременно адресуемые непосредственной необходимости их защиты, не обеспечивают основы для анализа долгосрочных тенденций в БР. Служба охраны природы США (Nature Conservancy) признает, что защита отдельных популяций редких видов представляет лишь часть ее задачи. Охрана должна адресоваться к полному спектру разнообразия, включая природные сообщества (экосистемы) вместе с группами обычных растений

и животных. Как основа для природоохранных действий, борьба за сохранение видов должна осуществляться на шести уровнях: ландшафт, экосистема, сообщество, вид, популяция и особь. Причем расходы на управление для каждого вида возрастают, а вероятность успешного восстановления уменьшается, если охранные действия фокусируются на нижних уровнях этой иерархии. Более того, подчас героические усилия по сохранению численности редких видов приводят к негативным результатам. Отмечено, что максимализация благоприятных условий для одного вида может еще больше угрожать другому. В общем и целом такие усилия имеют слабую перспективу при их сопоставлении с целью сохранения всего БР. Эта задача лучше всего обеспечивается применением средств охранной биологии и современной технологии обработки географических данных к анализу большинства видов с целью определения, как и где они могли бы продолжать существовать в относительно невозмущенных ситуациях и с последующим управлением этими экосистемами, а не отдельными видами.

Таким образом, существует, по мнению американских ученых, менее дорогостоящий и более вероятный путь к успеху сохранения БР посредством поддержания самосохраняющихся популяций более обычных видов. Сохранение БР должно быть проактивно, а не ограничиваться борьбой «в последнем окопе», т.е. за какой-либо редкий или угрожаемый вид. Профилактика дешевле, чем лечение. Например, в Национальном заказнике живой природы в Сакраменто на площади 7200 га обитают 257 видов позвоночных. Популяции многих из этих видов насчитывают десятки тысяч особей. Годовая стоимость управления этой экосистемой меньше, чем годовые расходы на программу восстановления численности одного вида – калифорнийского кондора (*Gymnogyps californianus*).

К аналогичным выводам приходят и российские ученые. Так, по мнению Б.А. Юрцева (1992), БР должно охраняться по его биохорологическим функционально-территориальным единицам – сообществам, биотам ландшафтов и более крупным подразделениям биосферы. Именно в природных экосистемах виды из разных филумов образуют устойчивые, эволюционирующие системы. Если свести к разумному минимуму нарушения природной биоты хозяйственной деятельностью, экосистемы сами обеспечат сохранение всех их компонентов. Это относится и к редким видам. По мнению В.А. Красиловой (1992), охрана системы высшего уровня в известной мере обеспечивает сохранение ее компонентов, часть которых мы не знаем или знаем в общих чертах.

Таким образом, стратегия оценки и сохранения БР определяется достаточно однозначно: построение географических информационных систем позволяет осуществлять сбор, хранение, поиск и обработку данных по распределению видов и их совокупностей, обеспеченных пространственными или географическими координатами. Оценка и органи-

зация охраны живой природы на синтаксономической, эко- и геосистемной (ландшафтной) основе позволяет охватить все или большую часть таксономического разнообразия.

Оценка современного состояния БР на конкретной территории, знания о его геолого-исторических трансформациях и перспективах развития в будущем должны явиться тем основанием, на котором строится (или перестраивается) стратегия рационального природопользования, включая охрану и сохранение самого БР. Очевидно, что БР в изложенном выше понимании является предметом изучения многих научных областей: биологии, экологии, географии (палеоэкологии и палеогеографии), информатики, прогностики, т.е. такого уровня интеграции данных и знаний, который пока лишь формируется.

По этим причинам и в немалой степени существующей архаичности технических приемов сбора данных о пространственно-временном распределении видов проведение количественных оценок БР скольконибудь детального уровня в рамках значительной территории с соблюдением строгих теоретических канонов пока невозможно. Для решения задачи потребуются упрощение по числу рассматриваемых компонентов, что обычно при исследованиях таких сложных систем, как биологические, выбор методов соответствующего анализа достаточно надежных компонентов (объектов) – индикаторов БР и методических приемов, обеспечивающих сопоставимость данных различного характера в рамках оцениваемой территории.

Методологический подход наших исследований к оценке (инвентаризации) и сохранению БР также основывается на системных (экосистемных, ландшафтных) позициях. Суть такого подхода в данном конкретном случае состоит в следующем. Элементы и компоненты живой и неживой природы находятся в связи и во взаимодействии друг с другом, т.е. образуют эко- или геосистемы различных уровней и различной продолжительности существования. Однако подчинение этих элементов по упрощенной схеме выглядит так: условия среды или местообитания (т.е. рельеф, климат, воды, геология и т.д.) определяют процессы заселения конкретной территории растительными видами, что в свою очередь определяет условия становления и развития животного населения. В чистом виде это наглядно проявляется на пионерных территориях: новых островах, после катастрофических извержений вулканов, мощных цунами, т.е. формирование первичных экотопов, заселение их пионерными растениями, формирование микро- и мезофауны, последовательные унификации и дифференциации элементарных и более сложных экосистем и т.д. (Игнатьев, 1979). Со временем такие системы принимают более или менее устойчивое состояние, пока какая-либо очередная природная катастрофа или деятельность человека не выведет ее из равновесия.

Конечно, в реальных экосистемах процессы взаимодействия много сложнее, но тем не менее названная схема в целом справедлива. Из схе-

мы вытекает одно немаловажное следствие – многообразие животных и растительных видов и их численность может определяться разнообразием условий их обитания или местопроизрастания. Мы назвали это разнообразием условий среды или **экотопическим разнообразием**.

15.2. Экотопическое разнообразие

Оценка разнообразия условий местопроизрастания и местообитания растений и животных или экотопического разнообразия является необходимым этапом изучения пространственной дифференциации природных компонентов на конкретной территории, а также первым этапом комплексной оценки биологического разнообразия на экосистемном уровне. По существу это оценка потенциала биоразнообразия конкретной территории.

Оценка экотопического разнообразия предполагает, что набор характеристик экотопов не должен быть слишком велик (иначе неизбежны технические и математические трудности при обработке данных: избыточность, мультиколлинеарность и т.п.). Однако сами выбранные характеристики должны в наибольшей степени отвечать вышеназванному условию получения представлений о потенциале разнообразия растительного и животного мира. Более чем двадцатилетний опыт изучения растительности и животного населения Приморья лабораторией биогеографии и экологии ТИГ ДВО РАН позволяет определить такой набор экотопических характеристик, которые в наибольшей степени влияют на особенности видового состава и структуры объектов живой природы. Ряд математических моделей по растительности и некоторым группам животного населения (иксодовые клещи, мышевидные грызуны, птицы) достаточно однозначно определяют характеристики рельефа в качестве таких ведущих факторов (Киселев, 1985; Симонов, 1990). Естественно, что характеристики рельефа не сами по себе определяют растительность и животное население, но рельеф является мощным распределителем температуры, влаги, влажности воздуха, прихода солнечной радиации, снегонакопления и т.д., что, впрочем, характерно для горных областей вообще. Дополнительными характеристиками экотопов также выступают «удаленность от моря», что определяет большую или меньшую континентальность климата, «поверхностная каменистость почвы» и «характер подстилающих геологических пород», что определяет условия дренажа и особенности залегания грунтовых вод. При значительной протяженности исследуемой территории полезно использовать «географическую широту» и «долготу» как индикаторы фоновых ландшафтных состояний.

Особенностью всех этих экотопических характеристик является то, что их значения могут быть определены не только в натуре (т.е. в полевых условиях), но и определены с достаточной точностью на карте (топографической, геологической, геоморфологической) для любого инте-

ресующего нас участка изучаемой территории. В связи с этим любая заданная территория может быть аппроксимирована на данных картах совокупностью регулярных операционных сеток.

