

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Омский государственный педагогический университет

**И. И. Богданов**

**ГЕОЭКОЛОГИЯ  
С ОСНОВАМИ БИОГЕОГРАФИИ И ЛАНДШАФТНОГО  
ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ**

*Учебное пособие*

Омск  
Издательство ОмГПУ  
2018

УДК 734  
ББК 20.1  
Б73

Печатается по решению редакционно-издательского совета Омского государственного педагогического университета

Рецензент:

доктор сельскохозяйственных наук, профессор *Н. А. Калининко*

**Богданов, И. И.**

Б73 Геоэкология с основами биогеографии и ландшафтного природопользования : учебное пособие / И. И. Богданов – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2018 – 334 с.

ISBN 978-5-8268-2165-7

Пособие предназначено для студентов, обучающихся по различным профилям направлений «Педагогическое образование» и «Профессиональное образование» (включая магистратуру). Является основным пособием при изучении курса «Геоэкология» для студентов специальности «Биоэкология» (бакалавриат и магистратура), а также дополнительным пособием при изучении курса «Биогеография» для студентов специальностей «Биоэкология», «География и биология» и курса «Природопользование» для студентов специальности «Биоэкология» (бакалавриат и магистратура) и для магистрантов по специальности «Экологическое образование». Может быть использовано при подготовке докладов на семинарах и при написании курсовых работ.

УДК 734  
ББК 20.1

*Рисунки и фотографии автора (за исключением особо указанных) размещены на диске, прилагаемом к каждому экземпляру пособия*

ISBN 978-5-8268-2165-7 © Богданов И. И., 2018  
© Омский государственный педагогический университет, 2018

## ВВЕДЕНИЕ

---

Существует некоторое разночтение в понятии «геоэкология» у географов и биологов.

По определению доктора биологических наук Н. Ф. Реймерса (Популярный биологический словарь, 1991), *геоэкология* – раздел экологии (по другим воззрениям – географии), исследующий экосистемы высоких иерархических уровней – от ландшафта до биосферы включительно.

Вот эта оговорка (по другим воззрениям – географии) и вызывает ряд разночтений у разных авторов.

В словаре-справочнике «Экология и окружающая среда» (2009) доктора географических наук В. А. Вронского дается два определения геоэкологии, причем существенно различающихся

1. *Геоэкология* (ландшафтная экология) – научная дисциплина, изучающая законы взаимодействия различных компонентов биосферы, ее антропогенные изменения, с целью устойчивого развития современной цивилизации.

2. *Ландшафтная экология* (геоэкология) – научное направление, изучающее ландшафты путем анализа экологических отношений между растительностью и средой, структуру и функционирование природных комплексов, а также воздействие общества на природную составляющую ландшафтов с помощью баланса вещества и энергии.

Мы видим, что второе определение несколько переключается с определением Н. Ф. Реймерса (правда, непонятно, почему только отношения между растительностью и средой, а куда деть животных, грибы и микроорганизмы?). В целом же определения В. А. Вронского неоправданно расширяют сферу действия геоэкологии, включая в нее вопросы, изучаемые глобальной и прикладной экологией. Сравним эти определения с определениями глобальной и прикладной экологии в том же словаре В. А. Вронского.

*Глобальная экология* – комплексная дисциплина, изучающая основные закономерности развития биосферы в целом, а также возможные ее изменения под влиянием деятельности человека.

*Экология прикладная* – раздел экологии, занимающийся разработкой норм использования природных ресурсов, допустимых нагрузок на окружающую среду, способов экологизации различных отраслей хозяйства.

Определение глобальной экологии здесь почти полностью соответствует определению академика М. И. Будыко (Глобальная экология, 1975):

*глобальная экология* – раздел экологии, изучающий наиболее общие законы возникновения, развития и существования биосферы.

Если мы теперь «вычтем» все, что касается вопросов глобальной и прикладной экологии из определений геоэкологии по В. А. Вронскому, то почти ничего не останется.

Поскольку В. А. Вронский является доктором географических наук, мы вправе принять его определение геоэкологии как географическое, а определение доктора биологических наук Н. Ф. Реймерса как биологическое. В целом получается, что географы больше склоняются к определению геоэкологии как к синониму экологии глобальной и частично прикладной, биологи более конкретно представляют себе геоэкологию именно как ландшафтную экологию, изучающую не высшие уровни экосистем вообще, а именно биомы и биохоры. Такое понимание геоэкологии перекликается с определением Ю. Одума (Основы экологии, 1975) «частная (ландшафтная) экология». Как пишет Ю. Одум, «... в первой части (общая экология. – *И. Б.*) мы придавали значение функциональным аспектам экологии, т. е. тому, как «действуют» природные системы... вторая же часть (частная, или ландшафтная, экология – *И. Б.*) будет посвящена преимущественно структуре или, если можно так сказать, тому, как природа “выглядит”».

Интересно, что учебник Н. Н. Родзевича «Геоэкология и природопользование» (2003) содержит только одну главу, посвященную геоэкологии (Глава 1. Геоэкология. Основные понятия, с. 6–25). Самое интересное, что в этой главе вообще не содержится определение геоэкологии как науки (нельзя же считать определением слова

«геоэкология – географическая экология»), а все основные понятия, приведенные в этой главе, кроме определения геосистемы, относятся к природопользованию. Остальные же 246 страниц этого учебника относятся только к природопользованию.

При такой трактовке геоэкологии из нее полностью исчезает изучение ненарушенных, эталонных экосистем Земли, без которого невозможно оценить истинные масштабы антрополических изменений внешней среды и спрогнозировать их последствия. Совершенно выпадает из поля зрения таких представлений о геоэкологии ее тесная связь с биогеографией. В то же время такие учебники биогеографии, как «Биогеография» С. М. Абдурахманова с соавт. (2009), «Биогеография» П. П. Второва и Н. Н. Дроздова (2001), «Биогеография с основами экологии» А. Г. Воронова (1987) являют собой пример последовательного изложения биогеографического материала с чисто геоэкологических позиций. Поэтому примем за основу определение Н. Ф. Реймерса (исключив из него то, что касается биосферы) и получим такое определение, которое и примем за основу: *геоэкология* – раздел экологии, изучающий экосистемы высших уровней – биомов, биохоров, биогеографических царств и областей.

Геоэкология по большому счету является разделом глобальной экологии, поскольку последняя изучает высшую иерархическую единицу Земли – биосферу, а геоэкология – ее наиболее крупные подразделения. Правомерно применение синонима *ландшафтная экология*, ибо в основе выделения того или иного биома лежит ландшафтно-географическая (климатическая, природная) зона или подзона. Через ландшафтную экологию (геоэкологию) экология смыкается с такими разделами физической географии, как ландшафтоведение и климатология.

Геоэкология также тесно связана с биогеографией. Различие между ними в том, что биогеография изучает распространение по Земле различных видов животных и растений и их комплексов – фаун и флор. Геоэкология изучает распространение экосистем, экологические условия и характер жизненных форм растений и животных. Основные единицы биогеографии – биогеографические царства (Голарктическое, Неотропическое, Эфиопское и пр.),

области, подобласти и провинции. Основные единицы геоэкологии – биомы (тундра, тайга, пустыни, тропические леса, мангры и т. д.). Биогеография, например, подчеркивает различия фаун тропических лесов Африки и Южной Америки (разные подотряды приматов, наличие в первой области отряда хоботных, а во второй – неполнозубых и др.). Геоэкология подчеркивает сходство (сходный режим температуры, влажности, осадков, освещенности; многоярусность данной экосистемы, сходные жизненные формы животных и растений, наличие древолазающих форм в разных классах позвоночных и многое другое).

Различные биомы Земли, а их порядка 20-ти на суше и до 10-ти в Мировом океане, соединяясь при помощи переходных экосистем – экотонов – образуют единое целое – геоэкологическую оболочку Земли – биосферу, или геомериду. Характер геоэкологической оболочки Земли определяется, с одной стороны, процессами, обуславливающими единство географической среды Земли как планеты, с другой – различиями отдельных участков ее поверхности.

Настоящее учебное пособие разделено на 5 частей. В первой приводятся общие принципы и понятия геоэкологии, во второй – биогеографии. В третьей даны описания различных биомов суши, в четвертой – пресноводных и морских биомов, в пятой – агро- и урбоценозов. В приложении дана сводная таблица запасов гумуса, биомассы и продуктивности основных типов экосистем Земли высших рангов.

Несколько слов о применении латинских наименований видов растений и животных. Полные латинские названия рода и вида даны при первом упоминании всех видов в скобках после общепотребительного русского названия или без скобок для видов, таких названий не имеющих. Поскольку данное пособие не затрагивает вопросов систематики, мы сочли возможным не приводить авторский знак и дату первоописания, что вообще характерно для современной учебной литературы по экологии (см., например, Степановских, 2009; Шилов, 2006 и др.). Далее виды, имеющие общепринятое русское название, называются только по-русски; виды, такого названия не имеющие, при повторном упоминании даются

---

в краткой латинской транскрипции (первая буква названия рода; точка; название вида). При упоминании нескольких видов одного рода полное родовое название пишется лишь для первого вида, для остальных – первая буква родового названия с точкой. Если описываемое явление или факт характерны для всех (или многих) видов данного рода, приводится название рода с добавлением «*sp.*» Для таксонов от семейства и выше латинские названия, за некоторыми исключениями, не даются. Латинские названия в таблицах даются полностью независимо от их упоминания в тексте.

# ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

---

## Общие принципы геоэкологии

### **ГЛАВА 1. Единство географической (геоэкологической) среды. Полярная асимметрия**

Единство географической среды – кардинальное понятие физической географии. В его основе лежит идея о целостности природы, а отдельные элементы географической оболочки рассматриваются с точки зрения их роли в формировании земной поверхности как единого целого. Применительно к геоэкологии отдельные элементы земной поверхности, занятые различными экосистемами, составляют геоэкологическую оболочку и рассматриваются с точки зрения их роли в формировании биосферы как единого целого. Следовательно, понятия единства географической и геоэкологической среды во многом идентичны. Это единство надо понимать не только как общегеографическое, но и как общебиологическое, поскольку оно действует в пределах всей биосферы, оказывая влияние на каждый из ее компонентов, и проявляется в любой ее части, в любой экосистеме, независимо от ее иерархического уровня.

Единство географической (или, что то же самое, геоэкологической) среды настолько велико и носит настолько общий характер, что стоит измениться одному компоненту его, как сопряженно с ним начинают меняться и остальные. Каждый компонент (горные породы, рельеф, водные и воздушные массы, почвы, флора и фауна) развивается по своим законам, но ни один из них не существует изолированно, не испытывая на себе влияния других и, в свою очередь, не оказывая влияния на них. По степени устойчивости к изменениям компоненты можно расположить в такой ряд: литосфера – рельеф – климат – воды – почвы – флора – фауна.



Взаимосвязь и целостность компонентов геоэкологической оболочки Земли существовали всегда. Наступления и таяния ледников резко меняли уровень Мирового океана, при этом менялись контуры материков, обнажались или, наоборот, затоплялись шельфовые мелководья, возникали или пропадали межконтинентальные соединения, по которым мигрировали с континента на континент животные и растения. При понижениях уровня Мирового океана усиливался речной сток, следовательно, усиливалась водная эрозия и многое другое.

В целом законы единства географической (геоэкологической) среды сформулировал в 1970 г. известный российский ученый географ, академик С. В. Калесник. Всего их пять.

1. Непрерывный обмен веществ и преобразования энергии между компонентами ландшафтной оболочки Земли обуславливают ее целостность.

2. Круговорот веществ и преобразования энергии в ландшафтной оболочке обеспечивают многократность процессов и их высокую суммарную эффективность при ограниченных исходных количествах вещества.

3. Для ландшафтной оболочки Земли характерны периодичность и циклическая повторяемость различных процессов и явлений во времени.

4. Все географические компоненты закономерно изменяются по широте (зональные). Азональные факторы играют существенную роль, но все же меньшую, чем зональные.

5. Северное полушарие отличается от южного по распределению суши и морей, климату, структуре ландшафтов, геологической истории, формам оледенений и биотам (явление полярной асимметрии).

Если четыре первых закона С. В. Калесника не требуют особо сложных доказательств, так как выводятся из общих закономерностей существования нашей планеты, то пятый закон, верней, его проявления, необходимо рассмотреть более подробно.

Прежде всего сама фигура Земли асимметрична – полярное сжатие в северном полушарии меньше, чем в южном, поэтому северный полюс примерно на 30 км выше, чем южный. Суша в север-

ном полушарии занимает 39 % его поверхности, а в южном – только 19 %. В северном полушарии находятся наиболее древние приподнятые участки земной поверхности – щиты (Балтийский, Алданский, Анабарский, Канадский), а в южном – самые обширные впадины океанического дна (Афро-Антарктическая и Беллинсгаузена). Различна также геологическая история обоих полушарий. Северные материки – части суперконтинента Лавразии – образовались в основном в середине Протерозойской эры, южные – части суперконтинента Гондваны – в конце ее, т. е. на полмиллиарда лет позже. Большая часть южных материков занята древними платформами и слабо подвергалась процессам горообразования, на северных же материках много молодых гор альпийской складчатости (в основном образовавшихся в начале Кайнозойской эры), образующих горный пояс от Пиренеев и Атласских гор до Саян, протянувшийся вдоль геосинклинали на месте исчезнувшего моря Тетис. В южном полушарии ему аналогов нет. Материки северного полушария имеют изрезанную береговую линию и множество островов и полуостровов – 24–39 % их общей площади. Южные материки имеют меньшую изрезанность и меньшее количество островов и полуостровов – 1–2 % их площади.

Асимметричность суши и Мирового океана влечет за собой и другие диспропорции в распределении компонентов географической оболочки. В южном полушарии, вследствие значительного преобладания водной поверхности, климат ровнее, чем в северном. Разность между средними температурами самого холодного и самого теплого месяцев составляет в северном полушарии 14 °С, а в южном полушарии 6 °С. Но температура поверхностных вод Мирового океана в северном полушарии на 3 °С выше, чем в южном. Это происходит потому, что теплые течения в северном полушарии от экватора доходят до Северного Ледовитого океана, а в южном – не далее 35° ю. ш.

Сильно различается и характер оледенений. Подавляющая часть ледников Земли находится в южном полушарии, на материке Антарктида (87 %). В Арктике континентальное оледенение слабое, но сильное морское, и широко распространена вечная мерзлота: 95 % (20 млн км<sup>2</sup>) в северном полушарии, а в южном 5 % (1 млн км<sup>2</sup>) от ее общей площади.

Асимметрично распределение растительного и животного мира в пределах обоих полушарий. Географические пояса северного полушария, особенно умеренный и субтропический, намного превышают по площади аналогичные пояса южного полушария. Северные материки по количеству биомассы на единицу площади также превышают южные, за исключением Южной Америки, имеющей рекордную биомассу – 85 400 т/км<sup>2</sup>. Даже в Мировом океане 55 % всей биомассы относится к северному полушарию, 11 % – к экваториальному поясу и лишь 34 % – к южному полушарию.

Типичная бореальная растительность – таежная и тундровая – имеется только в северном полушарии, в южном ей аналогов нет. Если, к примеру, сравнить видовой состав голосеменных растений, то сосновые, тисовые, секвойи, гинкговые (как ныне живущие, так и ископаемые формы) растут в основном в северном полушарии, в то же время как саговники, араукариевые, подокарповые – в южном.

Различается и животный мир. Например, в Антарктиде нет белых медведей (*Ursus maritimus*), песцов (*Alopex lagopus*), северных оленей (*Rangifer tarandus*), леммингов (*Lemmus sp*, *Dicrostonyx sp.*), чистиковых птиц. В Арктике нет пингвинов. Чайковые птицы и тюлени обитают в обоих холодных поясах Земли, но совершенно разные виды. В Арктике много тресковых рыб, в Антарктике же – эндемичные семейства нототениевых и белокрыжковых.

Аналогично происходило и развитие древних оледенений в разных полушариях. Ледниковые периоды раннего Протерозоя, позднего Ордовика и Антропогена в основном затронули северную группу материков, а позднекембрийское, пермское и неогеновое оледенения – южную.

## ГЛАВА 2. Понятие о ландшафте. Виды ландшафтов

Основной формацией, изучаемой в геоэкологии, является биом – экосистема ландшафтно-географической зоны или подзоны. Следовательно, предварительно необходимо ознакомиться с таким явлением природы, как ландшафт.

В географии под ландшафтом (нем. *Landschaft* – вид земли, вид местности) понимают генетически однородный природно-территориальный комплекс, характеризующийся относительным единством рельефа с образующими его породами, климата, почв, вод и живых организмов.

В геоэкологии принимается несколько иная формулировка, несущая конкретно-экологическое содержание. *Ландшафт* – крупное подразделение земной поверхности, в пределах которого геоморфологические особенности, субстраты (почва, подпочва, донные осадки и т. д.), приход – расход энергии, атмосферно-климатические процессы, фазовое состояние среды (твердое, жидкое, газообразное) создают условия для нахождения здесь специфической экосистемы.

Ландшафты – реально существующие части земной поверхности, представляющие собой самостоятельные природные образования, качественно отличающиеся друг от друга. Любой ландшафт складывается из ряда компонентов и связей между ними, т. е. представляет собой естественную систему. Каждый ландшафт имеет свой индивидуальный внешний облик и внутреннюю структуру, образуемую прямыми и обратными связями между ландшафтообразующими природными компонентами, конкретное положение на земной поверхности и границы, развитие в пространстве и времени.

Группы сходных между собой ландшафтов объединяются в ландшафтно-климатические (физико-географические, природные) зоны.

Ландшафты изучаются как в индивидуальном, так и в типологическом плане. Для науки и практической деятельности человека представляет интерес как конкретный ландшафт (например, ландшафт окрестностей Омска), так и тип ландшафта (лесостепной), с различными в его пределах классами (европейские, западно-сибирские, забайкальские, северо-американские и др. лесостепи).

Любой ландшафт имеет свою структуру, которая изменяется как в пространстве, так и во времени. Характер этих изменений может быть периодическим, циклическим и ритмическим. К периодическим относятся изменения, повторяющиеся через более или менее равные отрезки времени, например затопление поймы реки

паводковыми водами весной или затопление приливно-отливной зоны моря (литорали) дважды в сутки. К циклическим изменениям относят возврат ландшафта к исходному состоянию через длительный промежуток времени и через переходные формы ландшафта, например восстановление леса после вырубki или пожара. Ритмические изменения – изменения, наступающие через неправильные промежутки времени и несущие необратимый характер, например изменения поверхности Земли в результате землетрясений, извержений вулканов, оползней, водной эрозии.

По степени стабильности ландшафты делятся на устойчивые, относительно устойчивые и сукцессионные. Устойчивые ландшафты – это такие ландшафты, в которых процессы развития приводят к их восстановлению даже после существенного внешнего воздействия. Это горные ландшафты. Относительно устойчивые ландшафты восстанавливаются после не очень значительных воздействий, но за определенным пределом этого воздействия ландшафт уже не восстанавливается. Пример – лесные ландшафты. Сукцессионные ландшафты постоянно меняются в определенном направлении под влиянием активно протекающих в них процессов. Это озерно-болотные ландшафты.

Ландшафт состоит из более мелких морфологически выраженных частей, формирование и развитие которых обусловлено местными особенностями каждого конкретного участка. Самой простой, низшей единицей ландшафта является *фация* – природно-территориальный комплекс, на протяжении которого сохраняются одинаковыми поверхностные породы, микрорельеф, микроклимат, тип почвы и биоценоз. Пример фации – опушка колка, склон оврага, группа кустов среди луга и т. п. Фациям соответствуют экосистемы уровня яруса, синузии или микробиоценоза. Сочетание нескольких фаций образует урочище – морфологическую часть ландшафта, систему взаимосвязанных фаций, формирующуюся в пределах одной мезоформы рельефа. Пример урочища – осиново-березовый колок, озеро с окружающей его влаголюбивой растительностью, днище небольшой межгорной долины и т. п. Урочищам соответствуют экосистемы уровня ассоциации или группы сходных ассоциаций.

Основные природные ландшафтообразующие компоненты подразделяются на зональные (климат, почвы, флора и фауна) и азональные (геологическое строение и рельеф).

*Рельеф* – это совокупность неровностей земной поверхности, разнообразных по форме и происхождению. Различают несколько уровней рельефа. Мегарельеф – континентальные поднятия и заполненные океанами впадины. Так, элементами мегарельефа являются континент Евразии, Атлантический и Тихий океаны по его краям. Макрорельеф – горные страны и равнины. Элементами макрорельефа являются, к примеру, Западно-Сибирская равнина и Алтае-Саянская горная страна. Мезорельеф – горные хребты, возвышенности, долины крупных рек. Можно привести в пример северную и южную части Западно-Сибирской равнины, разделяющие их Приобские увалы и пересекающую их долину р. Оби. Микрорельеф – овраги, балки, гривы, дюны, водораздельные повышения, поймы мелких рек и т. п. Формами микрорельефа в западно-сибирской лесостепи являются блюдцеобразные понижения, занятые осиново-березовыми колками или озерами, и повышенные межколочные и межозерные участки (гривы). Наконец, выделяется еще и нанорельеф – небольшие впадины и бугорки, ямы, кочки, борозды и пр.

Рельеф земной поверхности является результатом длительного, исторически развивающегося взаимодействия двух противоположных сил – эндогенных (внутренних, в целом созидających) и экзогенных (внешних, в целом разрушающих, сглаживающих).

*Эндогенные процессы* – физические и химические явления, происходящие внутри Земли. Это распад радиоактивных элементов, тектонические движения, землетрясения, магматизм, химические реакции. В итоге создаются неровности крупного масштаба – от мега- до мезорельефа. В периоды преобладания этих процессов сдвигаются и раздвигаются континентальные плиты, в результате чего меняются очертания материков и океанов, поднимаются горные хребты, образуются крупные равнины и плоскогорья. В настоящее время на Земле существуют и очень древние по времени происхождения формы рельефа, и сравнительно молодые. Так, горы Великобритании и Скандинавии образовались в период Каледон-

ской складчатости, 400–500 млн лет назад, а Альпы, Кавказ, Тянь-Шань – в период Альпийской складчатости, 20–25 млн лет назад.

Решающее влияние на современный облик рельефа оказывают экзогенные процессы, происходящие на поверхности Земли или на небольшой глубине в земной коре под влиянием сил, вызванных энергией солнечной радиации, силой тяжести, жизнедеятельностью организмов, приводящие к образованию форм мезо-, микро- и нанорельефа. К экзогенным процессам относятся различные формы выветривания, эрозии, деятельности ледников, поверхностных и подземных вод, ветра и т. д. Возраст таких форм рельефа обычно не выходит за пределы Антропогена, до 2–2,5 млн лет.

*Выветривание* – процесс физического разрушения и химического изменения горных пород под влиянием климата, воды и живых организмов. Продукты разрушения, образующиеся при этом, создают кору выветривания.

Физическое выветривание – процесс механического разрушения горных пород, в котором главную роль играют колебания температуры, замерзание воды в трещинах горных пород, рост различных кристаллов и др. При этом виде выветривания химический состав разрушаемых пород не меняется. Химическое выветривание происходит под влиянием растворения различных компонентов горных пород водой и содержащимися в воде ионами растворенных веществ, придающих ей щелочную или кислую реакцию. При этом химический состав разрушаемых пород меняется. Биологическое выветривание – разрушение горных пород под воздействием живых организмов – бактерий, лишайников, высших растений, в меньшей степени животных. Это выделение различных химических веществ при жизнедеятельности бактерий и корней растений, механическое давление корней растений на окружающую породу, рытье нор животными и пр. Надо сказать, что в чистом виде тот или иной вид выветривания встречается не часто, обычно виды выветривания комбинируются, но какой-то из них может преобладать.

В результате процессов выветривания в коре выветривания концентрируется обломочный материал разной величины (щебень, галька, песок, глина), различные соли. Мелкий обломочный материал и легко растворимые соли выносятся за пределы зоны

выветривания, иногда очень далеко, а крупный обломочный материал и трудно растворимые соли остаются на месте.

Процессы выветривания не везде протекают одинаково. Так, в Арктике и в высокогорьях преобладает физическое выветривание, а химическое и биологическое, в связи с низкими температурами воды и почвы, очень слабое. В пустынях также доминирует физическое выветривание, химическое из-за недостатка влаги выражено слабо, а в переносе обломочного материала активное участие принимает ветер. Во влажных умеренных, а особенно субтропических и тропических широтах, и физическое, и химическое, и биологическое выветривание идет особенно интенсивно за счет большого количества тепла и влаги. Здесь мощность коры выветривания достигает сотен метров с полным разрушением первичных пород, а в переносе обломочного материала основную роль играет вода – как реки, так и ливневые потоки.

Одним из главных процессов рельефообразования на поверхности суши является водная эрозия – размыв или смыв текущей водой горных пород и почв, а также всегда сопутствующая ей аккумуляция – перенос и отложение смытого материала. Оба эти процесса – водная эрозия и аккумуляция – идут одновременно с самых первых стадий образования водотока. От соотношения их интенсивности зависит конечный результат образования эрозионных или аккумулятивных форм рельефа. Эрозия протекает в водотоке до тех пор, пока он не достигнет базиса – такого уровня, ниже которого он не способен углубить свое русло. Базис эрозии зависит от того, куда впадает данный водоток – в озеро, в море или в другую реку. За абсолютный базис эрозии всех рек принимается уровень Мирового океана. Интенсивность эрозии определяют два главных фактора: сила потока и устойчивость горных пород.

Процессы эрозии и аккумуляции создают одну из самых распространенных форм рельефа – эрозионно-аккумулятивную. Различают эрозионно-аккумулятивные формы рельефа, созданные постоянными и временными водотоками.

К типу эрозионно-аккумулятивных форм рельефа, созданных постоянными водотоками, относятся речные долины. Это относительно длинные, часто широкие ложбины, образованные реками



и имеющие уклон по направлению их течения. Долины бывают прямолинейные и извилистые с развитой поймой, ущелья и теснины (без пойм) и др.

Долина (рис. 1) состоит из днища (русло реки и пойма), склонов, состоящих из одной или нескольких террас, и коренных берегов. Если число террас и их ширина на обоих склонах примерно одинаковы, то такая долина называется симметричной. Как правило, долины рек, текущих в меридиональном направлении, асимметричны. Здесь сказывается сила Кориолиса – отклоняющая сила вращения Земли вокруг своей оси (в северном полушарии отклонение вправо, в южном – влево), поэтому реки северного полушария имеют разработанную пойму по левому берегу, а правый берег – коренной. Это явление было впервые описано великим русским ученым К. М. Бэрром в 1857 г. и называется законом Бэра. Кроме того, для формирования асимметрии важен характер пород (легко или плохо они размываются), глубина реки (чем выше склон, тем большую массу пород должна размывать река), длительность тектонического покоя данной местности.

В ранней стадии эрозии русло водотока по существу представляет собой всю долину. В процессе развития долины начинают обособляться ее части. Меняя русло из года в год и образуя излучины (меандры), река формирует пойму – затопляемое в половодье дно долины. Ширина пойм крупных рек измеряется километрами и десятками километров. Так, ширина поймы Иртыша в пределах Омской области достигает до 10 км, ширина поймы Волги в низовьях достигает 20–25 км. На поверхности крупных пойм много ложбин (остатки излучин, рукавов), чередующихся с наносными грядами, валами, которые постоянно откладываются рекой при смене русла. В пойме многочисленны старицы – остатки старого русла, постоянно заполненные водой, но потерявшие связь с основным руслом в межень, и затоны, сохранившие такую связь.

Оставшиеся в стороне от русла и современной поймы древние участки долины в виде уступов – террас – делятся на пойменные (более молодые) и надпойменные (более древние). Число надпойменных террас может достигать пяти, редко больше. Счет террас ведется от края долины к пойме, первая терраса – самая древняя.

Террасы могут быть очень широкими. Так, в пределах Омской области вторая терраса поймы Иртыша имеет ширину до 40 км.

Террасы бывают не только речные, но и озерные, и морские. Озерные террасы – уступы, выбитые прибоем в то время, когда уровень озера был выше современного. Морские террасы – остатки прежнего берега, образовавшиеся при регрессии – отступании моря.

Временные водотоки образуют обычно примыкающие к речным долинам овраги (рис. 2), балки (крупные овраги с задернованными или даже с облесенными склонами, рис. 3), адыри (сухие овраги с сильно расчлененными склонами в пустынных предгорьях, наполняемые в короткие сезоны дождей сильными потоками), когоры и др.

Особый тип рельефа – карстовый, образованный совместными действиями поверхностных и подземных вод. При этом образуются углубления в форме воронок, разные полости и пустоты, пещеры, кары (борозды) и каровые поля, подземные озера и реки, «провальные» озера, заполняющие образовавшиеся на поверхности очень глубокие воронки и провалы.

Близок к карстовому суффозионный тип рельефа, возникающий при выносе мелких частиц и растворенных веществ водой, фильтрующейся в толщах подстилающих почву пород. В итоге образуются замкнутые, неглубокие понижения, часто занятые мелкими и небольшими по площади непроточными озерами, которые со временем заболачиваются, а потом зарастают кустарниковой и древесной растительностью, образуя западинно-низменный рельеф.

Кроме водной эрозии рельефообразующее воздействие на ландшафт оказывают разрушающая и созидаящая деятельность ледников (как современных, так и прошлых эпох), ветровая эрозия, вечная мерзлота и некоторые другие явления и факторы.

Разнообразные формы рельефа возникают в результате деятельности ледников (рис. 4). Ледники прошедших эпох оставили в тех местах, по которым они прошли, очень своеобразные формы рельефа. Это «бараньи лбы», сглаженные и отполированные ледником выступы коренных пород; «курчавые скалы», пологие в ту сторону, откуда двигался ледник, и крутые – в противоположную;

«камы», округлые или продолговатые холмы высотой от 6 до 30 м, образованные аккумулярующей деятельностью потоков, текущих из-под ледника; «озы» длинные – до 30 км, и узкие – от нескольких метров до 2–3 км валы, сложенные песком, гравием, нередко с примесью валунов на местах древних потоков от тающих ледников; «гривы» продольные возвышенности длиной 2–5 км, иногда больше, ширина от нескольких сот метров до километра, высота 5–10 м, образовались в результате расчленения равнины ложбинами стока талых ледниковых вод; морены и моренные гряды, скопления несортированных обломков горных пород, переносимых непосредственно ледником; бывают, в зависимости от расположения относительно ледника, поверхностные, внутренние, боковые, конечные и донные; валуны (рис. 5) и др.

В горах эрозионно-аккумулятивные процессы в результате движения современных ледников являются одними из ведущих в формировании высокогорных типов рельефа. Это морены, трог (речные долины, «обработанные» ледником) и др.

В зоне распространения вечной мерзлоты образуются такие формы рельефа, как бугры вспучивания, образующиеся в результате увеличения объема при замерзании натаявшей за лето и проникшей в почву воды; высота от 1–2 до 40 м, и морозобойные трещины, возникающие в сильные морозы в местах с отсутствием или небольшой глубиной снежного покрова; летом мерзлота в них протаивает, и вдоль них вырастает более густая растительность. Иногда на месте протаивания мерзлоты образуются округлые провалы, напоминающие карстовые воронки (термокарст), обычно они заполняются водой и становятся озерами.

Эоловый тип рельефа обусловлен деятельностью ветра (развевание, перенос и аккумуляция пыли и песка). Он наиболее характерен для пустынь и высокогорий. В пустынях широко распространены барханы – серповидной формы, высотой до 5 м подвижные холмики песка, образующие гряды и перемещающиеся в направлении господствующих ветров (рис. 48). Если барханы зарастают растительностью, образуются неподвижные бугристые и грядово-бугристые пески высотой до 10–25 м. Сдувая песок с выходов коренных пород, ветер «шлифует» их с помощью того же песка,

переносимого ветром. При этом образуются скалы очень причудливой формы, которые нередко принимают за развалины городов, обломки скульптур и пр. (рис. 6). На морских и океанических побережьях ветер формирует дюнный ландшафт. Дюны – подвижные холмы песка, крупнее барханов (до 50 и более м высотой) и круче (подветренный склон до  $60^\circ$ , наветренный до  $20^\circ$ ). Дюны могут передвигаться в направлении господствующих ветров со скоростью до 10 м в год, но со временем они зарастают деревьями (преимущественно соснами, *Pinus sp.*) и прекращают движение.

### ГЛАВА 3. Климат, водоемы и водотоки

С точки зрения географа *климат* – многолетний режим состояния атмосферы (погоды) в конкретной местности, определяемый географическим положением территории и климатообразующими факторами – солнечной радиацией, характером рельефа и связанной с ним атмосферной циркуляцией.

Главная роль в формировании климата принадлежит солнечной радиации. Ее распределение определяется шарообразной формой Земли, от которой зависит угол падения солнечных лучей на земную поверхность и, следовательно, попадающей на эту поверхность лучистой энергии. Ее количество прямо пропорционально синусу угла падения лучей Солнца ( $\text{Sin } 90^\circ = 1$ ,  $\text{Sin } 0^\circ = 0$ ). Этим и объясняется различие в климате разных широтных поясов. Но на климат влияют и другие факторы: расстояние от моря, характер расположения горных хребтов, влияющий на перемещение воздушных масс с разной температурой и влажностью, и т. д., поэтому существуют определенные отклонения от правильной широтной климатической поясности. Так, на  $55^\circ$  с. ш. в Норвегии средняя температура января составляет  $-5^\circ\text{C}$ , в Омске  $-19^\circ\text{C}$ , а в Нижнеудинске, Иркутской области  $-27^\circ\text{C}$ .

Значение радиационного баланса земной поверхности (разность притока солнечной энергии к земной поверхности и ее излучения от нее) меняются от  $80\text{--}100$  ккал/см<sup>2</sup> в год в экваториальном поясе до менее  $20$  ккал/см<sup>2</sup> в год в холодном поясе. Но наивысшее

значение этого показателя отмечается на поверхности Аравийского моря – 140 ккал/см<sup>2</sup> в год (табл. 1).

Таблица 1

**Показатели значений радиационного баланса земной поверхности в различных климатических поясах Земли**

<i>Климатический пояс</i>	<i>Радиационный баланс, ккал/см<sup>2</sup>/год</i>	<i>Радиационный баланс, кДж/см<sup>2</sup>/год</i>
Тропические моря (Аравийское море)	140	586,6
Экваториальный пояс	80–100	335,2–419,0
Южная часть умеренного пояса (неморальная)	40–60	167,6–251,4
Северная часть умеренного пояса (бореальная)	20–40	83,8–167,6
Холодный пояс	Менее 20	Менее 83,8

На покрытых вечными снегами и льдами просторах Антарктиды и Гренландии радиационный баланс отрицательный. Здесь теряется больше тепла, чем дает непосредственный приход солнечной радиации, приток тепла идет за счет адвекции (приходящих из низких широт масс теплого воздуха).

Несколько по другому понимается климат в экологии. Здесь климат понимается как определенный набор абиотических периодических и некоторых непериодических факторов, характерных для данной местности и формирующих соответствующие экосистемы.

Существует универсальная экологическая классификация климатов, предложенная французским климатологом и экологом А. Эмберже. Согласно этой классификации, климаты определяются по следующим основным показателям: температура, осадки и освещенность. Согласно А. Эмберже, все климаты делятся на две группы: пустынные и внепустынные. Пустынные климаты характеризуются малым количеством осадков. Дожди случайны и выпадают не каждый год. Если же дожди выпадают ежегодно, то в очень короткий промежуток времени (обычно весной, 2–3 недели).

Внепустынные климаты делятся на тропические и внетропические. Тропические климаты отличаются практически постоянным соотношением длины светлого и темного времен суток в течение всего года и постоянной высокой температурой (разница средних температур самого теплого и самого холодного месяцев не более 6 °С). Тропические климаты подразделяются на тропические без сухого сезона и тропические с сухим сезоном. В первом случае дожди идут в течение всего года более или менее равномерно, сумма осадков не менее 2000 мм в год, часто больше (максимально до 11 800 мм). При неравномерном выпадении осадков все же даже в самые «сухие» месяцы их достаточно для нормальной вегетации растений. Так, в Рио-де-Жанейро в самый сухой месяц (январь) выпадает в среднем 132 мм осадков. Для сравнения: в Омске в самый дождливый месяц (июль) выпадает в среднем 70 мм осадков. При наличии сухого сезона дожди идут в течение от 2–3 до 4–6 месяцев, причем в это время выпадает от 80 до 95 % всей годовой нормы осадков (800–1000 мм).

Внетропические климаты характеризуются сезонными изменениями длины светлого и темного времени суток. Они делятся на полярные и неполярные. Полярные климаты характеризуются низкой температурой и слабым различием между сезонным и суточным ходом освещенности (лето – день; зима – ночь). Внетропические климаты характеризуются самыми различными температурами, но всегда четко прослеживается как сезонная, так и суточная изменчивость освещенности. По характеру осадков они делятся на три группы: приморские (осадки более – менее равномерны в течение всего года), континентальные (основная масса осадков выпадает летом) и средиземноморские (основная масса осадков выпадает зимой).

Большое значение имеет такой показатель климата, как *испаряемость* – условная величина, характеризующая максимально возможное испарение в данной местности при неограниченном запасе воды, в отличие от фактического испарения, ограниченного наличием воды в почве.

Фактическое испарение в данной местности уменьшает количество влаги в почве, а осадки его увеличивают. Соотношение

осадков и испарения, таким образом, характеризует увлажненность почвы. В. В. Докучаевым был предложен индекс увлажненности ( $I_w$ ) – отношение осадков ( $r$ ) к испарению ( $E$ ):

$$I_w = r/E$$

При значении этого индекса более 1 (осадки преобладают над испарением) климат считается гумидным (влажным), а при значениях меньше 0,4 считается аридным (засушливым). При значении от 0,9 до 0,4 климат считается семиаридным (полузасушливым, приобретающим черты аридности).

Климат влияет на формирование внешнего облика ландшафта в зависимости от его принадлежности к той или иной климатической зоне. Возникновение и развитие ландшафта находится в прямой зависимости от процессов влаго- и теплообмена между Мировым океаном и сушей, которые определяют макроклимат континентов и планеты в целом. Макроклиматические факторы определяют систему природных зон на поверхности планеты. В пределах одной природной зоны формируются участки с различными мезоклиматами. Так, в пределах лесостепи мы употребляем понятие «макроклимат», когда говорим о климате зоны в целом, а мезоклимат – климат урочища, ассоциации (колка, межколочного луга, пшеничного поля и т. д.). Фации и микробиоценозы характеризуются микроклиматом – климатом территорий от нескольких м<sup>2</sup> до 1–2 км<sup>2</sup>, а в высоту обычно не более 2 м. Местные особенности микроклимата возникают под влиянием неровностей нанорельефа и характера растительного покрова (особенностей синузии, яруса). Резко отличается микроклимат изолированных местообитаний – нор, гнезд, дупел, пещер и т. п.

Природные (ландшафтно-климатические) зоны характеризуются средними значениями элементов климатического режима. Но по сезонам года, особенно в умеренных и высоких широтах, показатели климатического режима в одной и той же местности существенно меняются.

Выделяются пять основных типов климатического режима.

1. Арктический. Характеризуется наличием снегового покрова, отрицательными температурами воздуха, отрицательным или

близким к нулю радиационным балансом. Испарение равно испаряемости.

2. Тундровый. Средние месячные температуры от 0 до +5 °С, радиационный баланс небольшой положительный, испарение близко к испаряемости.

3. Лесной. Средние месячные температуры выше +10 °С, радиационный баланс положительный, испарение не менее половины испаряемости.

4. Засушливый. Средние месячные температуры выше +10 °С, радиационный баланс положительный, испарение от 0,1 до 0,5 испаряемости.

5. Пустынный. Средние месячные температуры выше +10 °С, радиационный баланс положительный, испарение составляет менее 0,1 испаряемости.

Если бы какой-нибудь из перечисленных здесь типов климатического режима наблюдался в течение всего года, то при этом имело бы место соответствие типа климатических условий каждого месяца природной зональности. Однако в большинстве географических областей в течение года наблюдается смена нескольких типов климатического режима. Так, в лесостепи Западной Сибири в течение года наблюдается смена четырех типов климатического режима: арктический режим зимой, тундровый в начале весны, лесной в конце весны – начале лета, и засушливый в середине – конце лета. Далее смена режимов идет в обратном порядке.

В большинстве районов Земли значительную часть года наблюдается или условия недостаточного увлажнения (режимы 4 и 5), или условия недостатка тепла (режимы 1 и 2). Только в узкой полосе вблизи экватора в течение всего года наблюдаются стабильные условия, соответствующие режиму 3.

Очевидно, что при режимах 2 и 4, а особенно при режимах 1 и 5, продуктивность естественного растительного покрова снижена. При этом наблюдается следующая закономерность. В условиях недостатка тепла тип географической зоны определяется климатическим режимом того периода, когда продуктивность естественного растительного покрова наибольшая, даже если этот период сравнительно непродолжителен. Так, зональный ландшафт тундры



определяется условиями теплого периода (режим 2), который длится не более 2,5–3 месяцев. В этом случае климатический режим холодного сезона (режим 1), охватывающий большую часть года, не определяет зонального характера ландшафта.

Аналогичным образом отмечаются также и условия недостатка влаги, когда определяющим для зоны оказывается более влажный период, хотя он зачастую короче периода с недостатком влаги. Примером может служить дождливый период в саваннах и листопадных тропических лесах (режим 3). Но в пустынях в период максимального увлажнения территории типичный облик ландшафта пустыни, характерный для режима 5, теряется.

Влагооборот в биосфере включает в себя обмен водой во всех ее фазовых состояниях (жидкая вода, снег и лед, водяной пар) между гидросферой, атмосферой, литосферой и почвой, а также живыми организмами. Процесс влагооборота описывается уравнениями водного баланса, составленными для различных компонентов биосферы.

Уравнение водного баланса поверхности суши (рис. 7) выражается следующей формулой:

$$r = E + f_w + G,$$

где  $r$  – осадки;  $E$  – разность испарения и конденсации, для краткости именуемая испарением;  $f_w$  – поверхностный сток;  $G$  – поток влаги, направленный от земной поверхности к нижележащим слоям.

Вертикальный поток влаги, в свою очередь, равен сумме грунтового (подземного) стока и изменения влагосодержания в верхних слоях литосферы. Это равенство соответствует уравнению водного баланса вертикальной колонны, проходящей от поверхности почвы через верхние слои литосферы до глубин, где влагообмен уже не имеет места:

$$G = f_p + b,$$

где  $f_p$  – подземный сток;  $b$  – изменение влагосодержания.

Сумма поверхностного ( $f_w$ ) и подземного ( $f_p$ ) стоков называется полным стоком ( $f$ ), следовательно, уравнение водного баланса земной поверхности можно записать в виде:

$$r = E + f + b.$$

Для среднего годовичного периода отклонения уровня влагосодержания в почве и в более глубоких слоях под поверхностью суши в различные сезоны нейтрализуются, и поэтому уравнение водного баланса принимает вид:

$$r = E + f.$$

Водный баланс атмосферы выражается уравнением:

$$E = r + C_a + b,$$

где  $C_a$  – количество влаги, получаемое или теряемое вертикальной колонной из-за действия воздушных течений и горизонтального турбулентного обмена;  $b$  – изменения количества влаги в этой колонне;  $r$  – осадки;  $E$  – испарение.

Так как атмосфера может удерживать сравнительно небольшие количества воды во всех ее фазовых состояниях, величина  $b$  обычно значительно меньше других составляющих, а для годовичного периода ее значение близко к нулю, следовательно:

$$E = r + C_a.$$

Неотъемлемой частью многих ландшафтов являются водоемы – озера, болота, водохранилища, пруды, и водотоки – реки, ручьи, источники, каналы и пр. Атмосферные осадки в пределах бассейна крупной реки выпадают на разные ландшафты и на разные урочища в пределах одного ландшафта – на леса, поля, поверхности водоемов, выходы коренных пород и пр., и при этом проходят различные пути своего превращения. Вода, просочившаяся в почву, частично поглощается корнями растений, которые потом транспирируют ее в атмосферу. Остальная вода либо циркулирует непосредственно в почве, пополняя запас почвенных вод и вновь испаряясь непосредственно с поверхности почвы, либо проникает в глубокие слои Земли и пополняет запасы подземных вод.

Подземные воды заполняют трещины, пустоты, поры в различных породах от глубины нескольких дм до 10–12 км. Основная масса подземных вод содержится в пределах осадочной рыхлой толщи, имеющей наибольшую пористость. Это так называемые водопроницаемые породы (песок, галечник, ил, лесс, известняк, мел и др.).

Обычно водопроницаемый слой снизу (а иногда и сверху) ограничен водонепроницаемыми слоями. Это глины, мергель, плотный песчаник и кристаллические породы.

Подземная вода находится под действием сил тяжести, увлекающих ее вниз, и молекулярных сил сцепления, стремящихся удерживать ее в порах и трещинах пород. В пределах до 100 м, местами до 600 м, подземные воды в основном пресные, более глубокие воды имеют различную степень минерализации. По одной из самых распространенных систем классификации воды с содержанием солей менее 5 г/л (5 ‰) считаются пресными, от 0,5 до 6 ‰ минерализованными, от 6,1 до 15 ‰ солоноватыми, от 15,1 до 40 ‰ солеными и от 40,1 ‰ и выше пересоленными (рассолами).

Часто подземные воды содержат растворенные газы и имеют повышенную температуру. Так, в большинстве минеральных вод, используемых для лечения на различных курортах, содержится диоксид углерода  $\text{CO}_2$  от 3,5 г/л и выше, а сероводород  $\text{H}_2\text{S}$  от 0,01 до 0,25 г/л, температура же их колеблется от +5 ... +15 °С до +42 °С и выше. В вулканических районах подземные воды часто имеют очень высокую температуру – до +300 °С и выше. Они не испаряются потому, что находятся под землей под очень большим давлением, но, выходя на поверхность, образуют в некоторых местах фонтаны пара и горячей воды (гейзеры) или самоизливающиеся источники горячей воды (до +95 °С).

Значение подземных вод в формировании ландшафта очень большое и разностороннее. Они участвуют в питании рек и озер, благодаря их перемещениям происходит водная миграция химических элементов, почвенная и грунтовая вода дает растениям влагу и питательные вещества. Подземные воды участвуют в формировании некоторых форм ландшафтов (карстовых, суффозионных, заболоченных, оползневых).

Речной сток – одна из определяющих ландшафтообразующих функций. Чем больше количество осадков и меньше испаряемость, тем выше увлажненность территории и больше речной сток. Речной сток влияет на ландшафт как непосредственно (через формирование речных долин), так и через другие компоненты ландшафта – почвы, растительность, животный мир. Увеличивают подземный сток леса,

накапливая большое количество воды в почве и постепенно отдавая ее ручьям, источникам. Уменьшают и регулируют сток озера, особенно большие проточные озера. Например, Ладожское озеро так влияет на сток Невы, что он практически не меняется в течение года, хотя реки, впадающие в Ладожское озеро, сильно меняют свой сток по сезонам. Знаменитые же невские наводнения в Санкт-Петербурге происходят не от увеличения стока из Ладоги, а от ветрового нагона воды с моря.

Озера – тоже важнейший элемент ландшафта. Возникают они при заполнении водой естественных понижений рельефа. По происхождению выделяют следующие типы озер (рис. 8).

*Тектонические* – вода заполняет впадину, образовавшуюся при опусканиях больших участков земной коры. Обычно это очень древние, крупные по площади и глубокие озера. Таковы Байкал, Иссык-Куль, Танганьика, Виктория, Йелоустоунское и некоторые другие.

*Вулканические* – вода (частью атмосферные осадки, частью подземные воды) заполняют кратер потухшего вулкана (Кроноцкое озеро на Камчатке, некоторые озера в Японии, на Филлипинах и др.).

*Ледниковые* – вода заполняет рытвины, оставленные ледником, причем большая часть этой воды образуется при таянии самого ледника (Ладожское и Онежское озера, Великие американские озера и др.).

*Водно-эрозионные* – старицы речных долин и реликтовые озера на месте когда-то протекавших крупных рек. Таковы самые крупные озера Омской области – Ик, Салтаим и Теннис, бывшие некогда частью русла большой реки.

*Суффозионные* – заполненные водой впадины и понижения, образовавшиеся при вымывании различных веществ водой, фильтрующейся в подпочвенных слоях. Это большинство бессточных озер Западно-Сибирской низменности.

*Запрудные* – на месте горных рек, перегороженных лавиной, обвалом или оползнем, например, Телецкое озеро на Алтае и Сарезское озеро на Памире.

*Реликтовые* – участки древнего моря, оказавшиеся внутри континента, или современные морские заливы, отрезанные от моря. Пример первого типа – Каспийское и Аральское «моря», озеро

Балхаш; второго – знаменитое озеро Лох-Несс в Шотландии, озеро Могильное на острове Кильдин в Баренцевом море и некоторые другие.

Озера бывают проточные и бессточные. Последние, особенно если они находятся в районах с сухим и теплым климатом, часто минерализуются и засаливаются (Мертвое море и др.). Заполнение озера осадками и зарастание растительностью приводит к его постепенному заболачиванию. Болота – также важный компонент ландшафта. Кроме зарастания озер, болота образуются также при наличии понижений, западин, где водоупорный слой грунта залегает неглубоко или близко к поверхности находятся грунтовые воды, при избытке влаги, слабом уклоне рельефа.

Низинные болота образуются в условиях повышенного содержания влаги в грунте, в понижениях, богатых травянистой (а иногда и древесной) растительностью, часто в поймах рек (рис. 9). Верховые болота образуются на водоразделах исключительно за счет атмосферной влаги, часто имеют выпуклую форму за счет более быстрого нарастания сфагновых мхов в центре болота по сравнению с его краями и образования мощных пластов торфа (рис. 10). Повышенные участки верховых болот (гряды) чередуются с пониженными (мочажинами), в которых нередко образуются небольшие озера. Такой тип болот называется грядово-мочажинным.

Влагооборот в природе как бы связывает природные компоненты ландшафта и определяет их равновесие в пределах сезона и в гораздо более длительные периоды времени. Нарушение круговорота воды в одном ландшафте приводит к изменению его структуры и изменению влагооборота в смежных ландшафтах.

#### **ГЛАВА 4. Почвы и биота как составляющие части ландшафта. Антропогенные преобразования ландшафтов**

В процессе взаимодействия организмов и продуктов их распада с горными породами формируется почвенный покров ландшафта. Почва составляет самый поверхностный слой коры выветривания, образование которой представляет собой очень сложный и длительный

процесс, зависящий от соотношений тепла и влажности, характера почвообразующей (материнской) породы, растительности, животного мира, микрофлоры, характера приноса, выноса и накопления продуктов выветривания. Почва образуется при условии преобладания процессов почвообразования над процессами выноса.

Почва – сложная среда, имеющая собственный водный и воздушный режим, особый химический состав, фауну, флору (в том числе микрофлору) и плодородие. Тесная связь почвы с остальными природными компонентами делает ее, по образному выражению В. В. Докучаева, «зеркалом ландшафта». Скорость почвообразования зависит от характера сочетания названных факторов.

В процессе почвообразования толща почвообразующей (материнской) породы расчленяется на горизонты, совокупность которых образует почвенный профиль. Каждый горизонт отличается однородностью минералогического и химического состава, морфологических, физических и иных признаков (окраска, структура и др.). Верхний горизонт содержит наибольшее количество плодородной составляющей почвы – гумуса, или перегноя, и обозначается как горизонт А. Следующий за ним горизонт В обогащен различными минеральными веществами, которые вымываются из горизонта А при влагообороте в почве и поступлении в нее атмосферной влаги в виде осадков. Нижний горизонт С представляет собой лишь слегка измененную почвообразовательными процессами почвообразующую (материнскую, подстилающую) породу.

Каждой ландшафтно-климатической зоне свойственны определенные типы почв. Это так называемые зональные типы почв: тундровые – в тундре, подзолистые – в тайге, серые и бурые лесные – в смешанных и лиственных лесах, черноземы – в степях и лесостепях, каштановые – в полупустынях, сероземы пустынь, латеритные почвы (красноземы и их варианты) тропиков и субтропиков. В то же время целый ряд типов почв связан с интразональными элементами ландшафтов и встречается в разных природно-климатических зонах (болотные, луговые, торфяные, солонцы, солончаки и др.). Не будем здесь подробно останавливаться на этом вопросе, так как в последующих главах особо укажем типы почв во всех рассматриваемых экосистемах.

Огромную роль в качестве компонентов ландшафтов играют их биоты – растительный и животный мир. Совокупности живых организмов – биоценозы различного ранга – составляют неотъемлемую часть ландшафта и определяют его внешний облик. Современная жизнь в ландшафте существует в форме биогенного круговорота элементов, темпы которого определяются характером взаимосвязи ландшафтообразующих компонентов. Наземная растительность определяет пять основных внешних обликов ландшафтов: лесной (лесокустарниковый), степной, пустынный, тундровый и высокогорный. Каждый из них представлен в виде разных дочерних форм. Так, леса бывают хвойные, смешанные и лиственные умеренного пояса, дождевые и листопадные тропические и т. д. Пустыни делятся на глинистые, песчаные и каменистые, тундры – на моховые и лишайниковые и т. п. Есть и смешанные формы основных типов ландшафтов – лесотундровые, лесостепные, полупустынные, саванные и др.

Неотъемлемая часть ландшафта – обитающие в нем животные. Отдельные виды их, особенно крупные, могут проникать в соседние ландшафты другого типа, осуществляя таким образом связи различных типов ландшафтов в различные комплексы. Но в целом каждый конкретный тип ландшафта характеризуется определенной совокупностью особей животных различных видов, обитающих в его границах. Эта общность животного населения вырабатывается под влиянием сходства ландшафтно-экологических условий территории. Многие животные (даже крупные), как правило, малодоступны для непосредственного наблюдения, и мы часто даже не подозреваем об их присутствии, но, например, трудно себе представить озеро или море без кружащих над ним чаек, лес – без пения певчих птиц и стука дятлов, луг – без летающих над цветами бабочек, жужжащих пчел, стрекожущих в траве кузнечиков, и т. п.

Характер и внутренняя структура большинства современных ландшафтов в значительной мере зависят от антропоического воздействия на них – плотности населения и характера его хозяйственной деятельности. Социально-экономические факторы все больше и больше влияют на формирование структуры ландшафтов Земли. В отличие от природных, антропоические ландшафтообразующие процессы изменяют ландшафты намного быстрее.

Существенное воздействие на ландшафты человеческой деятельности приводит к формированию новых, доселе не существовавших типов ландшафтов – агроландшафта и (особенно в настоящее время) урболандшафтов. При добыче полезных ископаемых, при строительстве, прокладке дорог образуются антропогенные формы рельефа, по величине сравнимые с естественными формами нано-, микро- и даже мезорельефа: карьеры, терриконы, отвалы, насыпи, рвы и пр. Еще в древнейшие времена человек создал искусственные сооружения, видные на Земле при наблюдении из Космоса – египетские пирамиды, Великую китайскую стену.

При сельскохозяйственном использовании земель часто происходит ветровая и водная эрозия почв, их засоление и заболачивание. В зоне вечной мерзлоты при разрушении почвенного покрова при строительстве, проезде транспорта и т. п. возникают явления термокарста – протаивание вечной мерзлоты и образование воронок, провалов и т. п. Гидротехнические сооружения – каналы, дамбы, плотины, водохранилища – меняют режимы стока и испарения, способствуют проникновению многих водных видов животных и растений в водоемы, где они прежде не обитали. Крупные водохранилища (площадь Куйбышевского водохранилища на Волге всего в два раза меньше площади Онежского озера) оказывают влияние не только на микроклимат, но и на мезоклимат.

Классификацию ландшафтов по степени их использования человеком, предложил М. Г. Сергеев. Он выделяет следующие типы ландшафтов.

*Собирательный.* Отличается незначительным антропогенным воздействием. Аборигены, населяющие ландшафты данного типа, занимаются охотой, рыбной ловлей и сбором дикорастущих съедобных, лекарственных и технических растений. Ландшафты этого типа соответствуют уровню так называемого присваивающего хозяйствования и существуют на Земле со времен становления человечества.

*Лесопользовательский.* Характеризуется изъятием надземной фитомассы, запасенной в стволах и ветвях деревьев, но при вырубке страдают и верхние слои почвы, подстилка, травяной и кустарниковый ярусы, а также животный мир. Начали формироваться с пе-



реходом к производящему хозяйству, т. е. одновременно с земледельческими и пастбищными ландшафтами.

*Земледельческий.* Характеризуется резкими изменениями растительности, почвенного покрова, а также нарушением водного баланса (особенно при орошаемом земледелии). При этом не сохраняются и многие связи в экосистемах, отчего резко меняется и обедняется животное население. Ландшафты такого типа стали формироваться либо в лесах при ведении подсечного земледелия, либо в долинах рек. В дальнейшем земледельческие ландшафты возникают и в степях, а с развитием искусственного орошения – и в пустынях. С самого своего появления они приводили к нарушению почвенно-растительного покрова и безвозвратному изъятию части биомассы.

*Пастбищный.* Связан с частичной заменой видов животных-фитофагов. Фактически одомашненные животные экологически замещают крупных диких копытных, потомками которых они являются. В результате усиленного выпаса нарушается почвенно-растительный покров вплоть до полной его дигрессии. Такие ландшафты формировались первоначально в степях и саваннах или раньше земледельческих, или одновременно (а часто и в тесной связи) с ними. Пастбищные и земледельческие ландшафты именуют также агроландшафтами.

*Техногенный.* Характеризуется серьезными нарушениями всех основных компонентов экосистем – литосферы, почвы, водной и воздушной среды, резкими изменениями флоры и фауны. Обычно такие ландшафты связаны с горнодобывающей промышленностью (карьеры, отвалы), а также с фабрично-заводским и дорожным строительством.

*Урболандшафт.* Территории крупных городов, в составе которых сочетаются сильно нарушенные техногенные ландшафты (районы жилой застройки и промышленные предприятия) и площади естественных и искусственных зеленых насаждений и водоемов.

*Рекреационный* – пригородные леса, национальные и природные парки, санаторно-курортные местности и т. п. Характеризуется частичным сохранением природных экосистем в сочетании с искусственными насаждениями лесопаркового характера.

Более подробно влияние на ландшафт тех или иных типов деятельности человека будет рассматриваться в соответствующих главах.