Выбранные для проведения оценок БР территории Приморья и одного из его крупнейших речных бассейнов – Бикина (горно-лесной район Среднего и Верхнего Бикина) – были разделены на топографических и геологических картах на регулярную сеть квадратов со сторонами соответственно 4×4 и 2×2 км, что составило более 10100 и 3200 таких «ячеек». Данный размер, позволяя избежать излишней детализации, предоставляет возможность рассматривать территорию в среднем, если говорить в ландшафтной терминологии, на уровне отдельных местностей или групп урочищ. Чаще всего именно на уровне данных морфологических единиц ландшафта проявляются наиболее специфические черты растительного покрова, а следовательно и для многих групп животного населения. Выбор регулярной сетки квадратов не случаен, поскольку регулярные операторы обеспечивают равномерное преобразование исходного картографического изображения и наиболее целесообразны для преобразования непрерывных географических полей (Берлянт, 1978). Кроме того, применение квадратных сеток не требует особых затрат времени и удобно с точки зрения использования вычислительной техники.

В каждом из квадратов определялись значения названных выше экологических характеристик и составлялись соответствующие цифровые карты по каждой из них. Это также удобно в плане занесения на ЭВМ, хранения и дальнейшей математической обработки данных. Одновременно создается и географическая информационная система (ГИС) территории, которая может впоследствии использоваться под решение множества других задач по организации и управлению природопользованием. Далее серия цифровых карт по специальной методике (Киселев, 1985; Киселев, Вертель, 1985;) обрабатывалась на ЭВМ, в результате чего получались цифровые карты следующего порядка, отражающие разнообразие и контрастность состояний характеристик экотопов в пределах заданной совокупности соседних квадратов-ячеек. Максимальное разнообразие отмечалось там, где на данной площади группировался максимум состояний той или иной характеристики, а максимальная контрастность там, где эти состояния имели резко различные значения в плане возможного влияния на характер растительности и животного населения.

Карты экологического разнообразия получаются путем последующего синтеза уже этих компонентных карт. Они (рис. 9) отражают степень разнообразия условий местопроизрастания растений и местообитания животных. Чем выше разнообразие таких условий, тем с большей вероятностью должно проявиться и высокое разнообразие биоты на одной и той же по размерам площади. Естественно, что это относится к ненарушенным или малонарушенным экосистемам.

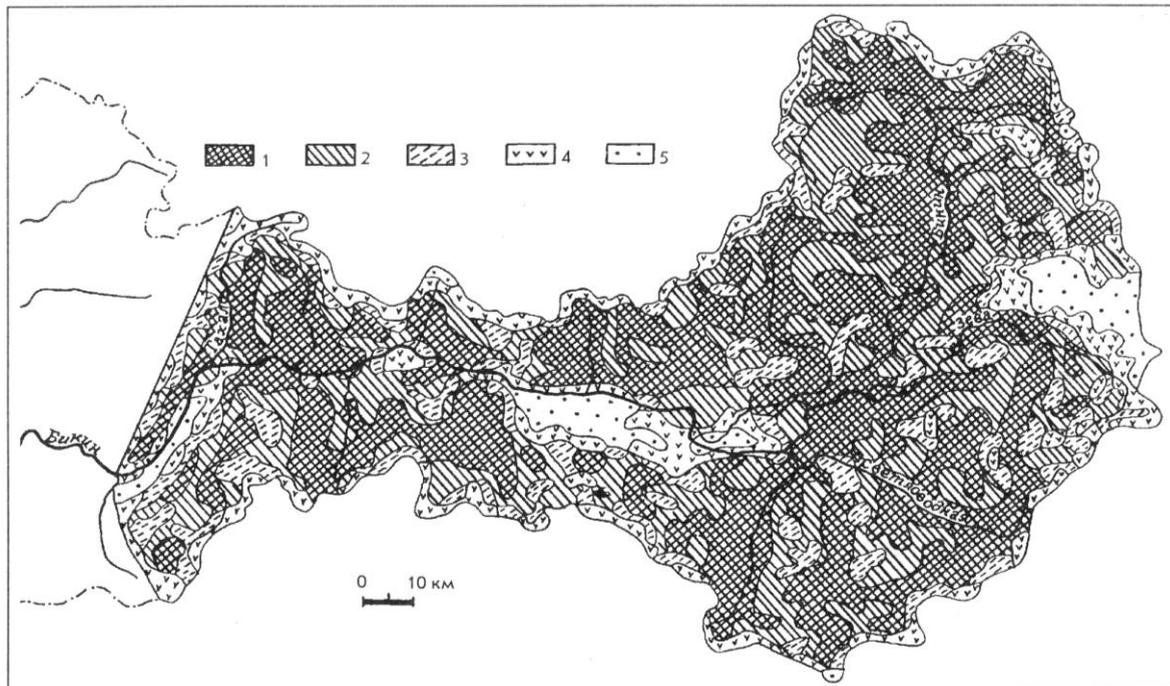


Рис. 9. Экологическое разнообразие бассейна р. Бикин. Степень разнообразия: 1 – очень высокое, 2 – высокое, 3 – среднее, 4 – низкое, 5 – очень низкое

Антропогенное воздействие на экотоп требует конкретного рассмотрения характера и степени его последующего влияния даже на знак изменения БР. Например, с одной стороны воздействие на рельеф, т.е. на один из ведущих экотопических компонентов горных местностей, например при строительстве дорог, добыче минерального сырья, может резко снизить разнообразие живой природы. Такие негативные примеры хорошо видны на автодороге между поселками Верхний Перевал – Ясенево – Олон (Средний Бикин), где шоссе, проходящее через широкие распадки и межгорные котловины, часто выступает в качестве дамбы и постоянное застаивание паводковых вод вдоль полотна дороги приводит к сравнительно быстрой замене богатых в структурно-видовом отношении кедрово-широколиственных лесов на заболоченные лиственничники – «мари». Причем такие преобразования происходят за достаточно короткий срок (20–25 лет). С другой стороны, слабо- и средне-эродируемые придорожные части горных склонов зачастую наглядно демонстрируют эффект увеличения БР.

На рис. 9. представлен генерализованный и обобщенный вариант электронной карты экотопического разнообразия Приморья. Он значительно уступает по степени рангово-контурной детализации оригиналу (масштаб 1:1 500 000), но основные черты территориального распределения экотопов дает наглядно. «Очень высокая» и «высокая» степени разнообразия присущи югу и северу Приморья с их высокими (до 1500–1800 м), крутосклонными хребтами и отдельными горными массивами: хребты Ливадийский (Пидан), Партизанский и Боголадза; горы Облачная, Высокая, Бо-Джауса и др. Высокое разнообразие более характерно для восточного макросклона Сихотэ-Алиня, что вполне согласуется с известной асимметрией этой горной системы. На западе высокое разнообразие отмечено для сравнительно высоких и узких боковых хребтов (Синий, Первый Перевал и др.).

Низкое экотопическое разнообразие, как и следовало ожидать, характерно для днищ широких речных долин и горных котловин, а также вулканических плато. «Очень низкое» разнообразие – для наиболее широких равнинных участков территории Приморья.

В целом территория Верхнего и Среднего Бикина (рис. 9) отличается «очень высокой» и «высокой» степенью экотопического разнообразия благодаря наличию высоких горных массивов, сложной конфигурации хребтов, их значительной расчлененности долинами рек разных порядков. Максимальным разнообразием обладают участки территории, где на сравнительно небольшой площади (менее 40 км кв.) можно наблюдать резкие смены значений абсолютной высоты над ур. м., экспозиции (направлений по сторонам света) и крутизны склонов, элементов мезорельефа (высокая степень расчлененности) и следовательно в целом – контрасты в распределении тепла и влаги. Минимальным разнообразием отличаются участки высоких бикинских водоразделов, пло-

ских вулканических плато на востоке бассейна и широких участков долины Среднего Бикина с прилежащими пологими и, как правило, заболоченными склонами.

В результате многократных пожаров на значительной территории Верхнего Бикина и последующей смены коренных экосистем на производные (экосистемы лиственных и лиственно-березовых лесов) происходит упрощение биологического разнообразия. В этом случае именно карта экотопического разнообразия становится тем документом, который будет отражать картину направленности процесса восстановления биологического разнообразия на данной территории.

Назначение карты экотопического разнообразия носит многоцелевой характер. Это и важная оценка современного и потенциального БР территории, поскольку, в силу различных причин, современное состояние разнообразия биоты может быть ниже экотопического. Это и детализация мелко- и среднемасштабных геоботанических и зоогеографических карт по степени возможного типологического (флористического, фаунистического) разнообразия внутри представленных на картах крупных таксономических единиц. Это и использование при разработке территориальных схем природопользования и охраны природы.

В то же время сама по себе карта экотопического разнообразия является необходимым, но недостаточным звеном при оценке БР, поскольку еще необходимы оценки по собственно биоте. И согласно схеме следующий этап – анализ растительности.

15.3. Геоботаническое разнообразие

Геоботаническое (или фитоценотическое) разнообразие относится к разнообразию совокупности популяций растений (фитоценозов), связанных условиями местопроизрастания и взаимоотношениями в пределах более или менее однородного комплекса факторов среды (экотопа). Фитоценозы – наиболее деятельная часть биогеоценоза или конкретной экосистемы, минимальный размер которой ограничивается возможностью самовозобновления популяций всех свойственных ей видов-эдификаторов (Миркин, Розенберг, 1983; Исаков, Панфилов, 1984).

Комплексная оценка геоботанического разнообразия на сколько-нибудь детальном (объектном, пространственно-временном) уровне по кругу стоящих задач и трудоемкости их решения немногим уступает по сложности оценки самого БР. Флора только сосудистых растений бассейна реки Бикин насчитывает около 1600 видов, а Приморья – более 2000, причем список видов продолжает пополняться. Достаточных, а иногда и просто достоверных эколого-фитоценологических данных по многим из них нет, поэтому сколько-нибудь строгая математико-статистическая оценка синтаксонов нижнего и среднего уровней через число видов и количество особей в ближайшее время не реализуема. Кроме того, оценок изменения параметров числа видов и количества особей в

процессе возрастных и восстановительных смен также явно не достаточно. По редким видам требуется привлечение значительно более полного полевого материала, нежели имеется на сегодня. Проведение анализа даже по сотням видов растений, хотя такая задача в принципе разрешима, тоже требует значительных временных и технических затрат.

По мнению целого ряда ученых (Юрцев, 1992; Scott et al., 1987; Scott et al., 1993 и др.), существует менее дорогостоящий и более вероятный путь к успеху через поддержание самосохраняющихся популяций более обычных видов. Это совпадает и с нашим экосистемно-индикационным или ландшафтным подходом. Здесь необходим выбор таких видов, значимость которых в сложении (определении, индикации) специфики структуры и функционировании фитоценозов наибольшая. При этом предполагается, что сохранение популяций данных видов обеспечивает своеобразный «зонтик» для множества остальных. Другими словами, благополучие редких видов во многом зависит от благополучия массовых.

Для территории Приморья, а также Верхнего и Среднего Бикина, занятых преимущественно лесным типом растительности, в качестве таких видов целесообразно рассматривать так называемые «виды-эдификаторы» или «лесостроители», значение которых в формировании структуры и видового состава лесных сообществ общепризнанны. Это дуб монгольский, кедр корейский, пихта белокорая, ель аянская. В качестве вида-эдификатора целесообразно рассматривать и березу желтую (ребристую), отличающуюся внушительными размерами и относительным долголетием (свыше 200 лет). Кроме того, в составе кедрово-широколиственных и кедрово-елово-широколиственных лесов (на высотах от 600 до 1000 м над ур.м.) береза желтая составляет в среднем от 25 до 37% от состава древесных ярусов.

Лиственничные леса из лиственницы Гмелина (даурской) занимают на территории Верхнего Бикина значительные площади на месте гарей различного возраста. На соседней территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника и в бассейне реки Кема лиственничники определяются как производная интразональная формация (Растительный..., 1982; Колесников, 1969). Наши (ТИГ ДВО РАН) наблюдения в 1994 году в окрестностях поселка Охотничий (склоновые и придолинные экотопы) выявили хорошие показатели возобновления кедра и темнохвойных под пологом вторичных лиственничных и лиственнично-мелколиственных лесов 60–70-летнего возраста. В условиях периодических пожаров вполне возможен переход таких лесов в длительно-производные стадии и даже образования условно-коренных лиственничных (лиственнично-еловых) сообществ. Коренными сообществами по-видимому можно считать лиственничные мари, как верховые (на плоских водоразделах вулканических плато), так и низовые на заболоченных террасах широких долин и котловин.

В целом из 60 древесных видов, отмеченных нами для двух древесных ярусов во всех высотно-растительных поясах, анализ проводился для тех из них, которые в среднем составляют более 1% от общего состава древесных насаждений Приморья и прежде всего Среднего Сихотэ-Алиня, куда входит и бассейн Бикина.

В итоге анализируемый список видов оказался следующим:

1. Береза даурская, черная (*Betula dahurica*)
2. Береза маньчжурская, белая (*B. mandshurica*)
3. Береза желтая (*B. costata*)
4. Береза каменная (*B. ermanii*)
5. Дуб монгольский (*Quercus mongolica*)
6. Ель аянская (*Picea ajanensis*)
7. Кедр корейский (*Pinus koraiensis*)
8. Клен мелколистный (*Acer mono*)
9. Лиственница Гмелина, даурская (*Larix gmelinii*)
10. Липа амурская (*Tilia amurensis*)
11. Осина Давида (*Populus davidiana*)
12. Пихта белокорая (*Abies nephrolepis*)
13. Бархат амурский (*Phellodendron amurense*)
14. Граб сердцелистный (*Carpinus cordata*)
15. Ель корейская (*Picea koraiensis*)
16. Ильм горный (*Ulmus laciniata*)
17. Ильм долинный (*U. propinqua*)
18. Ива козья (*Salix caprea*)
19. Кедровый стланик (*Pinus pumila*)
20. Клен желтый (*Acer ukurunduense*)
21. Клен зеленокорый (*A. tegmentosum*)
22. Липа Таке (*Tilia taquetii*)
23. Маакия амурская, акатник (*Maackia amurensis*)
24. Ольха пушистая (*Alnus hirsuta*)
25. Рябина амурская (*Sorbus amurensis*)
26. Сирень амурская (*Syringa amurensis*)
27. Тополь Максимовича (*Populus maximowiczii*)
28. Яблоня маньчжурская (*Malus mandshurica*)
29. Ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica*).

Из них данные по первым 12 видам для 1-го и 2-го ярусов представлены в электронном исполнении, что обеспечивает автоматизированное построение карт пространственного размещения видов на территории бассейна Бикина. Данные по остальным оформлены в табличных вариантах.

По 5-ти видам-эдикаторам составлены серии ЭВМ-карт в следующих вариантах: карты, отражающие через средний процент от состава древостоя оптимальные участки для произрастания того или иного из этих видов, и карты, отражающие через величину и знак специаль-

ных информационных показателей (см., например, Пузаченко, Мошкин, 1961) степень пластичности видов по отношению к изменению состояний экотопических факторов. Поскольку пластичность или другими словами относительная свобода в выборе местообитаний является одной из форм устойчивости (Гродзинский, 1987), то данные карты можно рассматривать как карты устойчивости видов.

Карты составлялись как раздельно по 1-му и 2-му древесным ярусам, так и для их совокупности. Для дуба, кедра, пихты и ели также составлены карты по распределению возобновления (всходы–самосев–подрост), т.е. для наиболее молодых возрастных групп. Все оценки приведены к 5-балльной шкале, где 5-му рангу соответствует максимум благоприятных условий произрастания вида и максимум его устойчивости. Данные карты отражают по существу совокупность лесорастительных условий (на момент сбора информации), которые определяют скорее потенциальную структуру растительности, которая складывается под влиянием прежде всего современного климатического режима. Естественно, что человеческая деятельность и пожары будут вносить свои коррективы. В то же время с помощью модели возможно получение карт современного состояния растительного покрова через включение современного возраста древостоя на любом конкретном участке территории.

Анализ самих карт оптимальности условий произрастания и устойчивости позволяет через три различных возрастных группы деревьев какого-либо вида определить возможную направленность его поведения на ближайшее будущее. Так, например, кедр корейский явно имеет тенденцию к расширению занятых им площадей путем поднятия на более высокие высотные уровни. Оптимальные участки для его произрастания выявляются и по склонам долины Верхнего Бикина и его притоков и на восток от реки Светловодной (за исключением Зевского плато). Это не означает, что здесь формируются типичные кедровники, но соотношение с другими видами меняется в пользу кедра.