## **ГЛАВА 5. Понятие об экосистемах. Флуктуации и сукцессии. Климатические экосистемы. Законы развития экосистем**

*Экосистема* – сложная природная система, форма единства организмов и окружающей среды, которую они в определенной степени преобразуют для своих нужд. Организмы, составляющие экосистему, образуют единый комплекс, где нет «полезных» и «вредных» видов, а все виды взаимосвязаны и взаимозависимы. Такая же связь существует и между живыми и неживыми компонентами экосистемы. «Лишние» вода, энергия, химические элементы также нежелательны для экосистемы, как и чуждые ей животные и растения.

Живым компонентом экосистемы является *биоценоз* – взаимосвязанная совокупность растений, животных, микроорганизмов и грибов, населяющих определенный ландшафт или элемент ландшафта и характеризующийся определенными отношениями между его компонентами и приспособленностью к условиям окружающей среды. Неживой компонент экосистемы – *биотоп* – относительно однородное по основным факторам среды пространство, вмещающее определенный биоценоз. Не существует биоценозов, не занимающих определенный биотоп, равно как в настоящее время на Земле практически не существуют биотопы, не занятые каким-либо биоценозом.

Встречающееся в экологической литературе понятие «биогеоценоз» является синонимом термина «экосистема». Правда, ряд авторов разделяет эти понятия, считая, что экосистема – более общее понятие, применимое к сообществам любой величины – от мельчайших сообществ вроде корочки накипных лишайников или лужицы снеговой воды до биосферы в целом, в то время как биогеоценоз – понятие некоего среднего по величине сообщества, например сообщества урочища или группы урочищ. На наш взгляд, такая трактовка этих терминов неоправданно усложняет вопрос, тем бо-

лее, что авторы понятий «экосистема» (А. Тэнсли) и «биогеоценоз» (В. Н. Сукачев) определяли их совершенно однозначно. В настоящее время все большее и большее применение находит термин «экосистема», причем по причинам чисто лингвистическим: оно на целый слог короче и, по крайней мере в русском произношении, благозвучнее и понятнее широкому кругу лиц. Также термин «биогеоценоз» на слух можно спутать с понятием «биоценоз», а это совершенно разные вещи.

Границы между экосистемами не абсолютны, иногда их трудно определить даже специалисту. Переход может быть резким и хорошо заметным (берег водоема), постепенным, но все же хорошо заметным (опушка леса), малозаметным (переход от чистого ельника к березняку может составлять несколько километров смешанного елово-березового леса), но во всех случаях имеется переходная зона, именуемая экотонном. Население экотона и качественно, и количественно богаче населения разделяемых им экосистем. Это явление называется «краевой эффект». Понятие экотона довольно широко. Экотонном является и опушка леса шириной в несколько метров, и зона лесостепи шириной в 300–400 км. Но краевой эффект во всех случаях наблюдается. Так, в Омской области отмечено 72 вида млекопитающих; в пределах лесной зоны их 47 видов, степной – 41, а в экотоне – лесостепи – 57.

Все экосистемы нашей планеты, связанные между собой экотонами, образуют непрерывный живой покров Земли – биоценотический континуум, или биосферу. Но вместе с тем каждая экосистема довольно автономна в части использования солнечной энергии, формирования почвы, образования специфических биоценологических связей. В этом заключается диалектическое единство непрерывности, приводящей к созданию единой биосферы Земли, и прерывистости, обуславливающей сложную структуру биосферы, иерархичность слагающих ее экосистем.

Биосфера подразделяется на *биогеографические царства* – материковые блоки и океаны, характеризующиеся общностью времени и места происхождения, эволюционно сложившейся единой флорой и фауной, резким отличием от других биогеографических царств. По одной из наиболее общепринятых классификаций био-

сфера делится на 10 биогеографических царств – 6 материковых и 4 океанических (см. ниже).

В пределах биогеографических царств существуют *био́мы* – экосистемы, соответствующие отдельным ландшафтно-климатическим зонам или подзонам. Сходные биомы могут существовать в пределах нескольких биогеографических царств. Выделяют биомы тундры, тайги, лиственных лесов, степей, пустынь, дождевых тропических лесов, саванн (основные биомы), лесотундры, смешанных лесов, лесостепей, субтропиков, полупустынь, листопадных тропических лесов (переходные); особняком стоят биомы гор. В морской (океанической) среде выделяют биомы литорали, шельфа, пелагиали, батииали и абиссали. Итого, следовательно, около 20 биомов (в разных системах классификации число биомов может быть несколько меньше или несколько больше). Сходные биомы объединяют в биоохоры. Так, дождевые и листопадные тропические леса объединяют в биоохор тропических лесов, тайгу, смешанные и лиственные леса – в биоохор лесов умеренного пояса, лесостепи и степи – в биоохор полуаридных экосистем, и т. д. Биомы и биоохоры характеризуются определенным макроклиматом.

Биомы подразделяются на *ассоциации* – локальные, обычно хорошо очерченные на местности экосистемы, приуроченные к отдельным урочищам ландшафта, хорошо выраженным элементам рельефа и т. д. В пределах биома западно-сибирской лесостепи выделяют такие природные ассоциации, как осиново-березовый колок, межколочный луг, осоково-кочкарное болото, сфагновое болото («рям»), озеро с прилегающими займищами и такие искусственные ассоциации, как поля сельхозкультур, сосновые посадки, полезащитные лесополосы, сады, пустыри, выгоны и др. Ассоциации характеризуются специфическим мезоклиматом.

Ассоциации по горизонтали делятся на *синузии* – небольшие сообщества, сохраняющие свою индивидуальность и более или менее пространственно ограниченные в пределах одной фации. Так, в пределах осиново-березового колка можно выделить заросшую кустарником полосу, примыкающую к опушке, высокоствольный участок с редким травостоем и без подлеска в центре колка, ивняковые заросли во влажном понижении под пологом леса, поляну и др.

(рис. 11). Горизонтальное членение ассоциации на синузиды дополняется вертикальным членением на *яруссы* – толщи, образованные надземными или подземными частями растений и сопряженными с ними консументами и редуцентами (рис. 12). Число яруссов зависит от степени развития и характера растительности – травянистой или древесной. Счет яруссов ведется сверху вниз, а нижний ярус в наземных сообществах – всегда почва, в водных – ил или грунт. Больше всего яруссов в лесах. Так, в осиново-березовых колках лесостепи выделяют яруссы крон, подлеска, кустарниковый, травостой, напочвенный, почву. В дождевых тропических лесах только в кронах деревьев выделяют 3–4 яруса. Но ярусность существует и в безлесных ассоциациях. В тундре выделяют ярус кустарничков, травостоя, напочвенного мохового (или лишайникового) покрова, почву. В степях – один-три яруса трав и почву и т. д.

Основой синузид, яруссов ассоциаций является растительное сообщество (фитоценоз), к которому приурочены и которым определяются сообщества животных (зооценоз), грибов (фунго- или микоценоз) и микроорганизмов (микробоценоз). Синузиды и яруссы, в свою очередь, разделяются на более мелкие подразделения, которые разные авторы именуют парцеллами, биохорионами, меротопами и др. Все эти понятия можно объединить одним термином – «микробиоценоз (микроэкосистема)». Это, например, отдельная крона дерева или даже отдельная ветка, дупло дерева, нора грызуна, временная лужа талой воды под пологом леса, более густая (или более разреженная) трава на лугу, полусгнившее бревно в лесу и т. п. В конечном счете все более крупные иерархические единицы состоят из таких микроэкосистем.

Наличие мелких подразделений внутри ассоциаций повышает мозаичность как их, так и экосистем более высокого ранга. Мозаичность тесно связана с микро- и нанорельефом, определяется микроклиматом и, в свою очередь, формирует определенный микроклимат. Изменения в одном ярусе (синузиде, микробиоценозе) всегда отражаются на соседних с ними экосистемах того же ранга. Мозаичность экосистем определяет большее видовое богатство и видовое разнообразие, нежели в однородных экосистемах.

В отличие от биомов, ассоциаций и т. п., понятие «биота» не определяет место в экосистемной иерархии. *Биота* – исторически

сложившаяся совокупность живых организмов, обитающая на крупной территории (государство, ландшафт, даже континент). Биотой обычно именуют совокупность живых организмов данной территории, если не проведен более-менее точный экологический анализ. Поэтому биота – некое нейтральное определение, не несущее определенного экологического содержания.

Важнейшее свойство экосистем – их динамизм. Под влиянием различных факторов происходят изменения в их видовом составе, в характере численности отдельных видов, распределения в пределах экосистемы по биотопам и т. п. Изменения эти могут быть обратимыми и необратимыми. Первые именуются флуктуациями, вторые – сукцессиями.

Примеры флуктуаций – периодические изменения облика экосистем в результате чередования сезонов года, 3–4-летние колебания численности лесных животных, связанные с изменениями кормовой базы и рядом внутрипопуляционных факторов, циклические изменения в экосистемах, связанные с колебаниями интенсивности электромагнитных излучений Солнца (циклы Вольфа, 9–12 лет, и Брикнера, 30–40 лет), и многие другие.

*Сукцессии* – последовательно сменяющие друг друга сообщества, приводящие в итоге к образованию наиболее устойчивого сообщества – климакса, богатого видами, гомеостатичного и существующего неопределенно долгое время – пока оно не исчезнет в результате катастрофических изменений климата или под влиянием деятельности человека.

Сукцессии делятся на первичные – заселение прежде безжизненных мест; и вторичные – заселение мест, экосистема которых была тем или иным образом уничтожена. Пример первичной сукцессии – заселение вновь образовавшегося острова, возникшего при извержении подводного вулкана, заселение вытаявшей из-под льда морены, зарастание бархана. Пример вторичной сукцессии – зарастание лесом вырубki или гари, заболачивание озера, превращение пашни в залежь и т. д. Если в результате сукцессии возрождается через какое-то время та же климаксовая экосистема, что находилась на этом месте до разрушающего воздействия, сукцессия именуется демутационной. Если в результате сукцессии возникает климакс-

совая экосистема, отличная от бывшей здесь до разрушения, мы говорим о дисклимаксовой сукцессии. Если климакс в результате сукцессии не образуется (это бывает при гетеротрофных сукцессиях – разрушении мертвой древесины, утилизации трупов и помета животных), мы имеем дело с деструктивной сукцессией.

Экологическая сукцессия – закономерный, направленный процесс. В основе любой сукцессии лежит нарушение круговорота веществ в данной экосистеме. Из внешней среды изымаются определенные вещества и вносятся продукты метаболизма. Они настолько меняют со временем внешние условия, что данная экосистема в прежнем виде существовать уже не может. Но измененная среда оказывается благоприятной для других организмов, которые формируют новую экосистему. Последовательно сменяющие друг друга в процессе сукцессии экосистемы называются сериями. Климаксовая экосистема является заключительной серией сукцессии и далее, как говорилось выше, уже не меняется, в ней возможны лишь изменения типа флуктуаций.

Основные свойства экосистем, меняясь от серии к серии по направлению к климаксу, закономерно повторяются при любом типе сукцессий.

1. Первоначально простые линейные пищевые цепи первого типа (пастбищные, с зелеными растениями на первом трофическом уровне) превращаются в сложные, разветвленные пищевые сети, в которых все большую роль играют потребители детрита, соответственно, растет роль пищевых цепей второго типа (детритных, с мертвой органикой на первом трофическом уровне).

2. Экологические ниши все более суживаются, специализируются, размеры организмов растут, биологический круговорот усложняется.

3. Общее количество вещества (биомасса) и количество видов в экосистеме растет, увеличивается и биохимическое разнообразие.

4. Отношение валовой продукции сообщества к затратам на дыхание превышает единицу в молодых сериях и стремится к единице в климаксах.

5. Отношение валовой продукции к общей биомассе от серии к серии по направлению к климаксу снижается, т. е. одинаковая

биомасса в молодой экосистеме производит больше продукции, чем в климаксе.

6. Отношение биомассы к потоку энергии, проходящему через экосистему, увеличивается от серии к серии по направлению к климаксу.

Иными словами, наиболее продуктивны молодые экосистемы, а климаксы «работают на себя»: количество произведенной в них продукции на единицу биомассы почти равняется количеству продукции, потребляемой внутри данной климаксовой экосистемы.

Время сукцессий различно. Если труп животного превращается в минерализованные остатки в течение нескольких дней (недель), то погибшее дерево иногда разлагается несколько лет. Превращение озера в болото, в зависимости от величины озера, занимает десятки, сотни, а то и тысячи лет, вырубка или гарь восстанавливают первоначальный лесной покров за 80–150 лет. Смена околледниковых тундр на леса и степи в межледниковья Антропогена и после окончания последнего оледенения длилась тысячи лет. А смена мезозойских лесов из голосеменных и споровых на леса современного типа из покрытосеменных длилась несколько миллионов лет.

В настоящее время все большее значение приобретают сукцессии, связанные с деятельностью человека, целенаправленной или случайной, – антропогенные сукцессии. К ним можно отнести замену естественных степей Евразии, Северной и Южной Америки на агроценозы – пахотные земли и пастбища; пирогенные сукцессии, вызванные случайными или целенаправленными выжиганиями лесов: смену дубовых лесов Средиземноморья на сосновые, а их, в свою очередь, на жестколиственные кустарники и, наконец, пустоши с крайне редкой растительностью и т. п.

## **ГЛАВА 6. Экологические ниши, жизненные формы и биологическое разнообразие**

Так как конкуренция между видами тем сильнее, чем они ближе между собой, то если у двух видов одинаковые требования к условиям и ресурсам окружающей среды, один из них вытеснит другой



(принцип Гаузе). Но дело в том, что видов с абсолютно одинаковыми требованиями обычно в пределах одного местообитания не бывает. Всегда есть отличия. И если два очень близких вида живут рядом, но потребляют несколько различную пищу, они уже не будут конкурентами. В таких случаях говорят, что они занимают разные экологические ниши.

*Экологическая ниша* – совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида в сообществе (экосистеме) и его средообразующая деятельность; функциональная роль вида в его экосистеме. Термин был введен Дж. Гринэллом в 1914 г. и уточнен Ч. Элтоном в 1928 г.

В отличие от экологической ниши местообитание – это конкретная территория, на которой живет тот или иной вид (особь). Поясним сказанное примером. В одном лесу живут большой пестрый дятел (*Dreobates major*), мохноногий сыч (*Aegotius funereus*) и ястреб перепелятник (*Accipiter nisus*), занимая одно общее местообитание – группу деревьев в гуще леса. Но дятел питается насекомыми и (зимой) семенами хвойных деревьев, гнездится в дупле, которое он сам себе долбит, собирает пищу днем, на зиму не улетает, но иногда довольно далеко откочевывает от постоянного местообитания, не покидая при этом своей климатической зоны. Ястреб питается мелкими птицами, гнездится в кроне дерева, охотится днем, на зиму улетает на юг. Сыч питается мышевидными грызунами, охотится ночью, на зиму никуда не улетает и кочует мало, гнездится в дупле, выдолбленном дятлом (дятлы каждый год делают новое дупло, а старые занимают многие птицы, в том числе и сычи). Таким образом, у каждого из этих видов своя экологическая ниша. И они не пересекаются. Образно говоря, местообитание – это адрес, а экологическая ниша – профессия.

Наличие или отсутствие свободных экологических ниш играет огромную роль при вселении (случайном или в целях акклиматизации) нового вида в новое для него местообитание. Акклиматизация ондатры (*Ondatra zibetica*) в Западной Сибири прошла успешно, так как в нашей фауне не было млекопитающих, занимавших нишу ондатры (строящих хатки на сплавинах и питающихся там же цветковой водной растительностью). В то же время акклиматизация

в Евразии американской норки (*Mustela vison*) привела к вытеснению европейской норки (*M. lutreola*) – более мелкой и слабой, но занимавшей ту же экологическую нишу, в полном соответствии с принципом Гаузе. Два вида могут занимать одну экологическую нишу только в разных местообитаниях!

Часто одни и те же виды занимают разные экологические ниши в разных местообитаниях. Луговой клещ в северной лесостепи Западной Сибири предпочитает опушки колков и поляны, а в южной лесостепи – глубину колков. В тех местах, где обитают три вида пестрых дятлов – большой, средний (*D. medius*) и малый (*D. minor*) – первый кормится на стволах, второй – на крупных ветвях, а третий – в кронах, но если в каком-либо местообитании встречается только один из этих видов, он кормится на всем дереве. Там, где норка не встречается с выдрой (*Lutra lutra*), она ест и рыбу, и моллюсков, и раков, и лягушек. Но там, где есть выдра, норка почти не ест рыбу, а выдра не ест моллюсков и лягушек. Серая крыса (*Rattus norvegicus*) при совместном обитании с черной (*R. rattus*) вытесняет ее на чердаки, а сама занимает подвалы. Но там, где серой крысы нет, черная селится и на чердаках, и в подвалах. Следовательно, при совместном обитании близких видов экологические ниши суживаются, а при раздельном – расширяются.

Наиболее широки экологические ниши в местах, где мало видов и они по преимуществу эврибионты – в тундрах, высокогорьях. Наиболее узкие экологические ниши там, где видов много и большинство из них стенобионтны – в тропических лесах, на коралловых рифах.

В настоящее время на земле обитает около трех миллионов видов различных живых существ (табл. 2), количество же экологических ниш неизмеримо меньше.

Поэтому большое число видов должно укладываться в сравнительно небольшое количество жизненных форм. Причем сходные жизненные формы могут объединять виды, далеко не родственные друг другу и обитающие в весьма отдаленных друг от друга местообитаниях. По образному выражению Ф. Дарлингтона, на юге Африки, Австралии и Южной Америки млекопитающие объедают кусты, но и кусты, и млекопитающие на этих континентах разные.

Таблица 2

**Количество видов живых организмов в разных таксонах**

<i>Таксон</i>	<i>Кол-во видов, тыс.</i>
Прокариоты	5–10
Грибы и слизевики	80–100
Водоросли	40
Мохообразные	26
Лишайники	20
Споровые (хвощи, папоротники, плауны)	15
Голосеменные	0,8
Покрытосеменные	350–400
Простейшие	27–40
Губки	5
Кишечнополостные и гребневники	9
Плоские черви	16
Круглые черви и близкие к ним типы	80
Моллюски	130
Кольчатые черви	17
Членистоногие без насекомых	300
Насекомые	1500–2000
Иглокожие	6,5
Прочие беспозвоночные	4
Низшие хордовые	1,7
Рыбы и круглоротые	21
Амфибии	2,5
Рептилии	6,3
Птицы	9,6
Млекопитающие	4,5
<b>ИТОГО</b>	<b>2531–3118</b>

Классификация жизненных форм растений предложена К. Раункиером. За основу им взято положение ростовых почек и способы их защиты.

1 тип. Фанерофиты. Ростовые почки находятся на высоте более 50 см над землей и ничем не защищены. Здесь выделяются классы: деревья, кустарники, стеблевые суккуленты, лианы и эпифиты. В каждом из классов выделяются более детальные подразделения.

Например, деревья подразделяются на деревья с обычной кроной, пирамидальной кроной (ели, пихты и пр.) и с пальмовидной кроной.

2 тип. Хамефиты. Ростовые почки находятся на высоте ниже 50 см над землей и тоже ничем не защищены. Выделяются классы кустарничков (брусника, клюква и пр.) и стелющихся (карликовая березка, кедровый стланик). При неблагоприятных условиях ростовые почки защищены снегом или растительным опадом.

3 тип. Гемикриптофиты. Ростовая почка находится на уровне почвы и защищена частями самого растения: прикорневой розеткой листьев, чешуйками, неотпавшими прошлогодними листьями и пр.). Многолетние травы.

4 тип. Криптофиты. Ростовая почка находится в подземных частях растения – в корневищах, клубнях, луковицах. Подразделяется на классы геофитов (почки под землей), гидрофитов (почки под водой) и гелофитов (почки в иле или болотистом грунте).

5 тип. Терофиты. Однолетние растения, у которых в неблагоприятный период растение погибает, а сохраняются до следующего сезона вегетации лишь семена (большинство злаков и другие однолетники).

В отношении животных такой четкой классификации не разработано. Д. Н. Кашкаров предложил классификацию жизненных форм животных на основании способов передвижения и типа среды обитания.

1 тип. Плавающие, или водные. Делятся на классы: чисто водные (планктон, нектон и бентос) и полуводные (плавающие не ныряющие – утки, гуси; плавающие ныряющие – гагары, пингины; и собирающие в воде корм – цапли, кулики).

2 тип. Роющие. Делятся на классы: абсолютные землерои (дождевые черви, кроты (*Talpa sp.*) и относительные землерои (личинки многих насекомых, имаго которых живут не в земле, например: майских жуков (*Melolontha sp.*), цикад).

3 тип. Наземные. Делятся на классы: не делающие нор (бегающие – копытные, хищные, страусы; прыгающие – кенгуру; ползающие – змеи), делающие норы (бегающие – суслики, *Spermophilus sp.*, полевки; прыгающие – тушканчики, долгоноги; ползающие – некоторые змеи и безногие ящерицы) и скалолазы (некоторые ящерицы и птицы).

4 тип. Древесные. Делятся на классы: не сходящие с деревьев (обитатели крон – обезьяны, ленивцы; обитатели дупел – различные членистоногие, некоторые рептилии; ствололазы – различные членистоногие) и сходящие с деревьев (некоторые обезьяны, белки, куньи).

5 тип. Воздушные. Делятся на классы: добывающие пищу в воздухе (стрижи, ласточки, летучие мыши, стрекозы) и высматривающие пищу с воздуха (большинство птиц и насекомых).

Эта классификация не получила всеобщего признания, так как зачастую трудно найти в ней место какому-либо виду. Так, суслик отнесен к бегающим делающим норы, но его можно отнести и к относительным землероям. Чайку можно относить к воздушным, высматривающим пищу с воздуха, но можно отнести и к полуводным, плавающим и не ныряющим, и многие другие.

В настоящее время существуют многочисленные классификации жизненных форм животных отдельных систематических категорий – рыб, птиц, насекомых, и даже по более мелким таксонам – грызунов, прямокрылых и пр.

К сходным жизненным формам зачастую относятся виды, далеко отстоящие друг от друга по систематическому положению. Скот и камбала относятся к одной жизненной форме, но скот – хрящевая рыба, а камбала – костистая. Тушканчик и кенгуру также представляют сходную жизненную форму, но кенгуру – сумчатое, а тушканчик – плацентарное млекопитающее. Сходные жизненные формы могут объединять даже представителей разных классов (дельфин – млекопитающее и акула – хрящевая рыба) и даже типов (крот – хордовое, медведка (*Gryllotalpa sp.*) – членистоногое).

Жизненная форма не всегда совпадает с экологической нишей – овца (*Ovis ammon*) и кенгуру относятся к разным жизненным формам, но занимают одну экологическую нишу (почему овца и вытесняет кенгуру из его местообитаний). В этом случае говорят, что виды относятся к одной гильдии, в приведенном примере – к гильдии травоядных открытых пространств.

В любой экосистеме имеются разнообразные жизненные формы. В совокупности они максимально используют ее ресурсы. В этом отношении сходны даже такие различные экосистемы, как

тундра и тропический лес: в том и в другом есть столько жизненных форм, чтобы заполнить все экологические ниши (другое дело, что количество ниш несоизмеримо).

Среди степных грызунов мы встречаем роющих неглубокие норы и питающихся зелеными частями растений (полевки), роющих глубокие норы и питающиеся преимущественно семенами (суслики), роющих подземные галереи и питающиеся подземными частями растений (слепыши, *Spalax sp.*; цокоры, *Myospalax sp.*), прыгающих (тушканчики), лазающих в высоких травах (мышь малютка, *Micromys minutus*). В тундре же мы видим только леммингов, занимающих очень широкую экологическую нишу, да некоторых полевок (*Microtus sp.*), занимающих весьма специфические местообитание, чаще всего поймы рек. Чем богаче ресурсами экосистема, чем больше в ней экологических ниш, тем больше жизненных форм она содержит.

При изменении условий, при появлении новых экологических ниш или освобождении уже имеющихся, естественный отбор создает новые формы, стремящиеся занять освободившиеся или вновь возникшие ниши. Это творческая, формообразующая роль отбора. Если же природные условия стабильны, долгое время не меняются, все экологические ниши заполнены, то отбор отсекает все отклонения от средней нормы, возникающие в результате мутаций. Это стабилизирующая роль отбора. В итоге и виды, и биоценозы находятся в динамическом равновесии с окружающей средой, в состоянии гомеостаза. Это характерно в первую очередь для климаксовых биоценозов

В настоящее время на Земле трудно найти какое-либо сообщество, имеющее незаполненные экологические ниши. Некоторое исключение составляют океанические острова, особенно те из них, которые возникли сравнительно недавно (вулканические острова, коралловые атоллы). Заселяемые в известной степени случайно, они какое-то время имеют незаполненные ниши, но именно наличие таких ниш стимулирует процесс видообразования: занятие свободной ниши, изначальное приспособление к непривычной нише влечет за собой его изменения – сначала экологические, потом морфофизиологические и наконец – закрепление новых признаков на генетическом уровне – образование нового вида.

Следует различать понятия видового богатства (количество видов в данном местообитании) и видового разнообразия (видовое богатство + выравненность сообщества). Различают следующие уровни видового богатства (разнообразия):

$\alpha$ -разнообразии. Разнообразие видов в стандартной выборке внутри одного сообщества или местообитания (локальный уровень);

$\beta$ -разнообразии. Разнообразие видов в сообществе по градиентам факторов среды в пределах ландшафта (ландшафтный уровень);

$\gamma$ -разнообразии. Разнообразие видов в пределах крупных регионов (биомов, биохоров, биогеографических областей, подобластей, провинций), в соответствии с дифференциацией условий по широтному и высотному градиентам и градиенту «океан – суша» (макроуровень).

Между биологическим разнообразием разных трофических уровней существует зависимость «разнообразие порождает разнообразие». При увеличении видового разнообразия на первом трофическом уровне оно растёт и на втором, за вторым – на третьем и т. д.

## ЧАСТЬ ВТОРАЯ

---

### Основные принципы и положения биогеографии

#### ГЛАВА 1. Понятие об ареале. Пути расселения живых организмов и преграды к расселению

*Ареалом* называется часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах которой распространен и проходит полный цикл своего развития данный таксон (вид, род, семейство и пр.) или какой-либо тип сообщества.

Ареал – столь же неотъемлемая часть характеристики какого-либо таксона, как и его морфологические, физиологические и экологические особенности. Пространство, на котором происходит становление вида, называется первичным ареалом. Сформировавшийся здесь ареал может затем расширяться в результате расселения или уменьшаться вследствие вымирания (или уничтожения) вида на части заселенного им пространства.

Ареал называется сплошным, если вид встречается на всех подходящих для него местообитаниях в пределах ареала (рис. 13). Выделяется зона оптимума, где имеются наиболее благоприятные условия для обитания вида и, следовательно, наибольшая площадь подходящих местообитаний, и наиболее высокая и стабильная численность, и зона пессимума – где условия обитания в целом неблагоприятны, но имеются отдельные участки с благоприятными условиями. Обычно это окраинные части сплошного ареала, здесь мы находим лишь отдельные ограниченные популяции, образующие как бы кружевную оборку вокруг сплошь заселенной зоны оптимума. Поэтому такую часть ареала иногда называют «кружево ареала» (рис. 14). Иногда участки с благоприятными условиями могут оказаться на довольно заметном расстоянии от основного ареала, и в них могут оказаться случайно попавшие сюда отдельные особи,



давшие затем начало ограниченной изолированной популяции. Всю совокупность таких участков называют зоной выноса ареала. Так, для таежного клеща (*Ixodes persulcatus*) – переносчика вируса клещевого энцефалита – сплошной ареал захватывает лесную зону Евразии, «кружево ареала» – лесостепь, а зоной выноса служат островные леса, далеко внедряющиеся в степную зону вдоль крупных рек.

Если ареал вида распадается на несколько разобщенных территорий, настолько удаленных друг от друга, что занос семян (спор) растений или миграции животных с одной территории на другую невозможны, его называют прерывистым, или дизъюнктивным. Так, голубая сорока (*Cyanopica cyana*) имеет ареал, разорванный на две части: она обитает на Пиренейском полуострове, а также в Забайкалье, на Дальнем Востоке, в Китае, Корее и Японии (рис. 15). Остаточные, очень ограниченные ареалы древних таксонов, некогда занимавших обширные территории, называются реликтовыми. Так, ареал класса гинговых (голосеменные) в Мезозое занимал почти всю площадь суши в северном полушарии, а теперь же в диком виде лишь один вид гинкго, двулопастный (*Gingo biloba*), встречается на небольшой территории в Восточном Китае в виде примеси к лесообразующим хвойным и широколиственным субтропическим деревьям.

Ареалы различаются также по величине: от наиболее обширных по площади, свойственных космополитам (ареал кашалота (*Physeter catodon*) занимает практически весь Мировой океан кроме приполярных областей; ареал домового мыши (*Mus musculus*) занимает почти всю сушу земного шара, за исключением некоторых уединенных островков, и т. д.), до незначительных, характерных для эндемиков и реликтов (ареал варана с острова Комодо (*Varanus komodensis*) занимает, кроме Комодо, два небольших островка Ринджа и Флорес; вельвичия (*Welwitschia mirabilis*) произрастает только в пустыне Намиб; розовый голубь (*Columba mayeri*) гнездится только в одной из лесных долин острова Маврикий; рыбы голомянки (*Gomephorus sp.*) встречаются только в оз. Байкал и т. д.). В зависимости от занимаемой территории, говорят о субтропическом, пантропическом, циркулярном, бореальном и т. п. характере ареала.

Ареалы многих видов растений и животных претерпевают все возрастающие изменения под влиянием деятельности человека. Сведение лесов, распашка степей, осушение болот ведет к исчезновению стадий обитания большого числа видов и, следовательно, к сокращению соответствующих ареалов. В отношении промысловых животных сокращение ареала и превращение его из сплошного в мозаичный связано с интенсификацией промысла. Одновременно изменение местообитаний может привести к вселению в них ранее не обитавших здесь видов с соседних территорий, и вызвать таким образом расширение их ареалов. Наконец, расширение ареалов многих видов синантропов прямо связано с намеренным или случайным завозом их человеком в места, где они ранее не обитали: распространение по всему свету домового воробья (*Passer domesticus*), домового мыши и серой крысы, таких растений, как подорожник (*Plantago sp.*), крапива (*Urtica dioica*) и т. п.\*

Объяснение характера современных ареалов живых организмов и образованных ими экосистем часто определяется наличием связей и разрывов между континентами в процессе дрейфа континентальных плит, возникновением и исчезновением межконтинентальных мостов на местах мелководий и цепей островов при изменении уровня Мирового океана.

Теории мостов ранее отдавалось большее предпочтение, сходство распространения животных и растений на удаленных друг от друга современных материках объясняли существованием в прошлом между ними затонувших впоследствии континентов (Атлантиды, Лемурии, Берингии, Арктиды и пр.). В настоящее время геологическими данными подтверждено существование лишь Берингии. Известно также, что континентальный мост возникал между обеими Америками в периоды наибольшего обмеления Мирового океана, в частности, при оледенениях Антропогена, когда большинство Карибских островов соединялись между собой и с континентами. Материковый мост соединял в то же время Зонд-

---

\* Подорожник был занесен в Америку европейскими колонизаторами, и первоначально произрастал вблизи их поселений и дорог; поэтому индейцы метко называли его «следом белого человека».

ские острова с юго-восточной Азией, но Австралия оставалась изолированной (рис. 16).

В настоящее время большая часть сходства или различия флор и фаун отдельных континентов удовлетворительно объясняется дрейфом литосферных плит.

Наличие или отсутствие преград к распространению того или иного вида растений или животных играет существенную роль в распределении различных экосистем на земном шаре.

Преграды делятся на биологические, связанные с характером биоты, и физические. Последние, в свою очередь, делятся на климатические (в первую очередь температурный и влажностный режим, а также характер освещенности) и механические (горы, моря, реки и пр.).

Биологической преградой может быть отсутствие кормового растения для монофага. Так, в Ферганской долине не растет песчаная акация (*Ammodendron conolli*), и кормящийся на ней жук нарывник (*Mylabris elegantissimus*), распространенный по всей Средней Азии, в Фергане не встречается. То же для монофагов – хищников и паразитов. Иксодовый клещ (*Ixodes lividus*), паразит береговой ласточки (*Riparia riparia*), в Евразии встречается по берегам рек там, где есть колонии этих птиц, а в громадных областях замкнутого стока, где нет рек с обрывистыми берегами, он лишь изредка встречается там, где ласточки устраивают свои гнезда в заброшенных песчаных карьерах.

Биологической преградой является отсутствие соответствующей экосистемы: для лесной куницы (*Martes martes*), белки (*Sciurus vulgaris*), дятлов такими преградами являются большие площади безлесных пространств.

Наконец, биологической преградой может быть близкий вид – конкурент, занимающий ту же экологическую нишу. На юге Европейской России и в Украине ареалы сусликов крапчатого (*S. suslicus*) и серого (*S. citellus*) разделены довольно четкой границей, хотя никаких естественных преград здесь нет.

Важнейшими климатическими преградами являются: отсутствие необходимой суммы эффективных температур для развития того или иного вида растения или животного, изотерма максимальной

или минимальной температуры, которую способен пережить данный вид, сумма осадков или определенная влажность воздуха и т. п. Так, ареал бука европейского (*Fagus sylvatica*) ограничен изотермой среднеянварских температур  $-2^{\circ}\text{C}$ , ареал европейской косули (*Capreolus capreolus*) – глубиной снегового покрова более 50 см, ареал рифообразующих кораллов – минимальной соленостью морской воды в 30 ‰ и минимальной температурой ее  $+20^{\circ}\text{C}$  и т. д.

Механические преграды играют особую роль для растений, так как они лишены возможности активно мигрировать. Дальше всех могут распространяться растения, семена которых разносятся морскими течениями (кокосовая пальма (*Cocos nucifera*), заселила все острова и все континентальные побережья тропической зоны), по течению рек, на лапках водоплавающих птиц, а цисты пресноводных одноклеточных водорослей – еще и ветром, с пылью, поднимаемой летом с обсохших берегов озер. Поэтому пресноводные одноклеточные растения и простейшие, а также коловратки, некоторые нематоды, мелкие ракообразные широко распространены на громадные расстояния, хотя пресноводные водоемы, особенно бессточные озера, довольно хорошо изолированы друг от друга. Далеко распространяются семена растений, имеющие приспособления для переноса ветром, переносимые на перьях птиц или в их желудках (выходящие наружу с пометом), несколько хуже – переносимые на шерсти и в помете млекопитающих.

Большинство животных активно передвигаются, а многие виды регулярно мигрируют на очень большие расстояния. Особенно широко распространены морские животные, как свободноплавающие, так и сидячие, поскольку многие из них имеют свободноплавающие личинки. Это обусловлено как территориальной общностью Мирового океана, так и его большой экологической однородностью.

Для морских животных непреодолима суша плюс климатические преграды. Литоральная фауна восточного и западного побережий Африки разделены холодным Бенгельским течением на юге и Суэцким перешейком на севере. Но с прорывом Суэцкого канала отмечается проникновение части обитателей Красного моря в Средиземное и обратно.

Для пресноводных организмов преградами служат суша и море, а также водопады и пороги. Часто в двух реках, впадающих в море вблизи друг от друга, фауна и флора сильно отличаются. Так, мелкая рыбка европейская евдошка (*Umbra krameri*) обитает в бассейне Дуная, в низовьях Прута и Днестра, но в Днепре ее нет. Это связано с тем, что сравнительно недавно Дунай и Днестр имели общее устье, а устье Днепра издавна отделено от них морем.

Но есть очень четкая закономерность: чем крупнее барьер, тем меньше видов его преодолевают. Причем для растений одинаково непреодолимы как механические преграды (горы для равнинных форм и равнины для горных, моря для сухопутных, суша для водных), так и климатические (пустыня для влаголюбивых видов, леса для ксерофитов). Животные способны откочевывать из тех мест, где климат для них становится неблагоприятным, и тут наибольшее значение приобретают механические преграды. Наиболее существенны из них для сухопутных животных моря и реки. 400 км Мозамбикского пролива совершенно отрезали Мадагаскар от африканской фауны, в то же время 31 км Занзибарского пролива преодолимы для бегемотов (*Hippopotamus amphibius*) и слонов (*Loxodonta africana*). Река – чисто механическое препятствие, климат на обоих ее берегах одинаков, и преградами они являются в основном там, где они не замерзают зимой. На севере они являются преградой для тех видов, которые впадают на зиму в спячку и не переходят рек по льду.

Горы – в основном климатическая преграда, так как климат высокогорий непреодолим для равнинных видов. Фауна северо-восточной Суматры ближе к фауне Малаккского полуострова, чем к фауне юго-западной Суматры: горный хребет в центре острова более действенная преграда, чем Малаккский пролив. Широтные хребты сильнее препятствуют расселению, чем меридиональные. Гибель многих теплолюбивых видов в ледниковые периоды в Евразии произошла потому, что отступая под напором ледника, они упирались в преграду Пиренеи – Альпы – Карпаты – Кавказ – горы Средней Азии – Алтай и Саяны. В то же время в Северной Америке меридиональное расположение горных хребтов (Скалистые горы и Аппалачи) не мешало отступлению теплолюбивых форм на юг

и последующему их возвращению при потеплении. Поэтому в умеренном поясе Северной Америки больше субтропических и даже тропических по происхождению видов, чем в Евразии: опоссум (*Didelphus marsupialis*), колибри (*Archilochus colubris*) и др., тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*) и др.

По меридиональным хребтам многие северные виды проникают далеко на юг, поднимаясь все выше и выше в горы. Например, пушица (*Eriophorum sp.*), карликовая березка (*Betula nana*), северный олень, тундренная куропатка (*Lagopus mutus*) встречаются в горах Восточной Сибири. В то же время широтные хребты способствуют расселению чисто горных форм: горные бараны (*Ovis sp.*) и козлы (*Capra sp.*), улары (*Tetraogallus sp.*), кеклики (*Alectoris kakelik*), некоторые хищные птицы.

Особенно велико значение горной цепи как преграды, если она опирается в два моря, как Кавказ между Черным и Каспийским морями: фауна и флора Закавказья резко отличается от фауны и флоры северного Кавказа, они более термофильны и ксерофильны.

Важнейшей преградой для многих видов растений и животных является пустыня. Южноафриканская Капская область, отделенная от основной Африки пустынями Намиб и Калахари настолько резко отличается по характеру растительности, что ее выделяют в особое флористическое царство. В то же время животные, несколько лучше способные преодолевать пустыни, во многом сходны с живущими севернее этих пустынь, так что зоологи выделяют эту территорию лишь как подобласть.

Преградой является и время, особенно для малоподвижных форм, неохотно покидающих свои излюбленные местообитания. Серошекая поганка (*Podiceps griseigena*) заселяет Сибирь с двух сторон – из Европы и из Северной Америки. Она есть в Западной Сибири и на Дальнем Востоке, но в восточной Сибири ее нет, туда она просто еще не дошла. Разрыв между основным ареалом енотовидной собаки (*Nyctereites procyonoides*) на Дальнем Востоке и местами ее расселения в Европе сокращается: она самопроизвольно мигрирует на восток и на территории Омской области перешла реку Иртыш. Со временем высока вероятность образования сплошного ареала этого зверя по всей умеренной зоне Евразии.

Преграды непостоянны и могут уничтожаться и возникать. При этом надо иметь в виду, что преграды и соединения, существовавшие в прошлом, осуществляют свое влияние и сейчас. Фауна Британских островов абсолютно идентична континентальной Европе, потому что пролив Ла-Манш образовался уже в послеледниковое время, и наличие этой современной преграды не успело еще сказаться на современном распространении соответствующих видов растений и животных. В то же время сходная фауна некоторых грызунов на восточном и западном берегах Волги объясняется тем, что раньше русло Волги отклонялось к западу, после же поворота к востоку оно отрезало часть территорий, занятых этими зверьками, и разделило прежде единую территорию на две.

Изменение преград происходит и при воздействии человека. После прорытия Суэцкого канала 38 из 45 средиземноморских видов двустворчатых моллюсков проникли через него в Красное море, а 40 из 60 красноморских видов проникли в Средиземное. Но для кораллов канал – преграда: на илистом дне они не селятся, к тому же канал постоянно прочищается землечерпалками.

## **ГЛАВА 2. Биогеографическое районирование**

Наличие крупных преград или, наоборот, крупных соединений способствует обособлению биогеографических царств – наиболее крупных подразделений биосферы, имеющих общее происхождение, наличие наиболее характерных видов-индикаторов и резко отличающихся от соседних с ними других биогеографических царств. На следующих примерах можно показать, как формировались биоты этих царств.

Австралия отделилась от других материковых плит Гондваны около 60 миллионов лет назад и по ряду причин не имела на своей территории плацентарных млекопитающих (кроме летучих мышей и тюленей и морских коров на побережьях). Поэтому эволюция сумчатых шла здесь без пресса со стороны сильных конкурентов и привела к исключительному разнообразию жизненных форм, заполнивших все экологические ниши и давших жизненные формы,

конвергентно сходные с аналогичными жизненными формами плацентарных. На других же континентах сумчатые подвергались сильному давлению со стороны более конкурентоспособных плацентарных. Есть теория, что сумчатые возникли в Гондване, а плацентарные – в Лавразии. Подтверждение тому мы видим в богатой фауне ископаемых сумчатых в Южной Америке, где произошло своеобразное «разделение труда»: плацентарные были в основном фитофагами, а сумчатые – хищниками. После соединения обеих Америк континентальным мостом сумчатые хищники не выдержали конкуренции со стороны более жизнеспособных плацентарных хищников и вымерли. Сейчас в Южной Америке есть несколько видов мелких насекомоядных сумчатых, а в Северной Америке – один вид – опоссум, явно проникший сюда с юга. В Евразии нет современных сумчатых, а ископаемые представлены немногочисленными примитивными многорезцовыми, которые, вероятно, проникли сюда еще в Мезозое, но не выдержали конкуренции с бурно развивающимися плацентарными.

Неоднократные соединения Евразии с Северной Америкой через Берингию приводили к частому обмену мигрантами и к высокой общности населения этих двух континентов. Было минимум три соединения. Первое происходило в ту эпоху, когда Берингия была занята субтропическими лесами и степями (саваннами). Поэтому давно отделившиеся от общих предков виды, населяющие субтропики и степи обоих континентов, длительное время эволюционировали самостоятельно и различаются существенно (на уровне родов и семейств).

Второе соединение происходило в период развития в Берингии таежных и, возможно, в ее южной части хвойно-широколиственных лесов. Обитатели этих лесов разделились сравнительно недавно, поэтому их эволюционное расхождение не так велико – на уровне близких видов одного рода, сохранилось также много общих видов, но часто представленных разными подвидами.

Третье соединение происходило в период, когда Берингия была покрыта тундрой или тундростепью. Возможно, это было уже не материковое соединение, а ледник, покрытый сверху лессовыми надувами, на которых и формировался растительный покров. Тун-



дровые обитатели разделились совсем недавно, поэтому здесь обитают в основном одни и те же виды, иногда разные подвиды одного вида, реже близкие виды одного рода.

Длительная изоляция между Северной и Южной Америкой привела к тому, что здесь крайне мало общих видов, которые появились в основном за счет миграций уже в Голоцене. Панамский перешеек не очень способствует миграциям, так как за ним находится непреодолимая для многих видов полоса пустынь. Больше мигрантов в обе стороны проникали через Карибский мост, существовавший в эпоху наибольшего оледенения и в связи с этим обмелением морей. Поэтому, например, флора Флориды имеет больше сходства с флорой Южной Америки, чем флора Северной и Центральной Мексики.

Раннее разделение Южной Америки от Африки вызвало несходство их современных биот, несмотря на сходство климатов. В то же время соединение Африки с Южной Азией, более влажный, чем теперь, климат в зоне соединения и отсутствие рифтовых разломов (нынешние Красное море и Персидский залив) способствовали интенсивному обмену флорой и фауной между ними. Возникновение упомянутых рифтов и опустынивание Северной Африки, Аравии и части Ближнего Востока привело к разделу этих биот, но, так как это произошло в сравнительно недавнее время, биоты их еще имеют много общего. Отрезанные от тропиков пустынями Северная Африка и Ближний Восток подверглись сильному влиянию биоты субтропического пояса Евразии, представители которой вытеснили остатки тропических растений и животных. Этому способствовало то, что во время наиболее сильных оледенений существовал континентальный мост от Апеннинского полуострова через Сицилию и Мальту и отсутствовал Гибралтарский пролив.

В настоящее время существует некоторая разница в выделении флористических и фаунистических царств, что затрудняет создание общеупотребительной системы объединенных биогеографических царств.

Ботаники выделяют шесть флористических царств, подразделяемых на ряд областей (по А. Л. Тахтаджяну) (рис. 17).

1. Голарктическое царство. Занимает большую часть Евразии, кроме самого юга и юго-востока, почти всю Северную Америку,

кроме самого юга Мексики и Флориды. Делится на области: Циркумбореальную (зоны тундры, лесотундры, вся лесная и степная зоны Евразии, тундра, лесотундра и тайга Северной Америки); Восточноазиатскую (хвойно-широколиственные леса и субтропики Японии, Кореи, Восточного Китая, Российское Приморье и Сахалин); Аппалачско-североамериканскую (от Атлантического океана до Скалистых гор и от Великих Озер до Мексиканского залива); область Скалистых гор; Макаронрезийскую (Канарские, Азорские о-ва и о. Мадейра); Средиземноморскую; Ирано-Туранскую (от Ливанских гор, Закавказья, среднеазиатских пустынь и гор до Гоби и Тибета включительно); Мадреанскую (пустыни и субтропики юго-запада США и большей части Мексики).

2. Палеотропическое царство. Занимает большую часть Африки к югу от Сахары (кроме самого юга), Мадагаскар, южную и юго-восточную Азию, Зондские и Филиппинские острова и большую часть островов Тихого океана, включая Гавайские. Делится на области: Гвинео-Конголезскую (побережье Гвинейского залива и бассейн р. Конго); Судано-Замбезийскую (почти вся Африка, кроме Гвинео-Конголезской области, Сахары и крайнего юга); Карру-Намибийскую (крайний юго-запад Африки), острова Св. Елены и Вознесения в Атлантическом океане; Мадагаскарскую (о. Мадагаскар с прилегающими островами); Индийскую (п-ов Индостан); Индокитайскую (п-ов Индокитай, южный Китай и северная часть Малаккского п-ва); Малезийскую (южная часть Малаккского п-ва, острова Филиппинские и Зондские, включая Новую Гвинею с прилегающими островами); Фиджийскую (о-ва Фиджи и прилегающие); Гавайскую (Гавайские о-ва); Полинезийскую (острова между Фиджи и Гавайскими); Новокаледонскую (о. Новая Каледония и прилегающие).

3. Неотропическое царство. Занимает Флориду, Панамский перешеек, острова Карибского моря и Южную Америку на юг до устья Ла-Платы. Делится на области: Карибскую (острова Карибского моря, Панамский перешеек, Флорида и крайний северо-запад Южной Америки); Амазонскую (большая часть бассейнов Амазонки и Ориноко); Гвианского нагорья (небольшой участок к северо-западу от Амазонской области); Бразильскую (к югу от Амазонской

области до устья Ла-Платы и до побережья Атлантического океана); Андийскую (горы Анды от Панамского перешейка и немного южнее южного тропика).

4. Капское царство. Самый юг Африки, между Драконовыми горами и океаном).

5. Австралийское царство. Континент Австралии и остров Тасмания. Делится на области: Северо-Восточную (северное и восточное побережья Австралии и о. Тасмания); Юго-Западную (крайний юго-запад континента); Центральную (большая часть Австралии, центр континента).

6. Голантарктическое царство. Делится на области: островов Хуан-Фернандес (упомянутые острова); Чилийско-Патагонскую (Южная Америка к югу от устья Ла-Платы); Новозеландскую (Новая Зеландия); Субантарктических островов (мелкие острова вблизи Антарктиды и небольшие участки на периферии самого континента).

Зоологи также выделяют шесть зоогеографических царств (по В. Г. Гептнеру, рис. 18).

1. Голарктическое царство. Включает всю Северную Америку (с Флоридой), всю Евразию кроме крайнего юга и юго-востока и север Африки. Делится на области: Арктическую (тундры и лесотундры обоих континентов и острова Северного Ледовитого океана); Канадскую (большая часть Северной Америки кроме южной части континента), Европейско-Сибирскую (лесная и степная зоны Евразии); Средиземноморскую (побережье Средиземного моря, Сахара, Аравия, Кавказ, Ближний и Средний Восток до гор Средней Азии, на восток до Индии); Центральноазиатскую (пустыни и горы Средней Азии, Гоби и Тибет); Маньчжурско-Китайскую (Япония, Корея, Восточный Китай, российское Приморье, Сахалин); Сонорскую (южная часть Северной Америки).

2. Неотропическое царство. Острова Карибского моря, Панамский перешеек и вся Южная Америка. Делится на области: Центральноамериканскую (Панамский перешеек); Антильскую (острова Карибского моря); Бразильскую (северная часть материка, бассейны Амазонки и Ориноко, до Атлантического океана, на юг до устья Ла-Платы); Чилийскую (Анды и южная часть континента, к югу от устья Ла-Платы).

3. Эфиопское царство. Африка к югу от Сахары и Мадагаскар. Делится на области: Восточноафриканскую (побережье Гвинейского залива и бассейн р. Конго); Западноафриканскую (остальная часть Африки кроме юга); Южноафриканскую (юг континента); Мадагаскарскую (Мадагаскар).

4. Восточное (Ориентальное; Индо-Малайское) царство. Индостан и Индокитай, Филиппинские и Зондские острова (до Новой Гвинеи). Делится на области: Индийскую (полуостров Индостан и Цейлон) и Индомалайскую (Индокитай, южный Китай, Филиппинские и Зондские острова до Новой Гвинеи).

5. Австралазийское царство. Включает Австралию и все острова Тихого океана вплоть до Гавайских. Делится на области: Австралийскую (вся Австралия кроме самого севера); Папуасскую (север Австралии и Новая Гвинея с прилегающими островами); Новозеландскую (Новая Зеландия); Полинезийскую (острова в Тихом океане, кроме Гавайских); Гавайскую (Гавайские острова)

6. Антарктическое царство. Мелкие острова вблизи Антарктиды и участки на побережье континента.

Иногда Голарктическое царство делят на два подцарства: Неарктику (Северная Америка) и Палеарктику (Евразия). Также иногда выделяют лишь четыре царства: Арктогею (Голарктическое царство), Неогею (Неотропическое царство), Палеогею (Эфиопское и Восточное царства, которые делят на три области: Эфиопскую, Мадагаскарскую и Восточную), Нотогею (Австралазийское царство). Антарктическая область не входит по этой классификации, ни в одно из царств.

Из вышеизложенного видно, что довольно трудно совместить зоогеографическое и флористическое районирование в единое биогеографическое. По В. В. Второву и Н. Н. Дроздову (2001), выделяется восемь биогеографических царств: Голарктическое, Неотропическое, Эфиопское, Восточное, Австралийское, Антарктическое, Мадагаскарское и Капское. В основном принято зоогеографическое деление, только в последнем случае приоритет отдан флористическому (рис. 19).

Биогеографическое разделение Мирового океана не столь четко. Ботаники выделяют здесь три царства: Бореальное (к северу от

северного тропика), Тропическое (от северного тропика до южного) и Южное (к югу от южного тропика). Зоологи выделяют пять царств: Арктическое, Атлантическое, Тихоокеанское, Тропическое (Индийский океан и тропические зоны Тихого и Атлантического океанов) и Антарктическое (южные части всех трех океанов).

С. М. Абдурахманов с соавторами (2009) выделяют следующие биогеографические царства (области) Мирового океана: Арктическое, Бореально-Тихоокеанское, Бореально-Атлантическое, Тропическо-Тихоокеанское, Тропическо-Атлантическое, Субантарктическое, Антарктическое.

## **ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ**

---

### **Экосистемы суши**

#### **ГЛАВА 1. Экосистемы тундры и лесотундры. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в тундре**

Ландшафтно-географическая зона тундры характеризуется наиболее простым строением основных экосистем, бедным видовым составом живых организмов, простотой и неустойчивостью биоценологических связей, малой биомассой и низкой продуктивностью.

Тундра занимает материковый север Евразии и Северной Америки, а также острова Северного Ледовитого океана (рис. 20). Наиболее северные острова заняты арктическими пустынями. На южной границе тундры располагается переходный биом – лесотундра. Равнинные тундровые экосистемы, соприкасаясь с горами, непосредственно переходят в горно-тундровые, которые проникают далеко на юг вглубь Скандинавии, Полярного Урала, гор Восточной Сибири, Аляски и относятся уже к другому типу экосистем – к горным.

Рельеф тундровой зоны однообразен. Здесь нет сколько-нибудь высоких гор, но снеговая линия лежит очень низко. Так, горная страна Бырранга на Таймыре имеет наибольшую высоту 1146 м, но уже на высоте 800 м начинаются вечные снега, имеются постоянные ледники, а от одного из них, опускающегося в озеро Таймыр, регулярно откалываются и плывут по озеру айсберги.

Речные долины в тундрах – это в основном низовья очень крупных рек, текущих с юга (Печора, Обь, Енисей, Лена в Евразии, Макензи, Коппермайн в Северной Америке). Поймы этих рек имеют

очень большую ширину и много мелей и островов, так как в низовьях преобладают аккумулятивные процессы. Если устья рек находятся в низменных берегах, образуются широкие дельты (Лена). В более возвышенных берегах устья рек образуют сравнительно узкие и длинные заливы, глубоко врезающиеся в материк – губы (Обско-Тазовская и Енисейская), а небольшие реки в гористых берегах образуют очень глубокие и сравнительно узкие заливы – фьорды (в Скандинавии).

Между долин крупных рек располагаются волнистые равнины с многочисленными озерами. Крупные озера – в основном реликты отступающих ледников, котловины, заполненные талыми водами последних (оз. Таймыр), мелкие озера – в основном термокарстовые воронки, заполненные снеговой водой. Вблизи крупных рек располагаются соры – временные и постоянные озера, образовавшиеся путем подпруживания вод притоков водами главной реки.

Климат суровый. Зима продолжительная, морозная (средняя температура января  $-20 \dots -30$  °С), длится 7–9 месяцев, абсолютные минимумы температуры ниже  $-50$  °С. Короткое лето со средней температурой самого теплого месяца – июля – не более  $+10$  °С, причем даже в июле возможны заморозки и снегопады, но возможны и кратковременные повышения температуры до  $+30$  °С. Сильные ветра увеличивают суровость климата. Вечная мерзлота препятствует произрастанию древесной растительности. Хотя осадков в тундре выпадает очень мало – от 100 до 300 мм в год, причем до 90 % осадков выпадет летом – низкая температура делает испарение минимальным. А так как мерзлота препятствует просачиванию воды вглубь, а равнинный рельеф приводит к тому, что поверхностный сток невелик, большая часть поверхности тундры заболочена. Причем болота находятся не только в низинах, но и на склонах и даже на возвышенных местах рельефа. Мерзлота же обуславливает развитие таких форм рельефа, как бугры вспучивания и морозобойные трещины.

В холодном климате тундр микроорганизмы малоактивны и микробное разложение отмершей органики замедлено. Растительный покров подстиляется толстой губчатой подушкой из неразложившейся мертвой растительности, сильно пропитанной водой.

На возвышенных местах может скапливаться войлокообразная масса из неперегнившей высохшей растительности. Все это приводит к бедности тундровых почв гумусом, а также к низкой продуктивности тундровых сообществ и их сравнительно небольшой биомассе (табл. 3), причем более половины этой биомассы – 55 % – приходится на корневую систему.

Таблица 3

**Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность различных тундровых экосистем, тыс. т/км<sup>2</sup>**

Тип экосистемы	Запас гумуса в почве	Фитомасса	Продуктивность
Арктические пустыни	1–1,7	0,025–0,37	0,011–0,17
Типичные тундры	5,0–5,6	0,4–2,8	0,05–0,36
Лесотундры	5,0–5,6	2,2–5,0	0,25–0,5

Растительность тундр своеобразна. На островах Северного Ледовитого океана, удаленных от материков, развиты арктические пустыни. Большая часть островов покрыта льдом, а свободные от ледников участки почти полностью покрыты щебенкой, и лишь около 30 % их поверхности имеют дернистые арктотундровые почвы и заняты растительностью. Это небольшие «садики» на южных, лучше прогреваемых склонах, где-нибудь в расщелинах между камней, где есть укрытие от ветров. Здесь растут мхи, лишайники, некоторые цветковые – полярный мак (*Papaver radicum*), синюха (*Polemonium humile*) и некоторые другие (рис. 21). На ледниках встречаются одноклеточные сине-зеленые водоросли (*Ancylonema nordenschildii*), окрашивающие летом значительные площади ледовых полей в красно-бурый цвет.

Материковые тундры имеют молодые растительные сообщества, образовавшиеся в конце Плейстоцена – начале Голоцена. Преобладают тундровые глеевые почвы. Характерно господство хамефитов и гемикриптофитов. Очень большой процент тундровых растений вечнозеленые, сохраняющие под снегом и имеющие весной уже готовый аппарат для фотосинтеза. Многие растения низкорослы:



сверху рост ограничивается сильными ветрами, которые иссушают и обламывают все, что поднимается зимой выше уровня снежного покрова, снизу – вечной мерзлотой (глубина оттаивающего грунта над ней обычно 15–20 см, часто меньше). По этой же причине в тундре нет древесной растительности. Растения прижимаются к почве, температура которой летом часто бывает выше температуры воздуха, а зимой скрываются под снегом. Под снежным покровом глубиной до 0,5 м при температуре воздуха на высоте 1 м над снегом  $-55^{\circ}\text{C}$ , на уровне поверхности почвы не ниже  $-7^{\circ}\text{C}$ .

Флористически тундры бедны. На северных островах Земли Франца-Иосифа отмечено 38 видов растений, а в наиболее богатых видами материковых евразийских и канадских тундрах – до 450 видов.

Наиболее многочисленны мхи и лишайники, образующие два основных ландшафтных типа тундр. Наиболее распространены моховые тундры (рис. 22). Они часто заболочены, состоят из сильно переплетенных моховых дернин из нескольких видов зеленых мхов (*Aulacomnium sp.*, *Camptothecium sp.*, *Dicranum sp.* и др.), над которыми располагается сильно разреженный травяной ярус из арктического мятлика (*Poa arctica*), осок (*Carex sp.*), горца (*Polygonum viviparum*) и кустарничковый из дриады (*Dryas punctata*), голубики (*Vaccinium uliginosum*), брусники (*V. vitis idaea*), карликовой березки, нескольких видов карликовых ив (*Salix sp.*). В южной части тундры кустарничковый ярус становится сплошным, преобладает карликовая березка. В таких местах бывает много грибов подберезовиков (*Leccinum scabrum*), шляпки которых возвышаются над стелющимися во мху стволиками карликовых березок и ив.