Несмотря на значительную нарушенность коренной растительности на огромных площадях Верхнего Бикина данная территория в силу экотопических условий отличается высоким потенциалом оптимальности произрастания как для темнохвойных, так и для кедра. Возобновление кедра прогнозируется и для огромных площадей гарей различного возраста в этом районе. Как уже отмечалось, наши наблюдения в мае 1994 года в районе поселка Охотничий (крутые склоны и пологие придолинные) подтверждают этот вывод.

Карты устойчивости (пластичности) видов обнаруживают достаточно согласованную картину с картами оптимума произрастания, хотя совпадение высоких значений устойчивости и оптимальности произрастания не везде соблюдается. Для того же кедра невысокая степень устойчивости (по всем трем ярусам) отмечается для широких частей долины

Среднего Бикина и придолинных низкогорий (примерно до высот 400 м над ур.м.), а также обширных пространств лавовых плато Верхнего Бикина. По-видимому в этих районах конкурентноспособность кедра также будет низка. С другой стороны, подобная ситуация должна настораживать в том плане, что возможные нарушения на участках произрастания кедрово-широколиственных лесов (средней крутизны и крутые склоны южных экспозиций) могут привести к их замене на длительно-производные типы и к значительным затратам на лесовосстановление коренных сообществ.

Итоговыми картами на данном этапе явились карты оптимума произрастания и устойчивости для всей совокупности данных видов-эдикаторов: дуба монгольского, кедра корейского, березы желтой, пихты белокорой и ели аянской. Каждый из этих древесных видов образует со множеством других второстепенных древесных пород разнообразие сообществ здешних лесов (рис. 10), определяет структуру и видовой состав кустарниково-травяных ярусов, специфику почвенного (мхи, лишайники) покрова.

В своей совокупности или совместном произрастании данные виды-эдикаторы определяют степень возможного разнообразия растительных сообществ на конкретном участке территории: от абсолютного максимума, где степень благоприятности произрастания примерно одинаково высока для всех, до абсолютного минимума, где условия место-произрастания малопригодны или непригодны для этих видов. Конечно, абсолютный максимум возможен скорее теоретически, поскольку данные виды являются конкурентами: где много ели и пихты, там практически не может быть много дуба (хотя подобное исключение все же отмечено нами для Среднего Сихотэ-Алиня). У них существенно различное отношение к сочетанию тепла и влаги, т.е. различные экологические ниши. Но есть зоны перекрытия распространения видов, где они могут занимать довольно прочные позиции. Именно здесь и будет оптимум их совместного произрастания, а следовательно и относительный максимум разнообразия создаваемых ими растительных сообществ. На демонстрируемой карте (рис. 10) видно, что «максимально благоприятные» условия совместного произрастания для названных выше видов довольно редки. Но они есть, и все сосредоточены на территории Верхнего Бикина. Такие участки приурочены к резко расчлененному рельефу с большим перепадом высот над ур. м. на сравнительно небольших площадях. Не случайно, что подобные участки почти соседствуют (конечно в масштабе карты) с высокогорьями с их «низким» оптимумом к совместному произрастанию видов. Такая картина характерна для многих высоких локальных горных массивов Приморья в целом. Высокая реальная и потенциальная пожароопасность территории Верхнего Бикина ставит по-видимому под угрозу существование многих уникальных растительных сообществ, о которых пока имеется не так много сведений.

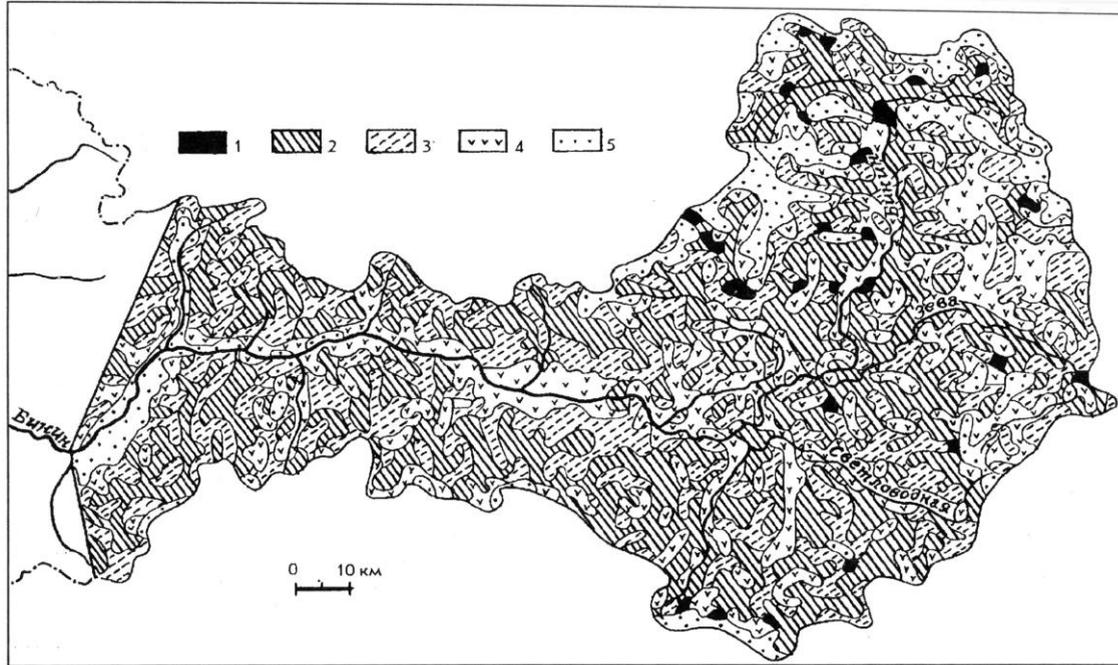


Рис. 10. Древесные виды-эдификаторы: совокупность оптимальных районов произрастания в бассейне р. Бикин. Степень благоприятности условий произрастания: 1 – максимально благоприятные, 2 – благоприятные, 3 – средние, 4 – неблагоприятные, 5 – очень неблагоприятные и непригодные

«Высокая» степень благоприятности условий местопрорастания характерна и для Верхнего и для Среднего Бикина. Это зависит от того, что в низкогорье и среднегорье проходят контактные зоны между широколиственными и кедрово-широколиственными лесами и между последними и пихтово-еловыми, что и определяет соседство многих типов леса на довольно ограниченных по площади участках территории, хотя сами зоны контакта могут иметь значительные размеры.

«Неблагоприятные» и «очень неблагоприятные» участки приурочены к высокогорьям, где господствуют либо ель с пихтой, либо одна ель, либо проходит верхняя граница леса вообще; к вулканическим плато с их небогатым набором условий местопрорастания и как следствие – видовым разнообразием: те же ель или ель с пихтой с невысокой плотностью стволов по сравнению с производными древостоями лиственницы и берез; к лиственным периодически увлажненным и заболоченным лесам широких участков поймы и низких террас.

Обращает на себя внимание в целом высокий потенциал растительного разнообразия на Верхнем Бикине, растительный покров которого как минимум уже с прошлого века подвергался неоднократным пожарам. По нашим наблюдениям, в 1994 году восстановление хвойных (ель, пихта, кедр), а на склонах крутых южных экспозиций и дуба, идет в производных мелколиственных и лиственнично-мелколиственных лесах 60–70-летнего возраста вполне удовлетворительно. Таким образом, при соблюдении контроля и проведении противопожарных мероприятий, на большей части Верхнего Бикина возможно самовосстановление коренных (условно-коренных) лесов.

Для территории Приморья разнообразие лесной растительности определялось как совокупностью оптимумов произрастания пяти видов-эдикаторов, так и аппроксимацией собственно видового разнообразия в древесном ярусе через связь количества видов с названными экологическими характеристиками (по соответствующим матрицам связи). Тем самым осуществлялась проверка действенности оценки разнообразия по методу оптимума-устойчивости видов-эдикаторов. Следует отметить, что сколько-нибудь значительных расхождений в распределении значений не обнаружено, что просто подтверждает общее правило: эдикаторы – виды, контролирующие режим отношений в растительном сообществе.