Лишайниковые тундры интразональны, связаны с песчаными грунтами. Если моховые тундры – как бы напочвенный покров еловых лесов, лишенный древесного яруса, то лишайниковые тундры – то же в отношении сосновых лесов. Считается, что так закладывались основы тундровых формаций под пологом доледниковой тайги. Лишайниковый ярус представлен ягелем – кустистыми лишайниками родов *Cladonia*, *Alectoria*, *Cetraria* и некоторых других. Над ними находится разреженный травяной ярус из некоторых злаков (*Arctagrostis latifolia* и др.), зубровки альпийской (*Hierochloa*

*alpina*), осок, ожиги (*Lusula confusa*), мытника (*Pedicularis hirsuta*). Из кустарничков преобладают альпийская толокнянка (*Arctous alpina*), водяника (*Empetrum nigrum*), брусника, карликовая березка, багульник (*Ledum decumbens*). Лишайники более богаты азотом, чем травяная и кустарничковая растительность, поэтому они более привлекательны для стад диких и домашних северных оленей. Прирост лишайников невелик: от 1–2 мм в год в северной части тундры до 3–4, в отдельные годы до 5–6 мм в год, – в южной. Поэтому лишайниковые тундры сильно деградируют в результате перевыпаса, а так же, как и моховые, плохо восстанавливаются после проезда гусеничного транспорта, обдирающего почву до вечной мерзлоты.

Пятнами встречаются кочкарные тундры, где растительный покров образуют различные осоки, и прежде всего пушица (*Eriophorum sp.*). По самому югу развиты кустарниковые тундры, где над моховым или лишайниковым ярусом поднимаются кустарники высотой до 1 м в низинах, куда ветром зимой сносится много снега. Здесь преобладает карликовая березка в кустарниковой форме («ерник»), до 10 видов карликовых ив. На Чукотке и на Аляске в таких местах много ольхи (*Alnus fruticosa*). В кустарниковых, луговых и дерновинных тундрах преобладают дерновинные субарктические почвы.

В поймах крупных рек развиты луговые тундры, где мало мхов и преобладают злаки, осоки и разнотравье, причем много видов проникает из более южных районов. На возвышенных берегах крупных рек («ярах») развиты дерновинные тундры, где из-за сильного солнечного нагрева мерзлота отступает иногда на глубину до 1 м. Здесь много цветущего карликового разнотравья – полярные маки, ромашки (*Leucanthemum sp.*), незабудки (*Myosotis alpestris*), ятрышник (*Orchis sp.*) и др., встречается стланик из даурской лиственницы (*Larix gmelini*), а в Восточной Сибири – кедровый стланик (*Pinus pumilio*).

В тундре мхи, кустарнички и травы часто имеют одинаковую высоту и образуют один общий ярус.

Лесотундра, или арктическое редколесье – чередование открытых участков с типично тундровой растительностью с редколесьями и криволесьями (рис. 23).

Здесь преобладают дерновинные субарктические почвы и подбуры, местами встречаются характерные для таежных лесов подзолистые почвы. Деревья достигают 3–8 м высоты, в диаметре до 10–15 см, сильно разрежены, 300–500 стволов на гектар. Нижние ярусы – из светолюбивых форм, есть стланики и полустланики. На морских побережьях и в горах, где наиболее сильные ветра, деревья имеют искривленные стволы и флагообразные кроны. Из-за наличия вечной мерзлоты, хотя и более глубокого залегания, чем в тундре, корни не могут проникнуть далеко вглубь и как бы отталкивают друг друга под землей. Поэтому деревья и растут далеко друг от друга, а сильные ветра вызывают ветровалы, сильно захламляющие редколесья.

В европейской лесотундре основные древесные породы – скрученная береза (*B. tortuosa*) и европейская ель (*Picea abies*), в Сибири – лиственницы: сибирская (*L. sibirica*) и даурская, на Аляске – ситхинская ель (*P. sitchensis*), в Канаде – американская лиственница «тэмрак» (*L. laricina*). Подлесок чаще всего из карликовой березы в форме ерника; на востоке Сибири и в Северной Америке прибавляется ольха.

Животный мир тундры и лесотундры беден в видовом отношении, но количество особей отдельных видов, особенно в годы подъемов их численности, может достигать громадной величины. В тундре, особенно в северных ее частях, есть территории, непригодные для обитания большинства видов животных, но тем плотнее заселены благоприятные участки. В некоторых участках тундр на 1 м<sup>2</sup> приходится до 24 птичьих гнезд.

Преобладают животные, или покидающие тундру на зиму, или впадающие в анабиоз, лишь грызуны зимуют под снегом в активном состоянии. Зайцы беляки (*Lepus timidus*), горностаи (*Mustela erminea*), тундренные куропатки откочевывают недалеко от мест летнего обитания – до ближайшей долины крупной реки, где более глубок снежный покров. Миграции совершаются как на юг (отлет большинства птиц, откочевка северных оленей к кромке леса), так и на север (песцы уходят часто на лед океана и питаются остатками трапез белых медведей) (рис. 24, 25).

Общей особенностью тундровых животных является высокий уровень метаболизма летом, обеспечивающий быстрый рост,

завершение в короткий срок размножения и энергичное накопление резервных веществ на зиму. Вегетационный период невелик – всего 60–80 дней – но за счет круглосуточного солнечного освещения обуславливается этот высокий уровень метаболизма. У гомотермных животных зимой уровень метаболизма понижается за счет совершенства физической регуляции, что особенно полезно при бедности пищей высоких широт в зимнее время. Не имеющие таких приспособлений животные или покидают тундру, или впадают в анабиоз и в спячку.

Численность тундровых животных в разные годы резко меняется. Происходит это также за счет высокого уровня метаболизма, что позволяет при улучшении условий обитания быстро наращивать численность. Поэтому тундровое сообщество является очень подвижным, с непрочными пищевыми связями между видами: они быстро устанавливаются при подъемах численности и так же быстро рвутся при ее падении. В этих условиях пищевая специализация невозможна, и в тундре становятся эврифагами виды, имеющие в более южных местообитаниях выраженную пищевую специализацию. Сокол сапсан (*Falco peregrinus*), специализированный орнитофаг, в годы высокой численности леммингов переключается на питание ими, леммингов едят рыбацкие чайки (*Larus sp.*) и даже северные олени.

Животное население почв тундры беднее, чем в более южных ландшафтных зонах, но плотность заселения деятельного горизонта (выше мерзлоты, не глубже 26 см) не ниже. Наиболее заселены почвы прогреваемых склонов и почвы сухих возвышенных мест. Под кустарниками, лесной растительностью лесотундры, в затененных местах население почвы обеднено. Основную массу почвенных животных составляют нематоды, личинки долгоножек (*Tipula sp.*), почвенные клещи (панцирные и гамазовые); дождевых червей меньше. На большей части евроазиатских тундр обитает лишь один вид дождевого червя (*Eysenia nordenschildii*) длиной иногда до 30 см.

Из насекомых тундры массовыми являются кровососущие двукрылые – несколько видов комаров (*Aedes sp.*) и слепней (*Hybomitra sp.*). Последние летом часто сопровождают стада оленей. С оленями связаны и носоглоточные оводы «сяну» (*Oedemagena tarandi*). Из

некровососущих двукрылых типичны долгоножки. Далеко на север приникают дневные бабочки семейства Бархатницы и ночные бабочки семейства Медведицы. Впрочем, последние, поскольку в тундре летом ночей не бывает, стали тут дневными.

В пресноводных водоемах много коловраток, низших ракообразных – щитней и веслоногих. Пресноводные рыбы имеют сравнительно бедный видовой состав, но отдельные виды достигают (или достигали в недавнем прошлом) высокого обилия. Здесь крайне мало представителей семейства Карповых, отсутствуют Сомовые, но много Лососевых и Сиговых. В реках евроазиатской тундры это семга (*Salmo salar*), кумжа (*S. trutta*), муксун (*Coregonus muksun*), чир (*C. nasus*), пелядь (*C. peled*), сиг (*C. lavaretus*), таймень (*Hucho taimen*), ленок (*Brachymystax lenok*), хариус (*Thymallus arcticus*) и др. В реках американской тундры много сходных видов тех же родов (*S. gairdneri*, *S. klarcii*, *C. clupeaformes*, *T. signifier* и др.). Для Америки, кроме того, характерны рыбы особого семейства Чукучановых и черная рыба даллия (*Dallia pectoralis*). Один из видов чукучанов, чукучан обыкновенный (*Calostomus calostomus*) и черная рыба встречаются также на Чукотке. В приполярных частях евразийских и американских рек живут также налим (*Lota lota*) и щука (*Esox lucius*). Довольно много проходных рыб, жирующих в морях, а нерестящихся в реках. В Европе это семга и кумжа, в Сибири ряпушка (*C. sardinella*), в реках Чукотки и Аляски тихоокеанские лососи – кета (*Onchorhynchus keta*), нерка (*O. nerka*), горбуша (*O. gorbuscha*). Широко распространенный в реках обоих континентов голец (*Salvelinus arcticus*) образует как проходную форму, так и оседлую в некоторых озерах (оз. Таймыр).

Крайне бедна фауна земноводных. Только на самом юге зоны возможны встречи тритона сибирского углозуба (*Salamandrella keysserlingi*) и остромордой лягушки (*Rana terrestris*) в тундрах Евразии и лесной лягушки (*R. sylvatica*) в Канаде. Рептилий в тундре нет.

Очень своеобразна орнитофауна тундр. Непосредственно в тундре обитают чайки различных видов, живущие одиночно или колониями на озерах и реках. Полярная крачка (*Sterna paradisaea*) знаменита тем, что, гнездясь в Арктике, улетает ежегодно зимовать

в Антарктиду, проделывая туда и обратно путь, равный кругосветному путешествию. Близкие к чайкам поморники (*Stercorarius sp.*) населяют тундру, питаясь в основном леммингами и другими грызунами. Очень много в тундре куликов: песочники (*Calidris sp.*), ржанки (*Charadrius sp.*), плавунчики (*Phalaropus sp.*), турухтаны (*Phylomachus pugnans*) и др.

Из водоплавающих преобладают утки: морянка (*Glangula hyemalis*) и гаги (*Somateria sp.*); гуси: гуменник (*Anser fabalis*), белолобая казарка (*A. albifrons*); канадская казарка (*Branta canadensis*), черная казарка (*B. hernacla*); редкие птицы – белый гусь с острова Врангеля (*A. coerulescens*) и краснозобая казарка с Таймыра (*Rufibanta ruficollis*). Многочислены тундровый лебедь (*Cygnus bewickii*), полярная гагара (*Cavia immer*).

Дневные хищники представлены канюком мохноногим (*Buteo lagopus*), сапсаном, кречетом (*F. gyrfalcon*), последний очень редок. Полярная сова (*Nyctea scandiaca*), в отличие от большинства сов, ведет дневной образ жизни. В отличие от большинства природных зон Земли, где значительную массу птиц составляют представители отряда Воробьиные, в тундре их очень мало: пуночка (*Plectrophenax nivalis*), лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus*), рогатый жаворонок (*Eremophyla alpestris*) – вот почти и все. В поселки в последнее время проникает белая трясогузка (*Motacilla alba*), занимающая здесь экологическую нишу домового воробья: гнездится за наличниками и на чердаках, собирает корм вблизи жилья. Куриные представлены тундренной куропаткой, почти единственной из птиц, кто остается в тундре на зиму.

Копытные представлены северным оленем, все еще многочисленным и заселяющим практически всю тундровую зону обоих континентов и многие острова Северного Ледовитого океана. Более половины современного поголовья оленей в тундре – домашние, но по своей экологии они почти не отличаются от диких. Овцебык (*Ovibos moschatus*) в доисторическое время был широко распространен по всей тундре, но его повсеместно уничтожили еще первобытные охотники. Остался он лишь в Гренландии и кое-где на островах Канадского архипелага. В XX веке был реакклиматизирован на Шпицбергене, Таймыре и острове Врангеля.

Хищники представлены собачьими: волк (*Canis lupus*), песец; куньими – горноста́й, росомаха (*Gulo gulo*); медвежьими – белый медведь (в прибрежную тундру заходят самки, устраивающие зимние берлоги для рождения медвежат, и самцы, когда не могут найти добычи во льдах). В лесотундру иногда заходят с юга бурый медведь (*Ursus arctos*), лисица (*Vulpes vulpes*).

Из грызунов наиболее широко распространены и многочисленны лемминги: норвежский (*L. lemmus*) (в Заполярье Скандинавии и Кольском полуострове); сибирский (*L. sibiricus*) (от Белого моря до Якутии) и бурый (*L. trimucronatus*) (на Чукотке, в Аляске и в Канаде), некоторые систематики считают его подвидом сибирского. Все, что касается резких подъемов и спадов численности и массовых миграций, относится именно к этим леммингам. Копытные лемминги (*D. torquatus* и др.) редко достигают высокой численности и меньше склонны к перемещениям.

Лемминги устраивают норки общим числом от 400 до 10 тысяч на га, при этом перемещают с глубины на поверхность от 6 до 250 кг почвы на га, аэрируя ее и удобряя экскрементами. Лемминги съедают в годы высокой численности до 36 % травяного покрова, при этом не возникает сухой «войлок» из несъеденной травы, который препятствует прорастанию новых всходов. Лемминги часто поселяются вдоль морозобойных трещин, прокапывая там свои ходы и гнездовые камеры, отчего в трещины попадает земля, смешанная с экскрементами, и вдоль них образуется полоса более густой растительности. В течение многих лет все это приводит к образованию так называемый полигональной структуры тундр. При взгляде сверху вся тундра кажется рассеченной на многоугольники неправильной формы, по сторонам которых трава гуще, чем в центре.

В годы высокой численности леммингов ими питаются очень многие звери и птицы, а у постоянных леммингоедов – песцов, поморников, полярной совы, мохноногого канюка – резко повышается плодовитость. В годы же низкой численности леммингов они иногда вообще не размножаются или их плодовитость сильно падает. Так, у песцов в «лемминговые годы» в выводке бывает до 16 щенков (рекорд – 24!), а в годы депрессии леммингов – 4–6. Поморник в годы высокой численности выкармливает 2–3 птенцов,

а в годы депрессии вообще не размножается. У полярной совы в «лемминговые годы» в кладке 11–13 яиц, а в годы низкой численности зверьков 2–3.

Прочие грызуны в тундре не играют такой роли, как лемминги. Это некоторые полевки эконома (*M. oeconomus*), полевка Миддендорфа (*M. middendorfi*) и некоторые другие, а в лесотундре – красная полевка (*Clethrionomys rutilus*). На Чукотке и на Аляске обитает полярный суслик (*S. parryi*). Зайцеобразные представлены в Евразии обыкновенным зайцем беляком и (в гористых местностях) северной пищухой (*Ochotona alpina*). В Америке их замещают близкие виды – *L. americanus* и *O. princeps*.

В южном полушарии нет материковых тундр, но на субантарктических островах представлены тундроподобные формации. Здесь встречается 100–150 видов растений из семейств Зонтичные, Розоцветные, **Вересковые** (*Bolax sp.*), Бобовые (*Pinglea sp.*), Мятликовые и др. Много лишайников, но мало мхов, есть плауны, папоротники. Фитомасса до 5 тыс. т/км<sup>2</sup>, продуктивность до 1 тыс. т/км<sup>2</sup>, что выше, чем в типичных арктических сообществах. Это является следствием более мягкого морского климата и более длительным, чем в Арктике, вегетативным периодом. Кустарники и кустарнички отсутствуют. Травы часто образуют подушковидные заросли диаметром до 1 м. На самой Антарктиде есть лишь одно цветковое растение – *Aira antarctica*, распространенное до 62° ю. ш. На большинстве субантарктических островов при очень холодном лете довольно мягкая зима, среднегодовая температура немного выше 0 °С.

Фауна исключительно бедна. Здесь обитает около 15 видов птиц и 5 видов тюленей. Подробнее о фауне этих островов см. гл. 5 части 4.

Тундровые ландшафты последние тысячелетия были заселены племенами охотников, рыболовов и собирателей, следовательно, преобладали *собирательные ландшафты*. По некоторым оценкам, загонная охота на оленей появилась 5,5–6 тыс. лет назад. Широко практиковалась (и практикуется в настоящее время) охота на разных животных, в том числе водоплавающую птицу, пса, тюленей, моржей, китов, а также рыболовство (как речное, так и морское). Меньше использовались дикие съедобные растения –



различные ягоды (морозика, брусника, водяника и др.) и в южной полосе тундр – дикий лук черемшу (*Allium ursinum*), а в Восточно-Сибирской тундре – «орехи» кедрового стланика.

Вследствие малой плотности населения значительных изменений в функционирование местных экосистем охота и сбор съедобных растений не вносили.

*Пастбищные ландшафты.* В тундрах Евразии давно уже расселились кочевники-скотоводы, содержащие стада домашних северных оленей (западнее Енисея – с использованием ездовых собак, восточнее – без них). Оленеводы, кроме основного занятия, активно занимались охотой, рыбной ловлей на реках и озерах и собирательством.

Ездовых собак стали широко использовать в тундрах России в 1920–1930-х гг. в связи с активным освоением тундры, при отсутствии достаточно многочисленной авиации. Передвижение на оленях вполне устраивало аборигенов, хотя олень большую часть дня кормится, и возить нарты он может лишь два-три часа в сутки. Но оно не устраивало приехавших в тундру геологов, сборщиков пушнины, почтовых и медицинских работников, представителей советских и партийных органов и пр. Местные собаки использовались как пастушеские, сторожевые и охотничьи, возить тяжело груженные нарты они не могли, поэтому на север завозили самых разных собак (часто простых дворняг, так как европейские и американские ездовые лайки стоили дорого), и, скрещивая их с местными породами, получали довольно крупных и сильных ездовых собак.

В тундрах Америки оленеводство было введено уже после Второй мировой войны, до этого аборигены занимались лишь охотой и рыболовством, а ездовым животным была собака.

Ныне пастбищные ландшафты занимают большую часть тундр и лесотундр. По усредненным нормам на 1 км<sup>2</sup> можно выпастать 4–5 особей северных оленей, которые выедают до 80–90 % доступной им фитомассы, широко используя в пищу цветковые растения, лишайники и мхи. Питаются и животной пищей (лемминги в годы их высокой численности, птичьи яйца в наземных гнездах, дохлая рыба на берегах и т. п.). При выпасе обычно выбивается 20–25 % лишайников. Восстановление ягельников происходит примерно за

20–30 лет, что издавна учитывалось оленеводами при планировании кочевков.

Оленеводство всегда было кочевым. Это определялось как низкой продуктивностью тундровых ландшафтов, так и сезонным появлением гнуса и становлением снежного покрова. При этом содалась очень специфическая культура кочевых северных народов, применение разборных жилищ (чумы, яранги) и особой, хорошо приспособленной к холодам меховой одежды (малицы, совики) и обуви (унты).

Кочевки проходили по строго определенным маршрутам. Но в 1930–1940-е гг. эти миграции начали утрачивать свой равномерный характер в основном в связи с сосредоточением местных жителей в постоянных населенных пунктах (факториях). В результате во многих районах в настоящее время наблюдается явно выраженная пастбищная дигрессия. На первых ее стадиях заметно сокращается доля мхов и лишайников и разрастаются некоторые злаки. На заключительных стадиях (достигаемых очень быстро) исчезновение лишайников сочетается с исчезновением и цветковых растений, часто начинается развитие термокарста.

Термокарст весьма типичен для многих нарушенных тундровых ландшафтов. После уничтожения надземной части растительности темные верхние слои торфянистых почв начинают интенсивно прогреваться лучами летнего солнца. В результате верхние слои мерзлоты подтаивают, верхние слои почвы и грунта проседают, иногда на больших участках, образуется характерный термокарстовый водоем. До сих пор неясно, возможно ли восстановление на его месте первичного почвенно-растительного покрова. Очевидно, что в большинстве случаев термокарст очень стабилен.

*Земледельческие ландшафты* распространены в тундрах и лесотундрах крайне спорадично. В основном они приурочены к населенным пунктам в тех районах, где суровость климата смягчается близостью океана, особенно Атлантического. На полях выращивают преимущественно однолетники с очень коротким вегетационным периодом (картофель, репу, редьку, ячмень). Эффективным может быть создание сеяных лугов, которые, при условии первоначального внесения удобрений, могут давать сена до 7–12 т/га.

Вблизи крупных городов существуют теплично-оранжерейные хозяйства, выращивающие в больших количествах огурцы, помидоры, различную зелень, даже цветы и фрукты. Для отопления теплиц обычно используют тепло ТЭЦ и теплоузлов крупных промышленных предприятий (Норильск). Особенно интересен опыт Исландии, где такие оранжереи отапливаются за счет подземного тепла.

*Техногенные ландшафты* начали формироваться лишь в 1930–1940-х гг. в связи с открытием крупных месторождений полезных ископаемых (Норильский горнорудный район, Чукотский золотосносный район, Западно-Сибирский нефтегазовый район и ряд других) и созданием в связи с этим крупных населенных пунктов.

Техногенные ландшафты бывают двух типов: горно-промышленные (обычно с большими площадями отвалов) и нефтегазовые. Первая группа обладает хорошими возможностями восстановления почвенно-растительного покрова, поскольку в тундрах одновременно сосуществуют многие пионерные сообщества. Поэтому довольно скоро (для тундр) начинается заселение отвалов такими видами, как камнеломки, мятлики и др. Однако сукцессионные процессы в тундрах протекают медленно, так что неясно, насколько полно и быстро могут восстановиться климаксовые экосистемы.

Влияние на экосистемы выбросов в атмосферу промышленных предприятий в зоне тундры имеет свою специфику. Тундровые почвы очень бедны гумусом, который связывает многие загрязняющие вещества, выпадающие из атмосферы, включая и радиоактивные. Поэтому растительность тундр крайне быстро и отрицательно реагирует на накопление в почве атмосферных загрязнителей.

Ландшафтам нефтегазовых промыслов присущи специфические нарушения. Главнейшее из них – выбросы нефти как на поверхность водоемов, так и непосредственно на почву – приводит к фактической гибели ландшафта и к необходимости применения специальных (пока еще слабо разработанных) методов его восстановления.

Очень опасные нарушения вызываются беспорядочным использованием гусеничного транспорта, едущего, как правило, без постоянных «дорог» и сдирающего растительный покров и верхний слой почвы на больших площадях. Это способствует в большинстве

случаев развитию термокарста. Даже след единичного трактора или вездехода заметен в тундре более 10 лет. Для местных видов животных, в частности диких северных оленей, нефте- и газопроводы, проложенные по земле, могут быть непреодолимыми препятствиями на пути сезонных миграций. Поэтому практикуют создавать в местах прохождения миграционных путей своеобразные «ворота»: поднимать трубы на высоту 2–3 м, оставляя проход шириной до 20–50 м. Трубы в таких местах особенно тщательно утепляют. Прогон домашних оленей в такие «ворота» обычно происходит без проблем, дикие же олени используют эти проходы не всегда, часто просто двигаются вдоль трубы, попадая в итоге в поселки или на промыслы, прямо под ружья «охотников».

Сложные проблемы возникают при строительстве. Вечная мерзлота не дает возможности выкапывать обычные котлованы под фундаменты зданий, поэтому почти все постройки в тундрах стоят на забитых в мерзлоту сваях. Между полом нижнего этажа и почвой при этом остается промежуток, иногда высотой в целый этаж; его прикрывают с боков панелями или щитами, утепляют, и жильцы часто используют эти помещения как погреба или гаражи. Коммуникации прокладываются не под землей, а на поверхности, в специальных дощатых «коробах», утепленных стекловатой и другими теплоизолирующими материалами. При пересечении улиц такие коммуникации поднимают над проезжей частью на высоту, достаточную для проезда транспорта, а на пешеходных дорожках через эти «короба» прокладывают мостки с лестницами.

Таяние мерзлоты при потеплении климата может создать серьезные проблемы по сохранению населенных пунктов и промышленных предприятий, а также немногочисленных пока еще в тундре железных дорог.

Строительство дорог в тундре вообще невероятно сложная проблема, связанная опять-таки с мерзлотой и опасностью образования термокарстовых провалов при нарушении верхнего слоя почвы. Поэтому различные машины и механизмы, топливо, продукты, промышленные товары и пр. завозят в тундру в основном водным транспортом, в так называемый «летний завоз», когда таяние льдов на реках и в прибрежной зоне моря позволяет 2–3 месяца в году

вести навигацию. Применение ледоколов, особенно мощных атомодвигов, позволяет продлить заход на 1–2 месяца, и лишь в незамерзающем Баренцевом море возможна круглогодичная навигация.

Та же мерзлота делает очень ограниченным строительство аэродромов, могущих принимать крупные современные самолеты, поэтому широко применяются вертолеты и небольшие самолеты с коротким путем пробега по земле. Летом широко используют гидросамолеты, а зимой – колесные и поплавковые. Шасси меняют на лыжи и устраивают временные снежные аэродромы.

## **ГЛАВА 2. Экосистемы таежных лесов. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в таежной зоне**

Область господства хвойных лесов – тайга – занимает громадные пространства: большую часть Аляски и Канады, крайний северо-запад США, почти всю Скандинавию, север Европейской и значительную часть Азиатской России (рис. 26). По горам тайга проникает значительно дальше на юг – по Тихоокеанскому побережью США, в Южную Сибирь, а также отдельные участки реликтовых хвойных лесов в Пиренеях, Альпах, Карпатах, даже и в тропиках – в Андах, Гималаях. Но горные хвойные леса – особые формации, и будут рассмотрены в главе о горных экосистемах. Только в Сибири и в Северной Америке равнинная тайга непосредственно смыкается с горной.

Рельеф таежной зоны разнообразен: от плоских равнин до холмов и невысоких гор. Прорезают таежную зону долины крупных и малых рек, причем по поймам крупных рек элементы таежных экосистем, в частности высокотравье, проникают далеко на север, вглубь тундр, а по коренным берегам рек таежные элементы проникают даже в зону степей (приречные сосновые боры).

Климат тайги характеризуется относительно теплым летом: не менее двух месяцев температура держится в среднем выше +10 °С, а средняя температура июля от +10 до +19 °С. Зима суровая,

средняя температура января от  $-9^{\circ}\text{C}$  в Скандинавии до  $-52^{\circ}\text{C}$  в Якутии. Именно в таежной зоне находится полюс холода северного полушария – в районе якутских городов Верхоянска и Оймякона отмечен абсолютный минимум температуры ( $-70^{\circ}\text{C}$ ). Осадки повсеместно выше 400 мм в год, основная масса осадков выпадает в летнее время, за исключением Тихоокеанского побережья Канады и США и приморских районов Скандинавии, где осадки более или менее равномерны в течение года. Снег почти повсеместно обильен (наибольшая среднегодовая высота снегового покрова не менее 60 см), лишь на северо-востоке Сибири зимы малоснежные.

Леса относительно малоярусны. Так как хвойные деревья (кроме лиственниц) вечнозеленые, то круглый год в лесах – густая тень и идет фотосинтез, хотя зимой его интенсивность понижена. С закрытыми устьицами многие хвойные зимой транспирируют влагу меньше, чем лиственные деревья со сброшенной листвой. Кустарниковый ярус и травостой развиты слабо, но имеется мощный моховой (в ельниках) или лишайниковый (в сосняках) напочвенный покров, много кустарничков. Из жизненных форм растений преобладают фанерофиты, хамефиты и гемикриптофиты. В связи со значительной затененностью и невысокой температурой в тайге травы и кустарнички чаще размножаются вегетативно, чем семенами, поэтому образуют куртинки.

В холодном климате тайги опавшая хвоя, к тому же содержащая много смолы, разлагается слабо и медленно (на полное разложение еловой хвоинки уходит в среднем 7 лет), поэтому почвы малогумусные и кислые, в основном подзолистые, на севере зоны встречаются подбуры, а на самом юге – бурые лесные почвы, характерные уже для подзоны смешанных лесов. В почве преобладают представители микро- и мезофауны (нематоды, почвенные клещи, многоножки), а макрофауна бедна, в частности, в чисто хвойных насаждениях мало дождевых червей. Наиболее распространены черви рода *Dendrobaena*, а на большинстве территорий таежной зоны, особенно в северной ее части, нишу дождевых червей занимают более мелкие кольчатые черви энхитреиды.

Исключительно велика в тайге роль урожая семян хвойных деревьев. Они являются здесь основой многих пищевых цепей. Эта

урожайность нестабильна, резко колеблется по годам, с максимумом урожая один раз в 3–4 года и синхронна на огромных территориях. Вследствие этого наблюдаются резкие колебания численности многих видов животных, но все же с меньшим размахом, чем в тундре. При значительном изменении облика тайги по сезонам суточные изменения выражены слабо.

В связи с развитием древесной растительности и круглогодичным фотосинтезом, фитомасса и продуктивность в тайге велики: тайга – самая большая в мире область добычи строевого леса. Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность закономерно нарастают с севера на юг (табл. 4).

Таблица 4

**Запас гумуса в почве, фитомасса и продуктивность таежных экосистем, тыс. т/км<sup>2</sup>**

Тип экосистемы	Запас гумуса в почве	Фитомасса	Продуктивность
Северная тайга	6–8	8–15	0,3–0,55
Средняя тайга	7–11	22–25	0,4–0,6
Южная тайга	9–14,5	23–33	0,5–0,65

От 1 до 4 % фитомассы приходится на хвою и листья, до 15 % – на корни и свыше 80 % – на стволы и ветви. Тайга подразделяется в широтном направлении на подзоны северной, средней и южной тайги (рис. 27–29).

Наибольшие по площади хвойные леса Евразии – лиственничники. От Предуралья до Енисея они образованы сибирской лиственницей, от Енисея до Охотского моря – даурской. На втором месте сосновые леса, образованные лесной сосной (*P. silvestris*) и представленные борами беломошниками (с напочвенным покровом из ягеля), борами черничниками и травяными борами. На третьем месте еловые леса, основная порода в Европе – ель европейская, в Сибири – ель сибирская (*P. obovata*), на дальнем Востоке ель аянская (*P. jezoensis*). Еловые леса представлены ельниками зеленомошниками, где напочвенный ярус составляют гипновые зеленые мхи, а над ними кустарничковый ярус из брусники, черники (*V. myrtillus*),

кислицы (*Oxalis acetosella*). Эти леса менее влажные, чем ельники долгомошники, в которых в напочвенном покрове преобладает мох кукушкин лен (*Polytrichum commune*). В южной тайге распространены травяные ельники, в которых напочвенный покров представлен в основном многолетними оксифильными травами. Пихты (сибирская пихта (*Abies sibirica*) на большей части Сибири и белокорая пихта (*A. nephrolepis*) на Дальнем Востоке) и так называемый сибирский кедр (сибирская или кедровая сосна, *P. sibirica*) редко образуют чистые насаждения на больших площадях, чаще встречаются в составе елово-пихтовых, елово-кедровых и елово-пихтово-кедровых лесов.

Наименование лиственничных и сосновых лесов светлохвойными, а еловых, пихтовых и кедровых темнохвойными зависит не от цвета хвои, а от количества света, пропускаемого кронами этих деревьев к нижним ярусам леса, которые лучше развиты в светлохвойных лесах.

В тайге, особенно в ее южной подзоне, большие площади заняты березой бородавчатой, или повислой (*B. pendula*), и осиной (*Populus tremulae*). Эти породы появляются первыми на вырубках и гарях, поэтому площади молодых мелколиственных и несколько более старых хвойно-мелколиственных лесов особенно велики на более освоенных территориях южной тайги, здесь они зачастую превосходят по площади коренные таежные формации. Так, на территории зоны тайги в Омской области вторичные мелколиственные и хвойно-мелколиственные леса занимают не менее 70 % ее площади

Огромные площади, особенно в Западной Сибири, занимают сфагновые выпуклые и грядово-мочажинные болота с торфяно-болотными почвами (рис. 10). Основу покрова составляют сфагновые мхи (*Sphagnum sp.*). Кроме них, много осок, пушица и многочисленные кустарнички: багульник (*L. palustre*), андромеда (*Andromeda sp.*), клюква (*Oxycoccus palustris*), брусника, голубика; в северной части – морошка (*Rubus chamaemorus*), водяника. Бедность болотистых почв азотом привела к тому, что здесь обитают насекомоядные растения – росянка (*Drosera sp.*) и жирянка (*Pinguicula sp.*). Из древесных пород на торфяных болотах растет



лесная сосна, низкорослая форма, не более 2–3 м высотой, с очень мелкой хвоей и шишками (на торфяниках Прибалтики растет карликовая форма этой сосны кустарникового типа, причем все растение, кроме кончиков веток с шишками, погружено в торф). На сфагновых болотах много представителей тундровой флоры, кроме упомянутой пушицы, также дриада, карликовая березка. Но ни в тундре, ни южнее тайги – в смешанных лесах и в лесостепи – сфагновые болота не занимают столь обширных площадей, как в тайге.

Тайга Северной Америки очень похожа на тайгу Евразии, здесь мы видим растения тех же родов и очень близких видов. Евразийские лиственницы заменяет американская, евразийские ели – ситхинская ель, белая (*P. alba*) и черная (*P. nigra*) ели; лесную сосну заменяют веймутова (*P. strobes*), банксова (*P. banksiana*) и некоторые другие сосны. Сибирскую пихту – бальзамическая пихта (*A. balsamea*), повислую березу – бумажная береза (*B. papyrifera*), осину – осинолистный тополь (*P. tremuloides*). Однако здесь много эндемиков, в основном южного происхождения. Это хвойные – тсуги (*Tsuga sp.*), дугласова пихта (*Pseudotsuga douglassi*), хамекипарис (*Chamaecyparis nutkaensis*), туи (*Thuja sp.*), американский можжевельник (*Juniperus occidentalis*); лиственные – клены сахарный (*Acer saccharum*) и пенсильванский (*A. pensilvanicus*), тополя благовонный (*P. balsamifera*) и канадский (*P. canadensis*). Травы и кустарнички также общих родов, но своих видов, а морошка, багульник, голубика, черника – те же виды, что и в Евразии.

Сфагновые болота похожи на евразийские, но сосну заменяет американская лиственница, а к роснянке добавляется местное насекомоядное растение сарассения (*Sarassenia sp.*).

Животный мир тайги богаче тундрового, но все же еще довольно беден. Преобладают холодолюбивые эврибионтные виды. Плотность популяций большинства таежных животных падает от южной тайги к северной. Основная масса таежных животных на зиму или впадает в спячку и анабиоз (насекомые, амфибии, рептилии, некоторые млекопитающие), или мигрирует за пределы тайги (многие птицы, копытные и хищные млекопитающие некоторых видов), или приобретает комплекс адаптаций для переживания холодной зимы в активном состоянии (плотный меховой или перьевой

покров, запасание корма, обитание или по крайней мере ночевка под снегом и пр.)

Размножение строго приурочено к теплому времени года. Исключения редки (клесты (*Loxia sp.*), вороны (*Corvus corax*), выводят птенцов в марте, иногда даже в феврале; медвежата бурого медведя рождаются в берлогах также зимой). Зимой кочуют лоси (*Alces alces*), а за ними – волки; кочуют многие оставшиеся на зиму птицы – дятлы (желна (*Dryocopus maritimus*), пестрые дятлы), синицы (*Parus sp.*), поползни (*Sitta europaea*), снегири (*Pyrrhula pyrrhula*), свиристели (*Bombycilla garrulous*). Наблюдается зимняя концентрация кочующих таежных птиц в городах, в том числе и южнее таежной зоны. Миграции копытных и хищных млекопитающих определяются глубиной и рыхлостью снежного покрова.

Из-за большой длительности летнего дня (в северной и средней тайге до 18–22 часов) и сумеречной освещенности ночью («белые ночи») число типичных ночных видов невелико, и все они становятся сумеречными. Плодовитость ночных видов снижена, а дневных, напротив, увеличена. Большая синица (*Parus major*), дневной вид, в тайге откладывает до 12 яиц в первую кладку и до 5–7 во вторую. Тропический же ее подвид делает одну кладку в 5–6 яиц. У козодоев (ночные виды), наоборот, северный козодой (*Caprimulgus caprimulgus*) откладывает 2 яйца, а тропические козодои (роды *Batrachostomus*, *Nyctibius* и др.) от 3 до 5 яиц.

Большую роль в динамике популяций таежных животных играют условия погоды, особенно чередование оттепелей и похолоданий зимой, а весной и в начале лета – возвраты холодов с заморозками и снегопадами. Изменения погоды в большей степени, чем в более южных широтах, влияют на плодовитость, выживаемость и смертность животных, особенно молодняка. Но сравнительно с более южными широтами невелико число паразитов (из-за более высокой гибели свободноживущих стадий в суровых условиях), что способствует (при благоприятных погодных условиях) резкому увеличению численности видов их хозяев.

Сравнительная бедность видового состава приводит также к уменьшению разнообразия хищников и конкурентов. Следовательно, экологические ниши в тайге широки, биотические факто-

ры в жизни животных играют меньшую, а абиотические – большую роль, чем в южных широтах.

В таежных зонах Евразии и Северной Америки встречаются общие виды (чаще разные подвиды одних и тех же видов) или близкие виды одного рода, эндемиков немного. Из насекомых для таежной зоны характерно большое количество видов жуков, в основном из семейств усачей, например большой еловый усач (*Monochamus pistor*), и короедов, например короед типограф (*Ips typographus*), долгоносики смолевки (*Pissodes sp.*). Из бабочек много видов из семейств коконопрядов, волнянок, пядениц и совок, иногда, в годы массовых размножений, уничтожающих хвою и листву на огромных площадях. Наибольший вред лесному хозяйству приносят сибирский коконопряд (*Dendrolimus sibiricus*), сосновый коконопряд (*D. pini*) и коконопряд монашенка (*Lymantria monacha*). Из муравьев преобладают виды, делающие гнезда из хвои (*Formica sp.*) или живущие в древесине (*Camponotus sp.*), строящих подземные гнезда намного меньше.

Паукообразные представлены пауками-кругопрядами, делающими воздушные ловчие сети (крестовик, *Araneus diadematus*), и хищными бродячими пауками, не делающими тенет (роды *Xysticus*, *Salticus* и др.). Местами многочисленны иксодовые клещи, наиболее известен переносчик клещевого энцефалита евразийский таежный клещ.

Из рыб для Евразии и Северной Америки общими являются представители лососевых и сиговых, осетровые; на разных континентах хотя и близкие, но разные виды. Общими видами являются щука, налим, елец (*Leuciscus leuciscus*). Окунь (*Perca sp.*) представлен разными видами, а судаки разными родами (*Lucioperca sp.* в Евразии и *Stizostedion sp.* в Северной Америке). Только в Евразии есть выюны (*Misgurnus misgurnus*), настоящие сомы (*Silurus glandis*), настоящие караси (*Carassius sp.*). Только в северной Америке чукучановые и траутперчи (лососевые окуни, *Percopsis sp.*).

Настоящие лягушки и настоящие жабы представлены разными видами этих родов: остромордая и сибирская (*R. sibirica*) лягушки в Евразии и лесная лягушка в Северной Америке; серая жаба (*Bufo bufo*) в Евразии, лопатоногая жаба (*B. fowleri*) в Северной Америке.

В тайге Евразии широко распространен тритон сибирский углозуб, которого нет в Америке, а в Америке – древесная лягушка квакша (*Hyla regilla*).

Из рептилий на обоих континентах встречаются змеи из семейства ужей (обыкновенный уж (*Natrix natrix*) в Евразии и подвязочные змеи (*Thamnophis sp.*) в Америке). В Евразии широко распространена живородящая ящерица (*Lacerta viviparus*), в Америке настоящих ящериц нет. Евразийскую обыкновенную гадюку (*Vipera berus*) в Америке заменяет ромбическая гремучая змея (*Crotalus adamanteus*).

Много общих семейств и родов у птиц. Это поганки (*Podiceps sp.*), гагары (*Cavia sp.*), цапли (*Ardea sp.*), утки (*Anas sp.*, в том числе на обоих континентах обыкновенная кряква, *A. platyrrhynchos*), гуси, белые куропатки (*Lagopus sp.*), представители семейств журавлиных (серый журавль, *Grus grus*), пастушковых (лысуха, *Fulica atra* и др.), куликов (улиты, *Tringa sp.* и др.), голубей (вахирь, *Columba palumbus* и др.), сов (филин, *Bubo bubo* и др.), зимородков (обыкновенный зимородок, *Alcedo attis*), стрижей (черный стриж, *Apus apus*), дятлов, многие воробьиные и др.

Жаворонки (*Alauda sp.*) шире представлены в Евразии, в Америке лишь один вид – рогатый жаворонок; крапивники (*Troglodytes sp.*), наоборот, – один вид (*T. troglodytes*) в Евразии и много видов в Америке. Рябчик дикуша (*Falci pennis sp.*) представлен одним видом в Евразии (*F. falci pennis*) и несколькими видами в Америке. Настоящие рябчики (*Tetrastes bonasia*) и глухари (*Tetrao urogallus*) есть только в Евразии, а в Америке – только дикая индейка (*Meleagris gallopavo*). Хищные птицы – сокол сапсан, орел беркут (*Aquila chrysaetus*), скопа (*Pandion haliaetus*), черный коршун (*Milvus korschun*) – населяют оба континента. Обыкновенный канюк (*B. buteo*) имеет в Америке и Евразии разные подвиды, а орланы (*Haliaeetus sp.*) представлены разными видами.

Велико сходство фаун млекопитающих Евразии и Северной Америке. Одни и те же виды (иногда разные подвиды): россомаха, бурый медведь, лисица, волк, лось, северный олень. Близкие виды рыси (*Lynx lynx* в Евразии и *L. canadensis* в Америке), зайца беляка, землероек (*Sorex sp.*), летяг (*Pteromus sp.*), бобров

(*Castor fiber* в Евразии и *C. canadensis* в Америке), серых полевок и лесных полевок рода *Clethrionomys*. Из настоящих куниц соболь (*Martes zibellina*) обитает только в Евразии, а так называемый канадский соболь (*M. americana*) меньше размерами и мех у него гораздо менее ценен. Бурундуков в Америке несколько видов (*Tamias sp.*, *Tamiasciurus sp.*), в Евразии один (*Eutamias sibiricus*), белки (*Sciurus sp.*) разных видов.

Эндемики Евразии – кроты (*Talpa sp.*), ежи (*Erinaceus sp.*), енотовидная собака, кабарга (*Moschus moschiferus*). Эндемики американской тайги – крот звездонос (*Condilura cristata*), белоногие хомячки, или оленьи мыши (*Peromyscus sp.*), древесный дикобраз поркупин (*Erethizon dorsatum*), ондатра (в настоящее время акклиматизирована в Евразии и широко расселилась), енот полоскун (*Procyon lutor*), крупная куница илька, или пекан (*M. pennanti*). В Америке некогда была широко распространена пума (*Felis concolor*), теперь она почти истреблена, сохранилась лишь в национальных парках Канады и Аляски (рис. 30, 38).

В настоящее время человек заселяет практически все лесные ландшафты умеренного пояса, но характер этого заселения и соответствующей эксплуатации различен. Таежные ландшафты были заселены давно, но местные жители занимались собирательством, охотой и рыболовством. Лишь в XIX–XX веках значительная часть их была вовлечена в производящее хозяйство.

Собирательские ландшафты распространены на значительной части таежной зоны. Для них характерно разреженное население, формирующее возле своих поселений небольшие по занимаемой площади земледельческие и пастбищные ландшафты. В целом собирательство, охота и рыболовство, а также в недавнем прошлом бортничество не вносят значительных нарушений в функционирование и структуру природных экосистем, хотя при увеличении изъятия сверх нормы возможно снижение численности и даже исчезновение отдельных видов. Особенно это прослеживается на примере пушных зверей. Так, в начале XX века соболь на территории России был фактически истреблен, отдельные популяции сохранились на Алтае, Северном Урале, на Камчатке и в Забайкалье. Благодаря работам П. А. Мантейфеля были разработаны методы клеточного

разведения соболей с последующим заселением зверьков в места их бывшего обитания. В настоящее время сплошной ареал соболя на протяжении таежной зоны России практически восстановлен, и ежегодная добыча составляет около 170 тыс. шкурок.

Земледельческие и пастбищные ландшафты даже в наше время не очень характерны для таежных лесов. Своеобразные пастбищные ландшафты распространены в светлохвойной тайге Восточной Сибири (лиственничники), где местное население выпасает северных оленей. При их перевыпасе обычно прослеживается пастбищная дигрессия, аналогичная таковой в тундрах.

В послевоенные годы, когда остро ощущалась нехватка строевого леса для восстановления народного хозяйства, в таежной зоне на севере Европейской России и в Сибири массово организовывались леспромхозы. Население леспромхозовских поселков имело личный скот, но организовать выпас, как это традиционно велось в Европейской России (с наемом пастуха), не удавалось (никто не хотел идти в пастухи: на лесоразработках заработка были в разы выше). Поэтому скот свободно пасся вблизи поселков, нагрузка на пастбище была высокой, лесной травостой выедался и вытаптывался, почва уплотнялась, слабокислая реакция почв переходила в нейтральную. В связи с этим сильно менялся видовой состав травостоя, а вслед за ним и микроклимат; выедались также и кустарники, лес осветлялся.

Высокая численность домашних животных способствовала усиленному прокормлению таежных клещей, а на лесосеках, захламленных отходами лесоразработок и сильно зарастающих мелколиственными породами, формировались условия для размножения мышевидных грызунов – прокормителей личинок и нимф клещей. Аналогичные процессы шли и на свежих гарях, поскольку пожары при освоении новых лесных массивов – частое явление. Именно с этим было связано резкое увеличение заболеваемости клещевым энцефалитом в 1950–1960-е гг. в России.

Лесопользовательские ландшафты распространены очень широко. В таежных лесах деятельность человека обычно приводит к увеличению площади, занятой лиственными породами, в основном березняками и осинниками. Обычно в тайге на определенном

участке вырубаются все пригодные стволы. На месте вырубленного леса начинается нормальная демулационная сукцессия, ход которой может изменяться из-за эрозии, вызванной нарушением лесозаготовительной техникой верхних слоев почвы, либо из-за развития термокарстовых явлений (в районах вечной мерзлоты). При рубке или выжигании в восточносибирских таежных лесах с преобладанием лиственницы часто образуются своеобразные парково-луговые ландшафты, используемые для пастбищ и сенокосов. Лесопользовательские ландшафты также часто подвергаются лесным пожарам.

Лесовосстановительные работы в таежных лесах Канады и Финляндии ведутся практически на 100 % лесосек, в России же лишь на 20 %. В Финляндии, в частности, практикуется высадка очень густых осинников, которые довольно быстро растут и затем срезаются под корень для производства бумаги. Лесосека выкорчевывается и снова засаживается осинкой. Лесосеки же хвойных пород снова засаживаются елью и сосной.

Техногенные ландшафты типичны в основном для районов разработки полезных ископаемых, а также при строительстве железных и шоссейных дорог, аэродромов и т. п. На значительной части таежной зоны сохраняется вечная мерзлота (хотя и на несколько большей глубине, чем в тундре), поэтому возникают общие с тундрой проблемы при строительстве зданий, промышленных объектов и дорог. При добыче горных пород формируются обширные отвалы. Как правило, они довольно хорошо зарастают местными видами растений, в естественных условиях тяготеющих к поймам. Вслед за травянистыми растениями разрастаются кустарники, чаще всего ивы, шиповник (*Rosa sp.*). Иногда отвалы из-за содержания токсических веществ не зарастают вообще. В этих случаях необходимо вмешательство человека, чтобы удалить элементы или соединения, препятствующие росту. Особый вид техногенных ландшафтов – нефтегазопромыслы. Нарушения природной среды происходят аналогично таковым в тундре. Но особенно своеобразны разрушения природных ландшафтов при добыче золота с использованием драг. Двигаясь по руслу небольших речек, драги оставляют за собой валы из гальки и щебня, по которым протекает сильно загрязненная вода, буряя от частичек глины и ила.

Рекреационные ландшафты очень типичны для окрестностей населенных пунктов, особенно больших городов. Поскольку характер их использования в таежной зоне почти не отличается от такового в зоне лиственных и смешанных лесов, они будут рассмотрены в следующей главе.

### **ГЛАВА 3. Экосистемы хвойно-широколиственных (смешанных) и лиственных лесов умеренной зоны. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в смешанных и лиственных лесах**

Смешанные и лиственные леса в начале исторического времени покрывали большую часть Европы, юго-восток Азии, восток Северной Америки. Но в результате подсечного земледелия, широкого развития городов, строительства кораблей, а также в начале промышленной революции XVII–XVIII веков, изготовления древесного угля, площади этих лесов сильно сократились. Так, если в конце XVIII века площади лесов в Северной Америке к востоку от атлантического побережья до Миссисипи и к югу от Великих озер составляли 176 млн га, то в настоящее время их 8 млн га; один из наиболее крупных массивов смешанных лесов в Западной и Центральной Европе – Беловежская пушча – имеет площадь 150 тыс. га. Если тайга и теперь образует более или менее непрерывный пояс, то отдельные массивы смешанных лесов в настоящее время изолированы друг от друга, что приводит к существенным различиям в структуре их экосистем в разных частях этих подзон лесной зоны (рис. 31).

Рельеф разнообразный, преобладают волнистые равнины, холмы, невысокие горы, долины крупных и мелких рек, озерные котловины. Лето гораздо теплее, чем в тайге, среднемесячная температура свыше +10 °С держится не менее трех месяцев, средняя температура июля не менее +20 °С. Зима морозная, средняя температура января от –5 до –20 °С. Снега много, глубина снежного покрова к концу зимы до 1 м, иногда выше. Осадков в год выпадает



больше, чем в тайге (500–700 мм). Так как зимой лиственные породы деревьев, составляющие значительную часть древостоя, теряют листву, резко меняются по сезонам освещенность под пологом леса и гораздо ниже интенсивность зимнего фотосинтеза. Значительное увеличение, по сравнению с тайгой, растительного опада и более благоприятный климат приводят к увеличению запасов гумуса в почве. Преобладают серые и бурые лесные почвы. Большее разнообразие древесной растительности и появление многих видов с сочными, мясистыми плодами и орехами сильно повышает кормность угодий и стабильность запасов кормов по сравнению с тайгой, где почти все зависит от урожая семян хвойных. Фитомасса и продуктивность также выше, чем в тайге (таблица 5).

Таблица 5

**Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность смешанных и лиственных лесов, тыс. т/км<sup>2</sup>**

Тип экосистемы	Запасы гумуса в почве	Фитомасса	Продуктивность
Смешанные леса	15–20	25–45	0,8–0,9
Лиственные леса	18–25	37–50	1,3–2

В смешанных лесах Европы растут те же виды хвойных, что и в тайге (ель европейская, сосна лесная), но появляется и более южные формы, например можжевельник (*Juniperus sp.*). К березе и осине добавляются широколиственные породы: бук европейский (*Fagus sylvatica*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), липа (*Tilia cordata*), вязы (*Ulmus sp.*), ясень (*Fraxinus excelsior*), граб (*Carpinus betulus*), клены и др. Они являются основными породами в лиственных лесах, а в смешанных увеличивают свое присутствие с севера на юг. С юга, из субтропиков, в лиственные леса проникают такие виды деревьев, как каштаны конский (*Aesculus hippocastanum*) и съедобный (*Castanea sativa*), тисс ягодный (*Taxus baccata*) и некоторые другие.

Буковые леса (рис. 32) некогда были широко распространены по югу лесной зоны. Сейчас чистых буковых лесов осталось мало. Они почти лишены подлеска, травяной ярус развит слабо, так как

из-за очень плотной кроны буков через нее проникает мало света. Но весной, так как бук покрывается листвой позже других деревьев, в таких лесах много ранневесенних эфемеров: анемоны (*Anemone sp.*), ветреницы (*Pulsatilla sp.*), примулы (*Primula sp.*) и др. Дубовые леса (дубравы, рис. 33) гораздо лучше сохранились как в западной, так и в восточной Европе. В дубравах хорошо развит кустарниковый ярус, для которого характерен лесной орех (лещина, *Corylus avellana*), калина (*Viburnum opulus*), таволга (*Filipendula sp.*), смородина (*Ribes sp.*) и др. Травяной покров, так называемое дубовое разнотравье, включает целый ряд слабо оксифильных трав: сныть (*Aegopodium podagraria*), ясменник (*Asperula odorata*), копытень (*Asarum europaeum*), зеленчук (*Caleobdolon luteum*), ландыш (*Convallaria majalis*) и многие другие. Дубовые леса в северной части подзоны комбинируются с елями в дубово-еловые леса, остальные лиственные породы встречаются в смеси с основными, реже образуют чистые насаждения.

В Сибири пояс лиственных лесов образован мелколиственными породами – осиной и березой, в западной части Западно-Сибирской равнины местами значительная примесь липы (рис. 34). На большей части Средней и Восточной Сибири равнинная тайга непосредственно смыкается с горной, и пояса лиственных лесов здесь нет.

Особые хвойно-широколиственные и лиственные леса растут на Дальнем Востоке России, в Северном Китае (Маньчжурии), Северной Корее и на значительной части Японии (рис. 35). Здесь на сравнительно небольшой территории происходит смешение типично таежных, широколиственных и субтропических флор. Наряду с аянской елью, белокорой пихтой, восточной кедровой сосной здесь растут южные виды сосен, субтропические хвойные криптомерия (*Cryptomeria japonica*), цефалотаксус (*Cephalotaxus sp.*), тсуги. Среди лиственных – отличные от европейских и более многочисленные виды дубов, лип, кленов, вязов и др. Эндемики этого региона – маньчжурский орех (*Juglans manshurica*), бархатное дерево (*Phellodendron amurensis*), софора (*Sophora japonica*), гледичия (*Gleditschia sinensis*), айлант (*Ailanthus glanulosa*), павловния (*Pawlonia imperialis*); в Японии – субтропические магнолии

(*Magnolia kobus*) и камелии (*Camelia japonica*). Очень красивы гигантские благовонные тополя (*P. suaveolens*) и корейская ива чозения (*Chosenia macrolegis*). В подлеске – лещина, различные виды сирени (*Syringa sp.*), жимолости (*Lonicera sp.*), бирючины (*Ligustrum sp.*), рододендронов (*Rhododendron sp.*), элеутерококк (*Eleutherococcus senticosus*). Появляются лианы – дикий амурский виноград (*Vitis amurensis*), актинидия (*Actinidia colonicta*), лимонник (*Schizandra sinensis*). Травостой высокий, с большим количеством эндемиков, в том числе реликтов Неогена, например женьшень (*Panax ginseng*).

Болота в смешанных и лиственных лесах занимают меньшую площадь, нежели в тайге. Торфяников меньше. Основные виды болот – осоково-кочкарные и травяные, поросшие мелким лесом, чаще березовым, с подлеском из различных ив, крушины (*Frangula alnus*) и др. (рис. 9). На севере подзоны на болотах все чаще появляется ель.

В Северной Америке смешанные и лиственные леса, как и тайга, образованы представителями в основном тех же родов, но разных с Евразией видов, здесь больше эндемиков и южных видов, чем в Европе. Буковые леса образованы американским букком (*F. americana*) и американским эндемиком – сахарным кленом. Они менее тенисты, чем европейские чисто буковые леса, поэтому здесь богаче подлесок и разнотравье. Дубовые леса, в отличие от европейских, образованы несколькими видами дубов, здесь также многочисленны различные виды кленов, американский орех (*Juglans americana*), орех гикори (*Carya sp.*), тюльпанное дерево, платаны (*Celtis sp.*, *Ostria sp.*), «белая акация» робиния (*Robinia pseudoacacia*). В этих лесах богатый травостой, есть лианы – дикий американский виноград (*Partenocyssus sp.*) и др. (о причинах большего количества эндемичных и южных форм в Северной Америке и юго-восточной Азии по сравнению с Европой и Сибирью говорилось ранее).

Животный мир подзон смешанных и лиственных лесов имеет много общих видов с таежной подзоной. Преобладают виды, характерные для лесной зоны в целом, меньше обитателей чисто лиственных лесов, еще меньше чистых таежников. Здесь также характерны

бурый медведь, волк, лисица, заяц беляк, лось, лесные и серые полевки, многие виды птиц. Но появляется много видов несвойственных тайге: лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*), желтогорлая мышь (*A. flavicollis*), сони (*Glis glis* и др.), лесная куница (*M. martes*), благородный олень (*Cervus elaphus*) и др. Такие общие для двух подзон виды, как волк, лисица, европейская косуля, тетерев (*Lyrurus tetrrix*) и др., предпочитающие мозаичные ландшафты, встречаются здесь гораздо чаще, чем в тайге, куда они лишь в последнее время стали усиленно проникать в связи с вырубкой лесов и распашкой.

Богаче видовой состав ночных бабочек, сов, летучих мышей, так как летом ночи здесь длиннее, чем в тайге. В то же время еще обитает много видов, мигрирующих зимой на юг или впадающих в спячку или анабиоз.

Видов жуков из семейств усачей и короедов гораздо больше, чем в тайге, богаче видовой состав листоедов (*Chrysomelidae*), долгоносиков (*Curculionidae*), трубковертов (*Attelabidae*), много нелетающих жужелиц (*Carabidae*). Из ночных бабочек, кроме коконопрядов, пядениц и совок, много представителей семейств бражников и павлиноглазок. Гораздо богаче фауна дневных бабочек из семейств белянок, бархатниц, нимфалид, голубянок, парусников и др.

Население рыб во многом сходно с тайгой, так как многие реки в Евразии и в Америке пересекают в своем течении все подзоны лесной зоны. Уменьшается количество лососевых и сиговых, но увеличивается количество карповых. Последних особенно много в Евразии: сазан (*Cyprinus carpio*), лещ (*Abramis brama*), плотва (*Rutilus rutilus*) и многие другие. В Америке из карповых широко распространены эндемичные роды *Notropis*, *Hesperoleucus* и др. Эндемичны для Евразии вьюн, обыкновенный сом, а для Америки – древние примитивные ганоидные рыбы: ильная рыба (*Amia celva*) и панцирные щуки (*Lepisosteus sp.*), и американские сомы (*Ameiurus sp.*). Осетры (*Acipenser sp.*) представлены разными видами на обоих континентах, белуги (*Huso sp.*) – только в Евразии. Лопатоносы (*Scaphirhynchus sp.*) и миссисипский веслонос (*Polyodon spathula*) – эндемики Америки (еще один вид веслоноса встречается в Китае, в реке Янцзы, и один вид лопатоноса – в Аральском

море). Угри (*Anguilla anguilla*) представлены разными подвидами на обоих континентах.

Богаче в подзонах смешанных и лиственных лесов и фауна амфибий. В Евразии к остромордой лягушке добавляются травяная (*R. temporaria*), озерная (*R. ridibunda*) и прудовая (*R. esculenta*), из жаб – зеленая жаба (*B. viridis*), чесночница (*Pelobates fuscus*), жерлянка (*Bombina bombina*), а также древесная лягушка квакша (*Hyla arborea*). В Америке несколько своих видов жаб и лягушек, в том числе самая крупная из настоящих лягушек лягушка-бык (*R. catesheiana*), до 20 см длина туловища, до 25 см – задних ног, вес до 600 г.

В Евразии несколько видов тритонов (*Triturus sp.*), саламандр (*Salamandra sp.*, *Tylotriton sp.*), в Америке эндемичный род тритонов (*Dicmictylus sp.*), хвостатые земноводные особого эндемичного семейства амбистомовых (тигровая амбистома, *Ambistoma tigrinum*, и др.), гигантская древняя амфибия скрытожаберник (*Cryptobranchius alleganiensis*) до 68 см длины. На северо-востоке США и примыкающей территории Канады живет оригинальная лягушка *Ascaphus truei*, имеющая ребра и (у самцов) хвост во взрослом состоянии (близкий вид обитает в Новой Зеландии).

Из рептилий на обоих континентах встречаются пресноводные черепахи родов *Emus* и *Tryonix*, причем в Америке в большем количестве видов, чем в Евразии. Есть в Америке и эндемичные черепахи, например красноухая (*Pseudemus scripta*). Обыкновенный уж населяет Евразию, а его родичи – подвязочные змеи – чистые американцы. Близкие к ужам полозы (*Coluber sp.*, *Elaphus sp.*) – евроазиатцы. Из настоящих ящериц в Евразии к живородящей ящерице прибавляется прыткая (*L. viridis*). В Америке настоящих ящериц нет, их заменяет несколько видов многовидового тропического семейства игуан (роды *Anolis*, *Sceloporus*). Безногую евроазиатскую веретенницу (*Anguis fragilis*) заменяют представители того же семейства, но с ногами: аллигаторовые ящерицы (*Gerrhontus sp.*). Широко распространенную в Евразии обыкновенную гадюку в Америке заменяют гремучие змеи – ромбическая и полосатая (*C. horridus*).

Птицы в основном те же, что и в таежной зоне, но меньше клестов, синиц, нет свиристелей и снегирей. К черному и пестрым

дятлам добавляются зеленые (*Picus sp.*). Больше различных видов мелких певчих птиц, голубей; чаще, чем в тайге, встречается тетерев, а белой куропатки меньше, меньше и рябчиков, глухарей (в основном по островам чисто хвойных лесов). Появляется серая куропатка (*Pedix perdix*), а по югу Евразии широко распространен обыкновенный фазан (*Phasianus colchicus*), представленный от Европы до Дальнего Востока рядом подвидов, но в основном в более южных районах.

Как говорилось выше, много таежных форм и среди млекопитающих. В то же время появляются формы, типичные для смешанных и лиственных лесов. В Евразии это косуля, благородный олень (*Cervus elafus*), лань (*Dama dama*), дикий кабан (*Sus scrofa*), заяц русак (*L. europaeus*), европейский кролик (*Oryctolagus cuniculus*), дикий лесной кот (*Felis silvestris*), черный хорь (*M. putorius*). В Америке это чернохвостый (*Odocoileus hemionus*) и белохвостый (*O. virginianus*) олени (первый экологически близок к косуле, второй – к лани), свой подвид благородного оленя (вапити), черный медведь барibal (*U. americanus*), енот полоскун, древесный дикобраз, скунс (*Mephitis mephitis*), свои виды зайцев (чернохвостый заяц *L. californicus* и др.) и кроликов (*Sylvilagus floridanus* и др.) (рис. 36, 38).

Из тропической зоны в леса Дальнего Востока проникают пятнистый олень (*C. nippon*), тигр (*Pantera tigris*), леопард (*P. pardus*), гималайский белогрудый медведь (*U. tibethanus*) (рис. 37). Наконец, на обоих континентах в небольшом количестве сохранились дикие быки: зубр (*Bison bonasus*) в Европе и лесной подвид бизона (*B. bison athabascae*) в Канаде.

Несколько слов о лесах умеренного пояса южного полушария. Вследствие полярной асимметрии в южном полушарии почти вся область умеренного климата занята океаном, и в зоне, соответствующей по климату лиственным и смешанным лесам, находится только самый юг Южной Америки, Тасмания и южный остров Новой Зеландии.

Южноамериканские смешанные леса находятся на Тихоокеанском побережье, от 37 до 48° с. ш. Климат здесь очень влажный (до 2400 мм осадков в год) и умеренный (летом среднемесячная темпера-

тура +14 °С, зимой до +8 °С, но часто бывает снег до 1–1,5 м высоты). Внешне они не похожи на леса северного полушария, древесные породы здесь совершенно иные. Голосеменные представлены араукариями (*Araucaria araucana* и др.), фитцройями (*Fitzroya patagonica*), речными кедрами (*Libocedrus sp.*); еще ряд форм голосеменных (*Podocarpus sp.*, *Agatis sp.* и др.) не имеют ни хвои, ни листьев, а фотосинтез осуществляется в листовидно расширенных кончиках ветвей – кладодиях; лиственные деревья представлены южными буками (*Notofagus sp.*) и эвкрифиями (*Eucryphia cordifolia*), образующими верхний ярус леса, а в подлеске и кустарниковом ярусах – дримис (*Drimys winteri*), древовидные папоротники (*Blechnum sp.*), бамбук (*Chusquea sp.*). Из трав замечательна чилийская гуннера (*Gunnera sp.*), с такими громадными листьями, что под одним листом могут скрыться три всадника со своими лошадьми.

Фауна этих лесов лишена своеобразия. Сюда проникают виды, свойственные степям, субтропикам и даже тропикам Южной Америки, флора и фауна Тасмании аналогична фауне Австралии (см. далее), а фауна и флора Новой Зеландии необычно своеобразна и будет рассмотрена в главе об экосистемах островов.

Более теплые и продуктивные, чем тайга, лиственные и смешанные леса Евразии освоены человеком еще до нашей эры либо в самом ее начале. Здесь уже в первых веках нашей эры велись земледельческое, пастбищное и лесопользовательское хозяйства.

*Земледельческие ландшафты* в какой-то степени традиционны для лесов умеренного пояса. Здесь, по сравнению со степями, они застрахованы от засух, хотя и получают меньше тепла.

На протяжении тысячелетий земледелие велось подсеčno-огневым способом. В первые годы такие земли давали высокие урожаи, затем урожаи падали и лет через 10–15 (иногда больше) участок забрасывали, и на нем шло восстановление леса по типу демулационной сукцессии. Однако такой способ земледелия был эффективен при низкой плотности населения, не более 1 человека на км<sup>2</sup>.

При большей плотности населения первичный лес не восстанавливался. На его месте формировались либо постоянные поля, либо суходольные луга – своеобразный пастбищный антропогенский субклимакс. Их расположение обычно отражает черты исходного

ландшафта. Постоянные поля быстро теряют свое плодородие, так как лесные почвы достаточно бедны, а сравнительно большое количество осадков приводит к вымыванию гумуса и развитию эрозии. Поэтому последующие земледельческие ландшафты видоизменились по сравнению с первичными подсечно-огневыми. Стали широко использовать севообороты, удобрения, все более совершенные агротехнические приемы.

Но на крупных полях развивается водная эрозия, широко рассеваются сорняки и вредители. В остаточных небольших лесах сохраняется реальная пожароопасность. Мелиоративные мероприятия (осушение верховых болот) ухудшают состояние рек.

*Пастбищные ландшафты* не вполне типичны для лесной зоны, тем не менее в ряде районов они довольно распространены. В минувшие века в светлых широколиственных лесах Европы пасли скот, что приводило к уничтожению подроста и дигрессии растительности. По деградированным участкам с юга расселялись многие теплолюбивые виды растений и животных. В Средние века возросло значение дубовых лесов, которые использовали как места откорма свиней.

Сейчас чаще всего для пастбищ отводятся суходольные луга, формирующиеся на вырубках, гарях или старых залежах на равнинных водоразделах и верхних террасах. Такие луга с преобладанием мезофильных многолетних трав фактически соответствуют средней стадии нормальной восстановительной сукцессии. Их стабильное состояние поддерживается благодаря тому, что выпас скота или сенокосы препятствуют разрастанию кустарников. Опада накапливается обычно мало, но образуется мощная дернина. При этом выпас скота более эффективен, так как часть съеденной животными фитомассы возвращается в экосистему в виде богатого азотом навоза. При сенокосе начинается очень медленная дигрессия растительного покрова, проявляющаяся в первую очередь в выпадении форм, размножающихся семенами. Подсев трав (злаков и бобовых) обычно стабилизирует ситуацию.

При перевыпасе дернина разбивается и сохраняются лишь устойчивые виды растений. В первую очередь исчезают высокотравные злаки. В конце концов формируются луга из одно-, двухлет-



них растений, почти не поедаемых скотом (спорыш, подорожники и пр.). Сходная картина наблюдается и при выпасе скота на пойменных лугах, с которыми связано традиционное молочное скотоводство.

*Лесопользовательские ландшафты*, по сравнению с общей площадью зоны смешанных и лиственных лесов, занимают большую ее долю, чем в тайге. Во многих районах Европы при изменении характера использования исторически сменялись буковые, дубовые и снова буковые леса. Нынче же обычны вторичные хвойные леса. Хвойные породы расселяются самосевом, имея преимущества и при расселении, и при освоении обедненных (кислых) почв.

В древности заготовку дров вели в так называемых низкоствольных лесах. Позже (XV–XVI века) **формировались среднествольные** леса из двух ярусов: верхнего – из бука, применявшегося как строевой лес, и нижнего, из граба, шедшего на дрова. Лишь в XIX веке в Европе появляются сложные системы лесохозяйства со смешанным лесовозобновлением. При этом исчезают дубы, нуждающиеся в хорошей освещенности, и увеличивается площадь ельников. В целом по лесной зоне умеренного пояса идет сокращение площадей лесов, хотя в отдельных государствах ведутся активные лесовозобновительные работы общей площадью 4–4,5 млн га. В Германии свыше 60 % лесов – искусственно посаженные, в США – свыше 80 %. Лесовозобновление достигает 60 тыс. га в год в Испании, 30–40 тыс. га в год в Великобритании, 16 тыс. га в год в Финляндии. В России лесовосстановительные работы ведутся лишь на 1/3 лесосек.

*Техногенные ландшафты* типичны в основном для районов разработки полезных ископаемых, а также при строительстве железных и шоссейных дорог, аэродромов и т. п. Они аналогичны таковым в таежных лесах. В Германии и некоторых других европейских странах техногенные ландшафты используются для сельскохозяйственных целей.

*Верещатники* представляют собой совершенно специфический тип антропогенного субклимакса, в какой-то степени напоминающий маквис в субтропиках. В настоящее время этот тип ландшафта широко распространен вдоль всего атлантического побережья Европы, заходя вглубь ее центральной части.

В районах, ныне занятых верещатниками, судя по палеоботаническим данным, были развиты своеобразные влажные приатлантические леса из широколиственных пород с примесью сосны. Они были сведены местными жителями еще в начале нашей эры на дрова и строительство, а частично, возможно, выжигались при расчистке пастбищ. Так как эти леса существовали на бедных почвах, то после их сведения мощный промывной режим способствовал резкому упрощению почвенной структуры. На почвах такого типа могли расти только немногие виды, в первую очередь вереск (*Calluna vulgaris*). В результате сформировались его обширные и густые заросли.

Подобные ландшафты отличаются малой продуктивностью, около 40 т/км<sup>2</sup>. Разложение опада, однако, идет медленно, поэтому накапливается мощная подстилка – до 750 т/км<sup>2</sup>. Эти заросли обычно используют для выпаса скота, главным образом овец. Собственно выпас идет на прогалинах между куртинами вереска, на которых развивается злаково-разнотравная растительность. Она существует в основном благодаря выпасу и регулярному выжиганию сухой растительности, что ограничивает распространение кустарников. В низинах обычны густые заросли папоротников. При более или менее интенсивном выпасе широко расселяются некоторые злаки. Вообще же верещатники выдерживают лишь незначительную пастбищную нагрузку – примерно одна овца на 1,2–2,8 га. При перевыпасе начинается полная деградация почвенно-растительного покрова, которая сопровождается мощной эрозией. В более влажных фациях при перевыпасе обычно разрастаются сфагновые мхи и идет заболачивание.

*Рекреационные ландшафты* типичны для окрестностей населенных пунктов, особенно больших городов. Для них характерно то, что отдыхающие фактически вытаптывают растительность нижнего яруса (траву и подрост). Это, во-первых, приводит к разреживанию травяного покрова и исчезновению подстилки (а это, в свою очередь, приводит к эрозии), во-вторых, препятствует восстановлению деревьев и кустарников. Следовательно, необходимо регулировать перемещение и численность отдыхающих. В Европе развита сеть особо охраняемых природных территорий – природные парки.

В них обычно сочетаются интересные природные объекты с историко-культурными. В последние годы природные парки появились и в России. Их также активно посещают туристы. Рекреационные леса – одни из самых пожароопасных.

#### **ГЛАВА 4. Экологические особенности степей и лесостепей. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в степях**

В удаленных от берегов океанов районах, где создаются семиаридные условия, развиваются степи. Как зональное явление они характеризуются равнинным или слабо всхолмленным рельефом и континентальным климатом. Лето теплое и сухое, средняя температура самого теплого месяца не ниже +20 °С, часто выше. Осадков выпадает не более 450 мм, как правило, заметно меньше. Зима – морозная и местами довольно снежная, но на некоторых возвышенных участках снег сдувается ветрами до голой земли. Степи протянулись длинной полосой по Евразии от Прикарпатья до Маньчжурии, почти без перерыва (так называемая Великая степь); в Северной Америке – от южной Канады до Мексиканского залива; в Южной Америке – к югу от устья Ла-Платы до Огненной Земли и от подножья Анд до Атлантического океана. Отдельные участки степей есть и в горах, в малоувлажненных межгорных котловинах (рис. 39).

В настоящее время большая часть степей распахана или превращена в пастбища и сенокосы. Превращение умеренно увлажненных степей в хлебные поля вызвало существенное качественное изменение в степных экосистемах, так как ежегодная уборка урожая и посев все время возвращают экосистему на нижний уровень сукцессии, на стадию однолетников, что сильно истощает почву. Также происходит вытеснение многоядных фитофагов из числа насекомых, копытных и грызунов и замена их моно- и олигофагами, многие из которых являются экономически значимыми вредителями сельхозкультур. Интенсивный перевыпас на пастбищах

вызывает опустынивание степей и также падение их продуктивности. Так, в Северной Америке биомасса диких копытных (в основном бизонов), которые паслись здесь, не вызывая разрушения почвенного покрова и растительности, в три раза превышала биомассу сельскохозяйственных, которые выпасаются здесь теперь.

Степи встречаются и в областях, где по условиям климата должны быть леса. Так, в северной части американских прерий выпадает до 600 мм осадков в год. Дело в том, что частые лесные пожары на границе со степью благоприятствуют травам в их конкуренции с деревьями. Считается, что северная часть прерий возникла на тех местах, где индейцы выжигали леса, чтобы расширить бизоньи пастбища, а бизоны вместе с травой поедали проростки деревьев и уплотняли почву так, что она становилась непригодной для лесной растительности, но вполне благоприятной для степной, а их помет менял pH почвы со слабокислого, благоприятного для лесной растительности, на нейтральный, благоприятный для степной.

В степях господствуют дерновинные злаки, флора здесь значительно беднее лесной. Степные сообщества обладают более простым строением, здесь один или два яруса трав и почва, местами кустарниковый ярус.

Степные почвы – черноземы – характеризуются наибольшим количеством гумуса из всех почв мира. Кроме них в степях пятнами встречаются засоленные участки – солонцы и солончаки, а в местах, где островами сохраняются леса – серые и бурые лесные почвы и солоды. Корни большинства степных растений углубляются в почву на 1–1,5 м, а их масса в климаксовых степях составляет до 80–90 % всей фитомассы. Так как наибольшее количество степных растений однолетники, каждый год отмирает огромная масса корней. Теплый, но недостаточно влажный степной климат несколько тормозит работу редуцентов по минерализации этой массы, почему, собственно, и накапливается большое количество гумуса (табл. 6).

В более увлажненных степях преобладают злаки с подземными корневищами, формирующие сплошную дернину (рис. 40), а в более сухих – кустовые злаки, растущие группами с промежутками голой почвы между ними. На юге сухие степи постепенно переходят в полупустыню.

Таблица 6

**Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность в степях и лесостепях, тыс. т/км<sup>2</sup>**

Тип экосистемы	Запас гумуса в почве	Фитомасса	Продуктивность
Лесостепи	28–31	25–30	1,2–1,5
Типичные степи	32–38	9–25	0,8–2
Сухие степи	9–12,6	8–10	0,4–1

Злаки северного происхождения – ковыль (*Stipa sp.*), пырей (*Agropyrum sp.*), мятлики возобновляют рост ранней весной или в начале лета, в середине лета впадают как бы в «полусон», в конце же лета и к началу осени их рост возобновляется. Злаки южного происхождения – бородач (*Bothriochlora sp.*), тонконог (*Koeleria sp.*), североамериканские злаки бизонья трава (*Buchloe sp.*) и грамова трава (*Bouteloua sp.*) начинают рост поздно, растут непрерывно все лето, а к осени прекращают рост. Смесь злаков разного происхождения приводит к тому, что продуктивность степи в течение сезона более или менее ровная, в отличие от продуктивности монокультур возделываемых растений. Разнотравье, включающее семейства сложноцветных, зонтичных, губоцветных, норичниковых и др., и семейство бобовых составляют небольшую часть биомассы степных растений, но встречаются постоянно и повсеместно, многие из них являются индикаторами разных типов степных сообществ. Их количество увеличивается при перевыпасах и засухах, так как они, в общем, более устойчивы, чем злаки. Особенно это касается крупных растений с жесткой, колючей или ядовитой листвой (лопухи (*Arctium sp.*), молочай (*Euphorbia sp.*), синеголовник (*Eryngium sp.*), конский щавель (*Rumex confertus*) и др.), которые в сильно вытоптанной скотом степи образуют заросли бурьяна.

В то же время умеренное выедание степной травы животными и удобрение почвы их пометом способствует прорастанию молодых побегов, которые иначе были бы заглушены слежавшимся «войлоком» старой травы. Так, в Аскании-Нова в 1911 г. был огражден участок степи площадью в 3 десятины (3,27 га), где не пасли скот

и не косили траву. Через три года участок погиб – молодая трава не пробивалась через высохшую старую.

Сейчас лишь отдельные участки степей в заповедниках и национальных парках сохранили исконную степную флору и фауну. В Европе, например, самый большой участок целинной степи – в заповеднике Аскания-Нова (Украина) – имеет площадь всего 11 с небольшим тыс. га.

Для степей Евразии характерны такие роды, как ковыль, овсяница (*Festuca sp.*, наиболее распространен типчак, *F. sulcata*), костер (*Bromus sp.*), тонконог, мятлик, а из двудольных – шалфей (*Salvia sp.*), василек (*Centaurea sp.*), серпуха (*Serratula sp.*), вероника (*Veronica sp.*), астрагал (*Astragalus sp.*), горичвет (*Adonis sp.*) и др. Для северной, более увлажненной, части степи характерны клевер (*Trifolium sp.*), мышиный горошек (*Vicia sp.*), незабудка, румянка (*Echium rubrum*), мытник (*Pedicularis comosa*), тысячелистник (*Achillea sp.*); для южной, более засушливой, – маки (*Papaver sp.*), луковичные: тюльпаны (*Tulipa sp.*), луки (*Allium sp.*), птицемлечники (*Ornithogalum sp.*), гусятники (*Gagea sp.*), а также виды, характерные для сухих степей и полупустынь, растущие в основном на солонцах и солончаках: солодки (*Glycyrrhiza sp.*), кермек (*Limonium sp.*), молочай, полыни (*Artemisia sp.*), солянки (*Salsolatea sp.*), солерос (*Salicornia herbacea*).

Азиатские – сибирские и казахстанские – степи характеризуются теми же родами (но часто другими их видами), в частности, здесь больше различных полыней.

Американские степи (прерии) по жизненным формам растений полностью соответствуют степям Палеарктики, но имеют ряд эндемичных видов и родов. Прерия делится на высокотравную, низкотравную и смешанную. В первой много родов, общих с Евразией, но другие виды. Так, здесь много ковылей, бородача, тонконога, образующих верхний травяной ярус (высотой до полуметра и более), а под ним – более низкие аборигенные бизонья и грамова трава. Эти же два рода формируют низкотравную прерию (высота травостоя 5–8 см). Здесь также много солянок. В так называемой смешанной прерии высокотравные растения не образуют сплошного яруса, а растут отдельными кустиками, между кото-

рыми – сплошной покров низкорослых злаков. Среди разнотравья эндемичные роды астра (*Astra sp.*), рудбекия (*Roudbeckia*), дикий подсолнечник (*Helianthus sp.*), золотая розга (*Solidago sp.*), сальфия (*Silphium sp.*), ленок (*Coreopsis sp.*), но обычен типичный для Палларктики тысячелистник.

Степи Южной Америки (пампа) имеют много общих родов со степями северного полушария: бородач, тонконог, мятлик, ковыль, овсяница, костер. К чисто южноамериканским видам относятся высокорослые (до двух и более метров) пампасные травы (роды *Panicum*, *Paspalum*), увенчанные большой метелкой, а у земли – густая «борода» из прошлогодних листьев, перепутанных со свежими, зелеными (рис. 41). Из двудольных много представителей семейств портулаковых (*Portulaca grandiflora* и др.), гвоздичных (*Dianthus sp.* и др.), вербеновых (*Lippia citriodora* и др.), ирисов (*Iris sp.* и др.), бобовых (дикий люпин, *Lupinus sp.*, мышинный горошек), сложноцветных и зонтичных. На севере пампы встречаются заросли бамбуков (*Bambusa sp.*).

Южная часть пампы отличается меньшим увлажнением и местами имеет вид полупустыни.

Своеобразны степные сообщества Огненной Земли. Здесь преобладают гигантские злаки «туссок» (*P. flabellata*) и гигантские осоки (*C. trifida*), высотой до 2 м, в сочетании с болаксом (*Bolax sp.*), вересками (*Erica sp.*), подушковидными зонтичными (*Azorella glebaria*), антарктической очанкой (*Euphrasia antarctica*), южной водяникой (*E. rubrum*) и др.

Очень характерен переходный биом между лесной и степной зонами – лесостепь. Его появление связано с мозаичностью почвенного покрова, уровнем грунтовых вод, особенностями рельефа, промежуточным характером климата. Совокупность этих условий и вызывает чередование небольших лесов (колки, рощи) со степными или луговыми участками между ними (рис. 42). Деятельность человека, с одной стороны, способствует продвижению лесостепи на север (вырубка лесов под пашню не сплошняком, а с оставлением отдельных лесных массивов между полями и пастбищами), с другой стороны, сокращает лесостепь на ее южных границах, где дефицит древесины для строительства, топлива и пр. вызывает

почти сплошную вырубку лесов. В целом облесенность лесостепи постоянно сокращается: в западносибирской лесостепи в начале XX века облесенность составляла до 45 %, в середине века – до 25 % в северной и до 13 % в южной лесостепи, а в конце века – до 13 % в северной подзоне и до 2 % в южной.

Лесостепи Европы, Восточной Сибири и Северной Америки характеризуются преобладанием дубовых рощ, правда, виды дуба и сопутствующих пород везде разные. Лесостепи Западной и Средней Сибири и Казахстана образованы осиново-березовыми колками.

Особые формации находятся по коренным берегам рек, пересекающих степи с севера на юг и по их поймам. По коренным берегам развиты мощные «языки» леса, проникающие далеко в степи и соответствующие по типу тем лесам, которые находятся севернее степи. В степях Западной Сибири и Казахстана это сосновые «ленточные» боры с примесью березы, травяной покров, особенно в южной части, с большой примесью чисто степных трав (ковыль и др.) (рис. 43). В Европе это дубовые, ильмовые, грабовые леса, в Северной Америке – дубовые с примесью кленов, гикори и тюльпанных деревьев, в Южной Америке – клены, тополя и абригенное дерево сейба, или капоковое дерево (*Seiba sp.*), огромное дерево, родственное африканскому баобабу и внешне похожее на него, а также завезенные в последнее время из Австралии эвкалипты (*Eucalipthus sp.*).

Поймы рек заняты влаголюбивой древесной и кустарниковой растительностью, обычно густыми зарослями ив и тополей разных видов.

Во всех лесостепях облесенность падает в направлении от леса к степи (в Евразии и в Южной Америке с севера на юг, в Северной Америке – с востока на запад).

Вблизи озер и в других понижениях ландшафта часто встречаются заросли кустарников, в наиболее влажных местах это ивняки, а также барбарис (*Berberis sp.*), степная вишня (*Cerasus fructicosa*), таволга, терн (*Prunus spinosa*) в Европе, степная вишня, таволга и карагана (*Caragana frutes*) в Западной Сибири и Казахстане; в Северной Америке – кустарниковые формы дуба и сумах (*Rhus sp.*);



в Южной Америке – колючие кусты держи-дерева – сборное название некоторых видов акаций (*Acacia sp.*), кассий (*Cassia sp.*) и др. Кустарниковые заросли при хозяйственном освоении степей обычно выкорчевывают, так как они «мешают» и земледельцу, и скотоводу, но в естественной степи они – важный элемент ландшафта.

В областях замкнутого стока (Западная Сибирь, Северный Казахстан, некоторые участки южноамериканской пампы) много озер, от сравнительно крупных до мелких. По периферии озер образуются заболоченные полосы – займища, а по их краям – своеобразные медальоны из ивняка. Пояс займищ и ивняков постепенно расширяется, наступая на озеро, которое последовательно превращается в осоково-кочкарное и травяное болото, в кустарниковые заросли и лес.

Ландшафтно-климатические особенности степей накладываю характерный отпечаток на степных животных. У них широко распространено накопление резервных веществ и запасание корма. Много как зимоспящих видов, так и впадающих в летнюю спячку или анабиоз. Подвижность высока, многие виды совершают большие и дальние миграции в связи с изменением местных или общих условий существования. Отчетливо выражены сезонные аспекты сообществ, но одновременно существуют и четкие суточные изменения, особенно хорошо заметные летом. Численность многих степных видов резко колеблется по годам, в связи с чем облик биоценозов меняется даже на коротких отрезках времени. По этим признакам степные экосистемы близки к тундровым, с которыми их роднит и малая ярусность. Это объясняется некоторым сходством условий существования, молодостью тундр и степей (конец Плейстоцена – начало Голоцена), общностью их происхождения от тундростепей Плейстоцена.

Большая часть степных животных представлена бегающими и роющими формами, даже среди птиц много бегающих, или, по крайней мере, наземногнездящихся видов. Часто образуются колонии, стаи, стада, что обеспечивает некоторую защиту в открытых местообитаниях. Миграции крупных копытных препятствовали истощению пастбищ. Роющие грызуны дают резкие всплески численности, особенно там, где человек уничтожил хищных млекопитающих и птиц (рис. 44, 45).

Из насекомых много прямокрылых из семейств кузнечиков, саранчовых, сверчков. Много жуков из семейств щелкунов (полосатый щелкун (*Agriotes lineatus*), черный щелкун (*Arhous niger*) и др.); долгоносиков (семяеды (*Arion sp.*) и многие другие), листоедов (*Chrysomela sp.* и многие другие); пластинчатоусых: хрущи (хлебные хрущи (*Anisoplia sp.*) и др.) и навозники (*Geotrupes sp.*, *Aphodius sp.* и др.); нарывников (*Meloe sp.*, *Lytta sp.*). Широко представлены растительноядные клопы, дневные и ночные бабочки. Среди последних многочисленны совки, ряд видов которых, например серая совка (*Apamea sordida*), озимая совка (*Agrotis segetum*), становятся в агроценозах одними из опаснейших вредителей сельскохозяйственных культур, наряду с посевным щелкуном (*A. sputator*), жуком кузьмой (*A. austriaca*), клопом вредной черепашкой (*Eurigaster integriceps*), стайной саранчой (перелетная, *Locusta migratoria*, и пустынная, *Schistozerca gregaria*) и др.

Много в степях пауков и клещей, в том числе ядовитые тарантулы (*Lycosa sp.*), иксодовые клещи родов *Dermacentor* и *Boophilus*, переносчики ряда болезней человека и животных.

Население рыб степных рек неспецифично, так как многие реки Евразии, протекающие по степям, имеют в лесной зоне низовья (Обь, Иртыш) или верховья (Волга, Днепр). Основная река североамериканских прерий – Миссисипи – также имеет верховья в лесной зоне, а в пампе реки бассейна Ла-Платы текут из тропиков. Правда, не относящиеся к этому бассейну реки Рио Колорадо и Рио Негро целиком степные (верховья в горах Анд), но население рыб в них во многом сходно с Ла-Платой, т. е. близко к тропическому.

Из амфибий голарктически распространены настоящие тритоны, чесночницы, настоящие жабы, настоящие лягушки. Количество видов, по сравнению с лесной зоной, увеличивается. В Северной Америке в степях распространены несколько видов безлегочных саламандр и эндемичные семейства амбистом и амфиум. Последние живут в болотах, прудах и на рисовых полях (*Amphiuma means*). В Южной Америке в пампе обитают представители тропических семейств свистунов и короткоголовых лягушек. Пятипалый свистун (*Leptodactylus pentadactylus*) – крупная лягушка, поедающая змей длиной до 1 м. Из настоящих жаб для пампы характерна са-

мая крупная жаба – ага (*B. marius*), до 25 см длиной, и также довольно крупные «рогатые жабы» (*Ceratophrys sp.*). Настоящих лягушек в пампе нет.

Из рептилий в степях Евразии встречается степная черепаха (*Testudo grecca*), в Северной Америке ее заменяет роющая черепаха гофер (*Gopherus polyphemus*). В степях Евразии широко распространена прыткая ящерица, в Северной Америке ее заменяет несколько видов игуан (*Anolis carolinensis* и некоторые другие). В пампе Южной Америки много ящериц семейства сцинков (*Eumeces sp.*) и эндемичного семейства тейид (*Ameiva sp.*). Змеи представлены в степях Евразии настоящими ужами, полозами, гадюками и одним видом ямкоголовых змей – палласовым щитомордником (*Aneistrodon halys*). В прериях Северной Америки – королевская змея (*Lampropeltis getulus*) из настоящих ужей, аризонский аспид (*Micruroides euruxanthus*) и несколько видов гремучих змей. В Южной Америке ужи представлены косоглазой змеей (*Helicops carinicaudus*), гремучие змеи – каскавелой (*C. durissus*), а на севере пампы, на границе с саваннами, обитает выходец из тропиков – ямкоголовая змея, очень ядовитая жарарака (*Bothrops jararaca*).

Для степных птиц характерны наземногнездящиеся хорошо летающие воробьиные, например жаворонки (*Alauda sp.*) в Евразии. Характерны обитающие в высокой траве куриные: серая куропатка и перепел (*Coturnix coturnix*) в Евразии, луговой тетерев (*Tympanuchus americanus*) и виргинский перепел (*Colinus virginianus*) в Северной Америке. В Южной Америке обитают внешне похожие на куропаток представители очень древнего и примитивного отряда тинаму, наиболее широко распространен в степях рыжий тинаму (*Rhinchotus rufescens*).

В степях есть птицы, гнездящиеся в норах. Из воробьиных камчатки (*Oenanthe sp.*), из уток пеганка (*Tadorna tadorna*) и огарь (*T. ferruginea*) в Евразии; в Северной Америке кроличья сова (*Athene cunicularia*) часто поселяется в кроличьих норах. Бегающие птицы, мало или неохотно летающие, или совсем не летающие – характернейшая жизненная форма степей. В Евразии это дрофа (*Otis tarda*), стрепет (*O. tetrax*), тиркушки (*Glareola sp.*), авдотка (*Burchinos oediconemus*). В Северной Америке – арама (*Aramus*

*guarauna*) из журавлеобразных, в Южной Америке – страус нанду (*Rhea americana*).

Хищные птицы представлены в Евразии соколами: пустельгой (*F. tinnuculus*), кобчиком (*F. vespertinus*); орлами: могильником (*A. heliaca*) и степным (*A. rapax*); канюками, лунями (*Circus sp.*). В Северной Америке близкие виды тех же родов и даже общие виды – черный коршун, сапсан. В Южной Америке свои виды луней, канюков, соколов, в том числе эндемичное подсемейство соколов – каракары (*Polyborus plancus* и др.), ведущие образ жизни скорее коршунов – они падальщики. В южной части пампы и в предгорьях обитает самый крупный представитель дневных хищных птиц – кондор (*Vultur gryphus*), тоже падальщик. Много сов, в Евразии это ушастая сова (*Asio otis*) и обыкновенная совка (*Otus scops*).

В южноамериканской пампе обитают представители особого подотряда воробьиных – непевчих: рыжий печник (*Furnarius leucopus*), муравьеловки (*Thamnophilus sp.*, *Thamnomanes sp.*) и др., а также колибри, в том числе гигантский колибри (*Patagona gigas*), размером с ласточку.

На степных озерах много водоплавающих и околоводных птиц: утки, гуси, лебеди, кулики, журавли, цапли, пастушковые (лысуха и др.), пеликаны (*Pelecanus sp.*), бакланы (*Phalacrocorax sp.*), но на всех континентах свои виды. Если в Евразии и Северной Америке есть общие роды и даже несколько общих видов, то в Южной Америке много эндемиков: черношейный лебедь (*C. melanocoryphus*), особое семейство гусеобразных – паламедеи (*Anchima sp.*, *Chauna sp.*). Фламинго (*Phoenicopterus rubber*) представлен различными подвидами на самом юге евразийских степей (Казахстан), на юге североамериканских прерий и в южноамериканской пампе.

По всей Голарктике распространены полевки (обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*) и др.), хомяки (обыкновенный хомяк, *Cricetus cricetus*) и хомячки (серый хомячок (*Cricetulus migratorius*) и др.), суслики, сурки (*Marmota sp.*). Только в Евразии есть мыши (*Apodemus sp.*), тушканчики (*Allactaga sp.*), слепыши (*Spalax sp.*), цокоры (*Myospalax myospalax*). Только в Северной Америке есть луговые собачки (*Synomys sp.*), мышевидные хомяч-

ки (*Reithrodonthomys sp.*, *Peromyscus sp.*), мешетчатые крысы гоферы (*Geomys sp.*). Пампу населяют эндемичные семейства грызунов, различные представители которых занимают экологические ниши зайцев – пако (*Cuniculus paco*), агути (*Dasyprocta aguti*); сусликов и сурков – вискача (*Lagostomus maximus*); слепышей – туко-туко (*Stenomys sp.*); ондатр – нутрия (*Myocastor coipui*) и много других.

Из хищников в Евразии и Северной Америке обитает один и тот же вид волка, разные подвиды лисицы, барсуки разных родов (*Meles meles* в Евразии и *Taxidea taxus* в Америке). Только Евразии свойственны корсак (*V. korsac*) и светлый хорь (*M. evermanni*), только Северной Америке – койот (*C. latrans*) – небольшой степной волк, больше похожий на шакала. Только в Южной Америке обитает длинноногий гривистый волк гуара (*Cerdocyon brachyurus*). Пума населяет степи обеих Америк. Из зайцеобразных в Евразии есть заяц русак и европейский кролик. В Северной Америке – несколько своих видов зайцев и кроликов; в Южной Америке – бразильский кролик (*S. brasiliensis*).

Копытные в Северной Америке представлены степным бизоном (*B. bison bison*) и антилопой вилорогом (*Antilocapra americana*). Лесостепные участки населяет белохвостый олень. Изредка встречаются мустанги – одичавшие потомки домашних лошадей. В Южной Америке обитают несколько видов оленей, в том числе белохвостый олень и олень пампы (*O. bezodriticus*), и гуанако (*Lama guanicoe*), самая крупная из лам. Также есть и мустанги .

В Евразии сейчас нет степных копытных, кроме сайги (*Saiga tatarica*), но она в настоящее время в основном обитатель полупустынь. В полупустыни отступил и кулан (*Equus hemionus*). Еще совсем недавно в степях обитали и настоящие дикие лошади. Европейский тарпан (*E. gmelini*) исчез в конце XIX века. Восточный тарпан (*E. przewalskii*) в степях Монголии исчез в середине XX века, но сохранился в достаточном количестве в зоопарках и заповедниках, сейчас началась его реакклиматизация в местах бывшего обитания.

Для пампы Южной Америки характерны представители отрядов неполнозубых: ряд видов броненосцев (*Dasybus sp.*, *Totipentis sp.* и др.), большой муравьед (*Mymecophaga tridactyla*) и сумчатых (опоссумов, *D. azarae*, *Marmosa sp.*). Обыкновенный опоссум

и один вид броненосцев (девятипоясный, *Dasyus novemcinctus*) проникли в Северную Америку.

Степи заселены человеком довольно давно, по крайней мере уже несколько тысячелетий. Однако характер преобразования ландшафтов существенно различался: в Евразии многие века по степям бродили огромные стада домашнего скота, а на обоих американских континентах господствовали охотники и собиратели и лишь небольшую долю составляли земледельцы. С приходом европейцев местные степные ландшафты довольно быстро стали антропогенными и превратились в аналоги нарушенных евроазиатских степей и лесостепей. Более того, в южноамериканской пампе сейчас господствуют европейско-средиземноморские виды злаков.

В настоящее время почти все степи и лесостепи в той или иной степени освоены человеком. По-видимому, северная часть лесостепей антропогенного происхождения: обширные современные лугово-степные участки располагаются на очень старых выпасах, вырубках, пожарищах и залежах.

*Собирательные ландшафты* еще до XIX века были довольно обычны в Северной Америке. Их обитатели занимались преимущественно охотой в сочетании с рыболовством и сбором дикорастущих растений. Некоторые племена вели очень локально примитивное земледельческое хозяйство. Их традиционный образ жизни был настолько стабилен, что даже приход европейцев фактически означал для них только появление лошадей и огнестрельного оружия, которые делали охоту и кочевки от одного уголья к другому более эффективными.

В Евразии уже в XVI–XVIII веках была истреблена значительная часть крупных копытных (зубры, туры, тарпаны, сайга). В Северной Америке это произошло несколько позже – в XIX веке.

*Пастбищные ландшафты* наиболее распространены в степях и лесостепях. Явно выраженный недостаток влаги обуславливал необходимость кочевок, иногда за сотни километров. Порядок традиционного кочевья определялся внутриплеменными и внутриродовыми правилами и сильно отличался у разных народов и в зависимости от региона. Домашний скот (главным образом овцы, козы, верблюды, в меньшей степени коровы) фактически заменял в мес-

тных экосистемах диких копытных, истребленных при охотах либо не выдержавших конкуренции.

Полное отсутствие выпаса приводит к своеобразной деградации растительности. Начинает накапливаться ветошь, которая в норме разбивается копытами, что облегчает ее дальнейшую переработку сапрофагами. Ветошь способствует задержанию влаги, замедляет прогревание почвы и препятствует прорастанию многих видов растений, особенно разнотравья. Выпадение их из покрова лишает степь ее красочной многоаспектности. Разрастается типчак, между дерновинами которого образуются прогалины. В конце концов, на последних появляется житняк (*Agropyron sp.*), который вытесняет все оставшиеся травы. Могут также разрастаться полыни, молочаи и чертополохи. Накопление мертвого покрова приводит к сходным результатам и при отсутствии сенокоса.

В современных условиях вследствие уменьшения площади пастбищ после распашки целины и из-за сосредоточения кочевников вблизи населенных пунктов или у источников воды происходит концентрация выпаса и, как результат, прослеживается ярко выраженная пастбищная дигрессия, которая чаще всего выражается в следующем:

1. При умеренном выпасе крупнодерновинные злаки сменяются мелкодерновинными, при этом теряется около 34 % продукции надземной фитомассы.

2. При интенсивном выпасе исчезает большинство мелкодерновинных злаков, остаются наиболее устойчивые к вытаптыванию формы, в основном малосъедобные. Потери продукции по сравнению с ненарушенной степью составляют 83 %.

3. И наконец, остаются лишь наиболее устойчивые виды вроде молочаев, чертополоха и др., не поедаемые скотом.

Эти явления прослеживаются во всех типах степей. Однако в сухих сибирско-монгольских степях последствия выпаса бывают не столь тяжелыми, что связано с максимумом осадков в конце лета и некоторым оживлением вегетации в это время.

*Земледельческие ландшафты* этой зоны формировались в условиях достаточного увлажнения – в лесостепи, в европейских степях, в некоторых типах прерий, а также в речных долинах. Развитие

земледелия было в основном связано с появлением железных лемехов плугов. Уже в XVII веке площадь целинных степей и лесостепей сократилась, в XIX веке была распахана большая часть европейских степей, а в XX веке, особенно при освоении целины, и казахстанско-сибирских. В более сухих степях кочевники ограниченно занимались земледелием. Сеяли в основном просо (*Panicum miliaceum*). Во многих случаях это были временные поля, которые забрасывались через год-два. Часто отдельные семьи были вынуждены обрабатывать землю, если у них погибало стадо, но после его восстановления они вновь возвращались к традиционному для них типу хозяйствования.

В лесостепных и степных ландшафтах традиционно используется плуг для вспашки с оборотом пласта. Его применение одновременно обеспечивает расчистку участка, выворот плодородного слоя наверх и предупреждает разрастание сорняков до появления всходов посеянных культур. Естественно, что при этом растительный покров и животное население почвы почти полностью уничтожаются.

Уже в XVIII веке в европейских степях культивировали сложные севообороты. На первый год после вспашки целины сеяли просо, на второй – гречиху, а на третий – ячмень, пшеницу или рожь. Впоследствии севообороты усложнялись, вплоть до семипольных, с применением чистых паров.

Продукция монокультурных посевов сразу после распашки природных степей может приближаться к продукции естественных ландшафтов. Но плодородие местных почв быстро утрачивается в связи с изъятием значительной биомассы и почти полным отсутствием ветоши, а также в результате развития эрозии. Иногда вообще разрушается сама структура чернозема. Кроме того, монокультура благоприятствует расселению многих сорняков и вредителей. Положение усугубляется тем, что на полях обычное распределение биомассы обратное по сравнению с природными степями: ее большая часть находится над землей. В последние десятилетия севообороты часто не соблюдаются, и зерновые много лет подряд сеют на одних и тех же полях. При этом увеличивается использование минеральных удобрений, которые, в отличие от навоза, не содержат гумуса и не восстанавливают структуру почвы. Это при-



водит к почти полной утрате почвенного плодородия и способствует эрозии. Орошение полей нередко является причиной засоления и деструктурирования местных почв.

Пожары в степях весьма обычны. Часто они начинаются естественным путем, но сейчас палы, как правило, пускают скотоводы. Результаты выжигания аналогичны интенсивному стравливанию, нередко оно приводит к сокращению доли кустарников и разрастанию полыней.

Земледельческие ландшафты степных равнин в целом характеризуются высокой гомогенизацией. Ее последствия – исчезновение мест переживания пионерных видов и развитие эрозии, особенно ветровой. В последние десятилетия во многих степных районах внедряют так называемые противоэрозионные системы земледелия, которые обычно предусматривают применение безотвальных плугов, правильные севообороты, пространственное чередование полос залежей и посевов, создание полезащитных лесополос, снегозадержание.

*Техногенные ландшафты* в степях аналогичны таковым в лесной зоне, и здесь не рассматриваются. *Рекреационные ландшафты* – некоторые национальные и природные парки.

## **ГЛАВА 5. Экосистемы пустынь и полупустынь.**

### **Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в пустынях**

Пустыни встречаются в тех районах Земли, где количество осадков не более 250 мм в год, а испаряемость от 900 до 4000 мм в год. Они протянулись через Евразию от Ближнего Востока и низовьев Волги до Центральной Азии. В Северной Америке они находятся в «дождевой тени» Скалистых гор. В Африке два пояса пустынь, Сахара к северу от экватора, Намиб и Калахари – к югу. В Австралии пустыни занимают центр континента, а в Южной Америке – ограниченные площади между горных хребтов (будут рассмотрены в главе о горных экосистемах) (рис. 46).

Между сухими степями и пустынями и в пустынных предгорьях находится переходный биом – полупустыня. В Южной Америке полупустыни находятся южнее степей, резкой границы между ними нет.

Осадки выпадают крайне неравномерно. Обычно бывает 2–3 недели с дождями весной и небольшое количество осадков в виде снега и инея зимой. Скудность осадков вызывается постоянно высоким атмосферным давлением в поясах выше тропиков («антициклонические пояса»), постоянными ветрами с континента на море, «дождевой тенью» от горных хребтов, преграждающих путь влажным массам воздуха с моря на сушу, а в горах – высотой над уровнем моря выше низких дождевых облаков. В пустынях, где осадки выпадают более или менее регулярно (от 200–250 мм в среднеазиатских и североамериканских пустынях, до 13–15 мм в южноафриканских и австралийских), есть растительность, хотя и весьма скудная. Но есть абсолютные пустыни, где осадков практически не бывает: Центральная Сахара, участки в пустыне Намиб, в горах Южной Америки. Там есть места, где в год выпадает менее 1 мм осадков и то лишь в виде скудной росы. Рекорд принадлежит местечку Дахла в Египте, там выпадает в среднем 1,8 мм осадков ... за 10 лет!

Рельеф пустынь преимущественно равнинный (низменности и плоскогорья). Характерны эоловые формы рельефа – барханы, бугристые пески, причудливо выветренные скалы. Местами пустыни пересекают долины высохших рек, иногда очень широкие (именуются арабским словом «вади»), которые в отдельные годы могут наполняться на короткое время водой. В понижениях и котловинах иногда сохраняются соленые и пересоленные озера, часто пересыхающие в сухие сезоны, на их месте образуются соляные корки.

Лето в пустынях сухое и жаркое, средняя температура самого теплого месяца +25 ... +30 °С, бывает и больше. «Полюс абсолютной жары» находится именно в пустынях: самая высокая температура воздуха была зарегистрирована в местечке Эль Азиза вблизи Триполи, Ливия: +58 °С. Почва в пустынях днем нагревается до +60 ... +75 °С. И это при том, что даже летом ночью в пустынях температура падает до +5 ... +7,5 °С, а зимой в большинстве пустынь среднемесячные температуры отрицательные, даже в Саха-

ре зимой ночью бывает иней. Исключительно экстраординарные условия складываются в Центральной Азии, в пустыне Гоби. Это плоскогорье средней высотой 1–1,5 км, протянувшееся с запада на восток на 4 тыс. км и с севера на юг на 2 тыс. км. Средняя температура июля от +28 °С на западе до +17,5°С на востоке, средние температуры января, соответственно, от –7 до –26 °С, абсолютные температуры колеблются от +45 до –59 °С. Снега зимой почти нет. Часты песчаные бури при сорокаградусных морозах (!)

Почвы полупустынь и пустынь бедны гумусом. В полупустынях преобладают каштановые почвы, в пустынях сероземы. Встречаются такыры (плоские понижения с глинистой коркой, покрытой трещинами), солончаки, щебнистые покрытия. Большие территории заняты движущимися песками.

Фитомасса и продуктивность невелики. В тропических и отчасти в субтропических пустынях величина фитомассы лишь немногим больше величины продуктивности. Это говорит о том, что в фитоценозах преобладают однолетники – терофиты, намного меньше криптофитов и фанерофитов (табл. 7). Аналогично тундре и степи основная фитомасса сосредоточена в подземных частях растений – до 90 % и более.

Таблица 7

**Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность  
в пустынях и полупустынях, тыс. т/км<sup>2</sup>**

<i>Тип экосистемы</i>	<i>Запас гумуса в почве</i>	<i>Фитомасса</i>	<i>Продуктивность</i>
Полупустыни	10–14	0,6–0,8	0,3–0,5
Суббореальные и субтропические пустыни	8–12	0,2–0,4	0,1–0,35
Тропические пустыни	1,4–2	0,12–0,17	0,09–0,11

Существуют три основные жизненные формы пустынных растений: эфемеры (эфемероиды), суккуленты и склерофиты. Адаптация к сухому климату состоит в способности уменьшать транспирацию, надолго оставаясь в состоянии покоя. Характерная особенность

пустыни в том, что отдельные растения довольно далеко отстоят друг от друга, а между ними – пространство голой земли. Такое разрежение снижает конкуренцию за скудные водные ресурсы, а мощная корневая система, занимающая площадь, гораздо большую, чем проективное покрытие наземной части растения, как бы отталкивает корнями соседние растения. Способствует такому разрежению и то, что многие пустынные растения активно выделяют фитонциды: многие полыни, креозотовый куст (*Larrea tridactyla*) в Северной Америке, «неопалимая купина» (*Acacia pyrogena*) в Аравии и Сахаре.

Полупустыни отличаются увеличением количества злаков, но сплошного растительного покрова нет и здесь. Большие пространства пустыни бывают засолены, особенно там, где ранее были орошаемые сельхозземли. Здесь растут различные галофиты. Даже на голых грунтах поселяются мхи и лишайники. На песчаных грунтах они образуют защитную корку, с которой начинается первичная сукцессия. Синезеленые водоросли, входящие в состав пустынных лишайников, играют важную роль как фиксаторы азота, которого в пустынных малогумусных почвах всегда большой дефицит.

Различные пустыни сильно отличаются по климату, типам почв, флоре и фауне, хотя для всех характерно четкое однообразие жизненных форм.

Среднеазиатские пустыни делятся линией, проходящей от Аральского моря до озера Балхаш, на северные, преимущественно глинистые (рис. 47), и южные, преимущественно песчаные (рис. 48). Для глинистых пустынь характерны полыни, солянки, лебеда (*Atriplex sp.*), местами черный саксаул (*Haloxylon aphyllum*) в древесной или кустарниковой форме. Покров монотонный, с господством склерофитных полукустарников. Из злаковых встречаются заросли чия (*Achnatherum splendens*). Весной в глинистых пустынях много эфемеров, здесь на короткий срок образуется дернина и растительный покров напоминает луга (тюльпаны, маки, различные луки, бобовые и др.). До 80 % всех видов составляют терофиты, фанерофитов менее 1 %, остальные преимущественно криптофиты.

Из всех пустынь песчаные обладают самой богатой растительностью, так как атмосферная влага быстро проникает в песок и там

конденсируется в воду. Поэтому на песчаных почвах больше кустарников и деревьев: белый саксаул (*H. plesicum*), песчаная акация, песчаное дерево (*Psammodendron sp.*), тамариск (*Tamarix sp.*), верблюжья колючка (*Alhagi sp.*), каллигонум (*Calligonum sp.*) и др. Многие из них весной цветут яркими и многочисленными цветами. Богато представлены эфемеры, в том числе гигантское растение ферула (*Ferula sp.*), из зонтичных, до 2 м высотой (рис. 49).

Вдоль пересекающих пустыню крупных рек – Аму Дарьи, Сыр Дарьи, Зеравшана, протянулись тугайные леса – густые заросли тополя туранги (*P. euphratica*), различных ив, лоха (*Eleagnus sp.*), облепихи (*Hippophae rhamnoides*) и др., с труднопроходимыми зарослями злаков: эриантуса (*Erianthus ravennae*), тростника (*Phragmites communis*) и др., высокотравья, высотой иногда до 5 и более метров.

Пятнами среди песчаных и глинистых пустынь выделяются солончаковые. Здесь преобладают солянки, кермек, некоторые полыни и другие галофиты, а из кустарников – тамариск.

Каменистые пустыни, в которых грунт на значительных площадях покрыт щебенкой, преобладают в Гоби. На втором месте здесь стоят песчаные пустыни, глинистых меньше. Растительность во многом напоминает среднеазиатскую. Вдоль немногочисленных непересыхающих рек встречаются рощицы монгольского тополя (особая форма туранги).

Пустыни Северной Америки меньше по площади, чем в Евразии и климат их менее континентален. На севере Мексики и на юге США исключительное разнообразие суккулентов: кактусы (*Cereus sp.*, *Opuntia sp.*, *Echinocactus sp.*, *Ferocactus sp.*, *Carnegia gigantea*, *Lemaierocereus thurberi*) и многие другие, а также юкки (*Yucca sp.*) и агавы (*Agava sp.*). Во влажный сезон много эфемеров. Расположенные севернее пустыни Большого бассейна преимущественно полынные, доминирует трехзубчатая полынь (*A. tridentata*), растущая редкими кустами до 1 м высотой. Здесь же обычен креозотовый кустарник, есть кактусы.

Самая большая пустыня на Земле, Сахара, характеризуется преобладанием песчаных пустынь, громадные участки которых вообще лишены растительности, а там, где она есть, растут в основном однолетники. В отличие от пустынь Евразии мало эфемеров.

Злак аристидия (*Aristida pungens*) обладает самыми длинными корнями среди всех растений, проникающих в почву на глубину до 20–30 м. В оазисах растут финиковые пальмы (*Phoenix dactylifera*), гуммиарабиковые деревья (*Acacia gummiarabici*), ладанное дерево (*Boswellia carteri*) и др. Интересны борассус (*Borassus sp.*), дающий «аравийский бальзам», «неопалимая купина» – акация, содержащая такое количество эфирных масел, что они на солнце испаряются и самовозгораются, съедобный лишайник (*Lecanora esculenta*), послуживший прототипом «манны небесной», «иерихонские розы» – однолетники в форме перекасти-поля (*Arastatica sp.*, *Odontospermum sp.*). В пустынях Аравии растительность во многом сходна с растительностью Сахары.

В южноафриканских пустынях растет дикий арбуз (*Citrullus lanatus*), предок культурного. Плод у него величиной с крупное яблоко, но очень сладкий. В спелом арбузе сок забраживает, арбуз «взрывается», семена, смоченные сладким соком, разлетаются, а когда сок высохнет – прочно приклеиваются к грунту. Абориген пустыни Намиб – вельвичия (*Velvitschia mirabilis*). Это голосеменное растение с коротким (до 30 см высотой) и толстым (до 1 м в диаметре) стволом, корнями, идущими на глубину до 5 м и всего двумя длинными лентовидными листьями, которые не меняются в течение всей жизни растения (до 2 тыс. лет). Относится к особому классу голосеменных, очень древняя форма. Двудомна, но никогда деревья не растут близко друг от друга. Ветроопыляема. Все экземпляры вельвичии в Намибии находятся под государственной охраной (рис. 49).

Между пустынями и саваннами Африки находится полоса полупустыни – «сахель». Здесь много злаков рода *Aristida*, суккуленты – молочаи, алоэ (*Aloe sp.*), акации. Представитель семейства тыквенных *Acanthosicyos horrida* в поисках влаги простирает корни вглубь земли до 15 м.

В австралийских пустынях произрастают кустарниковые формы эвкалиптов, акаций, казуарин (*Casuarina sp.*) (рис. 49). Сильно засоленные участки заселены суккулентами, близкими к нашей лебеде. На песчаных почвах аборигенные злаки *Triodia sp.*, *Spinifex sp.* В понижениях – «травяные деревья» высотой от 2 до 5 м

(*Xanthorrhoea sp.*) и даже до 9 м (*Kingia sp.*), относящиеся к особому семейству ксантореевых, близкому к лилейным (рис. 49). Много колючих растений, но колючки, как правило, не на стволах и ветвях, а на кончиках листьев, или при отсутствии листьев прилистники развиваются в крупные колючки.

Очень специфична фауна пустынь (рис. 50). Животные имеют специальные приспособления для передвижения по сыпучему песку, к тому же сильно нагретому: «песчаные лыжи» – обросшие шерстью лапки грызунов, покрытые выступающими чешуями ноги ящериц, или хитиновые выросты на ногах насекомых. Некоторые приспособились передвигаться в толще песка – песчаный удавчик (*Eryx miliaris*), ящерицы круглоголовки (*Phrynocephalus sp.*) из семейства агамовых. Много землероев, норников.

Общее отличие всех пустынных животных – очень экономный водный обмен и невысокий, колеблющийся по сезонам уровень метаболизма. Адаптации в этом плане разнообразны. Рептилии и насекомые преадаптированы, так как конечные продукты азотистого обмена – сухие: мочева кислота и гуанин. «Водозащитность» пустынных насекомых обеспечивается и специальными веществами, которые пропитывают хитиновые покровы и препятствуют испарению через них воды. Аналогична роль чешуи рептилий. Образование метаболической воды, появляющейся при переваривании жира (1 л воды на 1 кг жира) само по себе не является адаптацией. Адаптация состоит в способности усваивать эту воду (многие пустынные млекопитающие, рептилии, насекомые) и усиливать образование этой воды при понижении влажности (у жуков семейства чернотелок).

Млекопитающие в целом не преадаптированы к пустыне, так как конечный продукт азотистого обмена у них – мочевины и креатинины, требующие для своего удаления из организма воду, но появились другие адаптации. Так, жировой запас для выработки метаболической воды распределяется не равномерно под кожей, как у северных животных, что может вызвать перегрев, а в виде «жировых депо» (горбы у верблюдов, курдюки овец, хвосты некоторых тушканчиков). Многие пустынные грызуны могут неопределенно долго питаться сухими стеблями и семенами и не испытывать

потребности в воде. Моча у пустынных млекопитающих концентрированная, днем большинство из них прячутся в норах, не расходуя воду на температурную регуляцию путем испарения. Относительная влажность воздуха в глубоких норах достигает 30–50 % в то время, когда над поверхностью почвы или песка она не более 1–5 %. Но ночью в пустыне влажность воздуха доходит до 40 %, поэтому в пустыне много ночных форм. Другие животные совершают длительные суточные или несколькосуточные миграции к водопою и обратно на пастбище (копытные, а также некоторые птицы) или постоянно живут вблизи воды в оазисах или в зарослях суккулентов (древесные крысы *Neotoma sp.* в пустынях Северной Америки).

Очень многие пустынные животные впадают в зимнюю или летнюю спячку, или анабиоз, а у таких животных, как степная черепаха, желтый суслик (*S. fulvus*), летняя спячка начинается в июне, переходит в зимнюю и кончается в феврале-марте. Отчетлива сезонность размножения, приуроченная у многих видов к периоду наибольшего увлажнения. Четкую сезонность имеют и миграции. Так, у сайги зимовка идет в тех частях пустынь и полупустынь, где нет снега или его глубина невелика, не скрывает сухие стебли трав. Весной самки уходят в места, где нет воды (следовательно, и хищников, караулящих добычу у водоемов), и рожают сайгачат. Когда новорожденные окрепнут, самки перебираются с ними на летние пастбища, расположенные в 25–30 км от водоемов – на расстоянии суточного пробега.