15.4. Зоологическое разнообразие

Оценка зоологического (зоогеографического) разнообразия также имеет свои специфические трудности, связанные с подвижностью животных, сезонной и годовой динамикой их численности, т.е. со всем тем, что определяет надежность учетов, зачастую носящих лишь самые общие оценки.

К сожалению, для всей территории Приморья мы пока не располагаем надежными данными по ряду ключевых (в плане оценки зооразнообразия) групп животного населения соответственно выбранного масштаба. Поэтому остановимся здесь лишь на примере бассейна реки Бикин.

Для проведения оценки по зооразнообразию были привлечены данные по трем группам животного населения: млекопитающие и птицы, промысловые млекопитающие (результат проведения зоогеографического анкетирования среди охотников поселка Красный Яр) и иксодовые клещи (данные автора). В результате простейшей математико-статистической обработки данных составлены две карты по количеству видов и их численности в основных растительных формациях Верхнего и Среднего Бикина (млекопитающие и птицы, соответственно 64 и 194 вида) и серия карт по видовому составу и численности 5-ти наиболее массовых видов иксодовых клещей. Последние представляют интерес как представители трофической (пищевой) группы паразитов и их численность напрямую связана не только с климатическими условиями в конкретных местообитаниях, но и с численностью мелких, средних, крупных млекопитающих, а также птиц. Поскольку имеющаяся в нашем распоряжении информационная модель «Население клещей – экотопические условия» обладает высокой степенью надежности (Киселев, 1985), то данные по численности клещей существенно могут дополнить данные по численности других групп животного населения, представленных на уровне общих оценок. Карта общей численности клещей на бассейн Бикина может выступать в качестве карты энцефалитоопасности территории, поскольку иксодовые клещи являются переносчиком этого заболевания. Последняя будет необходима при рекреационных оценках территории, планировании более безопасных туристских маршрутов и т.п.

Итоговая карта представляет собой синтез по трем группам животного населения и демонстрирует местоположение участков с различным числом видов и плотностью их популяций по основным единицам растительности и внутри них. Зоогеографические комплексы имеют довольно четкую картину пространственного распределения. Максимальное зооразнообразие характерно для комплекса широколиственных и кедрово-широколиственных лесов (район поселка Красный Яр – бассейн реки Тахало), долинных широколиственных с участием хвойных лесов Среднего Бикина. То же, но на значительно меньших площадях отмечается также для долинных и придолинных лесов и зоны перехода к высокогорным лесам Верхнего Бикина. Высокое разнообразие характерно для кедрово-широколиственных и кедрово-еловых лесов Среднего Бикина, кедрово-еловых и пихтово-еловых, а также елово-лиственничных лесов Верхнего Бикина.

Низкое разнообразие характерно для пирогенных (послепожарных) производных лиственничных, лиственнично-березовых и мелколиственных лесов Верхнего Бикина, а также высокогорных пихтово-еловых лесов, зарослей кедрового стланика и ольховника и горных тундр бассейна Бикина в целом. Низкое зооразнообразие характерно и для заболоченных местообитаний, включая лиственничные мари, и для лиственных пойменных (тополево-чозениевых, ивовых) лесов в районе средне-бикинских поселков. Следует отметить, что данная на карте ситуация более привязана к современному состоянию растительности, и при восстановлении коренных лесов на месте разновозрастных гарей на территории Верхнего Бикина положение с зоогеографическим разнообразием в целом может уллучиться.

Карта зоогеографического разнообразия отображает комплексы животного населения при признании равенства видов друг перед другом, что оправдано именно с позиций биоразнообразия (каждый вид уникален!). При этом, конечно, теряется информация о редких видах, сохранение которых является важной частью охраны природы. Однако сохранение редких видов будет зависеть от сохранения всего биоразнообразия. Кроме того, сохранение какого-либо редкого вида «самого по себе» – крайне дорогостоящая задача, решение которой часто приводит к неожиданным последствиям. Сохраняя вид или группу видов и устраивая им при этом более «комфортные» условия, можно ожидать резкого сокращения численности и даже потери других видов (Scott et al., 1993). В этой связи программа по сохранению отдельных видов, при известной ее самостоятельности, должна увязываться со схемами сохранения БР в целом.

15.5. Комплексная оценка биоразнообразия

Комплексная оценка территории бассейна Бикина включает в себя результаты по трем подблокам: экотопического разнообразия, геоботанического и зоогеографического. Их синтез возможен по двум направлениям: признание равенства за всеми тремя и синтезирование по уменьшению степени важности, т.е. от экотопа до животного населения. Оба подхода имеют право на существование, однако в первом случае, очевидно, должно соблюдаться условие нахождения данных элементов экосистем в состоянии равновесия, что предполагает зрелость таких экосистем (так называемого «климакса») и отсутствие вмешательства человека. Представляется, что такое положение все же больше относится к исключению, чем к правилу. Второй вариант отдает приоритет сохранению в первую очередь экотопического разнообразия, поскольку сохранение экотопа предполагает с большей или меньшей скоростью восстановление биоты, нарушенной не только деятельностью человека, но и природными причинами (например, эпизоотиями животных, напа-

дением вредителей, засухой и т.п.). В простейшем случае такой синтез можно провести на основе использования функции нелинейного логического произведения, удобной для применения в пятибалльной системе ранжирования аргументов (см., например, Пузаченко, Мошкин, 1969).

На территорию бассейна реки Бикин нами составлены карты по обоим вариантам. В первом случае (вариант равноправия всех компонентов) локальные участки с «очень высокой» степенью БР характерны для территории Верхнего Бикина и района Красный Яр – река Тахало (как раз район проведения промышленных вырубок и автострады!). «Высокая» степень БР достаточно четко вписывается в пояса кедрово-широколиственных и кедрово-елово-широколиственных (кедрово-елово-пихтовых) лесов. Последние по существу являются более или менее протяженным переходом от кедрово-широколиственных лесов к елово-пихтовым. «Средней» степенью БР отличаются елово-пихтовые и многие формации лесов широких долин. «Низкой» и «очень низкой» – формации высокогорья (гольцовая и подгольцовая растительность, высокогорные ельники и каменноберезняки), широких вулканических плато, занятых в настоящее время преимущественно производными и длительнопроизводными лиственничниками и их типологическими вариантами, площади, занятые производными мелколиственными лесами и ряд формаций (ильмово-тополево-чозениевые леса) широких долин. В целом картина распределения БР здесь более «сглажена» по сравнению со следующим вариантом и во многом согласуется с известными геоботаническими картами.

Второй вариант карты БР, отдающей приоритет экотопам, несмотря на кажущиеся различия в картографических изображениях с первым, лишь дифференцирует или объединяет предшествующие контуры именно с этой экотопической точки зрения (рис. 11). Недостаток в детальности исследования растительности и животного населения, да и вес экотопа в формировании экосистемы в целом, о чем было сказано выше, не позволяет конечно игнорировать подобную экотопическую корректировку. В целом «очень высокая» степень разнообразия на данной карте получается из «очень высоких», «высоких» и реже «средних» степеней разнообразия растительности и животного населения, но обязательно при «очень высокой» и реже «высокой» степени разнообразия экотопов. При выработке решения о выборе территориальной схемы (схем) природопользования с целью сохранения БР должны фигурировать обе карты.

Карта биологического разнообразия лесов Приморья (Киселев, 1997) составлена путем синтеза карт экотопического и геоботанического разнообразий. Поскольку синтез проводится лишь по двум подблокам, то при использовании нелинейного логического произведения «вес» обоих является равнозначным по условию применения двухмерной логики.

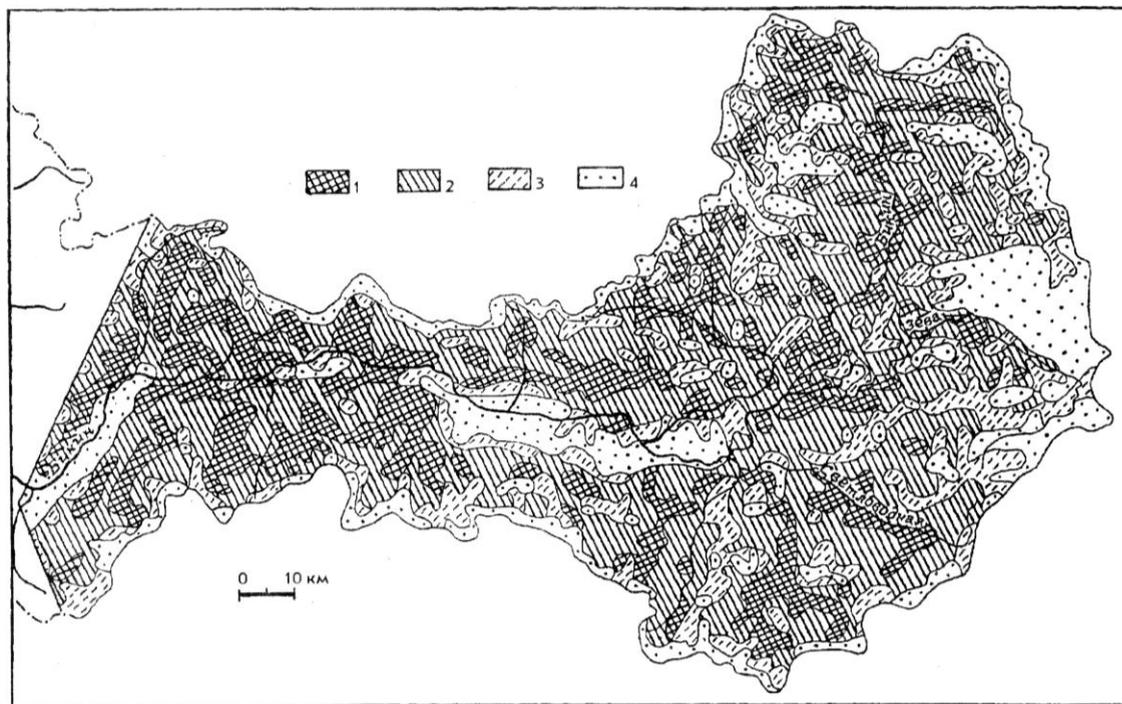


Рис. 11. Биологическое разнообразие бассейна р. Бикин (приоритетно экотопическое разнообразие).

Степень биоразнообразия: 1 – очень высокая, 2 – высокая, 3 – низкая, 4 – низкая и очень низкая

В целом картина распределения значений БР по территории Приморья достаточно проста (в данном масштабе) и не отражает каких-либо неожиданностей. «Очень высокая» и «высокая» степени БР характерны для кедрово-широколиственных с елью и пихтой и кедрово-елово-широколиственных лесов, произрастающих в диапазоне высот от 600 до 1000–1100 м над ур.м. В этой связи значительные площади с высокими степенями БР отмечаются для западного макросклона Сихотэ-Алиня, где названные формации действительно широко представлены. Снижение значений БР наблюдается к морскому побережью, где господство и абсолютное господство в древостоях переходит к дубу монгольскому, и низкогорьям западного макросклона с дубовыми и широколиственными с незначительным присутствием хвойных лесами. Низкие степени БР отмечаются, как и в случае с экопическим разнообразием, для днищ широких долин и котловин с прилегающими пологими придолинными склонами, вулканических плато и привершинных частей высоких горных массивов (высокогорные елово-пихтовые леса).

Обращает на себя внимание, что территории всех четырех (материновых) заповедников Приморья: Сихотэ-Алинского, Лазовского, Уссурийского и Кедровая падь отличаются высокой и, реже, средней степенью БР. Территории планируемых природных национальных парков (Кема-Амгинский, Средне-Уссурийский, Верхне-Уссурийский и Ливадийский) также характеризуются высокой степенью БР. Высокое биоразнообразие характерно и для северо-востока Приморья (бассейн реки Самарга), где коренная растительность на значительных площадях была уничтожена многократными пожарами и представлена сейчас, где облесение произошло, упрощенными лиственничными, елово-лиственничными и мелколиственными сообществами. С другой стороны, очень высокая степень экопического разнообразия в бассейне Самарги предполагает соответствующий высокий потенциал БР, который будет реализован по мере развития процесса восстановления.

Составление аналогичной карты БР Приморья через использование показателя числа древесных видов, не меняя принципа описанного выше распределения БР, выявило некоторое смещение межранговой границы «высокое – среднее», что является чисто техническим вопросом и снимается перенастройкой соответствующих шкал (рангов).

Карты БР представляют картину биоразнообразия в «чистом» виде без учета настоящей и будущей (прошлая, по условиям сбора и анализа материала, хотя бы косвенно, но не могла не учитываться) деятельности человека и ее последствий на данной территории. Поэтому необходимо рассмотреть еще один блок: провести оценку имеющейся и предполагаемой нарушенности экосистем и районирование территории по степени возможных последствий и сохранения БР в бассейне Бикина в целом.

Для этих целей прежде всего составляются карты пожароопасности территории. Это возможно как по следам пожаров, зафиксированных на аэро- или космических снимках, так и с помощью оценки потенциальной пожароопасности на основе информационной модели «следы пожаров – экотопические условия + растительность» (Киселев, Кудрявцева, 1979), материал для которой собран на обширной территории Среднего Сихотэ-Алиня. В частности для бассейна Бикина нами составлены карты по обоим вариантам и следует отметить высокую степень совпадения содержания данных карт. На обеих наибольшей степенью пожароопасности определяются районы Верхнего Бикина, вулканических плато и бассейна Светловодной, причем пожары последнего десятилетия охватили лесные массивы к западу от Верхнего Бикина и старые возобновившиеся гари с мелколиственно-лиственничными лесами. Значительное совпадение предполагает, что карта потенциальной пожароопасности может выявить и другие районы, где могут возникнуть мощные очаги пожаров. Это придолинные склоны вдоль Среднего Бикина и в особенности район Красный Яр–Соболиный–река Тахало. Строительство именно здесь автострады Хабаровск–Находка и проведение вырубок лишь будет способствовать этому.

Карта потенциальной пожароопасности на территории Приморья выявляет современные и определяет районы возможных очагов. В качестве факторов использовались четыре названных характеристики рельефа, удаленность от моря, общая литогенная основа (эффузивы, осадочные и метаморфические породы), отвечающая за условия увлажнения почвогрунтов и современная растительность (особенности фитолимата и накопления пирогенного материала). Высокой степенью пожароопасности определяются прежде всего районы северного и северо-восточного Приморья (низовья рек Бикин и Большая Уссурка, Верхний Бикин и бассейн реки Самарга) с их вторичными постпирогенными мелколиственными, лиственнично-мелколиственными лесами с развитым травяным покровом и подлеском, что в период весенних и осенних засух способствует возникновению и быстрому распространению пожаров. Высокой степенью пожароопасности отличаются и леса восточного макросклона Сихотэ-Алиня (за исключением елово-пихтовых лесов на высотах 1000 м и выше). Последнее объясняется повышенной крутизной склонов, обращенных к Японскому морю и широким развитием тех же вторичных травяных лесных сообществ. Следует отметить, что все заповедники Приморья находятся в зонах повышенной пожароопасности, что подтверждается реальным положением дел (Заповедники..., 1985).

Влияние пожаров на биоразнообразие, как уже отмечалось, не столь однозначно и требует самостоятельного исследования. Во всяком случае локальные низовые пожары способствуют увеличению численности копытных за счет усиления кормовой базы, многих видов птиц

(улучшение условий гнездования) и т.п. Катастрофические пожары на значительных площадях, провоцирующие затем их же повторение, приводят к образованию длительно-производных сообществ с более упрощенной структурой и видовым разнообразием (например, тот же район Верхнего Бикина, приморские дубняки восточного макросклона и др.). Во всяком случае пожароопасность территории не может не учитываться при оценке БР и выработке мер по его сохранению.