В пустынях много насекомых. Там, где растут эфемеры, много кузнечиков, саранчовых. Перелетная, пустынная и марокканская (*Doclostaurus maroccanus*) саранча выплывает в основном в пустынных оазисах от Средней Азии и Аравии до Марокко. Много жуков чернотелок; муравьи жнецы (*Messor sp.*) и пустынные термиты (*Acanthotermes ahngerianus*) устраивают свои гнезда на глубине до 12 м. Много паукообразных: скорпионов (*Buthus sp.*, *Orithochirus sp.* и др.), фаланг (*Galeodes sp.*, *Karschia sp.* и др.), пауков, в том числе очень ядовитые – среднеазиатский каракурт (*Lathrodectes tredecimguttatus*) и его североамериканская родня «черная вдова» (*L. mactans*). Крупные иксодовые клещи рода *Hyalomma* питаются на крупных копытных, а некоторые виды – на рептили-



ях. В норах пустынных грызунов, пещерах предгорных пустынь, а также в постройках обитают аргасовые клещи (*Ornithodoros sp.*, *Alectorobius sp.*), переносчики многих опасных заболеваний человека и животных.

Немногочисленные реки и озера пустынь заселены рыбой, но специфических пустынных рыб нет.

Амфибий в пустынях мало, в основном в оазисах, но жабы могут, скрываясь днем в норах, где легче переносить пустынный климат. Особенно интересно подсемейство австралийских жаб. Одна из них (*Chiroleptes platicephalus*) запасает воду в больших подкожных полостях, в полости тела и в мочевом пузыре. В начале сухого сезона она похожа на теннисный мяч, а в конце его – на сухой лист. Рептилий же в пустынях много. К семейству гекконов относятся небольшие ящерицы с присосками на пальцах, многочисленные в пустынях всех континентов (*Eublepharis sp.*, *Coleonyx sp.*, *Teratoscincus sp.*, *Gekko sp.* и многие другие). Более крупные представители семейства агам – везде кроме Америки (*Agama sp.*, *Amphibolurus sp.*, *Uromastix sp.*, молох, *Moloch horridis*, плащеносная ящерица, *Clamidosauria kingi* и др.). Пустыни Евразии, Африки и Австралии населяют самые крупные ящерицы – вараны (*Varanus sp.*), а пустыни Евразии и Африки – круглоголовки и мелкие настоящие ящерицы – ящурки (*Eremias sp.*). В Америке их заменяют представители местных семейств – игуановые и тейидовые. Из игуановых интересна рогатая, или жабовидная ящерица (*Phrynosoma sp.*) – неуклюжая, покрытая толстыми и длинными шипами, страшная на вид, но совершенно безобидная. Здесь же обитает единственная ядовитая ящерица хелодерма, или жилатье (*Heloderma suspectum*). Из тейид наиболее известны ящерицы бегуны (*Cnemidophorus sp.*).

Широко распространены в пустынях всех континентов представители семейства сцинковых: в Австралии (*Egernis sp.* *Tiliqua sp.* и др.), Евразии (*Ophiomorus sp.*, *Scincus sp.* и др.), Африке (*Acontias sp.*, *Scincus sp.* и др.) и Америке (*Eumeces sp.* и др.).

Змеи Евразии – песчаный удавчик, стрела змея (*Psammophis lineolata*), туркестанская кобра (*Naja naja oxiana*), гадюки – гюрза (*V. lebetina*), эфа (*Echis carinatus*). В Африке – песчаный удавчик близкого вида (*E. jaculus*), несколько видов гадюк, в том числе

рогатая гадюка (*Cerastes cerastes*). В Австралии змеи семейства аспидовых: черная змея (*Pseudechis porphyriacus*), тигровая змея (*Notechis scutatus*). В Северной Америке – гремучие змеи и аризонский аспид. Сухопутные черепахи разных родов есть на всех континентах.

Из птиц характерны бегающие формы: в Евразии и Африке – дрофы-красотки рода *Chlamidoris*, авдотки; в Австралии – страус эму (*Dromicus novaehollandiae*) и свои виды дроф; в Америке – арамы. Наземногнездящиеся рябки (*Pterocles sp.*), песчаные кулички (*Charadrius leschenaultia*) и гнездящиеся на кустах саксаульная сойка (*Podoces panderi*), вертялая славка (*Scotocerca juncuieta*), буланый вьюрок (*Rhodospiza obsoleta*) и др. – все в Евразии, частично в Африке. Дневные и ночные хищные птицы представлены различными орлами, соколами, туркестанским филином (*Bubo bubo turcestanus*), пустынной совкой (*Otus brucei*), сычами (*Athene noctua*).

Из млекопитающих много грызунов: песчанки (*Meriones sp.*, *Rhombomys sp.*), некоторые полевки, тушканчики, суслики в Евразии и Африке; кенгуровые крысы (*Dipodomys sp.*) и древесные крысы в Америке; в Австралии их заменяют кенгуровые мыши (*Notomys sp.*) и мелкие кенгуру (*Antechinomys sp.* и др.). Преобладают три жизненные формы: прыгающие и не имеющие глубоких подземных убежищ (тушканчики, кенгуровые крысы, мелкие кенгуру), подземные землерои – слепыши Евразии, гоферы Америки, голые крысы (*Heterocephalus glaber*) Африки и живущие в постоянных норах, но собирающие корм на поверхности (суслики, полевки, песчанки).

Хищники представлены псовыми: пустынная лисица (*V. cana*), шакал (*C. aureus*), волк в Евразии, шакал и фенек (*Fennecus zerda*) в Африке, свой подвид лисицы и койот в Америке, динго (*C. dingo*) в Австралии. Из кошачьих – несколько видов мелких пустынных кошек (*F. margaritana* и др.) и рысь каракал (*Lynx caracal*) в Евразии и Африке, пума в Америке. В Сахаре и Аравии еще недавно водились львы (*Pantera leo*), а в Средней Азии – гепарды (*Acinonyx jubatus*). В тугайных лесах еще в середине XX века встречались тигры.

Парнокопытные представлены немногими видами антилоп. В Африке это несколько видов газелей (*Gazella sp.*), ориксов (*Oryx sp.*), в центре Сахары сохранилась очень редкая антилопа аддакс (*Addax*

*nasomaculatus*). В Евразии это сайга, джейран (*G. subgutturosa*), а в Гоби еще и дзерен (*Rupicapra gutturosa*), в Северной Америке вилорог. В тугаях средней Азии обитает подвид благородного оленя – бухарский олень, или хангул (*C. elaphus bactrianus*), самый мелкий и обладающий рогами всего в 5 отростков, и дикий кабан.

Дикий двугорбый верблюд (*Camelus bactrianus*) сохранился в небольшом количестве только в Гоби, а одногорбый (*C. dromaderus*) в диком виде неизвестен, возможно, он был выведен в древности искусственно. Непарнокопытные также в диком виде почти не встречаются, за исключением куланов в Евразии и дикого осла (*Equus asinus*) в некоторых районах Сомали и Эфиопии. Лошадь Пржевальского (восточный тарпан) исчезла из дикой природы в середине XX века, но в настоящее время проходит ее реакклиматизация в национальном парке Гоби, в Монголии.

Большая часть пустынных ландшафтов давно освоена человеком. Наиболее широко распространено скотоводство, которое можно вести в большинстве пустынь, где есть хоть какая-нибудь растительность. В глинистых (лессовых) пустынях и оазисах обычны земледельческие ландшафты. Для жителей многих пустынь обычно разделение труда между племенами, иногда кланами, семьями и даже полами. Одна часть населения занимается пастьбой скота, другая – земледелием. Между этими функциональными группами осуществляется обмен продукцией. Кроме того, кочевники местами перегоняют стада на жнивье. Это обеспечивает частичное восстановление плодородия почвы. При интенсивном воздействии человека сведение растительности и обнажение почвы приводит к повышению альбедо и уменьшению количества осадков. Проложенные людьми дороги – одна из важных причин появления перемещающихся песков.

*Собираательные ландшафты* в некоторых районах, особенно на юге Африки и в Австралии, существуют до сих пор. Так, обитающие в пустыне Калахари бушмены и австралийские аборигены ведут бродячий образ жизни, кочуя от одного источника к другому, охотясь на любую дичь и собирая немногочисленные съедобные и водоносные растения. Ограниченность природных ресурсов такова, что люди используют буквально все, например, скорлупу арахисовых яиц для украшений и в качестве посуды.

*Пастбищные ландшафты* охватывают в первую очередь песчаные пустыни и их варианты (песчано-галечниковые, песчано-каменистые). Очевидно, что при разреженном растительном покрове и недостатке воды возможно только кочевое хозяйство. Семьи и племена пустынных скотоводов перемещаются по определенному маршруту от одного источника к другому. Как правило, выпасаются разные виды скота, что обеспечивает более равномерную нагрузку на растительность. Норма загрузки, например, в Средней Азии – одна овца на 3–6 га. При этом копытные используют до 50–60 % прироста надземной фитомассы. Умеренное объедание растений способствует усилению вегетации.

Кочевое скотоводство в какой-то степени имитирует естественный выпас диких животных в природных ландшафтах. Каждая группа скотоводов вовлечена в сложную игру с природой, со своими соседями, имеет собственные культурные нормы, чем определяются разные требования к пастбищам и что обуславливает различную реакцию ландшафтов на выпас. Нередко, особенно в Западной Азии, кочевки используют пустынные ландшафты лишь в холодное время, когда выпадают дожди и растут травы. Летом скот перегоняют на высокогорья.

В Центральной Азии, где максимум выпадения осадков приходится на лето, ритм движения кочевников может быть иным. Они либо остаются весь год в равнинных и высокогорных пустынях, перемещаясь летом ближе к источникам воды (реки, колодцы), а зимой – в малоснежные районы, либо отгоняют скот на лето на высокогорные луга, зимой же уходят в малоснежные районы, особенно в те, которые недоступны летом из-за отсутствия источников воды. Таким образом достигается равномерное использование всех типов пастбищных угодий.

В Сахаре и в Аравийской пустыне в засушливый сезон кочевники часто смещаются в сухие саванны или крупные оазисы.

При полном отсутствии выпаса домашних или диких животных начинается своеобразная дигрессия, результатом которой может быть либо разрастание песчаных мхов, формирующих на поверхности песка плотную корку и препятствующих прорастанию многих видов семенных растений, либо замещение большинства видов песчаными полынями и молочаями.

Во многих пастбищных ландшафтах пустынь прослеживаются явные следы дигрессии, связанной как со значительным обеднением растений, так и с разрушением почв при их вытаптывании. В начале обычно исчезают эфемеры и эфемероиды, затем кустарники (их плотность может резко снижаться еще и при вырубке). В результате остается плохо поедаемое крупнотравье, очень устойчивое благодаря мощной корневой системе, либо, наоборот, мелкие виды, способные без труда размножиться вегетативно (луковичный мятлик, *P. bulbosa*). При интенсивном и постоянном выпасе остаются одни голые барханы, которые часто становятся подвижными, вследствие чего быстро увеличивается площадь, занятая одними песками. Если восстановление с промежуточных стадий пастбищной дигрессии идет без особых проблем, то последние ее стадии чаще всего необратимы, и необходимо специальное вмешательство человека для их восстановления. В глинистых пустынях вытаптывание приводит к уплотнению почвы и поверхностному стоку воды. Особенно типична такая ситуация для районов, примыкающим к колодцам, скважинам, населенным пунктам.

Разработанные технологии восстановления деградированных ландшафтов включают в первую очередь их предварительную подготовку: закрепление песков с помощью специальных щитов, либо полосную распашку, облегчающую приживание кустарников. Затем высевают специально подобранные семена (в основном кустарников и полукустарников), а в ряде случаев высаживают небольшие сеянцы, выращенные в питомниках. Особенно эффективно создание довольно широких (до 25 м) полос из черного саксаула. Другой подход применяется для гипсовых пустынь. Здесь плугом нарезают борозды поперек направления господствующих ветров. Летом в эти борозды наносится песок. В таких канавках могут расти различные виды растений.

*Земледельческие ландшафты* обычно сильно локализованы и приурочены к территориям, в какой-то период относительно влагообеспеченным или пригодным для орошения. Богарные посевы крайне редки и встречаются в полупустынях с их несколько большим количеством осадков и в теплообеспеченных песчаных (особенно западноазиатских) пустынях. В последнем случае богарные

поля используются в холодный сезон, когда выпадает основная масса осадков.

В условиях орошения пустынь, когда влажность перестает быть лимитирующим фактором, первостепенное значение приобретает тип почвы. Там, где структура, химический состав и количество гумуса благоприятны, пустыня может быть исключительно продуктивна. Так, в Израиле, при солнечном излучении 25 МДж на м<sup>2</sup> в день чистая продукция кукурузы составляет 0,8 МДж на м<sup>2</sup> в день, это почти столько же, сколько на Гавайских островах, где нет дефицита влаги, но солнечное излучение меньше (17 МДж на м<sup>2</sup> в день).

Большая часть земледельческих ландшафтов в зонах пустынь и полупустынь основана на использовании разного рода систем орошения. При этом природный строй пустынных ландшафтов нарушается очень существенно за счет значительного увеличения их обводненности. При этом через оазисную экосистему должно протекать очень большое количество воды, иначе вследствие высокой испаряемости в почве накапливаются излишки солей. Такое постоянное увеличение количества воды, используемой на орошение, приводит к повышению интенсивности эксплуатации подземных или горных (с окружающих пустыню гор) водоисточников и в итоге – к разрушению искусственной оазисной системы. Это – причина гибели многих древних цивилизаций, основанных на орошаемом земледелии в пустынях.

Строительство оросительных каналов приводит к перераспределению больших масс воды. Часто эти каналы прокладываются в земляном русле (без бетонирования или выкладки дна камнем) и более половины воды из них просачивается в грунт. Вдоль таких каналов часто формируются своеобразные заболоченные участки, а за ними – заросли галофитов.

Существенно меняется распределение биомассы: ее основная часть в орошаемых экосистемах находится над землей. При сборе урожая она изымается, в результате быстро утрачивается плодородие почв.

Земледельческие ландшафты на лессовых подгорных равнинах относительно стабильны на протяжении длительных промежутков времени, поселения в таких местах насчитывают сотни и тысячи

лет. Стабильность этих ландшафтов обеспечивается рядом условий. Во-первых, это использование для орошения естественных, так называемых висячих дельт горных рек с их многочисленными рукавами, которые требуют незначительного приспособления для эксплуатации в качестве каналов, а в наиболее аридных районах создание системы кяризов – искусственных подземных водотоков от родников. Во-вторых, благодаря наклону подгорных равнин орошаемые почвы постоянно промываются и обычно не возникает проблемы их засоления. В-третьих, при затоплении полей во время половодья может частично восстанавливаться плодородный слой за счет принесенного водой ила.

На собственно равнинах традиционные очаги земледелия, как правило, приурочены к районам нижнего течения рек. Здесь фактически наблюдается та же картина, что и на подгорных равнинах. Большая продолжительность половодий и значительное количество твердых веществ в стоке благоприятствуют рисоводству.

Во многих пустынях, особенно песчаных, земледельческие оазисы расположены в западинах с неглубоким залеганием грунтовых вод. Здесь формируются своеобразные садово-полевые агроценозы, верхний ярус которых состоит из финиковых пальм, в среднем растут невысокие плодовые деревья, сахарный тростник, бананы, а в нижнем – зерновые и овощные культуры. Судьба этих ландшафтов связана с источником воды, и при его иссякании или засолении местное население вынуждено забрасывать оазис. Важно, что поликультура, по-видимому, оптимальна для подобных условий. Попытка введения монокультуры обычно приводит к вспышкам массового размножения вредителей (грызунов, саранчи). В некоторых пустынных агроландшафтах численность песчанок может быть настолько велика, что они за год могут потреблять более 1 т фитомассы с га.

В последнее время все чаще для орошения используют воду из артезианских скважин, это связано с тем, что под значительными по протяжению площадями пустынь залегают глубокие водоносные горизонты, недоступные при рытье обычных колодцев. При усиленной эксплуатации таких скважин возможны проседания грунта и нарушения поверхностного стока (там, где он есть).

В других пустынных районах существуют свои (часто традиционные) способы водозадержания и водообеспечения, например: сбор в колодцы вод, стекающих с такыров, контурная вспашка и бороздование, разнообразие плотин. Для туманных пустынь южноафриканского побережья разработаны технологии орошения с помощью систем сосудов-водоуловителей.

*Лесопользовательные ландшафты* в общем не типичны для пустынь и полупустынь. Однако разреженные деревья и кустарники интенсивно используются на топливо, и во многих случаях вырубка – причина их исчезновения.

В таких местах очень быстро образуются передвигаемые ветром барханы, способные засыпать участки обработанной земли и постройки. Разрабатывается целая система мер по укреплению подвижных песков, с высадкой деревьев и кустарников (прежде всего саксаула), засевание барханов песчаной осокой и некоторыми другими травами.

*Техногенные ландшафты* в пустынях мало распространены, в основном это карьеры для добычи различных полезных ископаемых, иногда очень крупные (алмазные прииски в Южной Африке). Рекультивация этих ландшафтов ведется методами, аналогичными методам закрепления подвижных песков.

Строго говоря, техногенными следует называть и земельские ландшафты в районах постоянного орошения, так как они по облику не имеют ничего общего с первичными ландшафтами этих мест.

## **ГЛАВА 6. Экосистемы субтропиков. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в субтропиках**

Субтропические экосистемы развиваются в районах Земли, где средняя температура самого холодного месяца не ниже +2 °С и не выше +14 °С. Здесь представлены леса и кустарниковые формации, открытые пространства заняты в основном пустынями и полупустынями (о которых уже говорилось).



Рельеф субтропического пояса разнообразен. Здесь (особенно в северной части) преобладают неширокие прибрежные равнины, отделенные от регионов с умеренным климатом достаточно высокими горами (северное побережье Средиземного моря, черноморское побережье Крыма и Кавказа, Ленкоранская низменность, тихоокеанское побережье Северной Америки и др.). Другие части субтропиков – довольно обширные равнины, пересеченные долинами крупных рек (Восточный Китай, юго-восток Северной Америки и некоторые другие (рис. 51).

В областях со средиземноморским климатом, где обильны зимние дожди, но лето сухое и жаркое, развиваются сухие субтропики. Здесь произрастают леса из вечнозеленых хвойных и жестколистных деревьев со значительной примесью листопадных широколиственных пород и особые формации жестколистных вечнозеленых кустарников. Средняя температура самого теплого месяца +22 ... +28 °С, самого холодного +2 ... +12 °С. Зимой иногда (не каждый год) выпадает снег, но снежный покров надолго не устанавливается. Осадки летом 210–240 мм, зимой 500–750 мм.

Сухие субтропики развиты в Средиземноморье, на западном побережье Северной Америки, на западе, юге и юго-востоке Австралии, в Южной Америке между саваннами и пампой, на самом юге Африки. Для них характерны вечнозеленые деревья с крупными жесткими листьями, листовая пластинка покрыта плотной кожистой кутикулой, часто с восковым налетом. Иногда листовая пластинка поворачивается в течение суток так, что все время обращена к солнцу ребром для уменьшения испарения (многие эвкалипты, акации). Очень много голосеменных (вторая после тайги зона массового развития хвойных). Хвоя часто мягкая, мелкая, очень густо сидящая на веточках, так что последние представляют собой как бы один листочек (туи, кипарисы, *Cupressus sempervirens* и некоторые другие). У многих сосен очень длинные хвоинки – до 20, 40 и даже до 50 см. Голосеменные южного полушария представлены, кроме хвойных, рядом видов, у которых нет хвои или листьев, а фотосинтез идет в кладодиях – расширенных концах веток, имеющих зеленый цвет. Часто говорят, что сухие субтропики – это область хвойных с мягкой хвоей и лиственных с жесткими листьями (рис. 52).

Вегетация идет в течение всего года, и, хотя часть широколиственных пород сбрасывает на зиму листву, всегда есть виды, цветущие зимой. Содержание гумуса в почве, фитомасса и продуктивность субтропических экосистем достаточно велики (табл. 8). Преобладают латеритные почвы, в сухих субтропиках в основном красно-коричневые, а во влажных желтоземы и серо-коричневые.

Таблица 8

**Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность субтропических экосистем, тыс. т/км<sup>2</sup>**

Тип экосистемы	Запас гумуса в почве	Фитомасса	Продуктивность
Сухие субтропики, леса	20–22	10–50	1–2
Сухие субтропики, кустарники	10–12	3,5–5	0,5–1
Влажные субтропики, леса	20–25	30–50	1,5–2

Для собственно средиземноморья характерны ряд видов сосен: итальянская пиния (*P. pinea*) с зонтиковидной кроной, питцундская сосна (*P. pithyusa*) с длинными, до 20 см, иглами, а также тисс и некоторые другие виды хвойных.

Из вечнозеленых лиственных следует отметить несколько видов дубов (каменный (*Q. Ilex*), пробковый (*Q. suber*) и др); благородный лавр (*Laurus nobilis*), мирт (*Myrtus communis*), олеандр (*Nerium oleander*), земляничное дерево (*Arbustus uneda*), маслину (*Olea europaea*), инжир (*Ficus carica*), кустарники иглицу (*Ruseus sp.*) с кладодиями вместо листьев, оканчивающимися длинным шипом, остролист (*Ilex sp.*),

Из листопадных широколиственных характерны многие деревья, свойственные умеренным лесам Европы (дуб черешчатый, бук, вяз и т. п.), а также типично субтропические грецкий орех (*J. regia*), съедобный и конский каштаны, платан, или чинара (*Platanus orientalis*); последний сбрасывает также кору. В травостое много луковичных и клубненосных, что связано с сухим летом: тюльпаны, крокусы (*Crocus sp.*), ирисы (*Iris sp.*), нарциссы (*Narcissus sp.*),

многие из них – весенние эфемеры и эфемероиды; также много губоцветных (лаванда (*Lavandula angustifolia*) и др.), сложноцветных, зонтичных и пр.

В Западном Средиземноморье единственный аборигенный вид пальмы – вееролист карликовый (*Chamaerops humilis*), все прочие растущие здесь пальмы завезены человеком. В Восточном Средиземноморье эндемичные виды пихт – кефалонийская (*A. cephalonica*) и киликийская (*A. cilicica*), ливанский кедр (*Cedrus libani*). Последнего осталось очень мало, так же как и атласского кедра (*C. atlantica*) в Западном Средиземноморье, из-за интенсивной вырубki еще с древнейших времен (постройка кораблей в морских державах Финикия и Карфаген, строительство дворцов и храмов, в том числе Иерусалимского храма и многое другое).

На восточном побережье Черного моря некогда росли мощные леса из тиса и самшита (*Buxus sempervivens*) с примесью дуба и бука, сейчас от них остались лишь небольшие массивы. Здесь растут также дзелква (*Zelkova sp.*), лапина (*Pterocaria fraxinifolia*), съедобный каштан, гранатник (*Punka granatum*), дикая хурма (*Diospirus lotus*), хорошо прижившиеся здесь пальма вееролист китайский (*Ch. sinensis*) и некоторые виды эвкалиптов. Из кустарников – иглица, остролист, орешник и др.

В Ленкоранской низменности (юго-западное побережье Каспийского моря) растительность во многом напоминает причерноморскую, но здесь много эндемиков, в частности, железное дерево, или темир-агач (*Parrotia persica*), реликт Палеогена; эндемичные эпифитные мхи, папоротники, цветковые. Для всего Средиземноморья характерны лианы – плющ (*Hedera sp.*) и дикий виноград (*V. silvestris*).

В настоящее время Средиземноморье – один из самых освоенных в хозяйственном отношении регионов Земли. Здесь встречается множество культурных и диких растений, завезенных человеком из других регионов, поэтому многие чуждые Средиземноморью растения сейчас воспринимаются как обычные: пальма вееролист китайский, эвкалипты, робиния («белая акация»), мимоза, или серебристая акация (*Mimosa pubica*) и многие другие. Даже обыкновенный сейчас в Крыму и на Кавказе кипарис не местное дерево: он был

завезен сюда греками примерно за 500 лет до н. э. (рис. 53). В то же время почти исчезли дикие цитрусовые (*Cytrus sp.*), дикая маслина, но плантации их культурных форм, а также виноградники – важнейшие элементы современного ландшафта Средиземноморья.

Очень своеобразна растительность Макаронезийской области (Канарские и Азорские острова, о. Мадейра), где наблюдается переход между средиземноморской субтропической и африканской тропической флорами. На Канарских островах много эндемиков: канарская сосна (*P. canariensis*) с иглами длиной до 30–40 см, канарский лавр (*L. canariensis*), канарская финиковая пальма (*Ph. jubatus*), знаменитое драконово дерево (*Dracaena draco*) с красным млечным соком («драконова кровь»). Из травянистых растений значительную массу составляют герани (*Geranium sp.*), также местный эндемик. Только на пике Тенериф на одноименном острове растет канарский ракитник (*Cytisus nubigenus*). Леса из канарского лавра имеют богатый подлесок и напочвенный покров, где преобладают папоротники (*Davallia canariensis* и др.) и мхи. Общий облик Канарских островов определяют также многочисленные плантации культурных растений, прежде всего бананов (*Musa sp.*), а также хорошо прижившиеся здесь американские кактусы и агавы. Флора Азорских островов и Мадейры заметно бедней канарской.

Сухие субтропики запада Северной Америки представлены лесами из вечнозеленых дубов с более разнообразным видовым составом, нежели в Европе (*Q. densiflora*, *Q. agrifolia* и др.), а также свои виды земляничного дерева (*A. menziesi*) и лавра (*L. americanus*). Здесь также много завозных видов, в частности эвкалиптов и пальм.

Наибольшим эндемизмом отличается флора сухих субтропиков Австралии. Очень характерны эвкалиптовые леса. Обычно на большом протяжении лес образован каким-либо одним видом эвкалипта (*E. marginata*, *E. diversicolor*, *E. redunca* и др.). Высокие, стройные деревья, до 60–70 м, отдельные деревья до 100 м и выше. Хотя деревья стоят плотно, в лесу светло, так как листья повернуты к солнцу ребром. Поэтому развит пышный подлесок из деревьев и кустарников семейства протейных (*Grevillea sp.*, *Banksia sp.*, *Hakea sp.* и др.) с крупными головчатыми соцветиями, казуарин с прутьевидными зелеными ветками без листьев и др. В этих лесах нет ни лиан, ни

эпифитов. Леса другого типа состоят из протейных, а также южного бука. Много папоротников, в том числе древовидных (*Diksonia sp.*, *Alsophila sp.*, *Cyathea sp.* и др.), саговников (*Cycas sp.*, *Zamia sp.* и др.). Некогда здесь рос самый большой саговник на Земле, «прадедушка Питер», высотой в 7,5 м и диаметром в 2 м. Его считали самым старым деревом Земли, возраст определяли в 16 тыс. лет, но в 1935 г. он был срублен «какими-то придурками»\*.

Леса сухих субтропиков Южной Америки постепенно переходят, с одной стороны, в саванны, с другой – в листопадные тропические леса, мало отличаются от них и будут рассмотрены вместе с ними в следующих главах.

Влажные субтропические леса Китая, Южной Кореи и Японии отличаются влажным климатом – осадков не менее 500 мм, местами до 1500 мм; основное время выпадения осадков – вторая половина лета и осень, но и в остальное время осадков достаточно. Зима безморозная, но на севере иногда выпадает снег. Хорошо прослеживается переход от хвойно-широколиственных лесов маньчжурского типа на севере до настоящих тропических лесов на юге. На севере мы находим много общего с маньчжурской флорой: корейский кедр, благовонный тополь, чозению, маньчжурский орех, амурский бархат и др. По направлению к югу увеличивается количество эндемиков этой зоны: голосеменные – криптомерия (*Cryptomeria japonica*), цефалотаксус (*Cephalotaxus drupaces*), подокарпусы (*Podocarpus sp.*) и др.; лиственные – софора, павловния, айлант, камелии, магнолии, аралия (*Aralia sp.*) и многие другие. В подлеске сирени, жимолости, бирючина, рододендроны и пр. Очень высокий травостой с неогеновыми и даже палеогеновыми реликтами (женьшень и др.). На юге – пальмы (*Trachycarpus excelsa*, *Livistona sinensis* и др.), перечные (*Piper sp.*), камфарные (*Camphora sp.*), коричные (*Cinnamomum sp.*) деревья. Реликты Мезозоя – редчайшие деревья гинкго и китайская метасеквойя (*Metasequoia sinensis*). Много эпифитов, в основном папоротников, и лианы – актинидия, китайский лимонник, дикий виноград.

---

\* Дословная цитата из книги Э. Меннинджера «Причудливые деревья», см. список литературы.

Этот регион, как и Средиземноморье, сильно окультурен, здесь важные элементы ландшафта – рисовые чеки, чайные и цитрусовые плантации. Отсюда родом многие культурные растения – слива (*Prunus domestica*; ее предок – местный дикий вид *P. salicina*), абрикос (*Armeniacus vulgaris*; его предок – *A. mandshurica*), просо (*Panicum miliaceum*), рис (*Oryza sativa*), редька (*Raphanus sativus*), гречиха (*Fagopyrum esculentum*), многие декоративные и лекарственные растения. Возможно, отсюда родом и чайный куст (*Thea sinensis*), хотя ряд ботаников считает его родиной Индию.

Очень своеобразны влажные субтропики юго-востока Северной Америки. Здесь много общих видов с широколиственными лесами более северной зоны континента (американский бук, робиния, тюльпанное дерево, гикори). Много местных видов из общих в Евразией родов: дубы, лавр, инжир. Но много выходцев из тропиков Южной Америки: 12 видов пальм (*Chamedorea sp.*, *Sabal sp.*, *Oreodoxa sp.* и др), окра (*Okra sp.*), тамаринд (*Tamarindum sp.*).

Характерен эндемичный болотный кипарис (*Taxodium distichum*). На песчаных прибрежных возвышенных равнинах – леса из нескольких видов местных сосен и дубов. Высокая влажность (1400 мм осадков в год) способствует развитию эпифитов из папоротников и цветковых семейства бромелиевых, к последнему относится так называемый «лузитанский мох» (*Tillandsia sp.*), растущий даже на столбах и проводах. И эта территория сильно окультурена человеком. Во Флориде осталось лишь около 140 тыс. га «хэммока» – субтропического влажного леса, в основном в национальных парках.

Жестколиственные кустарниковые формации распространены в сухих субтропиках. Часто они возникают после лесных пожаров (пирогенная сукцессия). В Западном и Центральном Средиземноморье они называются «маквис», или «маки». Это заросли высотой до 1 м, редко выше, зачастую совсем непролазные (рис. 54). Образованы они кустарниковыми формами вечнозеленого дуба (*Q. coccifera*), карликовым вееролистом, розмарином (*Rosmarinus sp.*), вереском, иглицей, остролистом, лавандой. Местами над зарослями поднимают кроны отдельно стоящие земляничные деревья, мирты, мастичные деревья (*Pistacea lentiscus*). Сходные формации в Восточном

Средиземноморье называются «шибляк». Они состоят в основном из кустарниковых форм нескольких видов дубов, граба (так называемый грабинник), миндаля (*Amigdalusa sp.*), сирени, сумаха дубильного (*Rhus coriaria*) и некоторых других. На каменистых склонах развиваются более разреженные формации в основном из тех же видов, но почти без примеси деревьев – «гаррига» (рис. 55). В наиболее сухих участках – разреженные полукустарники: тимьян (*Thymus sp.*), лаванда, шалфей (*Salvia sp.*), розмарин, астрагал (*Astragalus sp.*), дикая спаржа (*Asparagus sp.*). Такая формация называется «фригана» (рис. 56). Часто лес – маквис (шибляк) – гаррига – фригана – этапы пирогенной сукцессии, но они же бывают и коренными формациями.

Кустарниковые формации сухих субтропиков Северной Америки, аналогичные маквису («чапараль»), состоят из кустарниковых дубов (*Q. dumosa*), эндемичных кустарников чамиссо (*Arctostaphilos sp.*, из толокнянковых), *Ceanothus sp.*, из крушиновых, *Adenostoma fasuculatus*, розоцветного, но похожего на вереск. В наиболее сухих участках чапарала есть кактусы и юкки.

Животный мир субтропической зоны отличается от животного мира лесов умеренного пояса большим количеством стенобионтных форм, но все же они не доминируют. Богато представлены теплолюбивые и (во влажных субтропиках) влаголюбивые виды. Увеличивается доля ночных форм. Изменчивость численности местных видов невелика, мало и мигрирующих местных видов. Но сюда на зимовку прилетает огромное количество птиц с севера (в субтропиках их зимует больше, чем в тропиках). Из местных видов миграции отмечаются в основном в сухих субтропиках, в связи с чередованием влажного и сухого сезонов. Так, в чапаралах Северной Америки во влажный сезон увеличивается численность чернохвостого оленя.

В Средиземноморье, как во всех субтропиках, увеличивается обилие насекомых практически всех отрядов, увеличивается количество крупных видов с яркой окраской. Много бабочек: парусников, нимфалид, бражников, сатурний и др.; жуков: рогачей (*Lucanus cervus* и др.), усачей, жужелиц, светляков (*Lamprinus sp.*, *Photophilus sp.* и др.); богомолы (*Mantus religiosa* и др.); цикад

(певчая цикада, *Lyristes plebeja* и др.); перепончатокрылых. Заметно увеличивается количество паукообразных, а также сухопутных моллюсков (виноградная улитка, *Helix pomatia* и др.).

Население рыб мало отличается от такового более северных территорий, так как в субтропиках Средиземноморья расположены устья рек, текущих из более холодных местностей, или это небольшие реки, текущие с гор. В последних характерна форель (*Salmo trutta* морфа *fario*).

Субтропики богаты амфибиями и рептилиями. В Средиземноморье есть саламандры (*Salamandra salamandra*), тритоны, квакши, настоящие лягушки и жабы, крупная безногая ящерица желтопузик (*Ophiosaurus apodus*), степная и водяная (*E. orbicularis*) черепахи и многие другие.

Население птиц и млекопитающих Средиземноморья сильно изменено человеком. Здесь, в лесных экосистемах, много видов, общих с лесами умеренного пояса (благородный олень, дикий кабан, дикий лесной кот, фазан) и степями (заяц русак, европейский кролик). Эндемиков мало. Из птиц назовем турача (*Francolinus francolinus*), родича фазана, населяющего Закавказье и Ближний Восток и сокола Элеоноры (*F. eleonora*), гнездящегося по берегам Средиземного моря. Из млекопитающих следует упомянуть обезьяну магота (*Macacus sylvanus*), обитающую в Атласских горах на северо-востоке Африки. Большая популяция этих обезьян живет также на территории английской военной базы Гибралтар и считаются на иждивении войск Ее Величества. Это единственный абorigенный вид приматов в Европе (рис. 57).

В историческое время здесь исчез лев (Греция, Малая Азия, Ближний Восток), а уже в XX веке – тигр (Закавказье, Иран) и леопард (Кавказ, Малая Азия).

Животный мир субтропиков Китая и Японии несколько богаче (рис. 58). Здесь много рек, текущих в основном по субтропической зоне или частью по субтропической, частью по тропической (Янцзы) и не замерзающих на зиму. Здесь богатая фауна карповых рыб: сазан, китайский серебряный карась (*Carassius auratus auratus*), предок многих аквариумных рыбок – вуалехвостов, шубункинов, золотых рыбок и пр., белый лещ (*Parabramis pekinensis*), белый амур



(*Ctenophoringodon idella*), толстолобик (*Hyphthalmichthys molitrix*) и др. В Янцзы водится крупная – до 7 м – рыба из осетровых, веслонос (*Psephurus gladius*). Вьюн того же вида, что и в Европе, сом из того же рода, что и европейский (*S. sinensis*), тропические рыбки из карпозубых (*Orizia sp.* и др.), китайский окунь (*Elopichthys bambusa*) и др.

Амфибии представлены многими эндемиками, прежде всего это гигантская саламандра (*Megalobathrachus japonicus*). Японский подвид до 160 см, китайский немного меньше. Обитает в мелких горных речках и ручьях. Часто, пробираясь по такому ручью, саламандра задевает боками оба берега. Углозубы, настоящие тритоны, саламандры других родов, нежели в Европе. Жерлянки, чесночницы, квакши имеют разорванный (дизъюнктивный) ареал – они есть в Европе и на востоке Азии, но их нет в Сибири и в Центральной Азии. Это свидетельство существования сплошного ареала этих видов до ледникового периода и разрыва ареала в результате наступления и последующего отступления ледника. Многочисленны настоящие лягушки и жабы.

Из рептилий водятся несколько видов водяных черепах, в том числе мягкокожая черепаха (*Trionyx sinensis*), но отсутствуют сухопутные. Много гекконов, агам, сцинков, настоящих ящериц. Из змей – ужи, полозы, гадюки и щитомордники. Наконец, в Янцзы водится крокодил, китайский аллигатор (*Alligator sinensis*).

Из птиц много видов, имеющих широкое распространение: поганки, пастушковые, гусеобразные, пеликаны, бакланы, аистообразные, куриные, кулики, чайки, совы, дневные хищные птицы, многие воробьиные. Из эндемиков – утка мандаринка (*Aix galericulata*), фазаны – алмазный (*Chrysolophus amethystae*), золотой (*Ch. pictus*), серебряный (*Syrmatius aevesi*), трехперстки (*Turnix tanki*), острокрылый дятел (*Jungipicus kizuki*) с «шапочкой» серого цвета, райская мухоловка (*Terpsiphone paradisi*) и др.

Есть эндемики и среди млекопитающих: ми-лу, или олень Да-вида (*Elaphurus davidianus*; в настоящее время сохранился только в зоопарках), бамбуковый медведь панда (*Ailuropoda melanoleuca*). Есть виды, относящиеся к более южным регионам: тигр, леопард, гималайский медведь, пятнистый олень, макаки – краснолицая

(*M. fuscata*) и японская (*M. speciosa*). Большинство млекопитающих из отрядов, широко распространенных в Евразии, представлены здесь особыми видами или родами. Это крот мопера (*Mogera robusta*), маньчжурский заяц (*Caprolagus brachyurus*), японский заяц (*Pentolagus furneosi*), хорошо лазящий по деревьям, эндемичные насекомоядные землеройкокроты (*Uropsyllus sp.*), длиннохвостые и безиглые ежи гимнуры (*Neotetracus sinensis*). Характерны также цокоры. Здесь же, видимо, был центр видообразования крыс – черной и серой. Отсюда они распространились по всей Земле. Наконец, в озере Дунтиху, в низовьях Янцзы, в 1918 г. был открыт новый для науки вид пресноводного дельфина (*Vipotes vexillifer*).

Гораздо больше своеобразия и эндемизма в фауне субтропиков Северной Америки (рис. 59). Здесь много эндемиков среди рыб. Это миссисипский лопатонос (*Polyodon spatula*), карпозубые: гамбузия (*Gambusia affinis*), гуппи (*Lebistes sp.*), моллинезии (*Mollinesia sp.*), меченосцы (*Xiphophorus sp.*) и многие другие, знакомые нам по аквариумам. Общие с более северными реками Америки ильные рыбы, панцирные щуки, ушастые окуни (*Archoplites interruptes*) и др.

Амфибии представлены безлегочными саламандрами, амбистомовыми, сиренами (*Siren sp.*), амфиумами, родичем азиатских гигантских саламандр скрытожаберником. Много квакш, из Южной Америки заходит один вид узкоротых лягушек (*Microhyla carolinensis*) и три вида свистунов (*Leptodactylus sp.*).

Из рептилий – миссисипский аллигатор (*A. missisipiensis*), близкий к китайскому, и многие виды змей и ящериц, встречающихся также в широколиственных лесах и в прериях: королевские и гремучие змеи, анолис, рогатая ящерица, ядозуб и др.

Из птиц большинство видов общи с более северными территориями или заходящие из тропиков Южной Америки – грифы урубу (*Coragyps atratus*), виргинский перепел, дикая индейка, арама, кулик, американская якана (*Jacana spinosa*), земляная кукушка (*Geococcyx californica*), рубиноголовый колибри (*Archilochus colubris*); из воробьиных – балтиморская иволга (*Icterus glbula*), виргинский кардинал (*Cardinalus virginianus*), виреоны (*Vireo sp.*), древесницы (*Parula sp.*, *Dendroica sp.* и др.) и др. Здесь же обитает одна из редчайших птиц Земли – калифорнийский кондор (*Gymnogyps californicus*).

Из млекопитающих представлены в основном те же виды, что в широколиственных лесах и прериях: обыкновенный опоссум, древесный дикобраз, енот, пума, скунс, чернохвостый и белохвостый олени, девятипоясный броненосец. Только субтропикам свойственны дикий кабан пекари (*Taouassu tajacu*), оцелот (*F. pardalis*), в недалеком прошлом встречался ягуар (*P. onca*). В реках Флориды встречается крупная морская корова ламантин (*Trichechus manatus*) и особый вид ондатры (*Neofiber alleni*).

Наибольший эндемизм свойственен фауне Австралии. Здесь мало рек, поэтому мало видов рыб, но почти все эндемики. Очень характерна двоякодышащая рыба рогозуб, или баррамунда (*Neoceratodus forsteri*), особое семейство галаксиевых (*Galaxiidae*), напоминающие форелей. В Австралии их 24 вида, в Новой Зеландии 20, еще несколько видов в других частях бывшей Гондваны – Южной Америке и Африке. Из амфибий много представителей подсемейства австралийских жаб и семейства квакш, а настоящих лягушек нет.

Рептилии представлены многими видами местных ящериц из семейств гекконов, чешуеногов (*Pygopus sp.* и др.; эндемики), сцинков и особенно агам (плащеносая ящерица, молох, бородачатая ящерица, *Amphibolorus barbatus* и многие другие); есть вараны, но нет ни веретениц, ни настоящих ящериц. Много ядовитых змей из семейства аспидовых: денинсония (*Deninsonia superba*), тайпан (*Oxyuranus scutellatus*), тигровая змея, смертельная змея (*Acanthophis antarcticus*). Гадюк и ямкоголовых змей нет. В реках и морских заливах очень крупный гребнистый крокодил (*Crocodylus porosus*) и более мелкий осторылый крокодил (*C. johnsoni*).

Много эндемиков среди птиц – страусы эму, казуары (*Casuarus sp.*), сорные куры (кустарниковая индейка (*Alectura lathami*), глазчатая курица (*Leipoa ocellata*) и др.), птица лира (*Menura sp.*), зимородок кукабарра (*Dacelo gigas*), австралийские сороки (*Cracticus sp.*), сорочьи жаворонки (*Grallinus sp.*). Много попугаев: какаду (*Kakatoe sp.*), волнистые (*Melopsittacus undulatus*), земляные (*Pesoporus wallicuximici*), розелла (*Platycercus sp.*), нимфа (*Nymphicus hollandiae*) и др. Многие широко распространенные семейства птиц в Австралии представлены местными видами.

Млекопитающие представлены сумчатыми: коала (*Phasiolarctos cinereus*), древесные кенгуру (*Dendrolagus sp.*), сумчатые куницы (*Dasyurus maculatus*), сумчатые барсуки бандикуты (*Peromeles nasuta*), вомбаты (*Vombatus hirsutus*), посумы (кузу (*Trichosurus vulpecula*) и др.), сумчатые летяги (*Schoinobates volans*, *Acrobates sp.*); карликовые посумы, или сумчатые мыши (*Cercartetus sp.*) и многие другие.

Эндемичные беспозвоночные – гигантские дождевые черви (*Megascolex sp.*), длиной до 3 м, многочисленные виды эндемичных бабочек, жуков, прямокрылых, муравьев, термитов, в том числе компасный термит (*Australothermes meridionalis*), строящий гнезда, ориентируя их по длинной оси в направлении север – юг. Днем они обращены к Солнцу узкими ребрами и верхней частью, а вечером и утром – широкими боковыми сторонами.

Наконец, очень своеобразный участок субтропиков – Южная Африка, небольшая территория, отделенная от остального континента Драконовыми горами. Растительность здесь настолько своеобразна, что ботаники выделяют ее в особое флористическое царство – Капское. В то же время животный мир почти не отличается от такового остальной части Южной Африки, и зоологами не выделяется в крупное биогеографическое подразделение.

Деревьев сравнительно немного видов, это в основном акации и протейные (*Protea sp.*, *Leucodendron sp.*). Из последнего рода серебряное дерево (*L. argenteum*) имеет листья с прижатыми многочисленными серебристо-белыми волосками. Наличие протейных указывает на связь с Австралией, акаций – с Африкой. Но здесь много растений из родов голарктического распространения. Очень много вереска (до 450 видов), в том числе с очень крупными цветами. Обычны тростник, осоки, лен (*Linum sp.*), лютики (*Ranunculus sp.*), манжетки (*Alchemilla sp.*), крапива, шиповник, тонконог, ковыль, росянка, лилейные, гвоздичные, амариллисовые (*Amarillis sp.* и др.) и др. Из Европы были завезены дуб, сосна, ольха.

Субтропические ландшафты благоприятны для человека и заселены давно и очень плотно. В собственно Средиземноморье обширные и многочисленные поселения человека, и антропогенные ландшафты существуют на протяжении нескольких тысяч лет, ес-

тественные ландшафты почти не сохранились. Еще в начале нашей эры более 50 % первичных ксерофитных лесов были сведены. Немногие островки исходных экосистем сохранились почти исключительно в горах.

Именно Средиземноморье, включая Ближний Восток, было главным центром возникновения земледелия, в первую очередь культивирования пшеницы (*Triticum diccocooides*, *T. durum*, *T. aestivum*), ячменя (*Hordeum vulgare*, *H. distichon*) и чечевицы (*Lens culinaris*). Ближний Восток и предгорья Малого Кавказского хребта – колыбель одной из древнейших земледельческих цивилизаций (так называемый «плодородный полумесяц»). Здешние полупустыни созданы первобытными земледельцами и скотоводами на месте субтропических лесов средиземноморского типа, уничтоженных ими.

На других континентах плотные поселения и антропоические ландшафты в сухих субтропиках сформировались главным образом в XIX веке. Европейцы в первую очередь заселяли эти районы и приносили те формы эксплуатации ландшафтов и те растения и животных, которые были традиционны для собственно Средиземноморья. В результате в настоящее время мы можем наблюдать в таких районах те же типы антропоических ландшафтов.

Большая часть естественных средиземноморских ландшафтов замещена своеобразными гибридными антропоическими ландшафтами – пастбищно-лесопользовательными, сформировавшимися еще до нашей эры. Вырубка лесов на дрова и строительство (включая кораблестроение), выпас скота в лесу и в экотонах, а также частые пожары в течение сухого лета привели к разрушению местных почв. Процессу деградации способствует и то, что проливные дожди выпадают зимой, когда активность растений снижена. В результате сформировались маквисы и другие экосистемы пирогенной сукцессии.

В целом эти процессы приводят к мощной эрозии, особенно в горных районах с преобладанием карбонатных пород, активно поглощающих воду. В результате зимние проливные дожди вообще не задерживаются растениями. Вода либо скатывается по поверхности, разрушая ее, либо уходит внутрь известняков, способствуя развитию карстовых процессов.

Сходная картина дигрессии типична и для Калифорнии, но здесь растительность восстанавливается быстрее благодаря большей устойчивости кустарников и эффективному расселению однолетних и многолетних трав. Это замедляет эрозию. Для пастбищных ландшафтов Южного полушария, особенно на чилийском и южноафриканском побережьях, характерно широкое расселение европейско-средиземноморских видов злаков и разнотравья, которые более приспособлены к сосуществованию с человеком. Современные пастбищные ландшафты Австралии часто формируются после выжигания кустарников посевом завезенных видов, в частности клевера.

Лесопользовательские ландшафты широко распространены по всех средиземноморских районах и представляют собой искусственные посадки в основном различных сосен и эвкалиптов на местах сведенных первичных лесов. Нередко эти посадки дичают и формируют своеобразные антропоические леса с подлеском из местных кустарников. Здесь встречаются разнообразные виды интродуцированных растений и животных. Именно они в значительной степени определяют современный пейзаж этих районов. Подобные леса, так же как и первичные, подвержены пожарам, но входящие в их состав породы обычно страдают от огня меньше.

Вырубки первичных широколиственных, а также кедровых и сосновых лесов на склонах Ливанского хребта, Атласского хребта, Альп, Балкан еще в античное время, а впоследствии и в Средние века, привели к обнажению горных склонов, нарушению режима стекающих с них рек, на которых стали обычны сильные наводнения и сели в дождливые периоды, а в сухие периоды эти реки часто полностью пересыхают.

Во влажных субтропиках Китая лесопользование приурочено к доступным низкогорьям. Первичные вечнозеленые леса вырублены и заменены искусственными посадками преимущественно сосен с подлеском из местных кустарников (рододендрон, шиповник, кустарниковые формы дуба).

В Колхиде на месте заболоченных первичных лесов развиты искусственные эвкалиптовые леса, которые высаживались для осушения болот в целях борьбы с малярией.

Земледельческие ландшафты традиционно приурочены к небольшим ровным участкам, в том числе террасам на горных склонах, которые используются под посевы озимых культур, чередующихся с черными парами. На стерне зимой могут пасти скот. Все это благоприятствует росту растений и способствует, по крайней мере частично, восстановлению плодородия и последующему, хотя и очень медленному, возобновлению климаксовых экосистем.

Сейчас в большинстве ландшафтов средиземноморского типа широко распространено плантационное земледелие. Культивируются маслины, плодовые деревья, фисташки (*Pistacium verum*), цитрусовые, виноград. Интродуцированные виды в холодные зимы могут вымерзать. Под разреженными кронами деревьев формируется довольно богатый травяной покров, который поддерживает сток и предотвращает эрозию. Под пологом деревьев часто выращивают многолетние кормовые культуры (люцерну (*Medicago sativa*), клевер). Плантации, так же как и искусственные лесопосадки, являются своеобразной имитацией первичного средиземноморского леса.

В долинах рек Хуанхэ и Янцзы земледельческие ландшафты занимают почти все равнинные участки, а также пологие склоны и приречные террасы. Часто применяется искусственное террасирование. Эти реки характеризуются высокими и внезапными паводками, поэтому их русла огорожены дамбами и часто располагаются выше земледельческих ландшафтов. Это, с одной стороны, приводит к катастрофическим наводнениям, а с другой – способствует восстановлению почвенного плодородия (недаром реку Хуанхэ издревле китайские поэты именовали «болью и благом Китая»).

На юге хорошая тепло- и влагообеспеченность дает возможность собирать два урожая в год, на севере – три урожая в два года. Наиболее распространенные культуры – рис, озимая пшеница, кукуруза (*Zea mays*), просо, гаолян (*Sorghum nervosum*), соя (*Glycine max*), хлопчатник (*Gossypium herbaceum*). Много фруктовых садов и огородов. Полевое земледелие ведется со сложной сменой теплолюбивых и холодостойких культур в течение года. Например, летом выращивается заливной рис, а зимой пшеница, ячмень или рапс (*Brassica napus*).

Плодородие местных почв в сельскохозяйственных ландшафтах поддерживается в основном благодаря регулярному затоплению водами, несущими большое количество ила. В результате на этих землях формируются специфические рисовые почвы (глиевые). Местное население использует трудоемкие и трудозатратные технологии (в том числе беспашотные), которые, по крайней мере частично, позволяют предупреждать катастрофические последствия наводнений и сводят зависимость антропогенных ландшафтов от окружающей среды до минимальной. На заливаемых водой рисовых террасах формируется подобие естественного пресноводного биоценоза (планктонные водоросли, зоопланктон, бентос). Здесь разводят некоторые виды быстро набирающих вес рыб, например рисового угря (*Monopterus albus*), и при спуске воды перед уборкой риса первоначально убирают «урожай» рыбы.

В Южной Африке сведенные субтропические леса заняты в основном плантациями цитрусовых и посевами кукурузы, в Колхиде – также кукурузой, в Гиляне (Азербайджан) – рисом, в Северной Америке до середины XX века господствовал хлопок (*G. hirsutum*), сейчас его постепенно вытесняют разнообразные плодовые и овощные культуры.

Техногенные ландшафты связаны с местами разработки полезных ископаемых и представляют из себя обычные карьеры с отвалами или терриконы пустой породы около шахт.

Благоприятный климат субтропиков обуславливает строительство здесь большого количества санаториев, отелей, баз отдыха, особенно на морских побережьях, поэтому широко распространены рекреационные ландшафты. Это обычно остатки первичных лесов, обогащенные многими видами интродуцированных растений, преимущественно декоративных и плодовых, а также искусственно высаженные курортные парки. К рекреационным ландшафтам относятся и некоторые особо охраняемые природные территории: туристические зоны национальных парков, природные парки, памятники природы, ботанические сады и дендрарии.

В целом субтропические экосистемы в значительной мере изменены человеком в процессе хозяйственной деятельности, поэто-



му особо охраняемые природные территории в этом поясе невелики по площади и очень остро стоит проблема охраны дикой флоры и фауны субтропиков.

## **ГЛАВА 7. Экосистемы тропических лесов. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в тропических лесах**

Дождевые тропические леса – наиболее богатые видами и имеющие наибольшую биомассу экосистемы суши. Распространены они в экваториальном и субэкваториальном поясах Земли, подразделяются на дождевые и листопадные. Наибольшая площадь дождевых тропических лесов в Южной Америке, где они занимают основную часть бассейнов Амазонки и Ориноко, часть Панамского перешейка, острова Карибского моря. В Африке они расположены в бассейне реки Конго и по берегам Гвинейского залива. Они имеются на северо-востоке Мадагаскара, в долине Ганга и Брахмапутры, на самом юге Китая, на полуострове Индокитай, на Филиппинских островах, в Индонезии, на Новой Гвинее, северо-востоке Австралии и на многих островах Тихого океана, включая Гавайские (рис. 60).

Рельеф большей части области дождевых лесов – эрозивно-аккумулятивные равнины, образованные крупнейшими реками Земли – Амазонкой, Конго, Гангом, Меконгом. Поэтому под пологом леса множество болот и озер, а сами леса пересечены многочисленными притоками основных рек, с их затонами и старицами. Реки в тропическом поясе имеют среднюю температуру воды +27,5 ... +30 °С, разница между дневной и ночной температурой менее 1 °С.

Климат теплый и влажный, устойчивый. Средняя температура самого холодного месяца не ниже +22 °С, самого теплого не более +28 °С. Таким образом, диапазон среднемесячных температур не превышает 6 °С, меньше диапазона суточных температур

(последние могут колебаться от +10 °С ночью до +40 °С и выше днем). Осадков выпадает не менее 2000 мм в год, обычно больше. Максимальные показатели – почти 12 000 мм в районе города Черапунджа в долине Брахмапутры и на острове Кауаи Гавайского архипелага. Сезонные колебания осадков выражены слабо. Чаще всего с утра бывает ясно, к полудню накапливаются тучи, идет ливень, к вечеру он кончается. Ночь обычно без осадков. Там, где наблюдаются изменения осадков в течение сезона, они невелики. Так, в районе Рио-де-Жанейро в самый «сухой» месяц, январь, выпадает не менее 125 мм осадков (для сравнения: в Омске в самый дождливый месяц июль выпадает до 70 мм осадков).

Вследствие таких особенностей климата многие растения и животные не имеют сезонной цикличности роста и размножения, многие деревья лишены годичных колец, многие животные размножаются круглый год. Но у части растений и животных цикличность все же есть, видимо, это реликтовое свойство, пережиток тех времен, когда их предки жили в других условиях.

Характерна для дождевых тропических лесов и стабильная освещенность. У экватора длина дня и ночи постоянна, равна 12 часам, у крайних границ области отклонения по сезонам не более 1,5 часов. Освещенность под пологом леса низкая, до 0,1 % от того света, что падает на верхнюю часть крон. Мощный древостой препятствует движению воздуха, ветер слабо ощущается в чаще леса. Высокая температура, обильные осадки и безветрие приводят к тому, что влажность воздуха под пологом леса близка к 100 %.

Фитомасса дождевого тропического леса наиболее велика из всех экосистем суши, абсолютная продуктивность тоже велика, но в процентном отношении к фитомассе не более чем в лесах умеренного пояса (табл. 9). 70–80 % фитомассы приходится на стволы и ветви, 4–9 % на листья и до 16 % на подземные части. Над 1 га почвы в лесу находится 7–12 га листвы (поэтому в лесу всегда полумрак).

Фитомасса эта вырастает на сравнительно бедных гумусом почвах – обычных и лессированных красноземах. Причиной является то, что в жарком и влажном климате редуценты работают быстро, и опад разрушается быстро; хотя он составляет до 5–10 % от всей

фитомассы, но накапливается равномерно в течение года, так как сезона листопада здесь нет. Если в тайге еловая хвоинка разлагается за 7 лет, а в широколиственных лесах дубовый лист – за год, то в дождевом тропическом лесу пальмовый лист разлагается чуть больше месяца. Минеральные вещества, минуя почву, «перекачиваются» в корни растений через микоризу многочисленных здесь грибов, зачастую покрывающих почву в лесу сплошной «черепицей» шляпок. Поэтому гумус накапливается медленно и его в общем мало.

Таблица 9

**Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность экосистем тропических лесов, тыс. т/км<sup>2</sup>**

<i>Тип экосистемы</i>	<i>Запасы гумуса в почве</i>	<i>Фитомасса</i>	<i>Продуктивность</i>
Дождевые тропические леса	18–20	60–170	3–5
Листопадные тропические леса	18–20	35–60	0,6–2,5

Сообщества дождевого тропического леса отличаются богатством видов, сложностью пищевых сетей, многоярусностью, высокой степенью специализации экологических ниш и их узостью. На 1 га тропического леса в Бразилии насчитывали до 700 видов растений, только деревьев до 400 видов на 8 км<sup>2</sup>. При невероятном видовом разнообразии численность отдельных видов невелика. По образному выражению А. Уоллеса, здесь легче поймать 100 бабочек 100 разных видов, чем 100 бабочек одного вида. Стабильность внешних условий приводит к тому, что абсолютно преобладают стенобионтные виды, сезонные миграции отсутствуют, амплитуда сезонных и многолетних колебаний численности невелика, а влияние биотических факторов на все живые существа неизмеримо больше, чем абиотических факторов. Важное значение имеет древность тропических лесов, они в почти неизменном виде существуют по крайней мере с Неогена. Поэтому здесь много реликтов, большое разнообразие жизненных форм и их высокая взаимная адаптация.