Оценка антропогенной нарушенности экосистем, проведенная для бассейна Бикина, позволила составить карту районирования территории по степени нарушенности экосистем, которая включает в себя и карту пожароопасности территории. В бассейне Верхнего и Среднего Бикина выделены три основных района:

– район интенсивного антропогенного воздействия, включающий в себя подрайоны влияния населенных пунктов, зоны влияния строящейся автострады и зоны лесохозяйственного освоения;

– район пирогенной нарушенности экосистем, включающий подрайоны свежих и возобновившихся гарей с вторичными типами лесных сообществ и возобновившихся гарей различного возраста с длительно-производными и условно-коренными лесными сообществами в сочетании с сохранившимися участками коренных лесов;

– район минимальной нарушенности экосистем (примерно 1/3 территории Верхнего Бикина и 3/4 Среднего).

Отдельно выделены участки с лесными дорогами, зимниками и тропами с плотностью 0,5–2 км на 4 кв.км, как участки повышенного риска антропогенного воздействия на экосистемы.

Карта нарушенности экосистем, при наложении на карту биоразнообразия, позволяет выделить на территории бассейна районы естественного биоразнообразия и районы, где биоразнообразие изменено человеком или может быть существенно изменено в ближайшем будущем. Утверждать, что такие изменения всегда носят негативный характер, было бы не совсем правильно, что уже отмечалось выше. Хозяйственная деятельность человека способствует распространению синантропных растений и животных, т.е. видов, связанных с жильем человека или с культурными ландшафтами. Наибольшее число видов птиц и их общая высокая численность, в том числе и на Бикине, отмечается и во вторичных мелколиственных лесах, возникших, как правило, на месте сгоревших хвойных и смешанных лесов. Подобная картина характерна для районов с чередованием участков коренных и вторичных лесов. Другими словами, локальное антропогенное воздействие на природные экосистемы может даже увеличивать БР в рамках самих экосистем. Однако значительное по масштабам и интенсивности воздействие человека (вырубки, пожары, химическое загрязнение) приводит к формированию экосистем упрощенного структурного типа, выпадению на неопреде-

ленный период многих ранее характерных видов и к полному исчезновению с данной территории редких и реликтовых видов.

Поэтому выделение районов с естественным биологическим разнообразием является наиважнейшей задачей сохранения БР территории, поскольку этим гарантируется воспроизведение природно обусловленных сообществ и сохранение редких видов. С другой стороны, выделение районов с различной степенью нарушенности экосистем позволяет наметить схему рационализации природопользования: от щадящего режима воздействия на экосистемы до буферных зон и зон с разрешением ведения тех или иных форм хозяйствования.

15.6. Сохранение биоразнообразия

Строго говоря, гарантированное сохранение имеющегося биоразнообразия подразумевает прекращение или, в лучшем случае, «замораживание» на настоящем уровне хозяйственной деятельности на данной территории. Вполне очевидно, что человек может реализовать подобные планы лишь на ограниченных заповедных или полужаповедных участках биосферы. Мировой опыт заповедания показывает, что это доли процента или, в лучшем случае, для некоторых стран, первые проценты от площади суши.

Противоречие между развитием общества (население, хозяйство) и сохранением биологического разнообразия на конкретной территории характерно для биосферы в целом и день ото дня все более обостряется. Проблема сохранения биоразнообразия, очевидно, должна решаться не столько путем заповедания, сколько через сбалансирование отношений в территориальных системах «природа–общество», через оптимизацию отношений между хозяйственной деятельностью и состоянием компонентов экосистем. Основой такой оптимизации должна, конечно, стать оценка или совокупность оценок по пространственному распределению значений биоразнообразия, а в качестве средства территориального планирования – карта или совокупность карт биоразнообразия.

Предлагаемый ниже вариант основывается на приоритете сохранения высокого потенциала биоразнообразия в бассейне реки Бикин при учете, что хозяйственная деятельность на данной территории не может быть прекращена, а, напротив, будет развиваться.

В качестве основного принципа выбраны оценка современного и потенциального биоразнообразия и определение щадящего режима и видов природопользования именно для тех участков территории бассейна, которые обладают или на которых возможно, в силу экотопических условий, восстановление биоразнообразия «очень высокой» и «высокой» степени или перераспределение хозяйственных нагрузок в зоны с «низким» биоразнообразием.

Нами проведено районирование территории Среднего и Верхнего Бикина по степени современной нарушенности экосистем и степени совокуп-

ного экотопического, геоботанического и зоогеографического разнообразия. Проведенные оценки реальной и потенциальной пожароопасности территории показывают, что лесные пожары представляют значительную угрозу сохранению биоразнообразия. Мощный очаг пожаров расположен на Верхнем Бикине, причем общая граница, охватывающая разновозрастные гари имеет тенденцию к перемещению на запад, а сами гари отмечены и в орехово-промысловой зоне. Другой потенциальный мощный очаг пожаров прогнозируется и может вновь возникнуть и в районе поселок Красный Яр – поселок Соболиный – бассейн реки Тахало (тем более, что по этой территории ведется строительство автострады «Хабаровск–Находка» и уже начата эксплуатация участка на правом берегу Бикина. Поэтому противопожарный контроль и разработка детальной схемы проведения противопожарных мероприятий является наиболее актуальной задачей для бассейна Среднего и Верхнего Бикина.

Основой сохранения высокого биоразнообразия является, конечно, орехово-промысловая зона, особый статус которой должен подкрепляться действенной системой использования, контроля за состоянием лесных и водных ресурсов, охраны от стихийного природопользования. В такую систему должен быть включен и верхний пояс гор, чем обеспечивается сохранность экосистем в целом от водоразделов до поймы Бикина.

Однако сохранение участков с высоким биоразнообразием, и это следует подчеркнуть особо, – необходимая задача и во всех остальных районах. Этим достигается существенное расширение территориальной сети участков с высоким биоразнообразием. Последнее должно обеспечить более высокие гарантии его сохранения от ряда негативных последствий (пожары, эпизоотии и т.п.).

Предложенные рекомендации по оптимизации хозяйственной деятельности с целью сохранения высокого уровня биоразнообразия носят общий характер, поскольку, например, «регламентируемая охота на водоплавающую дичь» или тот же «сбор дикоросов» носят характер самостоятельных задач и должны разрабатываться исходя из специфики конкретных объектов и для конкретных участков территории.

Важным вопросом в деле сохранения биоразнообразия является не только оценка его состояния на настоящий момент времени (или времени сбора информации), но и прогнозные оценки возможного естественного и антропогенного изменения БР на ближайшую и отдаленную перспективу. Такие оценки можно получить через построение моделей биокомпонентов, учитывающих их связь с факторами или условиями среды.

Специальных прогностических разработок на территорию бассейна Бикина нами не проводилось, хотя эмпирическая информационная модель «растительность – условия среды» позволяет это сделать. Так, уже упоминавшиеся оценки оптимальности условий местопрорастания и устойчивости для трех возрастных генераций по отдельным видам деревьев позво-

ляют дать прогноз состояния вида на ближайшие десятилетия-столетие. Так, например, по данным оценкам состояние популяции кедра корейского на эту перспективу не внушает опасений: особи более молодых возрастных стадий имеют тенденцию к расширению местного ареала. Естественно, что подобный прогноз носит условный характер, т.е. он оправдывается при соблюдении целого ряда условий: сохранение фонового состояния климатических параметров на данной территории, отсутствие резкого увеличения антропогенного пресса, катастрофических пожаров и т.п.

Оценка устойчивости лесной растительности, выполненная для юга российского Дальнего Востока (Киселев, 1994), позволяет дать общую оценку и на территорию бассейна реки Бикин в случае возможных климатических перестроек в регионе. Последние вполне возможны в связи с прогнозируемым потеплением климата в результате так называемого «парникового» эффекта, причем подобные изменения могут произойти в ближайшие десятилетия. Есть и противоположные мнения (уравновешивание малым ледниковым периодом).

Степень устойчивости территориальной структуры доминирующих древесных видов при колебаниях климата (поднятие или опускание среднегодовых температур воздуха на 2–3°C) прогнозируется как «низкая» для Нижнего и Верхнего Бикина и как относительно «высокая» для Среднего. Другими словами, вероятность угрозы для орехово-промысловой зоны, т.е. для кедра, в случае климатических перестроек в целом не велика, хотя в локальных местообитаниях возможны и усиление и уменьшение позиций этого вида. Сохранение позиций кедра, являющегося видом-эдикатором, предполагает и сохранение высокого потенциала биоразнообразия.

Получение комплексных прогнозов изменения биоразнообразия пока затруднено из-за отсутствия соответствующих моделей по большинству групп животного населения. В то же время через прогноз изменения структуры и типологии растительного покрова возможны самые общие оценки вероятных направлений изменения и животного населения.

Определение биоразнообразия как процесса и результата эволюции биосферы отражает всю сложность нового приоритета научно-практической деятельности человеческого общества. И по-видимому не случайно при выработке подходов к решению задач оценки и сохранению биоразнообразия исследователи различных областей знаний обращаются к арсеналу методов географии – интегративной науки, оперирующей с многоуровневыми полиструктурными системами «природа–население–хозяйство», включающими множество компонентов и элементов.

В настоящем разделе сделана попытка не только определиться в методологическом подходе к решению задач оценки и сохранения биоразнообразия, но и предложить конкретный набор методов, позволяющих перейти к практическим действиям на сложном природно-тер-

риториальном объекте. Юг российского Дальнего Востока и особенно Приморье, пожалуй за исключением Кавказа, не имеет аналогов в стране в плане потенциала биоразнообразия такого высокого уровня. Актуальность подобных разработок именно в данном регионе подчеркивается и тем, что вопрос о придании уссурийской тайге статуса мирового достояния, наподобие лесов Амазонии или экосистемы Байкала, поднимается все чаще.

Возможности надежной индикации объектов живой природы, интерполяции и экстраполяции соответствующих данных через установление связей между элементами биоты и другими природными составляющими ландшафтов и экосистем доказаны ранее проводимыми исследованиями и по возможности отражены здесь. С другой стороны, в процессе работы становится очевидным, что успех решения задачи оценки биоразнообразия во многом упирается в создание географических информационных систем (ГИС). Без этого значительнейшая часть полезной информации остается втуне. Несмотря на то, что особенно в последние годы отмечается настоящий бум в сборе и системном формировании различных эколого-географических баз данных, создание возможных на данный момент времени территориальных ГИС сдерживается не столько техническими, сколько организационными трудностями.

ЦИТИРУЕМАЯ И РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия, 1986.
- Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению / Отв. ред. Б.А. Юрцев. СПб., 1992.
- Вайнберг Дж., Шумекер Дж. Статистика. М.: Статистика, 1979.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Леса умеренной зоны. М.: Прогресс, 1974. Т. 2.
- Василевич В.И. Разнообразие растительности в пределах ландшафта / Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992.
- Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965.
- Воронов А.Г. Биогеография (с основами биологии). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963.
- Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973.
- Воронов А.Г. Биогеография с основами экологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г. Биогеография с основами экологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1999.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биогеография материков. М.: Просвещение, 1974.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биогеография. М.: Просвещение, 1978.
- Глумов Г.А. К вопросу о морфологической структуре почвенно-растительных комплексов: Тр. Пермского гос. с.-х. ин-та. 1948. Т. 12.
- Гродзинский М.Д. Устойчивость геосистем: теоретический подход к анализу и методы количественной оценки // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1987. № 6.
- Гросман Л. Антропология и география о взаимоотношениях человека с природной средой // Новые идеи в географии. М.: Прогресс, 1979. Вып. 4.
- Заповедники Дальнего Востока СССР / Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.Е. Сыроечковский. М.: Мысль, 1985.
- Игнатьев Г.М. Тропические острова Тихого океана. М.: Мысль, 1979.
- Исаков Ю.А., Панфилов Д.В. География экосистем: некоторые основные понятия и перспективы развития // Современные проблемы географии экосистем. М.: ИГ АН СССР, 1984.
- Киселев А.Н. Прогнозное биогеографическое картографирование: региональный аспект. М.: Наука, 1985.
- Киселев А.Н. Устойчивость лесной растительности российского Дальнего Востока // Вестн. ДВО РАН. 1994. № 5/6.
- Киселев А.Н. Пространственная организация островных экосистем Вьетнама. Владивосток: Дальнаука, 1994.

Киселев А.Н. Географические аспекты оценки биоразнообразия. Владивосток: Дальнаука, 1997.

Киселев А.Н., Вертель А.В. Методика количественной оценки пространственной организации геосистем // Автоматизация исследований и анализ географических данных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985.

Киселев А.Н., Кудрявцева Е.П. Высокогорная растительность Южного Приморья. М.: Наука, 1992.

Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.;Л.: АН СССР, 1956 (Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. Т. 2(4)).

Колесников Б.П. Растительность // Дальний Восток. М.: АН СССР, 1961.

Красилов В.А. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: Ин-т охр. прир. и запов. дела, 1992.

Куренцова Г.Э. Реликтовые растения Приморья. Л.: Наука, 1968.

Лазовский заповедник / В.И. Животченко, С.Л. Шалдыбин, Т.И. Олигер и др. М.: Агропромиздат, 1989.

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

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983.

Одум Ю. Экология: / Пер. с англ. Т. 2. М.: Мир, 1986.

Охрана ландшафтов. Толковый словарь. М.: Прогресс, 1982.

Пузаченко Ю.Г., Мошкин А.В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки и техники. Сер. геогр. (мед. геогр.). 1969. Вып. 3.

Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника / Отв. ред. Н.Г. Васильев, Е.Н. Матюшкин. М.: Наука, 1982.

Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.;Л.: Наука, 1965

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962.

Симонов С.Б. Население мышевидных грызунов Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1990.

Сочава В.Б. Учение о геосистемах. М.: Наука, 1978.

Стадницкий Г.В., Родионов А.И. Экология. М.: Высш. шк., 1988.

Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982.

Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.;Л.: АН СССР, 1954.

Уитеккер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980.

Урусов В.М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988.

Шеметова Н.С. Флора и растительность Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР, 1975. Т. 24(127).

Энциклопедический словарь географических терминов. М.: Сов. энциклопедия, 1968.

Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992.

Ярошенко П.Д. Общая биогеография. М.: Мысль, 1975.

Scott J.M., Csuti B., Estes J.E. A geographic approach to protecting future biological diversity // Bio. Sci. 1987. Vol. 37, №11.

Scott J.M., Davis F., Csuti B. et al. Gap analysis: a geographic approach to protection of biodiversity // Wildlife Monographs. № 123. January, 1993.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Часть 1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ	4
Глава 1. Предмет и задачи биогеографии	7
Глава 2. Основные термины и понятия	12
Глава 3. Биогеография на современном этапе	15
Глава 4. Понятие о биосфере.....	16
Глава 5. Эволюция биосферы. Ноосфера.....	23
Глава 6. Экологические факторы.....	25
Глава 7. Понятие об экологической нише, жизненной форме и адаптации живых организмов	32
Часть 2. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ И ЕГО ПРИЧИНЫ	37
Глава 8. Основы учения об ареале	40
Глава 9. Палеогеографические факторы современного распространения живых существ.....	45
Глава 10. Закономерности дифференциации живого покрова суши	47
Глава 11. Флористическое и фаунистическое районирование суши	59
Глава 12. Краткая характеристика биофилотических царств и областей.....	66
Глава 13. Основные типы биомов суши.....	72
Глава 14. Биогеография океанов, морей и пресных водоемов	81
Глава 15. Оценка и сохранение биологического разнообразия (горно-таежные территории Приморья)	88
ЦИТИРУЕМАЯ И РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	116

Учебное издание

Киселев Алексей Николаевич

БИОГЕОГРАФИЯ

Учебное пособие

Редактор С.Г. Масленникова
Компьютерная верстка М.А. Портновой

Лицензия на издательскую деятельность ИД № 03816 от 22.01.2001

Подписано в печать .05. Формат 60×84/16.
Бумага писчая. Печать офсетная. Усл. печ. л..
Уч.-изд. л. Тираж экз. Заказ

Издательство Владивостокского государственного университета
экономики и сервиса
690600, Владивосток, ул. Гоголя, 41
Отпечатано в типографии ВГУЭС
690600, Владивосток, ул. Державина, 57