Многоярусность дождевого тропического леса такова (рис. 61): верхний ярус составляют наиболее высокие деревья «эмердженты» (фр. *emergent* – выступающий). Они заметно возвышаются над общим уровнем леса и не смыкаются кронами. Их высота до 50 м, иногда до 80 м и выше. Ниже находится «полог» – плотно сомкнутые кроны деревьев высотой 25–35 м, в нем можно выделить 3–5 ярусов. Еще ниже – ярус невысоких деревьев, от 1 до 15 м высоты. Это именно деревья, так как у них один ствол и, хотя и небольшая, но четко выраженная крона. Кустарниковый ярус и травостой имеется лишь там, где в пологе образуется просвет (например, упало большое дерево). Подстилка обычно 1–2 см толщиной, там, куда проникает меньше света, нет травостоя и опад гуще. Местами подстилка вообще отсутствует. Следовательно, здесь абсолютно преобладают фанерофиты (до 98 % всех видов). Если считать только те деревья, стволы которых в диаметре не менее 10 см, на материках их на 1 га леса встречается до 170 видов, а на островах – до 40. Трав на материках до 20 видов на га, на островах 1–5. Некоторые травы достигают высоты 2–3 м. Вечнозеленые деревья дождевых лесов имеют крупные листья, часто пестрой расцветки. Деревья слабо ветвятся или вообще не ветвятся (многие пальмы, саговники, древовидные папоротники).

У эмерджентов и деревьев, образующих полог, кроны располагаются очень высоко, через них проникает мало света, поэтому нижние ветви отмирают. На поверхность грунта выходят корни деревьев, похожие на поставленные на ребро доски, только кривые. Нижние части стволов часто имеют боковые выросты вроде контрфорсов средневековых зданий, высотой 4–5 м отходящие от ствола тоже на 4–5 м (рис. 62). Они служат подпорками высоким и тяжелым стволам, компенсируя недостаточность корневой системы. Листья наиболее высоких деревьев имеют ксерофитный облик (покрыты восковым налетом и плотной кутикулой, устьиц мало и они большую часть дня закрыты), так как они все время на свету и должны экономней испарять влагу. У многих из них листья в виде желобка с «дождевым сосочком» на конце для скатывания дождевой воды при особенно сильных ливнях. Листья нижних ярусов тонкие и нежные с большим количеством устьиц, часто перисто

рассеченные. У некоторых растений на листьях светлые пятна и полосы – поля мельчайших отверстий, через которые влага и водяной пар попадают непосредственно в ткань листа. Кора некоторых деревьев тонкая и содержит хлорофилл. С нижних ветвей многих деревьев свешиваются дополнительные корни, они достигают почвы, внедряются в нее и натягиваются, как ванты (растяжки) мачт или труб, и создают дополнительную устойчивость.

Там, где есть травостой, в нем много древних форм – папоротники, плауны. Очень много лиан и эпифитов (рис. 63, 64). У последних корни прикрепляются к коре, но не проникают внутрь нее и не извлекают соков. Полуэпифиты имеют, кроме прикрепляющихся корней, еще и воздушные, которые задерживают сыплющийся сверху опад. Он перегнивает и образует на этих корнях веллалум – рыхлую массу, которая хорошо впитывает дождевую воду и водяной пар. Эпифиты накапливают до 130 кг гумуса на га и перехватывают до 6 тыс. л дождевой воды на га. Это больше, чем адсорбируют листья деревьев. Пазухи листьев некоторых деревьев и эпифитов имеют иногда объем до 1 л и больше, там постоянно держится вода («цистерновые листья»). Очень характерна каулифлория – развитие цветов и плодов непосредственно на стволах или на толстых ветвях. Это, например, какао (*Theobroma cacao*), хлебное дерево (*Artocarpus altilis*), южноамериканское дерево густавия (*Gustavia fastuosa*), имеющее прямо на стволах розоподобные цветы диаметром 18 см.

Там, где существует смена сухого и дождливого сезонов, причем в дождливый сезон выпадает не менее 1000 мм осадков, развиты листопадные тропические леса. Располагаются они как бы кольцом вокруг дождевых лесов, чаще на равнинах или невысоких плоскогорьях, постепенно переходя или в саванны, или в сухие субтропические леса. Они не имеют сплошного полога, поэтому светлее дождевых лесов и в них развиты кустарниковый и травяной ярусы.

Там, где первичные тропические леса уничтожены, возникают дисклимаксовые сообщества, гораздо беднее видами, чем коренные. Обычно это бамбуковые джунгли. Часто словом «джунгли» обозначают дождевые тропические леса, но это неверно. На языке хинди «джунгли» – именно бамбуковые заросли. А дождевой лес именуют

«гилея» или «сельва». Всего бамбуков по всей тропической зоне насчитывают до 600 видов, больше всего их встречается в Азии, меньше всего – в Австралии. Виды бамбука высотой 2–5 м, цветущие ежегодно, называют травянистыми, виды высотой до 40 м, цветущие один раз в жизни, – древовидными. Живут травянистые бамбуки 3–10 лет, древовидные – до 120 лет. Мощные корневища хорошо укрепляют почву и препятствуют эрозии, кроме того, дают обильную поросль. Семена бамбуков мелкие, часто с пушинками, легко переносятся ветром, потоками воды поэтому бамбуки быстро заселяют освободившиеся от леса площади. Скорость роста многих видов бамбука рекордная среди всех растений – до 10 см за 4 часа (нетрудно подсчитать, что такой бамбук вырастет до 2 м за трое суток). Поэтому попавшие в заросли бамбука семена деревьев практически лишены возможности прорасти. Кроме бамбуков, в образовании джунглей участвует дикий сахарный тростник (*Saccharum spontaneum*) и другие злаки, в Азии, в частности, иланг-иланг (*Imperata arundinacea*), а также некоторые лианы.

Такие семейства, как сложноцветные, банановые, миртовые, пасленовые, бобовые, пальмовые, молочайные распространены по всем тропикам. Эндемитами Южной Америки являются бромелиевые, настурции (*Tropaeolum sp.*), канны (*Canna sp.*), каучуковое дерево (*Hevea sp.*), хинное дерево (*Cinchona sp.*), какао, болотный кипарис, ценные красное (*Svietenia mahagoni*) и черное (*Diospyros obovata*) деревья, гигантские деревья эмердженты (*Dipterix odorata*, *Caryocar villosum*, *Bertholletia excelsa*). В лесах Африки и тропической Азии много представителей родов цезальпиния (*Caesalpinia sp.*) и фикус (*Ficus sp.*). Особенно выделяется представитель последнего рода гигантский баньян (*F. bengalensis*). Экземпляр из Ботанического сада в Калькутте имеет высоту 26 м, ствол в обхвате 18 м, периметр кроны 300 м, ее поддерживают 563 вторичных ствола, образовавшиеся из воздушных корней. Площадь тени 7,8 тыс. м<sup>2</sup>. В лесах Индокитая – громадные тиковые деревья (*Tectonia grandis*) с очень плотной древесиной, расамала (*Altingia sp.*), высотой 50–60 м. В лесах Индонезии – деревья из рода *Compassia* высотой до 80 м, в лесах Филиппин – мало уступающие им диптерокарпусы (*Dipterocarpus sp.*), в Австралии – гигантские эвкалипты.

Древовидные папоротники (*Cyatea sp.*, *Dicksonia sp.* и др.) часто встречаются в нижнем ярусе леса, но на Новой Гвинее и на Антильских островах они образуют основные ярусы. Лианы не относятся к особому семейству, это особая жизненная форма. Они встречаются во многих семействах. Среди фикусовых известен фикус душистый (*F. aurea*); среди пальмовых – ротанги (*Calamus sp.*, *Daemonorops sp.* и др.), длиной до 100–300 м и толщиной до 0,3–0,5 м. Много лиан среди представителей семейства лунносемянных (*Menisperma sp.* и др.). Лианами являются перцы черный и красный (*Capsicus sp.*), ваниль (*Vanilla sp.*), а также культивируемые у нас как комнатные растения монстеры (*Monstera sp.*) и дифенбахии (*Dyphenbachia sp.*).

Очень много в тропических лесах различных пальм (*Corypha sp.*, *Metroxylon sp.*, *Arenga sp.*, *Caryota sp.* и многие другие), они обычно формируют средние ярусы леса, а также растут вдоль рек и на границах леса с редколесными участками. От пальм с веерными или перистыми листьями легко отличить панданусы (*Pandanus sp.* и др.) с линейными листьями. У них стволы часто бывают сильно наклонены и держатся благодаря дополнительным воздушным корням. К этому семейству относятся около 200 видов, среди них есть деревья, кустарники, и лианы.

Тропические листопадные леса отличаются обилием бобовых – акации, мимозы, кассии. В Южной Америке эти леса называются каатинга. Кроме бобовых, здесь растут деревья с очень твердой древесиной и кривыми, узловатыми стволами – альгарробо (*Prosopis juliflora*) и квебрахо, «затупи топор» (*Schinopsis lorentzii*). Характерна сейба с мощным стволом и раскидистой кроной, а также пало бораче, «пьяное дерево» (*Cavanillesia arborea*). Это суккулент, в его стволе, похожем на продолговатую редьку, много воды. Много здесь кактусов, таких как цереус, до 10 м высоты, и мелких, формирующих напочвенный ярус. В листопадных лесах Африки больше всего различных акациевых, много древовидных молочаев. Некогда здесь росли, возможно, самые высокие деревья Земли. В долине Лимпопо есть леса из гальпиний (*A. galpinia*). Сейчас их высота около 25 м, но по остаткам деревьев, погибших в начале XX века от пожаров, установлено, что высота некоторых из них

превышала 120 м. Тропические листопадные и вечнозеленые жестколистные леса Австралии почти не отличаются от ее сухих субтропических лесов.

Животный мир тропических лесов отличается четко выраженными суточными периодами активности. Здесь живет как бы два отдельных сообщества: дневное и ночное, самостоятельные и во многом независимые друг от друга. Сезонные аспекты выражены слабо, в основном за счет прилетающих сюда на зимовку птиц из зоны умеренного климата. Очень много растительноядных форм, даже среди птиц (в целом в классе птиц преобладает зоофагия). Очень много древесных форм, причем с характерным приспособительным признаком – цепкохвостостью, который хорошо развит у рептилий, а из млекопитающих – в основном у южноамериканских; меньше – у австралийских, еще реже он встречается у южноазиатских, а у африканских почему-то отсутствует. Присоски на пальцах развиты у многих древесных амфибий, у некоторых рептилий, а из млекопитающих – у долгопят ( *Tarsius sp.* ).

Очень много дуплогнезdnиков, а также видов, «сшивающих» или «склеивающих» гнезда из крупных листьев: некоторые древесные лягушки, муравьи (*Oecophyla smaragdina*), отдельные виды птиц. В то же время слабое развитие почвы и подстилки, привело к тому, что настоящих норников и землероев мало. Обильная речная сеть и множество болот под пологом дождевого леса способствует обилию водных и околоводных форм. Постоянно высокая влажность воздуха привела к тому, что многие изначально водные формы перешли к жизни на деревьях (многочисленные древесные лягушки; многие из них покидают кроны только на период икрометания, а некоторые мечут икру в воду в цистерновых листьях и вообще не покидают деревья). Соотношение древесных, наземных и водных форм среди млекопитающих в тропических дождевых лесах 50 : 40 : 10 % а в лесах умеренного климата 5 : 90 : 5 % (рис. 65, 66, 67, 68).

Для тропических лесов характерна обильная фауна беспозвоночных, прежде всего насекомых. Здесь много муравьев, в том числе муравьи листорезы (*Atta sp.*) в Южной Америке, бродячие муравьи (*Eciton sp.* в Южной Америке, *Dolyrus sp.* в Африке), крупные жаля-



щие муравьи-бульдоги в Южной Америке (*Diponera sp.*) и в Австралии (*Notomirmecia sp.*). Много термитов (*Termes sp.*, *Nasutitermes sp.* и др.), играющих большую роль в утилизации древесного опада. Число термитников достигает 800–1000 на га, а термитов от 500 до 10 тыс. на м<sup>2</sup>. Большое количество бабочек, в том числе крупных и ярко окрашенных: морфы (*Morpho cypris* и др.) в Южной Америке, птицекрылки (*Ornithoptera paradeisa* и др.) на Новой Гвинее и в Австралии и многие другие. Многочисленны крупные и ярко окрашенные жуки-усачи: дровосек титан (*Titanus giganteus*), арлекин (*Acrocinus longimanus*), большезуб (*Macrodonia cervicornis*) из Южной Америки достигают длины 10–18 см, немного уступает им африканская бронзовка голиаф (*Goliathus goliathus*), жуки-носороги (*Megasoma actaejn*, *Dynastes hercules*) – до 15 см в длину, считая с направленным вперед рогом, и др. Много крупных, ярко окрашенных богомоллов (*Pseudocreobothra sp.*, *Hestiasula sp.* и др.), палочников (*Gyphocrania gigas*, *Phyllium sp.*, *Carausius sp.* и др.), цикад (*Auchenorrhyncha sp.* и др.), стрекоз и т. д.

Много пауков и клещей, в том числе самые крупные пауки – американские птицееды (*Acanthoscurria sp.*, *Theraphosa sp.*), ярко окрашенные клещи (*Amblyomma sp.*). Много сухопутных моллюсков – улиток, слизней, а также сухопутных пиявок (*Haemadyspa sp.*) мелких, 3–4 см, но невероятно назойливых кровососов.

В водоемах тропических лесов много рыб: самая крупная пресноводная рыба арапаима (*Arapaima gigas*) из Амазонки, до 4,5 м длины и до 200 кг массы; знакомые нам по аквариумам многие представители семейств карпозубых (*Cyprinodon sp.*, *Fundulus sp.*, *Lepistes sp.* и др.), харациновых (*Cheirodon sp.*, *Hyphessobrycon sp.* и др.), цихлид (*Cichlasoma sp.*, *Tilapia sp.* и др.); много сомовых (*Trachycoristes sp.*, *Physailia sp.*, *Rhamdia sp.* и др.) и карповых (*Puntius sp.*, *Labeo sp.*, *Cirrhina sp.* и др.); к карповым относятся и знаменитые электрические угри (*Electrophorus electricus*); ильные угри (*Synbranchus sp.*, *Monopterus albus* и др.), близкие к окуневым рыбам, и многие другие.

В тропических реках поселились и некоторые морские рыбы. Скаты хвостоколы (*Potamotrigon motoro*) населяют многие реки Южной Америки, в озере Никарагуа и в реке Замбези есть тупоносые акулы (*Carcharinus leucas*). Морские окуни (*Lates niloticus*) живут в Ниле,

во многих реках встречаются морские рыбы атеринки (*Atherina sp.*) и представители нескольких семейств морских бычков.

Благодаря постоянно влажному воздуху, в тропических лесах много амфибий. Все представители отряда безногих – 63 вида – обитают в дождевых лесах, из них 44 – в Южной Америке (*Siphonops sp.*, *Typhlonectes sp.* и др.). Хвостатых мало, несколько видов безлегочных саламандр (*Oedipus sp.*, *Bolitoglossa sp.* и др.) обитают в Южной Америке. Но исключительно богата фауна бесхвостых. Ярко окрашенные узкоротые лягушки (*Microchyla sp.*, *Kaloula sp.*, *Yemisis sp.* и др.) распространены по всем континентам кроме Австралии; в Африке и Южной Азии – веслоногие лягушки (*Rhacophorus sp.*, *Hylambates sp.*), в Южной Америке и Австралии – квакши (*Hyla sp.*, *Gastrotheca sp.* и др.). Настоящих лягушек мало, нильская лягушка (*R. mascareniensis*) распространена почти по всей Африке. По всем тропикам очень много жаб, больше всего их в Южной Америке: самая крупная жаба – ага, рогатки, свистуны (*Leptodactylus sp.*), а также удивительная жаба (*Pseudis paradoxa*), взрослые длиной всего 2–7 см, а головастики – до 25 см.

Богато представлены и рептилии. Очень разнообразны пресноводные черепахи, но мало сухопутных. Из ящериц в Южной Америке широко представлены игуаны (*Iguana iguana*, *Basiliscus basiliscus* и др., всего около 200 видов) и тейиды (тегу, *Tupinambus teguin* и др.). Гекконы, сцинки, веретенницевоы – по всем тропикам, безногие амфисбены (*Amphisbaena alba*, *Bipes canaliculator* и др.) – в Южной Америке и в Африке, вараны и агамы – в Африке, Азии и Австралии; к последним относится знаменитый летающий дракон (*Draco volans*) из Южной Азии, планирующий при помощи складок на боках, которые поддерживаются растопыренными ребрами.

Много змей. Слепые подземные змейки (*Typhlops sp.* и др.) от 10–12 до 80 см распространены по всем тропикам, среди крупных неядовитых удавов и питонов – самые крупные змеи мира – американские удавы: анаконда (*Eunectes murinus*) и боа (*Constrictor constrictor*), первая до 11,4\*, второй до 5,5 м; сетчатый питон (*Python*

---

\* В записках известного путешественника по Южной Америке, П. Фоссета, упомянута анаконда длиной 19 м.

*reticulatus*) из Южной Азии и иероглифовый питон (*P. sebae*) из Африки, соответственно 10\* и 9,8 м. Но сюда же относятся и относительно некрупные австралийские питоны (*Murelia sp.*, *Liadis sp.*) до 1–3 м. Много видов ужей и близких к ним змей, в том числе ядовитые бумсланги (*Dispholidus typus*), бойги (*Bojga sp.*) и оригинальные змеи яйцееды (*Dasypeltis scaber*) из Африки и из Индии (*Elachistodon westemanni*), глотающие птичьи яйца, которые у них в глотке «распиливаются» отростками позвонков. Широко распространены змеи семейства аспидовых: обыкновенная (*Naja naja*) и королевская (*Ophiophagus hannah*) кобры в Азии, плюющаяся кобра (*N. nigricollis*), королевский аспид (*N. haja*) и черная мамба (*Dendroaspis pylepis*) в Африке, коралловые аспиды (*Micrurus sp.*) в Южной Америке, денинсония, тайпан и смертельная змея в Австралии. Гадюки (*Vipera sp.*, *Cerastis sp.*, *Bitis sp.* и др.) обитают в основном в Африке, в Азии их меньше. Наконец, ямкоголовые змеи представлены южноазиатскими щитомордниками (*Trimeresurus sp.*) и многочисленными южноамериканскими видами – жарарака, лабарри (*B. atrox*), бушмейстер (*Lachesis mutus*), каскавелла и др.

Наибольшее количество видов хамелеонов (*Chameleo sp.* и др.) обитает в Африке и на Мадагаскаре, есть они и в Азии. Крокодилы представлены настоящими крокодилами (*Crocodylus sp.*) по всем тропикам, кайманами (*Caiman sp.*, *Melanoscichus sp.*) в Южной Америке и гавиалами (*Gavialis gangeticus*) в Индии.

Исключительно богата фауна птиц. Здесь встречаются представители всеотропически или космополитически распространенных групп, но, естественно, представленных особыми родами или видами. Это бакланы, пеликаны, луни, ястребы, соколы, орлы, цапли, каравайки (*Flegadus falcinella*), утки, куропатки, кулики, в том числе тропическое семейство яканы (*Metapodius indicus*, *Hydrochirurgus phasianus* и др.) с очень длинными пальцами, позволяющими им передвигаться по листьям водных растений, чайки, голуби, совы, зимородки, козодои, стрижи, дятлы, ласточки, славки, дрозды, крапивники, выюрки, сойки и многие другие. Широко

---

\* По непроверенным сведениям в 2003 г. в Индонезии был пойман сетчатый питон длиной 14,4 м.

распространены в тропиках бородатки, мелкие птицы из отряда дятловых (*Megalaema ruffiesii*. и др.); древесные утки (*Dendrocygna sp.*) и, конечно, попугаи. Особенно много их в Австралии – какаду, розеллы, нимфы, волнистые попугаи; меньше в Америке – ара (*Ara sp.*), амазонас (*Amazona sp.*); еще меньше в Азии – ожереловый попугай (*Psittacula krameri*) и в Африке – серый попугай, или жако (*Psittacus erithacus*).

Очень много эндемиков в орнитофауне Южной Америки. Это представители очень древнего и примитивного отряда тинаму (*Rhinchotus sp.*, *Crypturella sp.* и др.), небольшие, похожие на куropатку птицы, несущие разноцветные яйца (наподобие пасхальных крашенок), оригинальные представители соколиных – каракары (*Polyborus sp.*, *Milvago sp.*), по образу жизни больше похожие на коршунов или грифов (падальщики); гоацины (*Opisthocomus hoatzin*) – представители особого подотряда из отряда Кукушковых, устраивающие гнезда над водой; птенцы имеют на крыльях хорошо развитый палец с когтем, помогающий им лазать по веткам. Упав в воду, они доплывают до берега и карабкаются на дерево. Гокко (*Crax sp.*, *Penelopa sp.*, *Ortalis sp.*) из отряда куриных обитают исключительно на деревьях, размерами они от галки до индюка. Северо-американская дикая идейка тоже встречается здесь. Оригинальные птицы, близкие к журавлиным, – арамь, сериемы (*Cariama cristata*), солнечные птицы (*Eurypyga helios*), трубачи (*Psophia sp.*). Исполинский козодой (*Nyctibius izeus*) размером с ворону и козодой гуахаро (*Steatornis caripensis*), единственный представитель своего отряда, питающиеся растительной пищей – плодами масляной пальмы. Туканы (*Ramphastus toco*, *Pteroglossus torquatus* и др.), родственники дятлов, имеющие огромный, но очень легкий клюв, чисто растительоядные. Колибри (*Sappho sp.*, *Heliomaster sp.*, *Paethornis sp.*, *Topasa sp.* и многие другие) – до 300 видов, из которых более 160 именно в тропических лесах; несколько эндемичных семейств воробьиных и многие другие.

Эндемики Африки – оригинальные цапли: молотоглав (*Scops umbrellae*) и китоглава (*Balaeniceps rex*), цесарки (*Numida meleagris*), африканский павлин (*Afropavo congolensis*), турако, или бананоеды (*Tauraco sp.* и др.), из отряда кукушек чисто растительно-

ядные; птицы-мыши (*Colius sp.*) – мелкие, тускло окрашенные обитатели густых трав и кустарников. Эндемики тропической Азии – обыкновенный павлин (*Pavo cristatus*), ряд видов фазанов, банкивские куры (*Gallus gallus*) – предки домашних кур. Общи для Америки, Азии и Африки лапчатонogi (*Podica sp.*, *Helinpais sp.*, *Heliornis sp.*) – птицы с признаками отрядов пастушковых, веслоногих и поганок, они летают, плавают, бегают, лазают по деревьям, но не ныряют. Африке и Азии общи птицы-носороги (рогатый ворон (*Bucorvus abyssinicus*), калао (*Buceros bicornis*) и др.), похожие на туканов, но хищные или всеядные; рогоклювы (*Eurilaimus sp.*, *Calyptonema sp.*), крупные воробьинообразные, плетущие гнезда в виде кошеля, висящие над водой. В Южной Америке, Азии и Африке обитают змеешейки (*Achinga sp.*), родственники бакланов и др. Наконец, в тропиках встречаются и виды-космополиты, населяющие также умеренные и даже холодные пояса Земли – сокол сапсан, скопа (*Pandion haliaetos*), черный коршун, лысуха и некоторые другие.

Из млекопитающих очень много древесных форм. В Австралии это представители эндемичного подкласса сумчатых – сумчатые куницы, поссумы, кускусы (*Spilocus sp.*, *Phalanger sp.*), древесные кенгуру и др. В Южной Америке это многорезцовые сумчатые (опоссумы *Didelfus sp.*, *Marmosa sp.*, *Chironectes minimus* и др.), неполнозубые – ленивцы (*Bradipus sp.*, *Choloepus sp.*), древесные муравьеды (*Tamandua tetradactyla*, *Cyclopes didactyla*). Броненосцы из того же отряда – наземные формы (*Tolypeutes sp.*, *Dasyopus sp.*). Много древесных грызунов – белок, сонь, летяг, типичен древесный дикобраз (*Coenodon prehensilis*). Очень много летучих мышей, к которым, кроме типичных насекомоядных форм относятся летучие мыши-рыболовы (*Myotis vivesi* и др.) и кровососущие вампиры (*Desmodus rotundus*), питающиеся кровью крупных млекопитающих, включая человека, так и плодоядных (калонг, *Pteropus vampirus*, *Rosettus sp.* и др.). Древесные хищники представлены мелкими кошачьими (онцилла, *F. pardinoides*, ягуарунди, *F. yagouaroundi*), куньи (тайра, *Tayra barbata*, гризон, *Grizon sp.*), енотами (*Potos flavus*). Много видов обезьян из эндемичного подотряда широконосых (саймири, *Saimiri sp.*, игрунки, *Callithrix sp.*, капуцины

*Cebus sp.*, ревуны *Allouatta sp.*, коати, или паукообразные обезьяны, *Ateles sp.*). Из водных и околоводных млекопитающих самый крупный грызун – капибара (*Hydrochoerus capybara*), до 50 кг весом, несколько видов выдр, в том числе наша обычная выдра и гигантская выдра (*Pteronura brasiliensis*), енот крабоед (*P. cancrivorus*), тапиры (*Tapirus sp.*), пресноводный дельфин (*Inia geoffrensis*). Наземных форм намного меньше – некоторые эндемичные грызуны (хомякообразные, агути), кустарниковая собака (*Speothos venaticus*), несколько видов оленей, свинья пекари, очковый медведь (*Tremarctos ornatus*, преимущественно в горных лесах), ягуар (и наземный, и древесный, и плавающий), пума, оцелот.

В Африке древесные формы – полуобезьяны галаго (*Galago sp.*), многочисленные обезьяны (мартышки, *Cercopithecus sp.*, колобусы, *Colobus sp.*, шимпанзе, *Pan troglodytes*, бонобо, *P. paniscus*), куньи (зорилла, *Ictonyx striata*), виверровые – виверра (*Viverra civetta*) и генетта *Genetta genetta*), леопард. Околоводные – выдровая землеройка (*Potamogale velox*), выдра, водяная антилопа ситтатунга (*Tragelaphus spekei*), бегемоты – обыкновенный (*Hippopotamus amphibious*) и карликовый (*Choeropsis liberiensis*). Наземные формы – большая кистеухая свинья (*Hylochoerus meinertzhageni*), антилопы, карликовые дукеры (*Cephalophus sp.*) и крупная бонго (*Taurotragus euryceros*); примитивная жирафоподобная окапи (*Okapia johnstoni*), барсук медоед (*Mellivora capensis*), африканский мангуст (*Mungos mungo*) и гиганты африканских лесов – лесной подвид африканского слона (*Loxodon africana cyclotis*) и самая крупная человекообразная обезьяна горилла (*Gorilla gorilla*).

Древесные формы из тропической Азии – также полуобезьяны, лори (*Lorius sp.*) и долгопяты, обезьяны орангутан (*Pongo pygmaeus*) и гиббоны (*Helobates sp.*), белки, летяги, древесный барсук (*Melogale sp.*). Обезьяны лангуры (*Presbitus sp.*) и макаки (*Macaca sp.*), довольно много времени проводят на земле. Водные и околоводные формы – малайский тапир (*T. indicus*), выдра, гангский речной дельфин (*Platanista gangetica*), болотный олень барасинга (*C. duvauceli*), дикий кабан. Наземные – олени: пятнистый, мунтжак (*Muntiacus muntjak*) и др., дикие быки гаур (*Bibos gaurus*), бантенг (*B. javanicus*), купрей (*B. sauveli*), индийский слон (*Elephas*

*maximus*), индийский носорог (*Rhinoceros unicornis*), медведи: гималайский, губач (*Melurus ursinus*), малайский (*Helarctos malajanus*).

Тропические леса дали очень много культурных растений. Из Южной Америки происходят каучуковые и хинные деревья, какао, орехи кола (*Cola sp.*), ваниль, красный перец, ананас (*Ananassa sativa*), маниок (*Manihot esculenta*), батат (*Ipomea batatas*); из Африки – кофе (*Coffea arabica*), сорго (*Sorghum sp.*), сахарный тростник (*S. officinarum*); из тропической Азии – рис, бананы, папайя (*Carica papaya*), хлопчатник (*Gossupium sp.*), люфа (*Luffa sp.*), возможно чай и многое другое. Бедны предками культурных растений Австралия и Океания – лишь хлебное дерево, да, возможно, кокосовая пальма (*Cocos nucifera*). Из-за хорошей плавучести ее орехов она распространилась по всем тропическим побережьям и островам, и установить ее родину практически невозможно.

Тропические леса заселены человеком давно, но чрезвычайно неравномерно. В основном для таких ландшафтов характерна весьма низкая плотность населения. Во многих случаях местные жители сохраняют традиционные типы включения в ландшафты, такие как собирательство и подсечно-огневое земледелие. Однако в ряде районов тропические леса сильно изменены, а возможности их восстановления ограничены или вообще утеряны.

Собирательские ландшафты связаны с теми формами существования (собственно собирательство, охота, рыболовство), которые обеспечивают жизнь многих людей в тропических лесах. При этом эксплуатируются в основном разного рода экотоны и участки, занятые ценозами начальных стадий сукцессий, поскольку в климаксовых лесах большая часть возможной добычи, и растительной, и животной, сосредоточена в верхних ярусах и почти недоступна. В экотонах, на прогалинах и в прибрежных полосах рек часто разрастаются высокие травы, кустарники и низкие деревья, которые служат убежищем для так называемого «кустарникового мяса», включающего в себя самые разнообразные объекты, начиная с насекомых и кончая мелкими копытными. Здесь же растут и многие полезные растения. Поэтому рацион местного населения чрезвычайно широк и включает до нескольких тысяч видов животных и растений. Воздействие охотников и собирателей на ландшафт смещается на его окраины (экотоны) и не

вызывает значительных нарушений, особенно при низкой плотности населения, порядка 1 человека на 1 км<sup>2</sup>.

Земледельческие ландшафты также распространены очень широко и представлены двумя основными типами: подсечно-огневым и полевым. Первый обычно сопряжен с собирательством и (или) разведением (часто на вольном выпасе) домашних животных (чаще свиней или коз). Такое земледелие – своеобразный стиль жизни, культуры.

При всем многообразии подсеки традиционно расчищаются небольшие площадки, сопоставимые по размерам с обычными прогалинами. оставшиеся деревья и кустарники выжигают, причем некоторые крупные деревья сохраняют для предупреждения эрозии и частичного затенения культурных форм, а расчищенный участок возделывают вручную с помощью крайне примитивных орудий (заостренные и обожженные палки, мотыги). Затем формируются многоярусные, фактически садово-огородные насаждения, высотой до нескольких метров или даже десятков метров, имитирующие структуры вторичного леса: в верхнем ярусе – пальмы (например масличная), в среднем – бананы и сахарный тростник, в нижнем – ямс, батат, маниок и аналогичные культуры. В некоторых районах практикуют монокультуры, например рис. Общая урожайность может быть значительной – до 180–190 ц/га.

После использования таких посадок в течение нескольких лет участки забрасываются и на них довольно быстро восстанавливается первичный лес. Этому благоприятствует сформированные человеком густые заросли и наличие по соседству видов, которые могут обеспечить высокую скорость демулационной сукцессии. Обычно для восстановления исходных ландшафтов требуется не менее 50–70 лет. Аборигены поэтому часто кочуют от одного участка к другому.

Таким образом, подсечно-огневое земледелие в принципе вписывается в естественные ландшафты тропических лесов. Однако плотность населения при этом не должна превышать 10 человек на км<sup>2</sup>. При ее возрастании в современных условиях участки вновь вовлекаются в обработку раньше, чем успевает восстановиться первичный лес. Это приводит к ширококомасштабной смене первичных



лесов вторичными, изобилующими кустарниками и быстрорастущими деревьями, и к утрате высокой продуктивности этих ландшафтов. Поля обрабатывают 2–3 года, часто с использованием примитивных севооборотов (например, суходольный рис – маниок – кустарниковая залежь), после этого забрасывают на несколько лет. Видимо, 5–6 лет – это минимальный срок для восстановления плодородной почвы. В некоторых районах Центральной Америки для восстановления плодородия применяют остатки растений и ил со дна болот и озер.

В различных странах в зоне тропических лесов неоднократно предпринимались попытки ведения широкомасштабного полевого хозяйства «по европейски». Но всюду это приводит к эрозии, смыву почв и латеритизации.

Обычно плантационные хозяйства в жарких равнинных районах культивируют каучуконосы, масличную пальму, кофе, какао, в более прохладных низкогорных районах – чай. Эти плантации частично зарастают другими растениями, в том числе деревьями и кустарниками и заселяются животными. В определенной степени такие посадки имитируют структуру тропического леса, вторичного или горного. По берегам морей и на островах, распространены плантации кокосовых пальм. Как правило, они малопродуктивны, урожаи копры не превышают 10 ц/га. Очевидная причина этого – искусственность подобного монокультурного сообщества, поддерживающегося в неизменном виде в течение десятилетий.

В таких районах, как Юго-Восточная Азия, Центральная Америка, широкомасштабное земледелие ведется давно и сравнительно эффективно. Здесь земледельческие антропические ландшафты приурочены либо к дельтам крупных рек (Ганг, Меконг, Иравади), либо к низкогорьям, реже к участкам с плодородными вулканическими почвами. Во всех этих случаях успешно используются сезонные распределения паводков или их аналоги при горно-террасном земледелии, благодаря чему на поля периодически поступают различные органические и минеральные вещества. Часто, особенно на рисовых полях, традиционно культивируются азотфиксирующие водоросли. После жатвы на таких полях пасут домашний скот. Все это приводит к восстановлению (хотя бы частичному) плодородия

местных бедных почв. В таких ландшафтах на площади 1 км<sup>2</sup> могут существовать свыше 700 человек.

Однако при попытках формировать обширные поля на плакорах или горных склонах, особенно без предварительного террасирования последних, большое количество выпадающих осадков приводит к быстрому разрушению местных слаборазвитых подстилок и почв и, соответственно, к мощной эрозии: с одного га поля может сноситься более 20 т вещества в год, для распаханного склона эта величина может достигать 1200 т. На таких эродированных участках либо возникают бедленды, где почвенно-растительный покров, как правило, вообще не восстанавливается, либо пустоши с господством бамбуков, крупного жесткого злака иланг-иланг и т. п. В горах часто отмечаются большие оползни.

Пастбищные ландшафты не типичны для тропических лесов. Коренные жители обычно разводят лишь свиней, вольно пасущихся в лесу. В последние десятилетия предпринимались неоднократные попытки использовать эти леса для скотоводства. При этом вырубались и выжигались крупные площади лесов и начиналась мощная эрозия. На формирующихся злаковых пустошах могли пастись лишь небольшие стада не более 1 животного на 1 га. Кроме того, скот европейской и северо-американской селекции мало приспособлен к местному климату и чувствителен к возбудителям местных зоонозов.

Лесопользовательские ландшафты в настоящее время очень широко распространены. Неравномерные и редкие вырубки, произведенные местным населением, напоминают естественные прогалины, зарастающие обычным путем. При промышленных рубках с использованием техники, а также (в Юго-Восточной Азии) слонов, как правило, выбирают только отдельные виды деревьев и кондиционные стволы. Однако при их изъятии повреждают большое количество других растений. При вырубке 20 деревьев на 1 га леса повреждается до 40 % остальных стволов. Это приводит к очень быстрому, на протяжении нескольких лет превращению первичного леса в саванноподобный. Опыт показывает, что потери можно несколько сократить за счет предварительной обрезки лиан. Кроме того, реально использование разнообразных отходов.

Более рациональная технология лесозаготовок заключается в том, что вначале вырубка ведется узкой полосой в нижней части склона. Затем эта полоса засеивается семенами деревьев ненарушенного леса. Через несколько лет вырубается полоса выше по склону и т. д. В результате предотвращается эрозия и обеспечивается восстановление леса.

Используют также лесопосадки. Подбирают такие виды, листья которых на начальных стадиях роста образуют мощную подстилку, препятствующую развитию бамбука и других злаков, а такие виды, как эритрония (*Erythronya sp.*) обогащают почву азотом. Но общий объем лесопосадок невелик: от 1 га посадок на 5 га вырубленного леса в Южной Америке и Юго-Восточной Азии и до 1 га посадок на 19 га вырубок в Африке.

## **ГЛАВА 8. Экосистемы саванн. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в саваннах**

Саванны, или тропические редколесья, распространены в тех частях тропической зоны Земли, где существует резкое различие между сухим и влажным сезонами года. Их иногда неправильно называют тропической лесостепью. В настоящей лесостепи чередуются безлесные участки с небольшими по площади, но все же лесами. В саваннах же, при наличии безлесных участков, древесная растительность далеко не всегда образует плотные насаждения. Нет и резкой границы между безлесными и лесистыми участками, наконец, даже на безлесных участках нередко отдельные деревья и их небольшие группы.

Саванны занимают значительную часть территории Африки к югу от Сахары, участки на севере и в центре континента Южной Америки, значительные территории на полуострове Индостан, значительную часть Австралии, вокруг пустыни в ее центре (рис. 69). Саванны на своих границах постепенно переходят в листопадные тропические и сухие субтропические леса, а в наиболее засушливых участках – в полупустыни (сахель).

Рельеф саванн – слегка всхолмленные равнины или невысокие плоскогорья (500–2000 м), местами прорезанные долинами крупных рек. Более многочисленны сухие русла рек, заполняемые водой в период дождей. В саваннах мало крупных непересыхающих озер, но много неглубоких котловин, заполняющихся водой в дождливое время.

Саванны различают коренные (естественного происхождения) и пирогенные (возникшие на местах выгоревших листопадных лесов). Среднемесячная температура в саваннах стабильна. Летом (в дождливый период) она колеблется в пределах +20 ... +24 °С, зимой (в сухой период) от +18 до +20 °С. Осадков выпадает от 500 до 1500 мм в год, но распределены они по сезонам крайне неравномерно. В сухих саваннах практически вся годовая норма осадков выпадает в течение двух-четырех месяцев, а в оставшиеся 8–10 месяцев выпадет в месяц до 3 мм осадков (иногда всего до 10 мм за четыре месяца). В типичных саваннах сухой период 4–6 месяцев, причем за два самых сухих месяца выпадает менее 25 мм, за остальные 2–4 сухих месяца – около 100 мм, а за период дождей (6–8 месяцев) не менее 1000 мм.

Суточные изменения освещенности в саваннах близки к таковым в тропических лесах, так как они лежат почти в одних и тех же широтах, но в силу разреженности древостоя даже в наиболее сомкнутых участках проникновение солнечных лучей к почве вполне достаточно для развития мощного кустарникового яруса и травостоя. Хотя количество листового опада невелико, гораздо меньше, чем в тропических лесах, сухой и теплый климат саванн способствует формированию гумусового слоя не меньше, чем в лесах, а местами и больше. Преобладают красно-бурые почвы, а на сильно увлажненных местах – слитоземы (вертисоли). Фитомасса и продуктивность саванн ниже, чем в тропических лесах (табл. 10).

*Таблица 10*

**Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность саванн,  
тыс. т/км<sup>2</sup>**

<i>Экосистема саванн</i>	<i>Запас гумуса в почве</i>	<i>Фитомасса</i>	<i>Продуктивность</i>
Сухие саванны	11–13,5	8–9	0,8–1
Типичные саванны	15–20	9–10	1,2–1,5

Деревья в саваннах в основном низкорослые, суковатые, с искривленными стволами, часто с зонтиковидной кроной, но встречаются и высокие стройные деревья. Первые высотой 10–12 м, вторые – 20–40 м.

Особая жизненная форма деревьев в саваннах – баобабы (*Adansonia digitata*). При довольно значительной высоте – до 25 м, они не кажутся высокими, так как имеют диаметр ствола от 4–5 до 9–10 м. При этом древесина у них очень мягкая – винтовочная пуля с расстояния 100 м пробивает пятиметровый ствол баобаба насквозь (и застревает в 20-сантиметровой березе или сосне). Во влажный период эта древесина напитывается водой так, что ствол утолщается примерно на 4 см на каждый метр толщины. Поэтому древесина баобаба часто поражается грибами и гнилостными бактериями, многие баобабы дуплисты. Слоны очень любят баобабы: при помощи бивней и хобота выкорчевывают молодые деревья и поедают их целиком – с корнями, стволом, ветками, листьями, цветами и плодами.

Большинство деревьев саванн листопадные, теряющие листву в сухой сезон. Они часто имеют перистые листья, что уменьшает общую площадь листвы и снижает испарение; у некоторых деревьев листья поворачиваются к солнцу всегда ребром с той же целью (мимозы, эвкалипты). Есть и вечнозеленые виды. У них листья жесткие, сильно опушенные или покрытые восковым налетом, устьиц мало, и они большую часть суток закрыты. Очень много суккулентных форм – кактусы в Южной Америке, алоэ (*Aloe sp.*) и молочаи в Африке и Индии. Кустарники в большинстве склерофиты, часто колючие, иногда образуют сильно сомкнутые заросли, под которыми нет травы.

Как в степях и пустынях, основная часть биомассы саваннных трав заключена в подземных частях растений. В корнях, клубнях, корневищах запасаются не только питательные вещества, но и вода. У многих деревьев толстая кора, которая не прогорает при пожарах. Очень мало лиан и эпифитов. Есть виды растений, которые в дождевых лесах имеют форму дерева или лианы, а в саваннах – кустарника.

Травяной покров не сплошной, между дерновинами травы видна почва. Преобладают злаки высотой около 1 м, но есть как бы

«травы-эмердженты», растущие довольно далеко друг от друга: пампасная трава в Южной Америке высотой до 3 м, «травяные деревья» в Австралии высотой 2–9 м, слоновая трава (*Andropogon sp.*, *Panicum sp.*, *Chlora sp.* и др.) в Африке высотой 3–5 м. У основания стеблей многих из этих трав сохраняются сухие прошлогодние листья в виде «бороды». При пожарах они сгорают очень быстро, и основной стебель обычно не успевает обгореть. Ярусность древесно-кустарниковой растительности в саваннах меньше, чем в дождевых лесах, но зато отмечается до трех ярусов в травостое.

Во влажный сезон саванны сохраняют сухую прошлогоднюю траву, что придает им круглый год желто-бурый оттенок; лишь там, где прошли пожары, появляется во влажный сезон ярко-зеленая растительность. Пожары в саваннах возникают часто, так как перед началом дождливого сезона здесь бывают «сухие грозы», когда многочисленные молнии ударяют в землю, но дождей еще нет. Поэтому развились различные формы растений пирофитов: деревья с мощной корой, не прогорающей при низовых пожарах, травы с «бородами» из сухих листьев, различные криптофиты со скрытыми под землей почками. Все это эволюционные приспособления саванной экосистемы в целом, причина ее пожароустойчивости.

По берегам крупных, непересыхающих в сухие сезоны рек, развиты галерейные леса. Они растут по обоим берегам реки, в стороны всего на несколько десятков или сотен метров, но вдоль реки тянутся на десятки километров. Иногда у нешироких рек их ветви смыкаются над водой, и река течет как бы в крытой галерее – отсюда и название. В галерейных лесах чаще, чем в типичной саванне, встречаются пальмы (*Hyphaene sp.* и др.).

Для африканских саванн характерны многие виды акаций и мимоз (рис. 70) как в древесной, так и в кустарниковой форме. Деревья этих родов чаще всего имеют зонтичную крону. Характерен также баобаб, древовидные молочаи, некоторые пальмы. Много высоких трав (слоновые травы). Хорошо представлено семейство тыквенных, в том числе горлянка (*Lagenaria sp.*), культивируемая местным населением для изготовления посуды, музыкальных инструментов, игрушек и другой утвари.

Саванны тропической Азии, по сравнению с африканскими, невелики по площади, но имеют много общих родов и даже видов растений. Но есть и значительное количество эндемиков, в частности фикусов, алоэ и некоторых других видов растений.

Саванны Южной Америки имеют переходный характер между листопадными тропическими лесами (каатингой), сухими субтропиками и степью (пампой). Их называют «льянос» в Венесуэле и Гвиане и «кампус» в Бразилии. Здесь много пампасной травы, бородача и других злаков, часто встречается пальма коперниция (*Copernicia tectorum*), стволы которой оплетает эпифитный фикус душистый. Много зонтиковидных деревьев: акации, кассии, характерные для каатинги сейбы, бутылочные деревья, древовидные молочаи, один из которых (*Manihot dichotoma*) является каучуконосом, много кактусов, как древовидных, так и мелких.

Австралийские саванны именуется «буш», или «скрэб» (рис. 71). Здесь преобладают заросли сухих жестколистных кустарников высотой 1–2 м с листьями, повернутыми ребром к солнцу, покрытыми серо-зеленым налетом, восковым или смолистым. Это различные виды акаций, кустарниковые формы эвкалиптов и казуарин, местами «травяные деревья». У многих акаций вместо листьев – филлодии (расплющенные черешки листьев). В отличие от колючих кустов других континентов, их австралийские собратья не имеют колючек на ветвях и стволах, а колючками заканчиваются листья и филлодии. Все кустарники внешне похожи, и лишь весной, во время цветения, они покрыты многочисленными цветами разной формы у разных видов. Преобладают желтые (у акаций) и сине-фиолетовые (у эвкалиптов) цвета. В более влажных местах развиты древесные саванны, где появляются древовидные формы акаций, эвкалиптов, протейные, местные баобабы, гораздо ниже и тоньше африканских. Травяной покров развит слабо.

Животный мир саванн характеризуется преобладанием частных и преимущественных ксерофилов, для многих из них характерен четкий сезонный ритм размножения, кочевков, иногда и спячки, связанный с чередованием сухих и влажных сезонов. Как и в тропических лесах, много ночных форм (рис. 72, 73, 74).

Мало древолазающих форм и дуплогнездников, но много наземных форм и норников (норы делает даже мелкая африканская дикая свинья бородавочник, *Phacocoerus aethiopicus*). Много рептилий и насекомых с плотным хитином, именно для саванн характерны многочисленные термиты, в том числе широко известный африканский воинственный термит (*Bellicositermes bellicosus*). В саваннах термитники занимают до 30 % поверхности почвы, общая масса надземных сооружений до 2400 т/га. Термиты составляют в саваннах до 25 % всей зоомассы (50 % дождевые черви и 25 % все остальные животные, включая слонов!).

Из других насекомых наиболее многочисленны прямокрылые, богомолы, цикады, жуки. Характерны крупные, ярко окрашенные бабочки. Много паразитических насекомых, особенно там, где много крупных копытных, – многочисленные слепни: бразильская «мотука» (*Hadris lepidotus*), оставляющая широкие резаные ранки с обильным кровотечением, африканские *Pangonia sp.* с хоботком, превышающим длину тела в 3–4 раза; оводы, кровососущие высшие мухи «це це» (*Glossina sp.*) в Африке и др. Из жуков характерны различные навозники, в том числе самый крупный из них – копр Изиды (*Heliocopris gigas*) – до 5,5 см, утилизирующий в основном навоз слонов.

Население рыб саванных рек мало отличается от рек тропических лесов (так как это зачастую одни и те же реки). Но мелкие водоемы, наполняющиеся влагой лишь во время сезона дождей, имеют очень оригинальную ихтиофауну. Прежде всего это двоякодышашие рыбы. Австралийский рогозуб населяет мелкие реки, где в сухое время от них остается лишь цепочка луж. Там скапливается много рыб, вода теплая, грязная, поэтому количество кислорода быстро уменьшается, и рогозуб переползает из высыхающих луж в те, где вода еще сохранилась, пока не достигнет непересыхающей части реки вблизи устья, при этом дышит атмосферным воздухом.

В африканских саваннах водятся 4 вида протоптера (*Protopterus sp.*), а в южноамериканских – один вид чешуйчатника (*Lepidosiren paradoxa*), которые при наступлении сухого сезона зарываются в ил и дожидаются дождей в состоянии анабиоза. Африканские апосемионы (*Aphiosemion sp.*) из карпозубых в сухой период гибнут,



а их икра, закопанная рыбками в ил на дне водоемов, переживает сухой период. Слитножаберники (*Synbranchus sp.*) близкие к окуням, но внешне похожие на угрей, способны переползать по суше от одного водоема к другому, пока не попадут наконец в непересыхающий водоем достаточной глубины.

Амфибий в саваннах меньше, чем в тропических лесах, и держатся они вблизи крупных непересыхающих водоемов. Очень много жаб, которые вообще из всех земноводных лучше всего переживают временное отсутствие воды. Во влажных саваннах есть древесные лягушки, но нет безногих земноводных – обитателей влажного древесного опада и болотистой почвы.

Зато рептилий в саваннах очень много. Это черепахи – водные в местах, где есть непересыхающие водоемы, и сухопутные – по всем саваннам всех континентов. Очень много ящериц – игуаны и теииды в Южной Америке, многочисленные виды агам и варанов в Африке, Азии и Австралии. Настоящие ящерицы есть в Африке и Азии, но отсутствуют в Америке и Австралии. Из змей удавы и питоны, населяющие тропические леса, встречаются также и в саваннах. Многочисленны представители настоящих и ложных ужей (среди них есть и ядовитые – бойги и бумсланги), но их нет в Австралии.

Аспидовые многочисленны в Африке: черная мамба, плюющаяся кобра, пестрые аспиды (*Elaps sp.*) и др. Также их много в Австралии (тайпан, смертельная змея и др.), в Азии – кобры, крайты (*Bungarus sp.*), но их мало в Южной Америке (коралловый аспид). Ямкоголовые змеи широко представлены в Южной Америке (каскавела, жарарака, лабарри и др.) и в Азии (щитомордники и куфии). В Африке нет ямкоголовых, но очень много гадюк (габонская гадюка, *Bitis gabonica* и др., всего до 50 видов), есть гадюковые и в Азии – эфа, цепочная гадюка, (*V. tusseli*) и др. В Австралии нет ни гадюк, ни ямкоголовых. Крокодилы, населяющие непересыхающие реки и озера саванн – те же виды, что и в тропических лесах.

Разнообразно население птиц саванн. Здесь меньше, чем в лесах, чисто древесных видов, но все же их достаточно много. Заметно увеличивается число форм, гнездящихся на земле и на кустарниках. Характерны бегающие нелетающие (или мало летающие) виды, а там, где есть непересыхающие реки, озера или болота,

много водоплавающих и околоводных птиц. Наконец, много хорошо летающих хищных птиц, а среди них – много падальщиков; и падальщики, и охотники ведут поиск пищи, осматривая с высоты большие пространства.

Классическими обитателями саванн являются страусы – африканские (*Strutio camelus*) в Африке, эму в Австралии и нанду в Южной Америке. Другие бегающие птицы – африканская птица секретарь (*Sagittarius serpentarius*), хищник, поедающий змей, ящериц, грызунов; несколько видов дроф (*Chlamydotis sp.*, *Sypheotides indica*) и журавлей (антигона (*Grus antigona*), венценосный журавль (*Balearica pavonia*), австралийский журавль (*G. rubicundus*) и др.) в Африке, Азии и Австралии; в Южной Америке их заменяют журавлеобразные арамы и сериемы.

Куриные представлены куропатками (на всех континентах), цесарками в Африке, фазанами в Азии. В Южной Америке – эндемичные, напоминающие куропаток тинаму, а в Африке, Азии и Австралии – трехперстки, особый отряд, но тоже напоминающие куропаток (пятнистая трехперстка (*Turnix tancii*) и др.).

Дневные хищные птицы представлены многими видами орлов, соколов, коршунов, грифов. Орлы водятся в Африке, Азии и в Австралии, соколы – в Африке, Азии и Южной Америке, коршуны – в Азии и Африке, скопа – в Африке, Азии и в Австралии. Падальщики представлены в Южной Америке каракарами и индейковыми грифами урубубу (*Coragyps atratus*). Настоящие грифы (*Aegyptius monachus*), сипы (*Gyps fulvus*), стервятники (*Neophron perconopterus*) – в Африке и в Азии. Кроме грифов, к падальщикам относится аист марабу (*Leptoptylus sp.*), по одному виду в Африке и в Азии.

Из водоплавающих и околоводных птиц повсеместно на саванных водоемах встречаются разные виды бакланов, пеликанов, поганок, аистов, цапель, ибисов (*Threskiornis sp.*), уток, пастушковых, чаек, куликов. Только в Южной Америке особое семейство гусеобразных – паламедеи (*Anchima sp.*, *Chauma sp.*), больше похожие на цапель. Фламинго обитают везде, кроме Австралии: в Южной Америке и Азии – обыкновенный, а в Африке – малый (*Ph. minor*). Эндемичные виды лебедей – черношей в Южной Америке и черный (*C. atratus*) в Австралии.

Саванны Африки и Азии населяют птицы-носороги. Крупные виды хищные или всеядные, мелкие – растительноядные. Так как для гнездования им нужны дупла, они заселяют в основном влажные саванны, где есть достаточно толстые деревья. Много в саваннах различных голубей, кукушкообразных, сов и козодоев.

Из воробьиных в Африке и Азии многочисленны ткачиковые: буйволовые птицы (*Textor sp.*), общественный ткачик (*Philaeterus socius*), капский ткачик (*Hiphantornis capensis*) и др. в Африке; рисовка (*Munia orizivora*) и др. в Азии. Общественные ткачики строят на дереве одну общую кровлю, на нижней поверхности которой многочисленные отверстия, ведущие в гнезда. Общая крыша – защита от дождей, так как ткачики размножаются в дождливый сезон, когда много насекомых.

В Южной Америке обитают несколько эндемичных семейств певчих воробьиных (печники, мурвьеловки и др.), из певчих – траворезы (*Phytotoma sp.*), трупялы (*Gymnostinops sp.*, *Molotrus sp.* и др.) и пр. В большинстве они гнездятся на земле, на кустах, иногда в норах. Печники лепят из комочков глины крупные «домики» на стволах деревьев, на заборах и телеграфных столбах.

Эндемики Австралии – лирохвосты, знаменитые своими брачными танцами, беседочницы (*Ptilonorhynchus sp.* и др.), устраивающие свои шалашики чаще всего именно в саваннах, хотя они есть и в лесах; также и в лесах и в саваннах обитают сорные куры, самцы которых устраивают своеобразные «инкубаторы» из опавшей листвы.

Среди млекопитающих надо отметить грызунов. В Южной Америке это несколько родственных между собой эндемичных семейств (обитающих также в тропических лесах и в степях): вискачи, агути, туко-туко, нутрии и др.; и эндемичные хомячки (*Acodon sp.*, *Reithorodon sp.*, *Ichtyomys sp.*). Общие с Северной Америкой некоторые хомячки (*Reitrodontomys sp.*, *Peromyscus sp.* и др.) и кенгуровые крысы,

В Африке много родов, распространенных в степях и пустынях Голарктики, – хомяки, песчанки, тушканчики. В Азии – полевки, песчанки, настоящие мыши и крысы. Самые крупные грызуны тропиков – дикобразы (*Hystrix sp.*) обитают в Африке и Азии.

В Австралии эндемичные грызуны – мышевидные (*Leporillus sp.*, *Notomys sp.*) и крупные, до 1 кг весом, похожие на ондатру бобровые крысы (*Hydromys chrysogaster*).

Зайцеобразные представлены различными видами кроликов и зайцев везде, кроме Австралии, где своих зайцеобразных не было, но завезенный в середине XIX века европейский кролик стал там самым многочисленным видом млекопитающих.

Во всех саваннах, кроме австралийских, обильны копытные. В Южной Америке гуанако и несколько видов оленей, дикая свинья пекари, местами табунки одичавших лошадей. В Азии – несколько видов оленей: мунтжак, замбар (*C. unicolor*), аксис (*C. axis*) и антилоп: четырехрогая (*Tetracerus quadricornis*), гарна (*Antilopa cervicapra*), нильгау (*Bocelaphus tragocamelus*); хоботные представлены индийским слоном.

В Африке особенно много копытных: два вида носорогов: черный (*Diceros bicornis*) и белый (*Ceratotherium simum*); зебры (*Equus burchelli* и еще 2–3 вида), жирафы (*Giraffa cameleopardalis*), буйволы (*Syncerus caffer*), многочисленные виды антилоп: канна (*Taurotragus oryx*), куду (*Tragelaphus strepsicornis*), конгонни (*Alcelaphus buseluphus*), водяные козлы (*Kobus sp.*), импала (*Aepyceros mtlampus*), жирафовая газель геренук (*Litocranius walleri*), различные газели (*Gazella sp.*) и самый многочисленный вид – голубой гну (*Connochaetes taurinus*), дикая свинья бородавочник, в реках – бегемоты. Хоботные представлены самым крупным саванным подвидом африканского слона (*L. africana africana*).

Обилие грызунов и копытных обуславливает наличие многочисленных хищников. В Южной Америке это пума, оцелот, длинноногий гривистый волк гуара, несколько видов лисиц (*Cerdocyon sp.*, *Dusicyon sp.*); в Африке – лев, леопард, гепард, сервал (*F. serval*), каракал, «волки Африки» – гиеновые собаки (*Lycaon pictus*), шакалы (*C. mesomelas*), большеухая лисица (*Otocyon megalotis*), гиены пятнистая (*Crocuta crocuta*) и полосатая (*Hyaena hyaena*), виверровые, в том числе оригинальные мелкие хищники, живущие колониями, сурикаты (*Suricata suricata*). В Азии – тигр, леопард (гепард, повидимому, вымер), дикая бенгальская кошка (*F. bengalensis*), обычный волк и красный волк (*Cuon alpinus*).

Обезьяны Южной Америки не водятся в саваннах, в Азии в саваннах встречаются макаки, в Африке – прежде всего различные павианы: гамадриллы (*Papio hamadryas*), бабуины (*P. cynocephalus*), чакмы (*P. ursinus*) и др. Держатся они крупными стадами, местами наносят большой вред, нападая на плантации, поля, огороды. Численность павианов возросла после того, как стал моден мех леопарда (1960-е гг.), и браконьеры сильно снизили численность леопарда, единственного реального врага павианов.

Эндемики отдельных континентов – неполнозубые в Южной Америке: большой муравьед (*Myrmecophaga tridactyla*), несколько видов броненосцев. В Африке и Азии – особый отряд панголинов (*Manis sp.*), больше похожих внешне на рептилий, чем на млекопитающих; в Африке же трубкозуб (*Orycteropus afer*), представитель особого отряда, похожий на свинью с головой муравьеда, и дамамы (*Dendrohyrax sp.* и др.), также особый отряд, зверьки напоминают кроликов, но состоят в близком родстве со слонами и морскими коровами.

Особым эндемизмом славилась до недавнего времени фауна Австралии за счет разнообразия сумчатых. Но после завоза аборигенами собаки динго, а европейцами – кроликов, лисиц и оленей, многие виды сумчатых вымерли или стали крайне редкими. Все же здесь еще довольно много крупных кенгуру: серый (*Macropus major*) и рыжий (*Megaleia rufa*), и мелких и средних валлаби (*Wallabia sp.*). На Тасмании сохранился довольно крупный хищник – сумчатый дьявол (*Sarcophilus harrisi*). Лучше сохранились обитатели древесных ярусов – поссумы, сумчатые куницы, сумчатые мыши и белки, а из наземных – сумчатый муравьед (*Myrmecalium fasciatus*), вомбат, сумчатый крот (*Notoryctes thyphlops*). Но сравнительно недавно (менее ста лет назад) вымер сумчатый волк (*Tylacinus cynocephalus*); ранее сумчатый лев (*Tylacoleo sp.*) и крупный (с быка) растительноядный дипротодон (*Diprotodontus sp.*).

Другой аборигенный подкласс австралийских млекопитающих – яйцекладущие – некоторые систематики млекопитающими не считают, а относят к особому классу позвоночных – териоморфам, основные представители которых вымерли еще в начале Мезозоя. Признаки, роднящие их с млекопитающими – шерстный

покров тела и выкармливание детенышей молокоподобными выделениями особой железы, не имеющей соска, с рептилиями же их роднит откладка яиц и непостоянная температура тела. Из этой группы ехидны (*Tachyglossus sp.*) – типичные саванные животные, а утконос (*Ornithorhynchos anatinus*) населяет лесные реки.

Из всех экосистем Земли саванны были освоены человеком ранее всех. По современным воззрениям именно в саваннах возникли все виды гоминоид, включая современного человека.

Собирательные ландшафты наиболее древние: предки человека были именно собирателями. В современных саваннах некоторые местные племена (бушмены Южной Африки, аборигены Австралии) медленно кочуют из одного района в другой, перемещаясь из саванн в пустыни в более влажный сезон и из пустынь в саванны – в более сухой. Они охотятся, собирают съедобные растения и ловят рыбу там, где есть постоянные водоемы. Но на большей части саванн и пустынь отсутствие постоянных источников воды в сухой период осложняет существование и ограничивает передвижение таких племен.

Охотой и собирательством занимаются также скотоводческие и земледельческие племена, но у них эти виды хозяйственной деятельности являются дополнительными к основным занятиям.

Земледельческие ландшафты. В саваннах земледельческие участки занимают, как правило, небольшие площади. Их традиционный тип напоминает подсечно-огневое хозяйство в лесах, но в отличие от лесов здесь возделывается больше злаковых и овощных культур. Сочетаются виды с разными сроками созревания и разной засухоустойчивостью. Чаще всего земледелие в саваннах ведется в долинах рек и озерных котловинах, обычно участки обрабатываются 3 года, потом забрасываются. Оборот участка 15–20 лет, если он происходит чаще, возникает мощная эрозия. Для частичного восстановления плодородия используют выпас скота по стерне.

В некоторых районах аборигены создают сложные ирригационные системы с применением каналов и бамбуковых труб. В сухих саваннах попытки орошения часто приводят к подъему грунтовых вод и засолению почв.

При крупномасштабном земледелии европейского типа с применением плугов с оборотом пласта быстро развивается эрозия и образуются бедленды.

Пастбищные ландшафты в саваннах наиболее типичны. Как правило, они сочетаются с локальными очагами земледелия, особенно в речных долинах и озерных котловинах. Ландшафты такого типа складывались в Африке и Азии примерно последние 3 тысячи лет, а на других континентах гораздо позже. Местные аборигены используют скот для получения в основном молока (иногда и крови), в меньшей степени мяса. В зоне саванн семье кочевника требуется для поддержания полноценной жизни от 1250 до 2250 кг живого веса скота в год на одного человека.

Скотоводство носит кочевой или отгонный характер, и только в районах с большим количеством осадков может быть оседлым. Обычно формируются многовидовые стада. Коровы, овцы, козы используют в пищу разные части растительного покрова. Поэтому достигается частичная имитация воздействия фитофагов на природный ландшафт.

Эмпирически выработано правило – на одну голову скота нужно столько гектаров, сколько месяцев в году длится сухой сезон (т. е. 4–10 га). Однако в некоторых малопродуктивных саваннах это правило непригодно, и на одну голову скота требуется до 17 га пастбища.

Еще один фактор, ограничивающий интенсивное скотоводство в африканских саваннах, – распространение мух цеце, переносчиков «наган» – сонной болезни скота, вызывающей почти 100%-ную гибель животных.

В зоне сахеля из-за многолетних засух сократились кочевки в прилегающие районы пустынь и пастбищная нагрузка на саванны возросла. Кроме того, улучшение работы ветеринарных служб и применение инсектицидов для борьбы с мухой цеце способствовало увеличению поголовья скота. Все это привело к резкой деградации растительности, продуктивность пастбищ составляет местами менее чем 36 т/км<sup>2</sup>, т. е. в 20–40 раз меньше, чем в коренных ландшафтах. Пастбищная дигрессия в саваннах приводит к исчезновению прежде всего многолетних видов, корни которых укрепляют

почвенный покров, и к уничтожению растений до того, как они дадут семена. Особенно отчетливы эти процессы вблизи естественных и искусственных водоемов (например, артезианских скважин).

Снижение продуктивности пастбищ и засухи приводят к изменениям традиционных маршрутов кочевий. В результате осложняются отношения между скотоводами и земледельцами. Последние часто предпринимают попытки расширить пахоту за счет пастбищ. Особенно это относится к продуктивным пастбищам в долинах рек, используемых в засушливые сезоны.

В последнее время увеличивается использование в качестве домашних животных некоторых видов антилоп, страусов и даже некоторых крупных местных грызунов (хомяковидная крыса *Cricetomys gambianus*).

В Австралии и Южной Америке аборигены не занимались скотоводством, европейцы же принесли свои методы, аналогичные используемым в степях Северной Америки. Здесь развивается промышленное оседлое скотоводство, с преимущественным выращиванием коров и лошадей в Южной Америке и овец в Австралии. При этом пастбищная дигрессия усиливается и происходит опустынивание пастбищ.

Лесопользовательные ландшафты. В саваннах местное население вырубает деревья как на дрова, так и для строительства. Одна семья может использовать за год от 50 до 500 стволов. Это связано с тем, что многие аборигены предпочитают строить временные сооружения (загоны для скота) каждый раз заново. Интенсивная эксплуатация редколесий в сочетании с пожарами привела к исчезновению многих видов деревьев и кустарников и к опустыниванию саванн. Предлагались проекты восстановления лесов на больших протяжениях, но они оказались экономически неосуществимы. Тем не менее локальные лесопосадки ведутся, так как они все-таки снижают скорость ветра, улучшают режим стока, ослабляют эрозию, а на границе с пустынями приостанавливают движение песков.

Техногенные ландшафты не очень типичны для тропических лесов, но более обычны в саваннах, где идет добыча полезных ископаемых карьерным способом. Сведение почвенно-растительного покрова приводит к резким изменениям рельефа, характера стока,



усилению эрозии и значительной дигрессии, вплоть до формирования бедлендов. Лишь много лет спустя (до 30 и более) на отвалах и заброшенных карьерах начинает формироваться жестколиственная растительность типа маквиса.

Рекреационные ландшафты – это многочисленные национальные парки, куда приезжает большое количество туристов. Особенно известны национальные парки Африки, имеющие огромные площади и проводящие большую работу по сохранению дикой природы континента. Многие африканские страны получают от туристов, посещающих эти парки, от 30 до 60 % поступления в госбюджет иностранной валюты, а также увеличивают число рабочих мест за счет охраны и обслуживающего персонала этих парков. Поэтому площади национальных парков во многих африканских странах велики и превышают рекомендованные Союзом охраны дикой природы 6 %. В Ботсване, например, – 24,6 % территории страны, в Танзании – 11,1 %, в Кении – 7,6 % и т. д.

**ГЛАВА 9. Экосистемы гор. Сложность рельефа.  
Вертикальная поясность. Особенности климата.  
Первичная продуктивность. Особенности экосистем  
различных горных участков Земли. Особенности  
природопользования в горах**

Горы занимают 35,8 млн км<sup>2</sup>, или 24 % площади суши. В России 4 млн км<sup>2</sup> (23,5 % территории страны). Самый гористый материк – Антарктида, горы занимают здесь 6 млн км<sup>2</sup>, или 45,5 % ее площади (рис. 75).

Главным отличием горных экосистем от равнинных является их деление по высоте на несколько поясов, количество которых зависит от высоты над уровнем моря. Высотный пояс – сложное биогеографическое явление, обусловливаемое географическим положением горной страны и абсолютной высотой местности.

Экосистемы гор – интразональные, особенности их определяются рельефом и связанными с ним климатическими особенностями. Рельеф гор – наиболее сложный, он характеризуется сочетанием

на сравнительно небольших территориях различных форм макро-, мезо-, микро- и нанорельефа, наличием расчленяющих крупные массивы эрозионно-аккумулятивных речных долин и ущелий, заметным количеством элементов ледникового рельефа, как от действия современных ледников, так и следов деятельности ледников прошедших эпох; последние в горах сохранялись дольше, чем на равнинах. Наконец, в горах нередки и формы эолового рельефа.

В горах, как правило, не выражен сухой период (кроме гор Тибета и Южной Америки). Существенный фактор горного климата – снижение атмосферного давления: с подъемом на высоту, оно обуславливает многие другие климатические особенности. На высоте 5 км давление по сравнению с уровнем моря падает вдвое, на высоте 7 км – втрое, соответственно меняется парциальное давление кислорода. Разреженность воздуха на высоте сказывается на температуре, величине солнечной радиации, влажности и т. д.

Средняя продолжительность солнечного сияния в высокогорьях велика, например, на Тянь-Шане 2600 часов в год. Для сравнения: в тундрах 1000–1200 часов, в тайге 1400, в пустынях Средней Азии 2800. С высотой общая интенсивность солнечной радиации повышается не намного, но возрастает доля ультрафиолетовых лучей, поэтому в горах на поверхности почвы может быть исключительно высокая температура (до +42 ... +50 °С на почве и до +60 ... +80 °С на темной вертикальной поверхности скал, обращенных к Солнцу). Температура воздуха уже в нескольких сантиметрах над почвой может быть значительно ниже. На каждые 100 м высоты температура понижается в среднем на 0,5 °С: перемещение в горах на 1 км вверх соответствует перемещению по равнине на 1 тыс. км на север. Разница между среднемесячными температурами самого теплого и самого холодного месяцев с высотой падает. Так, во Французских Альпах при разности этой температуры на уровне моря в 23 °С, на высоте 460 м она составляет 19 °С а на высоте 2,5 км – 14 °С. В Гималаях, на высоте 7,7 км, она составляет всего 2 °С. Заморозки в горах бывают в любой из летних месяцев.

Количество осадков в горах (кроме высокогорных пустынь) всегда выше, чем на близлежащих равнинах, а относительная влажность воздуха ниже в 2 раза на высоте 2 км и в 4 раза на высоте

в 4 км. Осадков в горах на склонах, обращенных в сторону господствующих ветров, приносящих дождевые облака (60–70 % дождевых облаков имеют высоту до 3 км), больше, чем на равнине, но на противоположных склонах осадков бывает намного меньше («дождевая тень») (рис. 76). В дождевой тени Гималаев находятся пустыни Тибета и Гоби, степи Монголии и Забайкалья. В тени Кордильер – пустыни Северной Америки, а в тени Катунского и Южно-Чуйского хребтов Алтая – Чуйская степь (щербнистая полупустыня).

Значительную роль играет экспозиция склона. На южных склонах верхняя граница леса на 100–200 м выше, чем на северных, а нижняя граница вечных снегов на южном склоне на 150–300 м выше, чем на северном. Снег в горах – важный экологический фактор. На каждые 100 м подъема снегозапасы возрастают на 200–500 м<sup>3</sup> на га, а продолжительность залегания устойчивого снежного покрова на 15–20 дней. В Давосе, Швейцария, при температуре –33,7 °С под метровым слоем снега было всего – 0,6 °С.

В горах Центральной Азии и Южной Америки низкие температуры сочетаются с большой сухостью, сильным ветром и мало-снежностью, в горах Северной Америки, Кавказа и Альп – умеренно низкие температуры с сильной влажностью и глубоким снегом.

Жизнь в высокогорьях жметя к земле и уходит под землю. Сообщества бедны видами, облик их изменчив. Численность большинства видов сильно колеблется прежде всего под влиянием неблагоприятной погоды. Среди остающихся активными на зиму животных развито запасание корма. Кроме обычных для умеренного пояса (в северном полушарии) миграций осенью на юг, весной на север, здесь еще развиты миграции летом вверх, зимой вниз. Например, горные копытные летом пасутся у кромки вечных снегов, зимой у границ леса или вообще в предгорьях. Показатели фитомассы и продуктивности горных экосистем аналогичны близким к ним равнинным экосистемам (табл. 11).

«Выделение высотных поясов по признакам растительного покрова оправдано, так как в нем, как в призме отражаются тесно связанные с ним все климатические, почвенные и другие составляющие, характеризующие пояс, как стандартную величину» (К. В. Станюкович).

Таблица 11

**Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность горных экосистем, тыс. т/км<sup>2</sup>**

<i>Тип экосистемы</i>	<i>Запасы гумуса в почве</i>	<i>Фитомасса</i>	<i>Продуктивность</i>
Широколиственные и хвойно-широколиственные низкогорные леса	15–25	25–50	0,8–2
Хвойные среднегорные леса	8–14,5	8–33	0,3–0,65
Альпийские луга	10–24	1–1,9 тыс	0,5–0,75
Горные тундры	4–5	0,4–1,5	0,05–0,36
Гольцовая растительность	1–1,7	0,03–0,3	0,01–0,17

Характер растительности выражено вертикальный. У подножий – формации, свойственные данной широтной ландшафтной зоне, далее вверх повторяется смена формаций, аналогичная смене по направлению на север. Безлесные ландшафты у подножий (степи, пустыни) сменяются по направлению вверх сначала лиственными, потом смешанными и хвойными лесами, выше границы леса находится пояс альпийских лугов (рис. 77), еще выше – горных тундр, гольцовый пояс (почти лишённые растительности скалы) и нивальная зона – вечные снега и ледники (рис. 78). В зависимости от широты местности у подножья и высоты гор возможны вариации. Так, на горах Бырранга (Таймыр, 75° с. ш.) снеговая линия лежит на высоте 800 м над уровнем моря, на Алтае (50° с. ш.) – 3000 м, а в Гималаях (28° с. ш.) – 5700 м.

В высокогорьях общий облик растительности напоминает тундру: преобладают стелющиеся, карликовые и подушковидные формы. Большинство травянистых растений – многолетники. Отличие от тундры – отсутствует вечная мерзлота, меньше влажность воздуха, больше осадков и сильнее инсоляция. Сходство – тонкий слой почвы над скальным грунтом (в тундре – над мерзлотой) и сильные ветра. Развито вегетативное размножение. Цветы более крупные, чем у тех же или близких видов с равнин, окраска их ярче, но стебли укорочены, часто листья образуют прикорневую розетку. Как

и в тундре, преобладают хамефиты и гемикриптофиты, устойчивые к морозам. Характерно проникновение на юг по горным хребтам таких северных форм, как ягель, пушица, карликовая березка, тундренная куропатка, северный олень (в горах Сибири). В горах Явы встречается близкий родич сибирского хищника колонка (*M. sibirica*) яванский колонок (*M. javanica*).

Сообщества гор – островные сообщества, разделенные пространствами равнин. В них много эндемиков; в горах северного полушария много реликтов доледникового и последнего ледникового периода.

Высотные пояса растительности в общих чертах напоминают соответствующие ландшафтные зоны на равнинах, но есть и заметные отличия; также отличаются друг от друга горные экосистемы, имеющие одну высоту и сходный климат, но расположенные на разных континентах и даже в пределах одного континента. Рассмотрим некоторые типы горных лесов и высокогорных формаций.

*Горы юга Западной и Средней Сибири (Алтай, Саяны).* Характеризуются поясом так называемых черневых лесов, черни на высоте 300–1500 м. Это осиново-пихтовые леса с примесью сосны лесной и сосны сибирской, ели сибирской, березы повислой, с богатым подлеском из молодых деревьев основных пород с примесью рябины (*Sorbus sp.*), черемухи (*Padus sp.*), кустарниковых ярусов из черной и красной смородины, малины (*R. idaeus*), караганы, с очень богатым широколиственным разнотравьем высотой до 1–1,5 м: кипрей (*Epilobium angustipholium*), борщевик (*Heracleum sibiricum*), водосбор (*Aquilegia sp.*), сныть, папоротники (*Pteridium aquilinum* и др.) и многие другие. Есть реликты Неогена – чина Гмелина (*Lathyrus gmelinii*). В отличие от равнинной тайги, моховой напочвенный покров развит слабо. Выше черневой тайги находится тайга из пихты и сибирской сосны, где подлесок и кустарниковый ярус развиты хуже, травостой не такой богатый, но появляется хорошо развитый моховой напочвенный покров и много эпифитных мхов и лишайников.

*Горы Средней Азии.* Лесной пояс Восточного Тянь-Шаня образован таежными лесами на высоте 1300–3000 м. Основная порода – тянь-шаньская ель (*P. schrenkii*), высокие стройные деревья,

местами образующие сплошные насаждения, но чаще – леса паркового типа с отдельными группами и одиночными деревьями, между которыми развивается пышная луговая растительность или заросли кустарников (рододендрон и др.). Там, где образуются сплошные насаждения, под елями развивается типичный таежный травостой из грушанок (*Pirola sp.*) и т. п., а под наиболее густыми елями вообще нет растительности. На Западном Тянь-Шане, на высоте 1000–1800 м, – леса из грецкого ореха с примесью тополя, а выше – яблоневые леса из дикой яблони (*Malus siversii*), кленов, древовидных боярышников (*Crataegus sp.*), дикой груши (*Prunus asiae*), терна; в кустарниковом ярусе много черной смородины. Ореховые леса густые и темные, а яблоневые – светлые, с высоким травостоем. Еще выше – разреженные леса из древовидного можжевельника (арчи) (*J. turkestanica*) или тянь-шаньской ели.

*Горы Северной Америки, тихоокеанское побережье.* Здесь постоянно высокая влажность, осадки 1000–2500 мм в год равномерны в течение года. Поэтому развиты леса с богатым подлеском, мощным моховым покровом и обилием мхов-эпифитов, местами буквально окутывающих деревья от комля почти до вершины, сливаясь с напочвенным покровом. Здесь многочисленные виды сосен, в южной части – сосна Монтесумы (*P. montezumae*) с иглами до 50 см длины, туи, тсуги, псевдотсуга (дугласова пихта), настоящие пихты и ели. Местами сохранились реликты Мезозоя – секвойи вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*) и гигантская (*Sequoiadendron giganteum*). Это одни из самых высоких деревьев Земли, до 110 м высоты (в XIX веке были якобы срублены деревья высотой 150 м), диаметром 10–16 м и живущие по 2–4 тыс. лет.

*Кавказ.* На Кавказе 6350 видов растений, из них 1600 эндемиков. 35 % эндемиков обитают на Большом Кавказе, 15 % – в Закавказье, а 14 % – по всему Кавказу. На Кавказе обитает 130 видов млекопитающих, 360 видов птиц, 57 видов пресмыкающихся и 14 видов земноводных. Количество видов насекомых не подсчитано, но отмечено 10 тыс. видов жуков, 8 тыс. видов двукрылых, 3 тыс. видов чешуекрылых, 330 видов прямокрылых (в том числе 98 видов кузнечиковых, 208 саранчовых и 24 сверчковых). Наземных моллюсков более 300 видов, 75 % из них эндемики.

Горные леса здесь отличаются исключительным видовым богатством: 17 видов дубов, 10 видов кленов, 7 видов липы, 6 видов сосен, 5 видов вязов, по 2 вида грабов и елей, бук, реликтовая пихта Нордманна (*A. nordmanni*) до 80 м высотой, дикие яблони, груши, хурма, грецкий орех. Леса с хорошо развитым подлеском, богатым травостоем и кустарниковым ярусом, в котором много кавказской лещины – фундука. Есть эпифиты и лианы – плющ, дикий виноград. На склонах, обращенных к Черному морю, эти леса смыкаются с субтропическими лесами побережья.

*Горы Южной Америки (Анды).* В северной части до высоты 1000 м поднимаются типичные дождевые тропические леса. Далее, до 3000 м, идет пояс горных влажных тропических лесов из хинного дерева, древовидных папоротников, древовидных форм бамбуков. На высоте от 3000 до 3500 м находятся туманные леса, низкорослые, без эмерджентов. Здесь много древовидных папоротников (*Hymenophyllum sp.*), богатый набор эпифитов, в основном мхов и орхидей, много лиан. В травостое много плаунов (*Selaginella sp.*). В южной части Анд, в низкогорьях, на высоте 600–1200 м развиты субтропические леса из различных миртовых и лавровых. Характерно мыльное дерево (*Sapindus saponaria*). До высоты 2500–3100 м – хвойно-широколиственные леса из южного бука, патагонской лиственницы (*L. patagonica*) и араукарий, а на высоте 3100–3700 м – хвойные леса из одних араукарий или одних лиственниц. По Андам в Южную Америку проникает ряд видов из Северной Америки: сосна Монтесумы, дубы, ольха, валериана, грушанки, подмаренник (*Galium sp.*), крестовник (*Senecio sp.*).

*Гималаи.* От подножий южного склона до высоты 1000 м растут влажные тропические леса, где много диптерокарпусов, различных пальм, древовидных и травянистых бамбуков, высокие травы из рода *Scitaminea* и др. От 1000 до 2000 м – леса из мимоз, вечнозеленых дубов, пальм и длинноиглой сосны (*P. longifolia*). От 2000 до 3500 м – леса из гималайского кедра (*C. deodara*), вечнозеленых дубов, грецкого ореха. Далее, до высоты 4,5 км – леса из гималайской пихты (*A. welliana*) и гималайской сосны (*P. excelsa*). Рододендроны под пологи леса имеют древовидную форму, выше верхней границы леса – кустарниковую, а в зоне горных тундр – кустарничковую.

*Горные леса тропической Африки.* Выше пояса дождевого тропического леса, на высоте от 2000 до 3800 м, растут своеобразные горно-тропические леса, где преобладающей древесной породой является хагения (*Hagenia sp.*) и высотой до 20–30 м, следующий ярус представляет гиперикум (*Hypericum sp.*) высотой до 12–18 м, а еще более низкий ярус – вернония (*Vernonia sp.*) высотой 7–9 м. Очень много здесь бамбука, папоротников, эпифитных мхов и лишайников.

Выше лесного пояса располагается пояс альпийских лугов. Они бывают двух типов – собственно альпийские, с низкорослой растительностью и субальпийские, где трава бывает высотой до полуметра. К примеру, на Кавказе субальпийские луга поросли скабией (*Scabiosa sp.*), водосбором, валерианой, телекией (*Telekia sp.*), крестовником, аконитом (*Aconitum sp.*), чемерицей (*Veratrum sp.*), а альпийские – горечавками (*Gentiana sp.*), примулами, незабудками, фиалками и др. В горах Центральной Европы характерен густой дерн из мятлика, овсяницы и других злаков, здесь много крокусов, тюльпанов. В горах Средней Азии – луга из высокогорных осок и кобрезии (*Cobresia sp.*). Повсеместно в горах Евразии обитает эдельвейс (*Leontopodium alpinum*). Встречаются кустарники – рододендрон в Средней Азии, карликовая сосна (*P. alpina*) в Карпатах и Альпах, а также кустарнички – черника, голубика.

Выше альпийских лугов находятся горные тундры с карликовой березкой, пушицей, дриадой и различными злаками. Далее идет гольцовая растительность, представленная совершенно карликовыми формами горечавок, лютиков, проломника (*Androsace sp.*), эритрихиума (*Erythichium sp.*), камнеломки (*Saxifraga sp.*), накипными и корковыми лишайниками. Много подушковидных форм. На Монгольском Алтае подушковидная форма звездчатки (*Stellaria pulvinata*) встречается на высоте более 3 км.

Высокогорные формации Северной Америки, Африки и Южной Азии напоминают евроазиатские, есть даже ряд общих видов. Но верхний пояс сосудистых растений чем ближе к экватору, тем выше, в Гималаях до 6200–6250 м.

Совершенно своеобразна высокогорная растительность Южной Америки. В Андах в пределах тропического пояса на высотах от



3000 до 4500 м расположены «парамос» – ксерофильные формации на плоскогорьях и в межгорных долинах. Здесь растут своеобразные реликтовые деревья «монашки» (*Espeletia sp.*) высотой 2–5 м, толстые, неветвящиеся, с массой неотпавших прошлогодних листьев среди свежих; растут поодиночке, не образуя сколько-нибудь плотных зарослей. Также по одиночке растут деревья «свечки» (*Puya reimondi*) среди дерновинных злаков, с жесткими, как щетка, листьями. Много карликовых бамбуков, ежевики, а на почве жесткие дерновинки ковыля и бородача с очень низкими стеблями, есть кактусы – *Browningia sp.*, *Melocactus sp.*, *Espostoa lanatus*, многолетние «травяные деревья» (*Senecia sp.*, *Culcithium sp.*).

В субтропическом поясе в Андах выше лесного пояса находится «сьерра» – обедненная горная саванна. Высота сьерр от 3 до 4 км. Здесь обилие кактусов (*Oroya sp.*, *Opuntia sp.*, *Borzicactus sp.* и др.), есть также юкки и агавы, что придает им сходство с североамериканскими пустынями.

Выше 4000 м располагаются «пуны» – горные пустыни. В типичной пуне осадки до 400–1000 мм в год, но бывает засушливый период 4–7 месяцев, а снег может идти в течение любого времени года. Преобладают приземистые подушковидные формы растений. Основные виды – крупка (*Draba sp.*), астрагал (*Astragalus sp.*), фиалки, горечавки, валериана. Характерны отдельно стоящие деревья *Pourettia gigantea* (до 10 м высотой) и *Polypepis sp.*, *Gynoxis sp.* (до 4 м высотой). Сухая пуна расположена в местах, где осадков не более 400 мм в год. Более 7 месяцев – сухой период, а зимой местами температура падает до –30 °С, при этом сильная инсоляция и ураганные ветры. Здесь растет вечнозеленый кустарник из сложноцветных тола (*Lepidophyllum quadrangulare*), есть мелкие кактусы, карликовые формы ковыля и вейника (*Calamagrostis sp.*). Наиболее сухие участки занимает соленая пуна. Здесь осадков менее 100 мм в год, растительный покров в виде отдельных кустиков лебеды, триостренника (*Trispiza sp.*), нитрофила (*Nitrophyllum sp.*) и других галофитов. Большие пространства покрыты щебнистыми россыпями и вообще лишены растительности, местами на почве выступает соль.

Животный мир гор характеризуется двумя экологическими группами животных. Во-первых, это население предгорья и горных

лесных поясов. Их заселяют те же виды, что и обитатели близлежащих аналогичных формаций на равнине. Тем не менее и у них есть некоторые особенности, присущие чисто горным животным. Так, у многих лесных грызунов, населяющих горные леса (полевки, мыши, белки, сони) по сравнению с теми же видами, обитающими в равнинных лесах, выше содержание гемоглобина в крови и больший вес сердца и селезенки. Некоторые из животных этой группы могут подниматься довольно высоко в горы. Так, на Килиманджаро гиеновые собаки встречаются до высоты 5500 м, в Гималаях зайцы встречены на высоте 6125, а волка видели на высоте 7000 м.

Во-вторых, это животные высотных поясов выше верхней границы леса, собственно, именно они и есть типичные горные животные (рис. 79, 80). Альпийский козел (*Capra ibex*) летом поднимается до 2700–3300 м, зимой не выше 1000 м, в Тибете яки (*B. mutus*) и горные бараны (*Ovis ammon*) встречаются до высоты 5800 м и т. д.

Насекомые высокогорий отличаются обедненным видовым составом (резко сокращается с высотой обилие кровососущих двукрылых), более темной окраской бабочек, жуков и перепончатокрылых по сравнению с теми же или близкими видами равнин. Очень высоко в горы (почти до нивальной зоны) поднимаются шмели, на альпийских лугах много бабочек семейств бархатниц, совок, медведиц и некоторых других. Есть прямокрылые, причем некоторые виды кузнечиков и кобылок – специфические горные виды, и на равнинах не встречаются (*Podisma sp.* и др.).

Рыбы горных рек представлены видами, предпочитающими холодные, богатые кислородом воды: ручьевая форель в Европе и радужная форель (*S. irideus*) в Северной Америке, хариус и ленок в Азии; есть специфические виды карповых – маринка (*Schizothorax sp.*), осман (*Dipthychus sp.*) и др. Далеко в горы по рекам проникают некоторые виды окуней, а в горах Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии – некоторые виды семейства галаксиевых. Очень мало в горах амфибий и рептилий – некоторые саламандры, тритоны, остромордая лягушка; гадюка в Евразии и гремучие змеи в Северной Америке.

Характерны птицы, гнездящиеся на скалах, но добывающие пищу в воздухе: стрижи (*Apus sp.*), ласточки (*Delichon sp.*), или хо-

рошо лазающие по скалам и собирающие на них пищу: альпийская галка (*Pyrrhocorax graculus*), стенолаз (*Tichodroma muraria*), скальный поползень (*Sitta neumayer*). Встречается ворон. Из куриных птиц типичные обитатели гор – каменная куропатка, или кеклик (*Alectoris graeca*), и альпийские индейки улары (*Tetraogallus sp.*). Дневные хищники – различные орлы, грифы, коршуны, соколы. Из ночных хищников встречается несколько видов некрупных сов.

Из млекопитающих много грызунов. Это песчанки, суслики, сурки. Высокогорные, или снежные, полевки (*Alticola sp.*) устраивают гнезда в расщелинах, между камнями на осыпях, заделывая щели собственным пометом. Преобразуясь под влиянием специфического горного климата и обилия ультрафиолетовых лучей, он превращается в ценное лекарственное сырье – мумие. Горы Южной Америки населяет шиншилла (*Chinchilla laniger*), зверек с очень ценным мехом, несколько близкородственных ей видов и некоторые хомячки (*Eligmodontia sp.*) и др. Из зайцеобразных типичны различные пищухи, или сеноставки. Они заготавливают на зиму большое количество сухой травы, высушивая ее на камнях, а затем плотно набивая ее в полости между камнями или, где есть подходящая почва, в подземные кладовые.

Хищники представлены снежным барсом (*Uncia.uncia*) в Евразии и пумой в обеих Америках. Далеко в горы поднимаются медведи: бурый – в горах Европы и Сибири, его мелкий подвид – белокоготный медведь – в горах Кавказа и Средней Азии, гризли – в Америке, гималайский – в горах Южной Азии, андийский (*Tremarctos ornatus*) – в Южной Америке.

Сильно уменьшились в численности горные копытные как из-за преследования охотниками, так и из-за увеличения выпаса скота на высокогорных пастбищах. Бараны Евразии представлены несколькими подвидами горного барана – муфлон, архар, аргали и др. Баран толсторог (*O. canadensis*) обитает в горах Северной Америки и севера Восточной Сибири (от Таймыра до Чукотки). Горные козлы представлены рядом видов и подвидов от Пиринеев (*C. pyrenaica*), Альп (ибекс), Кавказа (тур, *C. caucasica*) до Средней Азии (безоаровый козел, *C. aegargus*; винторогий козел, *C. falkoneri*) и Алтая (*C. sibirica*). В Северной Америке их замещает

снежная коза (*Oreamnos americanus*). Антилопы серны (*Rupicapra rupicapra*) – в Альпах, на Кавказе, в Пиренеях, Татрах, Карпатах; горалы (*Nemorhaedus goral*) – на Дальнем Востоке и в Юго-Восточной Азии, серау (*Capricornis sumatraensis*), оронго (*Pantholops hodsoni*), такин (*Budorcas taxicolor*) – в Тибете и Юго-Восточной Азии. Из быков як в диком виде встречается только кое-где в Гималаях, но в одомашненном состоянии широко разводится на Алтае, Памире, Тянь-Шане, в Тибете и в других частях Азии. На высокогорных плоскогорьях Центральной Азии (Монголия, Тибет) встречаются дзерены, сайги, куланы – представители, собственно, степной и пустынной фауны, но хорошо адаптировавшиеся к высокогорным полупустынным равнинам.

В Южной Америке горные копытные представлены мозолоногими – гуанако и викуньей (*L. vicugna*); в большом количестве разводятся здесь одомашненные потомки гуанако: лама (*L. glama*) и альпака (*L. alpaca*).

Горные антропоические ландшафты обычно более чувствительны к степени нарушения, чем равнинные. Например, выпас гораздо меньшей интенсивности, чем на равнине, может привести к разрушительной эрозии. Кроме того, в горах наиболее резко проявляются последствия изменения характера стока, оказывающие очень сильное влияние на нижележащие ландшафтные выделы. В средиземноморских районах использование почти всего стока для орошения полей и плантаций приводит к аридизации нижних поясов гор и соответствующему распространению ксерофитов, в том числе экзотических, таких как кактусы и агавы.

Широко распространенные формы горных антропоических ландшафтов – *пастбищные и террасные земледельческие*. Первые типичны для большинства горных систем. Чаще всего в горах ведется так называемое отгонное животноводство, когда скот летом пасется на альпийских и субальпийских лугах, в горных тундрах, где в это время разрастается более или менее богатый травяной покров, а на зиму отгоняется на низкогорные или равнинные пастбища, либо содержится в стойлах. Растительность высокогорий, под влиянием повышенного фона ультрафиолетовых лучей, содержит значительно большее количество биологически активных веществ,

чем растительность равнин. Эти вещества значительно повышают качество животноводческой продукции.

Интенсивное скотоводство в высокогорьях приводит к ярко выраженной пастбищной дигрессии, проявляющейся в первую очередь в разрежении растительного покрова, уплотнению верхних слоев почвы и разрастании многочисленных колючих трав и кустарников. Выпадающие осадки плохо задерживаются почвой и подстилкой, скатываются по поверхности, увеличивая вероятность катастрофических паводков и селей.

Одной из причин дигрессии может быть смена характера скотоводства. Так, в Непале концентрация выпасов у деревень (и как следствие, дигрессия) связана с уменьшением поголовья яков и росту поголовья менее выносливых гибридов яка и коровы. Одним из лучших и очевидных способов восстановления экосистемы после пастбищной дигрессии – прекращение выпаса. В аридизированных горах при отсутствии пастбищной нагрузки в течение 5 лет урожайность травостоя может возрасти на 40–90 %. Для увеличения устойчивости и улучшения горных пастбищ также рекомендуется посев трав, внесение удобрений и полив.

Террасное земледелие также типично для горных ландшафтов, но в относительно теплых регионах. Достоинства этого метода земледелия заключаются в перераспределении стока и предотвращении эрозии. В тропических районах (особенно в Юго-Восточной Азии, где практически все низкогорные природные ландшафты заменены террасными) поля обрабатываются неодновременно. При заливном рисоводстве используют азотфиксирующую культуру азоллу, а также пасут скот по стерне. Все это благоприятствует восстановлению плодородия почв. Однако если сток не достигает или почти не достигает ландшафтов, лежащих ниже террасирования по стоковой серии, это может изменить такие экосистемы, возможно, необратимо.

При распашке пологих склонов обычно применяют специальные приемы, предотвращающие эрозию (распашку вдоль горизонталей, сохранение нераспаханных полос, обработку почв сополимерами, мульчирование, посадку лесополос). Некоторые из этих методов основаны на многовековом опыте местных жителей. Для

многих хорошо обеспеченных теплом горных систем характерно плантационное хозяйство: при сравнительно небольшом объеме выпадающих осадков (Средиземноморье, Западная Азия): выращивают цитрусовые, оливки, виноград и другие культуры, а в районах с высоким увлажнением создают чайные плантации.

В целом для разных ландшафтных выделов (склонов, конусов выноса, террас, осыпей и т. п.) разработаны методы создания продуктивных антропогенных ландшафтов (садов, пастбищ, сенокосов). Однако последствия кардинальных перестроек горных ландшафтов во многом остаются непредсказуемыми.

*Техногенные ландшафты* связаны с местами добычи полезных ископаемых и отличаются высокой степенью нарушенности первичного растительного покрова в результате рытья котлованов, шахт, карьеров, складирования вынесенной на поверхность пустой породы в виде отвалов, терриконов и т. п. Так, на Урале три знаменитые «железные горы» (Магнитная, Высокая и Благодать) фактически срыты, на их месте находятся глубокие и обширные карьеры (в Нижнем Тагиле даже есть поговорка «Была гора Высокая, стала яма глубокая»). Они еще достаточно богаты рудой, но, естественно, со временем добыча прекратится и встанет вопрос об их рекультивации.

При разработках полезных ископаемых в горах сильно страдают горные леса как при непосредственной расчистке территории под будущие рудники и прииски, так и в недавнем прошлом для выжигания древесного угля. (В XVIII веке на Алтае Кольванский медеплавильный завод прекратил свою работу лишь из-за того, что вокруг был вырублен весь лес, пригодный для выжигания угля.)

Рекультивация небольших заброшенных карьеров и горных выработок идет довольно быстро, так как отвалы из щебня и крупных кусков камней во многом напоминают естественные осыпи и скальный ландшафт, которые в естественных условиях быстро заселяются пионерными сообществами (сначала лишайники, затем травы, кустарники и деревья).

Большую роль играют сбросы в естественные водоемы подземных вод, содержащих в значительной концентрации чуждые поверхностным экосистемам элементы, а также вод, загрязненных

продуктами переработки горного сырья. Большую опасность представляет хранение в особых прудах и отстойниках жидких отходов горнодобывающей промышленности («шламов»). Обычно они содержат концентрированные растворы солей или густые взвеси частиц породы. При прорыве таких прудов сильно загрязненные воды по горным речкам могут распространяться вниз по течению на большие расстояния от места аварии (в 2016 г. аварийный сброс шламов из цинковых рудников Юго-Западного Казахстана вызвал критическую экологическую ситуацию на Иртыше).

Вокруг рудников и приисков обычно сильно запыление воздуха. Осаждение пыли на растительности иногда отмечается за 30–40 км. Содержащиеся в этой пыли частички тяжелых металлов могут накапливаться в почве и со временем оказывать вредное воздействие на естественные экосистемы. В целом размеры территорий, подверженных вредному воздействию открытых разработок, в 10–15 раз превышают площади самих карьеров и отвалов.

Разработки с помощью шахт в целом оказывают меньшее воздействие на окружающие экосистемы, нежели открытые разработки, но над выработками могут образовываться провалы (в Кемеровской области над угольными шахтами, а в Пермской области над соляными отмечены провалы глубиной до 79 м), Подземная добыча соли, известняка, доломитов и гипса вызывает образование промышленного карста. Над местами подземных выработок, уже давно заброшенных, продолжают появляться карстовые воронки. При этом происходит разрушение дорог, трубопроводов, ЛЭП, а если карст окажется под населенным пунктом – происходят провалы жилых и административных зданий.

Хранилища твердых отходов, поднятых на поверхность из шахт – терриконы, обычно занимают меньшую площадь, чем отвалы открытых разработок и могут быть довольно быстро рекультивированы. Но в последнее время все чаще производится дополнительная переработка этой пустой породы, так как методы извлечения металлов из руд становятся все совершеннее, и вторично перерабатывать отвалы прошлых лет становится экономически выгодно.

## ГЛАВА 10. Экосистемы мангровых лесов. Экологические особенности мангровых растений и животных

Мангровые леса, или мангры – экологическая группа видов тропических гигрофильных и галофильных растений в прибрежных районах Мирового океана, периодически затопляемых морскими приливами. Они образуют высокоспецифические и высокопродуктивные экосистемы, сравнимые по продуктивности с дождевыми тропическими лесами.

По богатству видового состава выделяются две области распространения мангр: восточная – Австралия, Индонезия, африканское и южноазиатское побережья Индийского океана; западная – атлантические побережья Африки, Центральной и Южной Америки. Гористое тихоокеанское побережье Центральной и Южной Америки имеет крайне мало мангровых зарослей. Восточная область имеет 62 вида мангровых деревьев и кустарников, западная – 12. Наибольшие площади мангр в Индонезии (6 млн га), Индии (1,4 млн га), Нигерии (1 млн га), Филиппинах (0,4 млн га). В целом в Палеотропическом царстве сосредоточено 96 % всех мангровых лесов (85 % в Индомалайской области, 11 % в Эфиопской), в Неотропическом и Австралийском по 2 %.

Во время прилива из воды выступают только кроны мангровых деревьев, а при отливе обнажается целая система особых корней – ходульных и дыхательных. Илистый грунт в манграх имеет черный цвет с голубым отливом, почти лишен кислорода, сильно насыщен водой и как субстрат малоустойчив, поэтому и развиваются ходульные корни-подпорки. Наиболее хорошо они развиты у ризофор (*Rhizophora sp.*), которые образуют внешний, обращенный к морю пояс мангр, где приливы имеют наибольшую высоту. У видов деревьев, растущих ближе к берегу, плоские неглубокие корни, переплетаясь, образуют своего рода плот, не тонущий в жидком иле. Все мангровые деревья, кроме ризофор, имеют дыхательные корни (у ризофор дыхательные отверстия находятся на ходульных корнях). У *Sonneratia sp.* и *Avicennia sp.* длинные горизонтальные корни, от которых отходят вертикальные дыхательные отростки. У *Brugieria sp.* корни коленчато выступают из ила и име-



ют дыхательные отверстия на этих коленах. У *Xylocarpus sp.* дыхательные отверстия – на змеевидных ползучих корнях, утолщенный верхний край которых выступает из илистого грунта. Высота мангровых деревьев невелика, наиболее высоки ризофоры (до 30 м) и соннерации (до 20 м). Видовой состав мангровых деревьев на огромных площадях сходен, так как их семена устойчивы в соленой воде и далеко разносятся течениями (рис. 81).

Замечательным приспособлением мангровых растений является их «живорождение». Семя прорастает внутри плода, при этом зеленый веретеновидный проросток, пробивая его стенку, достигает длины до 1 м (у ризофоры остролистой, *R. mucronata*). Через несколько месяцев зародыш падает, глубоко зарываясь в ил, но верхушка его оказывается на поверхности.

Листья мангровых деревьев имеют суккулентный облик, хотя испаряют намного больше воды, чем обычные гигрофиты. Это связано с большим осмотическим давлением в клетках корней и листьев (до 40–65 атмосфер), что позволяет им противостоять значительной концентрации солей в морской воде. Некоторые мангровые растения имеют для удаления солей специальные железки на листьях. Соли образуют белый налет, в некоторой степени отражающий солнечные лучи и спасающий растение от перегрева и повышения транспирации. Периодически при сильных ветрах налет сдувается.

На заметном удалении от моря, где почва менее засолена, а также в устьях протекающих через мангры рек, находятся заросли низкорослых пальм рода *Nipa*, местами образующих целые леса. В манграх отсутствует травостой, мало лиан и цветковых эпифитов, но много лишайников.

Очень своеобразен животный мир мангр (рис. 82). Здесь совместно обитают сухопутные (в основном древесные) и морские формы. К ходульным корням прикрепляются усконогие раки, двусторчатые моллюски, асцидии. Многие из них оказываются во время отлива над водой, поэтому имеют различные приспособления для удержания воды. Много кольчатых червей, при отливе закапывающихся в ил. Крабы (*Uca sp.*, *Dotilla sp.* и др.) легко бегают по обнажившемуся в отлив илу и делают в нем норки. Рыбы, илстые

прыгуны (*Periophthalmus sp.*), передвигаются по корням деревьев и по илу при помощи сильно развитых грудных плавников. В прилив в мангры заплывает множество рыб, включая акул (*Carcharinus gangeticus* и некоторые другие). Иловые улитки активно ползают по илу в отлив, а при приливе забираются на корни (в самые высокие приливы вообще не сходят с них). Часто встречаются гребнистые крокодилы. Для мангр характерны бородавчатые змеи, или «слоновые хоботы» (*Acrochordus sp.*) – неядовитые, длиной до 2 м и совершенно беспомощные на суше и ядовитая мангровая змея (*Boiga dendrophylla*) из ложных ужей, до 2,5 м длины.

Кроны деревьев привлекают многие виды птиц из дождевых тропических лесов. Некоторые виды попугаев живут здесь постоянно, другие прилетают на ночлег. Древесные змеи и ящерицы, древесные лягушки, летучие мыши и некоторые обезьяны – далеко не полный перечень обитателей крон мангр. Обращенную к морю кромку мангрового леса используют для гнездовой морские птицы: чайки, бакланы, олуши (*Sula sp.*), фаэтоны (*Phaethon rubricauda*) и фрегаты (*Fregatta minor*), кормящиеся часто далеко от берегов. Специфический обитатель мангр на острове Калимантан носатая обезьяна (*Nasalis larvatus*). Она питается преимущественно крабами и моллюсками, хорошо плавает и ныряет, на мелководье (до 1 м глубины) передвигается на задних лапах. На большей части мангр Индонезии обитает еще одна обезьяна – макак-крабоед (*M. fasciculari*), также хорошо плавающая и ныряющая.

В отлив в мангры прилетают многие чисто сухопутные птицы, например новогвинейский королевский зимородок (*Clytoceyx rex*), до 45 см в размахе крыльев, гнездящийся в горных лесах, но регулярно кормящийся в манграх. Приходят сюда и многие млекопитающие: дикие свиньи, мангусты, некоторые обезьяны. Они обычно далеко вглубь мангр не заходят, посещая лишь примыкающий к суше край.

Мангровые экосистемы очень уязвимы. Они страдают как от природных катаклизмов (ураганы, цунами, засухи), так и, особенно в последнее время, от загрязнения морей и прямого уничтожения их человеком.

## **Глава 11. Экосистемы островов. Характер формирования островных биот в зависимости от положения острова относительно континента. Три стадии закрепления пришлого населения на островах. «Европеизация» островных биот. Особенности биот некоторых островов**

Совершенно особые экологические условия складываются на островах. Все острова делятся по своему происхождению на материковые и океанические. Материковые острова сравнительно недавно отделились от соответствующих континентов, например, Британские острова – в Антропогене, при повышении уровня океана из-за таяния ледников. Поэтому и биоты материковых островов аналогичны биотам близлежащих континентов, и лишь по прошествии довольно длительного времени начинают отличаться в основном обеднением видового состава. Континентальные острова, отделившиеся от основных континентальных плит порядка миллиона и десятков миллионов лет назад (Мадагаскар, Новая Зеландия) имеют очень высоко эндемичные биоты и в этом отношении представляют собой, по существу, маленькие континенты.

Океанические острова образуются в результате поднятия морского дна, вулканических извержений, деятельности кораллов. Возраст их самый различный и заселяются они в значительной степени случайно. Семена растений и животные приносятся течениями, на стволах поваленных бурей деревьев, в кишечнике и на лапках морских птиц, ветром, а в последнее время все чаще на кораблях и самолетах. Есть группы растений и животных, которые лучше других приспособлены к переносу их через бескрайние морские просторы. Так, орех кокосовой пальмы обладает огромным запасом плавучести (высокое содержание жира, пробковый слой скорлупы, непроницаемый для морской воды), может провести в море месяцы, не теряя своей всхожести. Поэтому в наше время кокосовая пальма заселила все тропические побережья и острова, и место ее происхождения неизвестно. А близкая к ней сейшельская пальма (*Lodoicea seychellarum*) растет только на Сейшельских островах в Индийском океане. Ее гигантский орех (до 0,5 м в диаметре и весом до 25 кг) плавает, но не способен прорасти на соленом песке бережий.

Из многочисленных семейств ящериц на островах встречаются чаще всего гекконы и сцинки, так как они способны намертво вцепляться в кору и ветки упавшего в воду поваленного бурей дерева (у гекконов на пальцах присоски, у сцинков крепкие коготки). Амфибии, плохо выносящие пребывание в соленой воде, вообще мало где заселили острова. Из беспозвоночных много насекомых и наземных брюхоногих моллюсков. Насекомые заносятся в основном ветром, но на мелких островах, лежащих в зоне постоянных сильных ветров (40-е – 60-е широты южного полушария), в результате естественного отбора преобладают бескрылые формы, хотя на близлежащих континентах те же или близкие виды имеют крылья (рис. 83). Брюхоногие моллюски прикрепляются к поверхности стволов и ветвей упавших в воду деревьев.

На островах преобладают те виды насекомых, которые совершают дальние перелеты и легко могут быть «сдуты» ветром со своего привычного маршрута (бабочки, стрекозы, саранчовые и др.). Бескрылые жужелицы, обитающие на стволах деревьев, и жуки усачи и короеды, личинки которых подолгу развиваются под корой и в древесине, попадают на острова с плавающими стволами деревьев.

На островах иное, чем на материках относительное участие различных таксонов в составе биоты и в построении трофических сетей островных экосистем (дисгармония таксономической и трофической структуры). Также на островах происходит постоянная смена видов, так как идет непрерывное вселение новых форм и вытеснение ими уже присутствующих. Следовательно, состав островной биоты в каждый момент времени во многом случаен.

Богатство биоты острова зависит от ловчего угла – положения острова по отношению к берегу близлежащего материка (параллельно берегу, перпендикулярно или под углом), и от расстояния до этого берега. Если расстояние в 100 морских миль (185 км) от берега до острова преодолевает одна особь какого-либо вида из тысячи, попавших в море, то следующие сто миль преодолевает одна особь из тысячи, оказавшихся на острове и вторично попавших в воду (т. е. за 200 миль от берега материка одна особь из миллиона).

Вновь попавшие на остров виды проходят стадию эцезиса – периода от появления на острове до получения полноценного потомства. За эцезисом следует период акклиматизации – проверки приспособленности вида к данным условиям среды. Вполне возможен занос, допустим, с тайфуном, какой-либо тропической бабочки на Алеутские острова. Лето там достаточно теплое, и из сделанной бабочкой кладки могут выйти личинки и окуклиться. Но они не переживут здешнюю суровую зиму: эцезис был, но акклиматизации не произошло. При появлении новых видов на островах вид, появившийся раньше других видов, имеющих сходную с ним экологическую нишу, имеет преимущества – больше времени для увеличения численности, отсутствие конкурентов. Вновь же прибывающий вид вынужден приспосабливаться к уже живущим здесь. Поэтому третьей, окончательной стадией закрепления на острове будет стадия адаптации – нахождения видом своего места в экосистеме острова, занятия своей экологической ниши.

Видовое богатство островных биот связано с расстоянием от ближайшего континента (табл. 12). На Новой Гвинее (180 км от побережья Австралии) обитает 30 таксонов (семейств и подсемейств) птиц: казуары, поганки, бакланы, пеликаны, цапли, аисты, утки, фазановые, ястребиные, попугаи, голуби, пастушковые, стрижи, совы, сипухи, сизоворонки, зимородки, птицы носороги, кукушки, жаворонки, мухоловки, коньки, славки, дронго, дрозды, скворцы, ласточки, райские птицы, врановые, воскоклювые ткачики.

До острова Новая Британия (780 км) доходит 25 таксонов, или 88,3 % (исчезают пеликаны, аисты, жаворонки, коньки, райские птицы). До Соломоновых островов (1440 км) доходят 23 таксона, или 76,7 % (исчезают казуары и фазановые). До Вануату и Новой Каледонии (1800 км) доходят 19 таксонов, или 63,3 % (исчезают совы, сизоворонки, птицы носороги, дронго). До островов Тонга и Самоа (4500 км) доходит 15 таксонов, или 50 % (исчезают поганки, бакланы, скопы, врановые). До островов Кука и Общества (6600 км) доходит 12 таксонов, или 40 % (исчезают сипухи, ласточки, скворцы). До островов Туамоту и Маркизских (7500 км) доходит 9 таксонов, или 30 % (исчезают цапли, пастушки, голуби, попугаи, кукушки, стрижи, зимородки, славки, мухоловки).

Таблица 12

**Количество семейств птиц на островах в зависимости  
от их удаления от континента**

<i>Острова</i>	<i>Расстояние от Австралии, км</i>	<i>Кол-во семейств птиц</i>
Новая Гвинея	180	30
Новая Британия	780	25
Соломоновы острова	1440	23
Новая Каледония и Вануату	1800	19
Тонга и Самоа	4500	15
О-ва Кука и Общества	6600	12
Туамоту и Маркизские о-ва	7500	9

Видовое богатство также зависит и от площади острова: чем она больше, тем больше видов гнездящихся на этом острове птиц (табл. 13). Коэффициент корреляции Пирсона ( $r$ ) между площадью островов и количеством гнездящихся видов птиц равен 0,86, а между расстоянием от материка и количеством таксонов птиц – 0,95, т. е. очень высокий.

Таблица 13

**Число видов птиц, гнездящихся на различных островах**

<i>Острова</i>	<i>Площадь, км<sup>2</sup></i>	<i>Число видов гнездящихся птиц</i>
Новая Гвинея	758 000	495
Суматра	434000	430
Ява	125000	337
Шри Ланка	65000	251
Хайнань	34000	169
Флорес	15000	141
Азорские	2388	34
Бермудские	965	13

Биоты островов зачастую носят космополитный характер – виды с разных континентов, но приспособленные к дальним миграциям, могут попасть на один и тот же остров и вообще на многие острова. Процесс космополитизации ускорится человеком, так как

он распространяет (специально или случайно) домашних животных и синантропов, имеющих благодаря ему всесветное распространение: домовая мышь, серая и черная крысы, свиньи, козы, кролики, тараканы (*Blatta americana* и др.) и т. п. (рис. 84). Известен случай заноса северо-американских малярийных комаров на Гавайские острова в середине XIX века. Личинки комаров оказались в бочках с питьевой водой на китобойном судне из Сан-Франциско, зашедшего на Гавайи для ремонта. За время стоянки личинки окуклились и вылетели окрыленные особи.

При миграционном формировании флоры и фауны на островах, одинаково удаленных от материка, встречаются примерно одинаковые виды; чем дальше от материка, тем видов меньше, но тем больше сходство по оставшимся. Также на островах могут сохраниться виды, попавшие с материка очень давно и на материке к нашему времени уже вымершие. В этом случае мы говорим о реликтовом характере островных биот.

Видообразование на островах идет быстрее, чем на континенте, так как на остров всегда попадает малочисленная популяция (иногда всего несколько особей, может быть, всего одна пара), следовательно, с сильно обедненным генофондом, и на двух даже лежащих рядом островах могут оказаться особи одного вида, но с разными вариантами генома. Если не будет более или менее постоянного притока генов с материка, на разных островах может пойти процесс разделения до уровня подвидов и далее видов, родов и т. д. Надо также учитывать, что при попадании небольшого числа особей неизбежно близкородственное скрещивание и при этом проявление скрытых в рецессивном состоянии генов. Необходимое условие для видообразования – репродуктивная изоляция – на островах выражена в наибольшей степени.

При большом количестве потенциальных экологических ниш (на крупных островах) видообразование идет быстрее, чем при их недостатке (на мелких островах). Наличие свободных ниш приводит к адаптивной радиации – сначала появляются новые жизненные формы. Так, на острове Рауль (архипелаг Кермадек, к северу от Новой Зеландии) растет дерево похутукава (*Metrosideros kermadecensis*); другие виды этого рода встречаются в Австралии

и на многих островах Океании. На нижней части горных склонов это приземистый кустарник, на вулканических почвах – невысокий прямостоящий кустарник, на равнине в густых насаждениях это прямостоячее дерево средней высоты, по одиночке – гигантское дерево с раскидистой кроной, а в очень густых зарослях часть растений развивается в лианы, оплетающие своих древовидных собратьев. Далее процесс приводит к образованию подвидов, видов и т. д.

Чем больше остров и чем древнее его отделение от материка, тем больше на нем эндемиков. На Новой Гвинее 495 видов птиц, из них 159 эндемиков (32 %), на Новой Британии 125 видов птиц и 27 эндемиков (22 %), на острове Каркар 52 вида птиц и ни одного эндемика. Чем ближе острова к континенту, тем меньше эндемиков, но есть и исключения: на Канарских островах эндемиков больше, чем на Азорских.

На островах часто отмечается обитание как гигантских, так и карликовых форм (по сравнению с близкородственными формами на континентах), что может быть также объяснено случайным заносом особей с теми или иными характеристиками генофонда. Так, самые крупные черепахи, слоновые, обитают на Галапагосских островах (*Geochelone elephantopus*) и атолле Альдабра в Индийском океане (*Testudo gigantea*). На островах Комодо и Флорес живут самые крупные из современных ящериц – «драконы острова Комодо» (*V. komodoensis*), средние размеры 2,5–3,5 м, отдельные особи до 4,5 м. Неподалеку, на острове Сулавеси, обитают карликовые буйволы аноа (*B. depressicornis*) не более 1 м высотой, а на Суматре – карликовые носороги (*Didermocerus sumatrensis*) высотой 1,1–1,5 м. В недавнем прошлом, возможно, уже в XIX веке, на Мадагаскаре вымерла самая крупная птица за всю историю Земли – эпиорнис (*Aepyornis sp.*), до 3 м высоты и весом до 450 кг (рис. 85).

На тех островах, где изначально не было наземных млекопитающих, часто возникали виды бескрылых птиц. На островах Маврикий, Реюньон и Родригес в Индийском океане обитали гигантские голуби – дронты (*Raphus cucullatus*), весом до 20 кг, нелетающий попугай (*Lophopsittacus sp.*) размером с гуся, нелетающая цапля (*Ardea inciacephala*) и нелетающий пастушок (*Leguatia sp*) до 2 м высотой; в настоящее время все они вымерли. Бескрылые бакланы



(*Nannopterus harrisi*) на Галапагосских островах сохранились до наших дней. Особенно много нелетающих птиц обитало в Новой Зеландии (рис. 86).

В условиях изоляции с однообразием экологических ниш могут возникать монотипические (одновидовые) роды и даже семейства. Так, на Новой Каледонии обитает эндемичное монотипическое семейство кагу (*Rhinochetidae*) с единственным родом и видом того же названия (*Rhinochetos jubatus*), из журавлиных – крупная, быстро бегающая, но плохо летающая птица, обитающая в глухих горных лесах.

Незначительная численность большинства островных популяций, обусловленная размерами островов и ограниченностью ресурсов, приводит к тому, что под антрополическим воздействием они могут быстро исчезнуть (и многие виды на островах уже исчезли). Так, исчезающими видами птиц являются гавайская казарка (*Branta sandvicensis*), розовый голубь с о. Маврикий (*Columba mayeri*), тайфунник с Бермудских островов (*Pterodroma cahow*), нелетающий пастушок с Новой Гвинеи (*Amaurornis inoptus*) и еще ряд видов (рис. 87).

Природопользование на островах в силу их изоляции приводит к тому, что первичные ландшафты гибнут гораздо быстрее, чем на континентах, а интродукция, намеренная или случайная, какого-либо вида может привести к катастрофическим последствиям.

Эндемическую растительность на островах уничтожают завезенные людьми свиньи, козы, кролики, крысы, а в Новой Зеландии – еще и европейские благородные олени (нет хищников!). Свиньи, крысы, кошки, собаки уничтожают наземные кладки и птенцов местных птиц, мелких млекопитающих и рептилий. Наконец, люди истребляют те виды, которые служат объектами промысла (тюленей, крупных черепах, некоторых птиц) или могут приносить ущерб сельскохозяйственным животным и растениям. Исключениями являются лишь острова, имеющие статус заповедников или национальных парков (Галапагосские острова, остров Врангеля, атолл Альдабра и некоторые другие) или находящиеся в исключительно суровых условиях (ряд приантарктических островов). Все же некоторые острова сохранили еще свои особенности, и требуются

неотложные меры для спасения их уникальных биот. Познакомимся с некоторыми из них.

*Гавайский острова* – океанический архипелаг вулканического происхождения из 24 островов, общей площадью 16,7 тыс. км<sup>2</sup>. Самый крупный из них – Гавайи – площадью более 10 тыс. км<sup>2</sup>. Есть действующие и потухшие вулканы. Растительность – дождевые тропические леса, выше в горы сменяющиеся участками саванного типа. До 93 % всех видов растений – эндемики. Характерные деревья – похутукавы, гавайский тунг (*Aleurites moluccana*), деревья рода *Brigamia* (родственники наших колокольчиков), много древовидных папоротников, но полное отсутствие голосеменных. Большинство деревьев невысокие, но с крупными и яркими цветами. Из культурных растений – кокосовая пальма, хлебное дерево, папайя (*Carica papaya*), бананы, ямс (*Dioscorea sp.*), батат и другие тропические культуры.

Здесь не было пресноводных рыб, местных видов амфибий, рептилий и наземных млекопитающих – только птицы и рукокрылые. Эндемичное семейство гавайских цветочниц (*Drepanididae*, из воробьиных): 14 ныне живущих видов, два вида вымерли сравнительно недавно (рис. 88). Эндемичные пастушки, гавайская казарка, свои подвиды болотной совы (*A. flammeus*), лысухи, кулика ходулочника (*Himantopus himantopus*). Из рептилий недавно завезена китайская мягкокожая черепаха, несколько видов ящериц. Из наземных млекопитающих – несколько видов грызунов, в том числе черная крыса.

*Галапагосские острова*. Находятся почти на экваторе у побережья Южной Америки, 16 островов общей площадью около 8 тыс. км<sup>2</sup>, владение Эквадора. С 1965 г. Национальный парк со статусом биосферного заповедника ЮНЕСКО и МСОП. Своеобразная флора: 350 видов растений, половина эндемиков. Много мимоз и древовидных сложноцветных, кактусов, но отсутствуют пальмы. Несмотря на расположение на экваторе, климат здесь скорее субтропический, сказывается влияние холодного Перуанского течения.

Фауна островов высоко эндемична. Здесь обитают самые крупные черепахи – слоновые. На разных островах – разные подвиды, некоторые из них в настоящее время уже уничтожены. Этих че-

репах активно заготавливали на мясо китобои, пираты и другие мореплаватели с момента открытия островов в 1535 г. и до начала XX века, всего было уничтожено не менее 10 млн особей. В настоящее время на островах Санта-Крус и Исабель сохранилось примерно по тысяче особей. На других островах – от нескольких десятков до сотни. Вес слоновой черепахи до 400 кг, длина до 1,5 м и высота до 60 см.

Много на островах морских игуан (*Amblyrhynchus cristatus*), до 140 см длины с хвостом, черного или темнобурого цвета с красноватым гребнем вдоль спины. Близкородственная сухопутная игуана (*Conolophus subcristatus*), бурая, с кирпично-красной спиной и лимонно-желтой головой. Во времена Ч. Дарвина они были так многочисленны, что, как он пишет, на одном из островов не удалось поставить палатку: вся земля была изрыта их норами. В настоящее время численность обоих видов сильно сократилась.

Водится на Галапагосских островах эндемичный подвид южного морского котика (*Arctocephalus australis*), довольно многочисленный, бескрылые галапагосские бакланы, вилохвостая чайка (*Xeme sabini*), самый северный вид пингвинов – галапагосский (*Spheniscus mendiculus*). Много и других эндемиков, а особенно прославили эти острова галапагосские земляные вьюрки (*Geospiza sp.*). Наблюдая их виды на разных островах архипелага, Ч. Дарвин сделал вывод о роли естественного отбора в формировании новых видов, об адаптивной радиации и о роли изоляции в видообразовании (рис. 89).

*Остров Сулавеси* – материковый остров площадью около 170 тыс. км<sup>2</sup>. Его положение между Индо-Малайским и Австралийским царствами привело к уникальности его биоты, представляющей собой смешение видов из этих двух царств, плюс довольно большое количество эндемиков. Растительность представлена влажными тропическими лесами и (в возвышенных частях острова) саваннами. Много индо-малайских видов: фикусы, пальмы, ротанги, панданусы; в саваннах – мимозы и акации. Но есть и протейные, характерные для Австралии.

Много общих с Австралией видов попугаев, кукусы, некоторые ящерицы, но, наряду с этим – дикие кабаны, тигры, виверры, белки летяги, макаки, полуобезьяна долгопят (*T. spectrum*). Уже

в историческое время исчез карликовый подвид индийского слона. Из рептилий – настоящие ужи и щитомордники. Эндемитами Сулавеси являются карликовый буйвол аноа, свинья бабирусса (*Babyrousa babyrussa*), олень гривистый замбар (*C. timorensis*), хохлатый павиан (*Cynopithecus niger*). Практически нет пресноводных рыб (рис. 90).

*Мадагаскар* – во многих отношениях уникальный остров, как бы маленький континент. Четвертый по величине остров мира (после Гренландии, Новой Гвинеи и Калимантана) – 587 тыс. км<sup>2</sup>. Представляет из себя осколок континентальной плиты, отделившийся от праматерика Гондваны еще в Палеогене, поэтому на нем сохранилось огромное количество реликтов и эндемиков. Большая часть острова в настоящее время окультурена. Местами на западе острова сохранились саванны и листопадные тропические леса, а на востоке – дождевые тропические леса. Флора западной части острова носит черты сходства с африканской (акация, мимозы, молочаи, эндемичный вид баобаба, *A. madagascariensis*), восточной – с индийской (некоторые виды пальм, панданусы, фикусы, ротанги).

Флора Мадагаскара отличается высоким эндемизмом: из 12 тыс. видов растений 89 % эндемики. Самое известное дерево-эндемик Мадагаскара, его символ – дерево путешественников равеналия (*Ravenala madagascariensis*). Другой вид этого рода растет в Южной Америке (свидетельство древних гондванских связей). Листья равеналии растут в одной плоскости, образуя как бы веер. Пластина листа достигает 3 м в длину, в толстых основаниях черешков всегда есть вода, до 1 л в каждом, а семена ее съедобны (ярко-синие, величиной с горошину; у американского вида оранжевые). Ствол невысок – 5–6 м от земли до места расхождения черешков листьев (рис. 91).

Характерны эндемичные виды палисандровых деревьев (*Jacaranda manari*, с лиловой древесиной и *J. cyandalana* с розовой). Есть здесь и широко распространенные в тропиках черные деревья (*Brya sp.*, *Diospyros sp.*). Местный молочай (*E. ingisi*) содержит в своих корнях много латекса, его сильно истребили в период французского владычества на Мадагаскаре. Лиана *Entada gigantea* имеет стручки длиной 1,8 м и шириной 1,5 м. Когда они высохнут,

семена в них гремят, и стручки используют как ударные инструменты (вроде маракасов). Семена эти сохраняют всхожесть после пребывания в морской воде в течение 15 лет. Эндемичные ротанги имеют столь толстые стебли, что из них строят дома (термиты не едят ротанги). Деревья эмердженты мадагаскарских лесов из диптерокарпусов, местные названия «варунги» и «лунгугура», имеют столь плотную древесину, что тонут в воде.

Широко распространенный в тропиках род растений-мухоловок (*Nepenthes sp.*) имеет на Мадагаскаре свои эндемичные виды. У некоторых из них ловчий цветок-кувшин имеет глубину до 30 см, и в него могут попасть не только насекомые, но и мелкие зверьки, ящерицы, птицы (рис. 91). Невысокое ловчее дерево (*Harpagophytum sp.*) несет на ветвях семенные коробочки с многочисленными крючками. В норме они отламываются при прикосновении к шкуре пробегающего мимо животного, но пока они незрелые, они держатся на ветвях настолько крепко, что попавшее в заросли ловчего дерева собака или небольшая свинья, не говоря уже о более мелких видах, не могут вырваться и иногда погибают. Со временем в ветвях оказывается голый скелет, такие случаи и дали повод к легендам о деревьях-людоедах.

Крапивные деревья из того же рода, что и наша крапива (*Urtica*), имеют ядовитые волоски, сильно обжигают кожу. Сильные ветра часто отламывают их и уносят довольно далеко. При попадании их на слизистые вызывают сильную аллергию. Очень много эпифитов, преимущественно мхов, местами буквально окутывающих стволы деревьев, а также орхидей. Наиболее крупная орхидея Мадагаскара *Andraecum sesquipedate* имеет диаметр венчика 25 см, а глубину шпорца 30 см. Но в наше время большинство редких эндемичных растений сохранилось лишь в резерватах и национальных парках, которых на Мадагаскаре немного, около 700 тыс. га (всего 1,2 % от территории острова).

Также высоко эндемичен животный мир Мадагаскара. Очень много эндемичных видов насекомых. Средних размеров бражник *Macrasida morganii* с коричневыми крыльями размахом 7–8 см и розовато-лиловым брюшком длиной около 10 см имеет хоботок длиной 35 см. Именно он опыляет цветы орхидеи *A. sesquipedate*.

Есть эндемичные парусники с золотисто-красными крыльями более 10 см в размахе, много муравьев и термитов, в том числе гнездящихся на деревьях; цикад, лесных тараканов, древесных жукелиц и многих других.

Пресноводные рыбы отсутствуют на Мадагаскаре, но в реках водятся морские рыбы – бычки (*Gottus sp.*), атерины, кефали (*Mugil sp.*), морские окуни (*Serranus sp.*) и др. Нет безногих и хвостатых земноводных, но бесхвостые представлены очень широко, среди них много эндемиков. Банановая лягушка (*Megalixalis sp.*) днем шоколадного цвета с металлически блестящими полосами по бокам, ночью красно-коричневая с перламутровыми пятнами. Из неэндемичных видов обычна нильская лягушка (*R. mascareniensis*), обитающая почти по всей Африке, но отсутствуют квакши и жабы.

Из рептилий характерен эндемичный род плоскохвостых гекконов (*Uroplatus sp.*), 6 видов; самый крупный – *U. fimbriatus*, до 25 см длины. Также эндемичен род *Phelusma*, 25 видов, наиболее интересен короткохвостый геккон (*P. laticauda*); на солнечном свете он изумрудно-зеленый, в тени серый; если смотреть по свету, он желто-зеленый, против света – сине-зеленый с голубовато-синим хвостом. Есть сцинки, а также два рода игуан: *Chalarodon sp.* и *Oplurus sp.* (остальные игуаны – около 200 видов – живут преимущественно в Южной Америке; мадагаскарские игуаны и еще один вид на острове Фиджи – свидетельство гондванского соединения). Но нет ни варанов, ни настоящих ящериц. Нет и питонов, но есть два вида удавов, родственных американским. Наиболее крупный – мадагаскарский удав (*Acrantjphis madagascariensis*), до 3 м, с ромбовидными пятнами на спине, глазчатыми по бокам, с металлическим сине-зеленым блеском на задней части туловища (в Америке встречается около 20 видов удавов и еще 4 вида на Сулавеси, Фиджи и Новой Гвинее, что тоже свидетельствует о гондванской связи). Есть еще эндемичные лесные ужи (*Langaha sp.*), но нет ядовитых змей.

Хамелеоны очень характерны для Мадагаскара. Из 90 видов этого отряда один вид, обыкновенный хамелеон (*Chamaeleo chameleon*), водится в Северной Африке и на Кипре, два вида – в Аравии, один – в Индии, остальные поделены между Африкой

и Мадагаскаром, на последнем более 40 видов. Здесь встречается и самый крупный из них (*Ch. ustaleti*) – 25 см длины, и самый мелкий (*Brookesia minima*) – 4 см. Есть также несколько видов черепах (*Pelomedusa subrufa* и др.), встречается гребнистый крокодил.

Из птиц надо отметить вымерших около 300 лет назад самых крупных птиц за всю историю этого класса – эпиорнисов. Их было несколько видов, самый крупный достигал 3 м высоты и 450 кг веса. Есть здесь цесарки, бананоеды, древесные утки, но нет птиц-мышей, птицы секретаря, птиц-носорогов, ткачиков и других видов, характерных для Африки. Попугаи представлены эндемичным видом – мадагаскарским неразлучником (*Agopornis madagascariensis*).

Почти все виды млекопитающих Мадагаскара – эндемики. Здесь водятся волосатые ежи тенреки (бесхвостый тенрек (*Tenrecus ecaudatus*), пестрые тенреки (*Hemitentetes sp.*), рисовые тенреки (*Oryzorictes sp.*) и др.), 12 родов и около 30 видов, размерами от 4 до 35 см. Только на Мадагаскаре обитают розетконогие летучие мыши (*Myzopoda sp.*). Мадагаскарские хомячки (*Macrotarsomys sp.*, *Nesomyus sp.* и др.), 12 видов особого подсемейства, занимают экологические ниши водяной полевки, кроликов, белок, сонь, мышевидных. Самый крупный из них, волавао (*Hypogeomys autimena*), похож на кролика с длинным хвостом, длина зверька 35 см, хвост – 25 см. Хищники представлены 12 видами семейства виверровых, самый крупный из них – фосска (*Cryptoprocta ferox*), размером с крупную собаку (до 76 см длины, хвост до 60 см), имеет втяжные когти, очень скрытен, малоизучен.

Самые интересные животные Мадагаскара – полуобезьяны. Здесь они наиболее разнообразны: 15 видов настоящих лемуров (*Lemur sp.* и др.), 4 вида бесхвостых индри (*Indri indri* и др.) и руконожка ай-ай (*Daubentonia madagascariensis*). Видимо, еще лет 200 назад на Мадагаскаре встречался гигантский лемур (или индри) ростом, когда вставал на задние ноги, с человека. Вероятно, именно он дал начало легендам о собакоголовых людях – киноцефалах.

На Мадагаскаре нет настоящих обезьян, копытных, хоботных, кошачьих, куньих и псовых. Дикий кабан был завезен сюда сравнительно недавно с африканского материка, а местный карликовый подвид обыкновенного бегемота был истреблен в XVIII веке. На

севере острова еще недавно встречались небольшие стада одичавших коров – остатки стад некогда могущественной пиратской республики, уничтоженной англичанами в конце XVIII века (рис. 92).

*Новая Зеландия* – материковые острова, остатки Гондваны, отколовшиеся от праматерика также еще в Палеогене. Площадь 269 тыс. км<sup>2</sup>. Хотя Южный остров лежит в умеренной зоне, мягкий и влажный морской климат создает условия для произрастания на обоих островах вечнозеленых лесов скорее субтропического типа. Средняя температура июля (зима) +5 ... +12 °С, января (лето) +14 ... +19 °С. Осадков до 5000 мм в низменных частях островов, занятых лесами, и до 400 мм в горах. На некоторых вершинах Южного острова лежат вечные снега. Снег выпадает и на равнинах Южного острова, но не каждый год, и держится недолго. Флора содержит 78 % эндемиков. В лесах много южных буков, гигантская похутукава (*M. excelsus*), протейные (*Knighthia excelsa*), древовидные папоротники, голосеменные с ветвями, не имеющими листьев или хвои, а превращенными в кладодии (*Podocarpus sp.*, *Agathis sp.*, *Dacridium sp.*), хвойные представлены родом *Libocedrus sp.* Многие деревья высокорослы, до 50 м, с ровными гладкими стволами и высоко расположенной кроной. Есть лианы, эпифитов мало. Травяной ярус часто образован папоротником орляком (*Pteris esculenta*). Есть саговники, но почти нет пальм. На высотах от 750 до 1500 м расположены горные степи «туссоки», где много дерновинных злаков космополитных родов – мятлик, овсяница и др., а также эндемик «новозеландский лен» (*Phormium tenax*), растение, родственное алоэ, дающее грубое волокно, издавна используемое местным населением (маори) для ткачества. Выше 1500 м находятся альпийские луга с карликовыми формами различных цветковых, много лишайников. Характерны эндемики – подушковидные «растения-овцы» *Rauolia eximia* и *Haastia pulvinaria*.

Из рыб характерно семейство галаксиевых. Их распределение: 24 вида в Австралии и Тасмании, 20 – в Новой Зеландии, 7 – в Южной Америке, 2 – в Южной Африке и 1 – в Новой Каледонии – следствие гондванских связей.

Из амфибий эндемиком является лиопельма (*Liopelma hochsteteri*), примитивная лягушка с признаками хвостатых земноводных:



есть ребра, хрящевая грудина, у самцов – зачаточный хвост. Близкий вид есть на юго-востоке Канады. Нет жаб, квакш, настоящих лягушек. Рептилии представлены туатарой, или гаттерией (*Sphaenodon punctata*), очень древней формой, восходящей к эозухиям, предкам большинства современных рептилий. Некогда населяла оба острова, сейчас встречается лишь на нескольких островках в проливе Кука. Есть эндемичные виды гекконов, сцинков, но нет черепах (кроме морских, иногда подплывающих к Северному острову) и змей.

Птицы представлены большим количеством нелетающих форм (некогда их было около 100 видов, но 59 вымерли). Менее 200 лет назад были истреблены гигантские птицы моа (*Dinornis giganteus* и др.), их было несколько видов, самый мелкий – с индюка, самый крупный – до 3 м высоты. На Северном острове сохранились их ближайшие родичи киви (*Apteryx sp.*) величиной с курицу. Истреблены гигантские нелетающие гуси (*Cnemidornis sp.*) и утки (*Biziura sp.*), ряд видов нелетающих пастушков, бескрылый воробей (*Traversia sp.*) и др. Сохранилось несколько видов нелетающих пастушков рода *Ocydromus*; крупный (с гуся) нелетающий пастушок такахе (*Notornis mantelli*) считался вымершим, но в 1940-е гг. был обнаружен на Северном острове. Довольно многочислен нелетающий совиный попугай (*Strigops habreptilus*). Среди летающих птиц – эндемичные роды и виды попугаев, дневных хищников, сов, кукушек, голубей, зимородков, воробыных.

Наземных млекопитающих до прихода человека на Новой Зеландии не было. Лишь на побережье Южного острова были тюленьи лежбища, да один вид летучих мышей эндемичного семейства Футлярхвостые (*Mystacina tuberculata*), который не столько летает, сколько бегаёт по ветвям в поисках насекомых. Маори, заселившие острова в X–XIV веках, завезли собак и свиней. Англичане, подчинившие острова в XIX веке, завезли домашних коров и овец, акклиматизировали благородного оленя, кроликов, лисиц, посумов из Австралии. Появились крысы, мыши, воробьи, скворцы. Словом, фауна и флора этого уникального мира сильно европеизирована. Есть национальные парки и резерваты общей площадью 2,6 млн га (9,7 % территории Новой Зеландии), охраняющие уникальную биоту острова, но исчезнувшие виды уже не вернуть.

## **ГЛАВА 12. Экологические особенности почв. Микроклимат почв. Почвенная биота, ее подразделения, основные представители. Особенности населения нор и гнезд животных. Экосистемы пещер**

Почву нельзя представить себе как особую, изолированную от других экосистему, поскольку она представляет собой неотъемлемую часть любой наземной экосистемы, и первичная продукция ее представлена отмершей органикой – конечным результатом деятельности, отходами любой экосистемы. Своих автотрофов в почве крайне мало и это в основном хемотрофы.

Под естественным травяным или лесным пологом поверхность почвы постоянно обогащается листовым опадом, мелким хворостом, кусками коры, околоплодниками и пр., а также экскрементами, мочой, остатками корма и трупами животных, образуя подстилку. В глубине почвы накапливаются выделения корней и их отмершая масса. Все это служит средой обитания и источником пищи для редуцентов – грибов, бактерий, простейших и мелких животных – червей, членистоногих – характеризующихся мелкими размерами, краткими сроками жизни и большой скоростью обменных процессов. Они освобождают неорганические вещества, обеспечивая непрерывность процессов фотосинтеза и формирование новой органической материи.

Процессы, происходящие в почве, одни из самых сложных и сбалансированных. Если бы не они, накопление органических остатков могло бы вызвать застой в круговороте углерода и в итоге прекращение жизни на Земле. В целом почвенные редуценты переводят углерод и другие биогенные элементы (азот, фосфор, серу, калий, натрий и др.) в формы, доступные для ассимилирования их растениями.

Почвенным процессам благоприятствует уникальный микроклимат почв. Он характеризуется гораздо меньшими колебаниями температуры в течение суток и по сезонам, чем даже в приземном слое воздуха, не говоря уже о температуре в древесных ярусах и на открытых местах. Также для микроклимата почв характерна повышенная влажность почвенного воздуха. Огромную роль в про-

текающих в почвах процессах играет химический состав почв: количество и соотношение содержащихся в них солей, а также величина рН. Так как почва – практически единственный источник минерального питания для наземных растений, существует тесная связь между типом почвы и растительностью. Опытный ботаник или почвовед, взглянув на какой-нибудь участок поверхности Земли, по характеру растительного покрова сразу определит тип почвы. Так, в степях и лесостепях Западной Сибири на черноземах растет ковыль, в то время как на среднестолбчатых солонцах – солodka. Границу между этими растительными сообществами, а значит и почвами, хорошо видно на местности.

По современным воззрениям, почва не только особое «природное тело» (как говорил В. В. Докучаев, прибавляя его к «трем естественным телам» К. Линнея – минералам, растениям и животным), но и совершенно своеобразная среда обитания для многих организмов. В ней всегда присутствует вода, связанная с твердыми поверхностями. В почвенной влаге растворены различные неорганические и органические вещества. Воздух в почвенных полостях практически всегда насыщен водяными парами и характеризуется повышенным содержанием углекислого газа, метана, сернистых соединений и т. п. Все эти особенности делают почву в экологическом смысле промежуточной средой между водной и наземной.

В почве, как и в водоемах, возможно питание разлагающейся органикой; по сравнению с открытой атмосферой, здесь сглажены колебания температуры, в разных слоях наблюдается такой же сезонный ход температуры, как в водоемах; в почве, как и в воде, происходят вертикальные миграции многих организмов.

Но почва, как и атмосфера, позволяет дышать газообразным кислородом, в ней можно передвигаться, опираясь на твердый субстрат. По физиологическим особенностям, в первую очередь по водно-солевому режиму, почвенные животные занимают промежуточное положение между водными и сухопутными. В частности, у них через покровы тела может проникать вода, газы и ионы (как у водных обитателей), в то же время они способны к воздушному дыханию, но при этом не происходит существенной потери влаги.

Различные виды почвенных обитателей используют почву по-разному. Большая часть наиболее мелких ее обитателей находится в тончайших пленках воды, обволакивающих частички почвы. Это геогидробионты. У них удлинённая форма и они меньше (нередко в десятки раз) своих ближайших родичей, населяющих открытые водоемы. Дышат они растворённым в воде кислородом, а при недостатке влаги впадают в оцепенение и образуют цисты, споры, капсулы с прочными водонепроницаемыми защитными стенками (бактерии, простейшие, коловратки, тихоходки, мелкие нематоды и пр.). Другую часть составляют обитатели воздушных полостей в почве. Это геоатмобионты. К ним относятся насекомые, паукообразные, клещи, многоножки, моллюски, черви средних и крупных размеров, почвенные позвоночные.

По своим размерам почвообитающие организмы делятся на микро-, мезо- и макробиоту.

Микробиоту можно определить как население пор почвы, заполненных капиллярной адсорбируемой и гравитационной водой. Для них почва «выглядит» системой водоемов и каналов. Состоит микробиота из микрофлоры и микрофауны. Микрофлора – одноклеточные водоросли, бактерии, грибы, актиномицеты и т. п. Микрофауна – простейшие, коловратки, тихоходки, мелкие нематоды и пр. (рис. 94).

В составе микрофлоры есть некоторое количество продуцентов – хемотрофные бактерии, в том числе анаэробные, сине-зеленые водоросли, азотфиксирующие бактерии. Но основную массу ее составляют редуценты, которые в основном и минерализуют мертвую органику. Это большинство бактерий, грибы и актиномицеты. Они встречаются в особенно большом количестве в самых верхних слоях почвы, включая подстилку. Процесс разложения органических остатков последовательно осуществляется сначала плесневыми грибами и неспорообразующими бактериями, затем спорообразующими бактериями, миксобактериями, наконец актиномицетами. Две первые группы используют легче разлагаемые вещества – сахара, аминокислоты и простые белки, спорообразующие бактерии – сложные белки, миксобактерии – целлюлозу, наконец, актиномицеты непосредственно участвуют в образовании гумуса. Далее

особые группы бактерий минерализуют гумус, в итоге образуются минеральные соли.

Минерализация гумуса идет медленно при низких температурах и ускоряется при их повышении. При постоянной температуре минерализация ускоряется при повышении влажности. Следовательно, в регионах с продолжительным сухим (степи) или продолжительным холодным (тундры) периодами годовая продукция экосистем больше, чем годовое разложение, даже в климатических сообществах. Небольшие периодические низовые пожары в таких экосистемах, как чапараль, саванны, играют ту же роль, что и микробное разложение, удаляют избыток накопившейся мертвой органики и помогают предотвратить большие верховые пожары, способные отбросить сукцессию далеко на ранние стадии.

В наиболее продуктивных почвах количество бактерий достигает  $10^{12}$ – $10^{15}$  бактериальных клеток на  $1 \text{ м}^2$ , а их биомасса – от 10 до 400 г, или  $10$ – $130 \text{ т/км}^2$  в естественных экосистемах и  $200$ – $400 \text{ т/км}^2$  в агроценозах. Масса одноклеточных водорослей и грибов – от 6 до  $50 \text{ т/км}^2$  в естественных экосистемах и до  $140 \text{ т/км}^2$  в агроценозах (все – в сухом весе).

В целом на микрофлору приходится 1–2 % от общей биомассы живых почвенных организмов. Тем не менее скорость разложения ими субстрата так велика, что ничтожная биомасса редуцентов перерабатывает массу мертвой органики на несколько порядков выше собственной массы. Ни численность организмов, ни их биомасса не могут служить показателем того, что делают организмы и как быстро они это делают.

Микрофауна представлена в первую очередь простейшими. Почвенные простейшие имеют размеры от 2–5 мкм (жгутиковые) до 10–20 мкм (амебы и инфузории). Для сравнения: пресноводные жгутиковые имеют размеры до 500 мкм, инфузории до 2000 мкм. В 1 г влажной почвы содержится  $10^3$ – $10^6$  особей простейших, их общая биомасса достигает  $1$ – $10 \text{ т/км}^2$ .

Продукция простейших значительна. Так, амебы могут за сутки произвести биомассу, в 5 раз превышающую исходную. За 1–3 дня популяция простейших в почве полностью обновляется, в год в почвах разного типа бывает от 50 до 300 генераций простейших.

Часть простейших питается мертвой органикой, но большинство поедает бактерий. При неблагоприятных условиях простейшие образуют цисты, способные переживать десятки лет. В форме цист простейшие легко переносятся ветром с пылью на огромные расстояния, чем объясняется сходный видовой состав их на разных широтах и континентах; он определяется только типом почвы.

Круглые черви (нематоды) достигают иногда численности от нескольких сот тысяч до 50 миллионов на 1 м<sup>2</sup>. Их в почвах встречается более двух тысяч видов, размеры не более 1 мм, обычно меньше. Питаются нематоды гниющими остатками растительных и животных тканей, почвенной микрофлорой, простейшими, другими нематодами, некоторые являются паразитами растений и животных. Нематоды поедают в сутки массу пищи, превышающую их собственную в 10 раз. Помимо прямого участия в разложении мертвой органики, нематоды играют большую роль как регуляторы численности микрофлоры, а также в механическом разрушении растительных тканей: вбуравливаясь в них и разрушая с помощью ферментов клеточные стенки, они дают возможность проникнуть внутрь их грибам и бактериям.

Мезобиота – совокупность живых организмов, размеры которых соизмеримы с полостями и порами почвы, заполненными воздухом. Включает только мезофауну, мезофлору в почве нет. Сюда относятся животные, «воспринимающие» почву как систему пещер, гротов и туннелей. Это мелкие кольчатые черви энхитреиды, мелкие личинки насекомых, скрытночелюстные, первично бескрылые насекомые\*, мелкие почвенные клещи, многоножки и др. Питаются они представителями микробиоты, есть среди них и «крупные» хищники, поедающие представителей мезофауны, но большинство составляют детритофаги. Они производят измельчение детрита и превращение сложных органических веществ в более простые (рис. 94).

---

\* Ранее к подклассу первично бескрылых насекомых относили четыре отряда: щетинохвостки (*Thysanura*), бессяжковые (*Protura*), двуххвостки (*Diplura*) и ногохвостки (*Collembola*). В настоящее время к первично бескрылым насекомым относят только отряд щетинохвосток, а остальные три отряда: выделяют в особый класс членистоногих, скрытночелюстные (*Entognatha*).

Характерные представители мезофауны – мелкие кольчатые черви энхитреиды, 10–25 мм длины. Особенно много их в умереннокислых почвах. На почвах пастбищ, богатых гумусом, их от 11 до 45 тыс. на м<sup>2</sup>, массой 1–3 г (1–3 т/км<sup>2</sup>). В почвах под зарослями вереска – до 50 тыс. на м<sup>2</sup>, масса до 7 г (до 7 т/км<sup>2</sup>), в лесах – до 3,5 тыс. на м<sup>2</sup>, масса до 3,5 г (до 3,5 т/км<sup>2</sup>). В наиболее богатых энхитреидами почвах их может быть до 250 тыс. на м<sup>2</sup>, массой до 30 г (30 т/км<sup>2</sup>). Много энхитреид встречается также в грунте на дне водоемов.

Энхитреиды совершают миграции в почвах, прокладывая ходы, улучшают водный и воздушный обмен, перемешивают поверхностные слои почвы (роль, сходная с ролью дождевых червей). Но в отличие от последних, они заселяют лишь самые верхние слои почвы – не глубже 20–30 см. Повышается роль энхитреид в северных регионах, в почвах над вечной мерзлотой, где дождевых червей немного. Так, в Якутии биомасса энхитреид на многих землях лишь вдвое меньше массы дождевых червей.

Существенный компонент мезофауны почвы составляют почвенные клещи. Наиболее многочисленны акариформные панцирные клещи (*Belba sp.*, *Galumna sp.*, *Cepheus sp.* и многие другие). Особенно велика их численность в лесах с мощной подстилкой – до 200–300 тыс. на м<sup>2</sup>. Питаются они гифами грибов, разлагающимися растительными остатками, немногие из них хищники или паразиты. Если оценить их общую продукцию, то она составит на 1 км<sup>2</sup> до 1 т в тундре, до 6 т в тайге, до 8 т в широколиственных лесах умеренного пояса, до 2 т в степях, до 1 т в полупустынях, до 0,1 т в пустынях и до 13 т во влажных тропических и субтропических лесах. Кроме панцирных, в почве встречаются и другие клещи – краснотелковые, также из акариформных (*Bdella sp.*, *Trombicula sp.* и многие другие); гамазовые (*Veigaia sp.*, *Macrocheles sp.*, *Hypoasps sp.* и многие другие) и уроподовые (*Uropoda sp.*, *Dinychus sp.* и многие другие) из паразитиформных. Многие из них также питаются органическими остатками, но есть и хищники, играющие важную роль в регуляции численности микро- и мезобиоты.

Из почвенных членистоногих большое значение в жизни почвы имеют ногохвостки из скрытночелюстных (*Ceratophysella sp.*, *Entomobrya sp.* и многие другие). Обычно они уступают в числен-

ности клещам, но в тундре и в высокогорьях, где клещей меньше, они достигают численности 10–50 млн на м<sup>2</sup>, а их масса составляет 0,2–6,4 т/км<sup>2</sup>. Ногохвостки поразительно устойчивы к низким температурам, бывают активны в мерзлых почвах и на снегу\*, при температуре до –10 °С, а их яйцекладки начинают развиваться уже при +2 ... +3 °С. Обитают в основном в подстилке и в верхнем слое почвы, не совершают глубоких миграций, но есть виды, обитающие в глубинных слоях почвы. Питаются мхами, пылью хвойных, грибами, сильно разложившимся листовым опадом; некоторые виды – хищники, многие перерабатывают экскременты дождевых червей. Питаясь неперевавшими частицами растений в этих экскрементах, они довершают механическое разложение клеточных структур.

К макробиоте относятся представители макрофлоры и макрофауны. К макрофлоре относятся корни высших растений и грибница шляпочных грибов, к макрофауне – животные, для которых почва «выглядит» как плотная среда, в которой надо затрачивать значительные усилия, чтобы преодолеть ее сопротивление движению. Это крупные насекомые и их личинки, дождевые черви, крупные многоножки, почвенные позвоночные\*\*. Представители макрофауны разрушают растительную подстилку и делают ее более доступной для микро- и мезобиоты (рис. 95).

Масса корней наземных растений составляет в тундрах до 80 % всей фитомассы (2–3 тыс. т/км<sup>2</sup>), в лесах 15–30 % (3–8 тыс. т/км<sup>2</sup> в лесах умеренной зоны и 9–10 тыс. т/км<sup>2</sup> в тропических), в степях 70–90 % (6–20 тыс. т/км<sup>2</sup>). Корни проникают в почву на многие метры (в пустынях до 15–25 м) и оказывают очень сильное влияние на химический состав и физические свойства почвы, ее проницаемость для воды и воздуха, на образование гумуса, на его распределение. Корни участвуют в разложении минералов почвы, снабжают органическим веществом большинство почвенных организмов. Выделяемые корнями органические вещества вызывают глубокие изменения в химическом составе почвы. Самый близкий к корням

---

\* *Desoria glacialis* обитает на поверхности вечных снегов и ледников.

\*\* Почвенных позвоночных иногда выделяют в мегабиоту.



слой почвы – ризосфера – заселена микро- и мезобиотой с высокой плотностью (рис. 96).

Исключительно важное явление в жизни почв – микориза, срастание корней растений с грибницей. Микориза бывает поверхностная, эктотрофная, когда грибница оплетает корень, оставаясь на его поверхности (шляпочные грибы базидиомицеты с корнями деревьев), и внутренняя, эндотрофная, когда грибы проникают в ткань корня (микроскопические несовершенные грибы с корнями вересковых и орхидных). Грибы микоризообразователи разлагают некоторые недоступные растению органические вещества почвы, способствуют усвоению фосфатов и нитратов, вырабатывают витамины и активаторы роста, дополнительно поставляют воду, а сами используют синтезируемые растением питательные вещества, извлекаемые из корней. Семена некоторых тропических орхидей вообще не могут прорасти в отсутствие специфических грибов микоризообразователей.

Особую роль в жизни почвы играет дыхание корней растений и сопутствующих им представителей микрофлоры: они выделяют более 90 % всего углекислого газа, образующегося при дыхании почвенных организмов, и благодаря им его концентрация в почвенном воздухе достигает 10–12 % (против 0,037 % в атмосфере).

Наиболее существенным элементом макрофауны являются дождевые черви. Их обилие достигает 300–800 на м<sup>2</sup> (40–290 т/км<sup>2</sup>). Если принять количество червей 60 т/км<sup>2</sup> (европейский хвойно-широколиственный лес), то за год они перерабатывают 9 тыс. т палой листвы, перемешивают ее с 90 тыс. т почвы и добавляют 2,5 тыс. т экскрементов. В среднем поверхностный слой почвы толщиной в 25 см (пахотный горизонт) полностью проходит через пищеварительный тракт червей за 65 лет. Черви производят аэрацию почвы, несколько нейтрализуют pH, обогащают гумусом, так как их экскременты – идеальная среда для деятельности гумусобразующих актиномицетов. Перерабатывая листовую опад, черви возвращают в почву около 10 т азота на км<sup>2</sup>, что составляет 59–77 % всего возвращенного в почву азота.

Гораздо меньше биомасса других беспозвоночных макрофауны: до 5 т/км<sup>2</sup> многоножек и до 2 т/км<sup>2</sup> насекомых.

Существенную роль играют и почвенные позвоночные. Некоторые из них – геобионты – проводят в почве всю жизнь и добывают в ней пищу: кроты, слепыши, цокоры, безногие ящерицы (*Amphisbaena sp.* и др.) и земляные змеи (*Typhlos sp.* и др.). Другие – геоксены – питаются на поверхности, а в почве устраивают норы и гнезда: суслики, сурки, полевки и др. Почвенные позвоночные играют существенную роль в аэрации почвы, привнесении гумуса в более глубокие горизонты, обогащении почвы органикой за счет своих экскрементов, мочи, гнездового материала, остатков пищи и неиспользованных запасов корма. Например, кроты выбрасывают на поверхность почву с глубины до 20 см, которая более богата солями железа и других металлов, нежели поверхностный слой. Площадь их ходов в некоторых лесах составляет до трети площади леса, а объем – до 10 % поверхностного 10-сантиметрового слоя почвы. Ходы, сделанные кротами, широко используются многими насекомыми, ящерицами и мелкими млекопитающими. Питаясь дождевыми червями и личинками насекомых, крот служит важным регулятором их численности. Принося некоторый вред истреблением дождевых червей, крот приносит существенную пользу своей роющей деятельностью, а также уничтожением личинок майских жуков и других вредителей леса.

Подземные грызуны поедают корни многих растений, в том числе и сельскохозяйственных культур, например, слепушонка (*Ellobius talpinus*) часто повреждает корнеплоды на дачных участках. Но при прокладках ходов они улучшают аэрацию почв и удобряют ее своими экскрементами. Крупные геоксены (сурки, барсуки) при рытье нор выбрасывают на поверхность большие объемы земли, образуя холмики у нор («бутаны»), специфические элементы микро- и нанорельефа в степном ландшафте.

Для макрофауны существенное значение приобретают различные адаптации к передвижению в плотной или рыхлой почве: более или менее обтекаемая форма тела, отсутствие (у млекопитающих) ушных раковин, уменьшение или полное исчезновение глаз, но появление многочисленных и длинных вибрисс (у млекопитающих), большая гибкость и подвижность сочленений (дождевые черви, многоножки, личинки насекомых), лопатообразные роющие ко-

нечности (кроты, сумчатые кроты, насекомые: медведки, личинки цикад, жуки навозники), длинные резцы и закрывающиеся за ними губы, так что земля при рытье зубами в рот не попадает (слепушонки, слепыши), мощные передние конечности с длинными и плоскими когтями (слепыши, цокоры, бамбуковые крысы), короткая шерсть, часто бархатистая, т. е. одинаково легко наклоняющаяся и по ходу, и против хода (кроты) или вообще отсутствие шерсти (африканский голый землекоп, *Heterocephalus glaber*), лопатообразная форма головы, покрытой крепкими щитками (безногие ящерицы и подземные змеи), способность расширять и сужать тело, при этом частички почвы уплотняются и образуют канал (дождевые черви) и многие другие.

В целом (на примере луговых почв умеренной зоны) 93 % почвы составляют минеральные вещества, 7 % органические. Общая масса всех животных в почве составляет до 100 т/км<sup>2</sup>, до 1150 т/км<sup>2</sup> приходится на корни высших растений, до 500 т/км<sup>2</sup> – на микроорганизмы и гифы грибов, до 9700 т/км<sup>2</sup> на мертвую органику на разных стадиях ее разложения. Если же принять всю органику за 100 %, то мертвая органика составит 85 %, корни растений 10 %, а все население почвы – эдафон – 5 %. Приняв эдафон за 100 %, увидим, что грибы и водоросли составят 40 %, бактерии и актиномицеты тоже 40 %, мезофауна 3 %, дождевые черви 12 %, прочая макрофауна 5 % (рис. 96).

В лесных сообществах животные выедают за год 5–10 % чистой продукции, остальные 90–95 % перерабатываются почвенной биотой. В травянистых сообществах выедается животными и перерабатывается в почве примерно по 50 %.

Особую роль играют находящиеся в почве норы и гнезда млекопитающих и некоторых птиц. Здесь создается особый микроклимат, более стабильный, чем вне этих гнезд, с повышенной влажностью и температурой. Особенно стабильна и высока температура и влажность в гнездах с детенышами, так как они имеют еще несовершенную терморегуляцию и много тепла теряют, обогревая при этом гнездовую камеру. В гнездах накапливается также большое количество органических остатков (гнездовый материал, недоеденный корм, помет, шерсть, перья и т. п.). Наконец, сами обитающие

в гнездах их хозяева привлекают большое количество паразитов. Все это приводит к формированию очень своеобразной гнездово-норовой биоты, сочлены которой привлекаются благоприятным микроклиматом и наличием пищи. Это и сапрофаги, и хищники, питающиеся мелкими членистоногими, нематодами и пр., и паразиты самих хозяев гнезда.

В таких гнездах возникают очень сложные биоценотические связи, стимулируется эволюционный процесс при изменении типа питания. Так, свободноживущие виды, хищники и сапрофаги, могут переходить к паразитизму примерно по такой схеме: случайное поедание крови при питании на ранках, расчесах, поедание сгустков крови – повышение плодовитости при питании кровью – переход к систематическому питанию кровью, но с сохранением сапрофагии или хищничества – питание только кровью. Очень хорошо прослеживается эта закономерность на гамазовых клещах *Haemogamasus sp.*: *H. pontiger* чистый сапрофаг; *H. nidi* и *H. nidiformes* преимущественно хищники, но при добавлении крови в рацион их плодовитость увеличивается; *H. ambulans*, хотя является частичным хищником, при отсутствии в питании крови не размножается, наконец, *H. liponyssoides* абсолютный гематофаг.

Гнездово-норовая биота начинает формироваться при устройстве гнезда, норы, а наибольшее ее развитие достигается в многолетних жилых норах. Недавно покинутая нора еще некоторое время сохраняет существующую в ней биоту, затем начинается ее деструкция. В давно покинутой норе специфическая биота разрушается полностью, и разницы с окружающей почвой фактически нет.

Совершенно особый мир представляют собой биоты пещер. Наиболее распространены карстовые пещеры, они же и наибольшие по размерам. Делятся на проходные (с двумя или более выходами) и слепые (с одним выходом). Наиболее известные пещеры мира – Мамонтова, Карлсбадская, Виандотовая (США), Хемлох (Швейцария), Эйсризенвельт (Австрия), Постойна Яма и Шкоциан (Словения), Деменовская (Словакия), Кунгурская на Урале и Красная в Крыму (Россия), Новоафонская и Воронья (Абхазия), Бахарденская (Туркмения) и др.

Самая большая в мире Мамонтова пещера – сложная пяти-русная система полостей и ходов в толще известняков, глубина до 300 м. Обследованная часть включает 225 проходов, 45 залов, 25 провалов, 3 подземные реки и 3 озера. Наибольший зал имеет длину 5 км, ширину 90 м и высоту свода 40 м. Имеются многочисленные натечные образования – сталактиты и сталагмиты. Длина изученной части пещеры 225 км. Постоянная температура +12,6 °С.

Кунгурская пещера имеет около 60 гротов и более 30 озер. Натечные образования изо льда, так как температура в пещере немного ниже нуля. Длина посещаемой части, открытой для туристов, около 5 км.

Наиболее глубокие пещеры (где спелеологи достоверно достигли низшей точки) – Мерольда в Швейцарии (1800 м) и Воронья в Абхазии (2300 м).

Пещеры обладают постоянным микроклиматом. В их глубине температура и влажность не подвержены суточным колебаниям, невелики и сезонные колебания, а в большинстве крупных пещер они вообще отсутствуют. В преддверии пещеры (так называемая сумеречная зона) наблюдается некоторая циркуляция воздуха: если снаружи теплее, дует прохладный ветер из пещеры, если холоднее, холодный ветер дует в пещеру. В большинстве европейских пещер температура +8 ... +9 °С. Очень холодные (ниже 0 °С) и теплые (выше +15 °С) пещеры встречаются редко.

Постоянная температура воздуха в пещерах объясняется теплообменом между воздухом и горными породами. Так как поверхность стен, сводов и дна пещеры очень велика, а объем полостей сравнительно небольшой, то воздух в них всегда имеет температуру горной породы. А так как горные породы испытывают сезонные колебания лишь до глубины 20–40 м, а большинство пещер лежит глубже, то в них температура постоянна. Лишь в очень глубоких пещерах (глубже 1 км) на каждые 30–33 м глубины температура поднимается на 1 °С, так как ощущается влияние подземного тепла.

Высокая влажность в пещерах обеспечивается наличием водоносных горизонтов в стенах пещер, подземными реками, ручьями

и озерами. В таких пещерах влажность воздуха близка к 100 %, но встречаются, особенно в верхних горизонтах пещер, гроты с очень сухим воздухом.

Свет в пещеры, кроме сравнительно коротких сумеречных зон, не проникает. Только в сумеречной зоне встречаются растения. Но в условиях дефицита света их продуктивность низка, чаще всего они не цветут и не плодоносят. Грибы, напротив, встречаются часто и иногда растут большими массами на занесенной реками с поверхности гнилой древесине или на кучах помета гнездящихся в пещере птиц или летучих мышей.

Животные пещер (троглобионты, спелеобионты) насчитывают несколько сотен видов. Их можно разделить на использующих пещеры лишь как временные убежища (троглоксены) и на живущих в пещерах постоянно, не покидая их ни при каких обстоятельствах (собственно троглобионты) (рис. 97).

В Средней Азии в небольших пещерах предгорий спасаются от зноя джейраны, горные козлы и бараны, дикобразы. Пастухи днем часто загоняют сюда скот. В разных горных странах медведи (бурые, американские черные, гималайские) часто устраивают в пещерах берлоги для зимней спячки. Пещеры – излюбленные места для гнездовий многих колониальных птиц: голубей, ласточек, стрижей. В пещерах Юго-Восточной Азии гнездятся стрижи саланганы (*Collocalia sp.*), в Южной Америке – единственный растительноядный вид козодоев гуахаро. В пещерах Евразии часто гнездится сизый голубь (*Columba livia*). В пещерах часто находятся колонии летучих мышей очень многих видов. Так, в Бахарденской пещере находится одна из самых больших колоний летучих мышей на территории бывшего СССР широкоухого складчатогуба (*Tadarida teniotis*), а в США в Бракенской пещере (Техас) колония бразильских складчатогубов (*T. brasiliensis*) достигает 2 млн особей (только самки и только летом!)\*.

В связи с этим в таких пещерах постоянно обитают и паразиты – гамазовые и аргасовые клещи, птичьи клопы (*Cimex sp.*, *Oeciacus sp.*), некоторые блохи (*Ceratophyllus sp.*, *Vermipsylla sp.*) и пр.

---

\* Еще лет 50 назад их было до 20 млн.

Постоянные обитатели пещер – простейшие, коловратки, плоские черви, нематоды; из членистоногих – паукообразные, клещи, мокрицы, тараканы, сверчки и др. В водоемах обитают ракообразные – бокоплавы и веслоногие, брюхоногие моллюски. Пещерные формы обладают рядом сходных черт строения вне зависимости от их систематического положения. Многие из них не имеют кожной пигментации, глаза редуцированы или полностью отсутствуют. У насекомых развиваются очень длинные антенны, у паукообразных – длинные педипальпы или длинные передние ноги, служащие органами осязания. Часто из-за влажности воздуха, близкой к 100 %, сохраняется кожное дыхание.

Из позвоночных постоянно обитают в пещерах некоторые рыбы, амфибии и рептилии. Пещерные саламандры еще сохранили связь с поверхностью, посещают сумеречную зону, а ночью выходят наружу, а протей (*Proteus anguinus*) постоянно обитает в подземных водоемах, не имеет глаз, сохраняет во взрослом состоянии жабры, кожные покровы его чуть розоватые от просвечивающей крови. Рыбы подземных водоемов бесцветные и слепые. Птиц, постоянно обитающих в пещерах, нет, гнездящиеся в пещерах кормятся вне их. То же относится и к летучим мышам. Но к постоянному обитанию в пещерах приспособились некоторые крысы. В европейских пещерах водятся малоизученные «крысы с бакенбардами», а в Мамонтовой пещере – «голубые крысы» (вероятно, подвиды серых или черных крыс; может быть, особые виды). У них очень длинные усы и, хотя глаза есть, они ничего не видят.

Первым трофическим уровнем в пещерах служит, как и в почве, мертвая органика. Большинство пищевых цепей начинается с помета птиц или летучих мышей. Также существенное значение имеет ил подземных рек, многие из которых начинаются вне пещер и приносят его с поверхности. Потребители мертвой органики – бактерии, грибы, некоторые одноклеточные бесхлорофилльные водоросли. Ими питаются простейшие, мелкие членистоногие, нематоды. Следующий трофический уровень образуют крупные членистоногие, далее идут пещерные амфибии, рептилии и крысы (где они есть).

Гнездящиеся в пещерах птицы и летучие мыши, периодически использующие пещеры наземные млекопитающие не входят в состав биоты пещеры как консументы высших порядков, а лишь как регулярные или спорадические поставщики детрита. Видовое разнообразие населения пещер всегда невелико, зависит от размера пещеры, ее возраста и стабильности микроклимата. Многие пещерные организмы отличаются низким уровнем метаболизма – следствие недостаточного количества пищи. Пещерные рыбы, например, откладывают небольшое количество икринок, но они относительно крупные и богатые желтком. Плотность популяций чистых троглобионтов обычно низкая, исключение составляют лишь пещеры, имеющие большие колонии птиц или летучих мышей, где отлагаются большие массы помета.



## **ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ**

---

### **Водные экосистемы**

#### **ГЛАВА 1. Экологические особенности пресноводных экосистем. Водоемы и водотоки. Лентические (стоячие) водоемы. Озерные биоты. Различные типы озер, их сезонные режимы**

Пресноводные экосистемы подразделяются на две группы: стоячие, или лентические (*lentos* – спокойный); водоемы (озера, пруды, водохранилища) и проточные, или лотические (*lotus* – омываемый), водотоки (реки, ручьи, источники, каналы, арыки). Имеются и переходные формы (проточные озера, медленно текущие реки). Различные геологические процессы могут вызвать изменение типа водоема, тогда как биологические процессы часто стабилизируют или ослабляют процессы обмеления водоемов или речной эрозии. Деятельность человека приводит к усилению (ускорению) геологических процессов за счет биологических. Общая тенденция – озера заполняются твердым материалом (седиментация), а речные долины все глубже врезаются в земную поверхность и переносят продукты эрозии на большие расстояния (эрозионно-аккумулятивная деятельность). Из-за седиментации Боденское озеро, например, будет заболочено через 12,5 тыс. лет, а Женевское – через 45 тыс. лет.

По сравнению с сушей и морями (океанами) пресные воды занимают незначительную часть поверхности Земли, но их значение для природы и человека огромно. Наиболее значительные лимитирующие факторы для пресноводных экосистем – температура, прозрачность, наличие или отсутствие течения, концентрация кислорода и углекислого газа, концентрация солей и биогенных веществ, термодинамические свойства воды. Наиболее важные из них следующие.

1. Высокая удельная теплоемкость. Для нагревания 1 мл воды на 1°С (от +15 до +16 °С) нужна 1 кал (4,19 Дж) тепла. Выше теплоемкость только у аммиака.

2. Большая скрытая теплота плавления. Для превращения 1 г льда в воду при 0 °С нужно 80 кал (335,2 Дж).

3. Самая высокая для всех известных веществ скрытая теплота парообразования. При испарении 1 г воды при 100°С поглощается 536 кал (2245,8 Дж). Значительная часть солнечной радиации, поступающей на Землю, расходуется на испарение воды. Это тот самый поток энергии, который смягчает климат и делает возможным существование жизни во всем ее разнообразии.

4. Наибольшей плотности вода достигает не при температуре плавления, как большинство веществ, а при более высокой. Температура плавления воды 0 °С, а наибольшей плотности она достигает при +4° С. При температуре выше и ниже +4° С вода расширяется, а следовательно, становится легче. Это уникальное свойство воды защищает даже сравнительно неглубокие водоемы от промерзания до дна и делает возможной зимовку всех гидробионтов.

Температура воды колеблется в значительно меньших пределах, чем температура воздуха, но все же представляет собой важный лимитирующий фактор, так как гидробионты в большинстве своем stenothermy. Вследствие этого даже умеренное тепловое загрязнение воды может повлечь за собой далеко идущие последствия. Изменение температуры играет большую роль в циркуляции, стратификации и перемешивании воды в водоеме. Большие пресноводные водоемы заметно влияют на климат прилегающих участков суши.

Различные взвешенные частицы часто лимитируют проникновение в воду света, в связи с чем зона фотосинтеза повсюду в водной среде ограничена определенной глубиной. Мутность, особенно в том случае, когда она вызвана взвешенными частицами глины или ила, представляет собой серьезный лимитирующий фактор. Если же мутность обусловлена самими живыми организмами (увеличением количества одноклеточных существ в воде), то степень прозрачности становится показателем продуктивности. Прозрачность измеряется по диску Секи – белому фарфоровому диску диамет-

ром 20 см. Определяется глубина, на которой диск не виден – она соответствует глубине, до которой доходит 5 % света, падающего на поверхность воды. В большинстве пресноводных водоемов она колеблется от нескольких см до 2–4 м, а в отдельных случаях (Байкал) даже до 40 м.

Вода обладает довольно значительной плотностью, в 773,5 раза плотнее воздуха. Поэтому прямое действие течения становится очень важным лимитирующим фактором, особенно в проточных водоемах. Кроме того, течения в значительной мере определяют распространение мелких организмов и содержание необходимых для жизни растворенных в воде газов, солей и органических веществ.

Пресноводные водоемы, как правило, бедны растворенным кислородом. В 1 л дистиллированной воды при температуре 0 °С растворяется 11 см<sup>3</sup> кислорода, повышение температуры и концентрации растворенных веществ снижает его количество. В чистых холодных водоемах концентрация кислорода около 9–10 см<sup>3</sup>/л, в большинстве же водоемов не более 3–6 см<sup>3</sup>/л.

Концентрация нитратов и фосфатов представляют собой лимитирующий фактор во всех пресноводных экосистемах. Общее содержание солей в пресной воде не превышает 0,5 г/л (0,5 ‰). Вода с содержанием солей от 0,5 до 6,0 г/л называется минерализованной, от 6,1 до 15 – солоноватой, от 15,1 до 40 – соленой, свыше 40 – пересоленной, или рассолом.

Продуктивность пресноводных водоемов, по сравнению с экосистемами суши, невелика: от 0,1 до 1,5 тыс. т/км<sup>2</sup>, что сравнимо с продуктивностью пустынь и степей. Но продуктивность эта получается на очень небольшую исходную фитомассу: от 0,01 до 0,2 тыс. т/км<sup>2</sup>. Происходит это потому, что значительная часть фитомассы пресноводных водоемов составляют одноклеточные водоросли, размножающиеся с большой быстротой.

Так как пресные водоемы отделены друг от друга сушей или морем, то пресноводные организмы, не способные преодолевать такие преграды, в водоемах, разделенных всего несколькими километрами суши, могут быть представлены в одинаковых экологических нишах разными видами. В то же время икра рыб и амфибий часто переносится из водоема в водоем на лапках водоплавающих

птиц, а одноклеточные водоросли, простейшие, коловратки, низшие ракообразные, способные образовывать защитные структуры (цисты, споры), переносятся ветром с обсыхающих берегов водоемов на большие расстояния, и по крайней мере до уровня рода население водоемов этими таксонами в высокой степени однородно на больших территориях.

Для пресноводных организмов серьезная проблема – поддержание уровня осмотического давления. Концентрация солей в тканях и клетках у них выше, чем в окружающей воде (гипертоничные организмы). Значит, пресноводные обитатели или должны иметь непроницаемые покровы (хитин насекомых, чешуя рыб и рептилий), или иметь приспособления для удаления излишней воды (сократительные вакуоли у одноклеточных, почки у рыб и амфибий, мальпигиевы сосуды у насекомых, нефридии у червей). Трудностями осморегуляции объясняется тот факт, что большое число морских животных – целые классы и типы – оказались неспособны заселить пресные воды. Напротив, костистые рыбы, морские птицы и млекопитающие, жидкости тел которых содержат меньше солей, чем морская вода (гипотоничные организмы), благодаря совершенной системе осморегуляции (почки) смогли вторично заселить морскую среду.

Как и в любой экосистеме, пресноводные организмы представлены автотрофами и гетеротрофами, последние – консументами и редуцентами. По жизненным формам и занимаемым ими местообитаниям, пресноводные гидробионты делятся на следующие группы.

*Нектон.* Активно плавающие организмы: рыбы, амфибии, водные рептилии, крупные насекомые и т. п. (рис. 98).

*Бентос.* Растения (фитобентос), животные (зообентос) и микроорганизмы, прикрепленные к дну или ползающие по нему; организмы, живущие в толще донных осадков или на их поверхности. Зообентос по типу питания делится на фильтраторов, илоедов (грунтоедов), фитофагов и хищников (рис. 99).

*Перифитон.* Животные и растения, прикрепленные или цепляющиеся за подводные растения или какие-либо предметы, возвышающиеся над дном.

*Планктон* – пассивно плавающие или парящие в воде организмы, перемещающиеся главным образом с помощью течений. Делятся на фитопланктон и зоопланктон. Хотя некоторые представители зоопланктона способны активно плавать, в целом планктон не способен перемещаться против сколько-нибудь заметного течения (рис. 100).

*Нейстон* – организмы, держащиеся на поверхности воды, используя пленку поверхностного натяжения (рис. 100).

В пресноводной среде главными продуцентами оказываются водоросли, за ними следуют водные цветковые растения. За исключением рдестов (*Potamogeton sp.*) и рясок (*Lemna sp.*), большая часть водных растений относится к семействам, которые представлены в основном наземными формами.

Из консументов большую часть биомассы пресноводных экосистем составляют моллюски, водные насекомые, ракообразные и рыбы. Черви, коловратки и простейшие имеют существенную биомассу не во всех экосистемах.

Из редуцентов примерно равная роль принадлежит бактериям и грибам. Они наиболее многочисленны в водах, где имеется большое количество органического детрита как естественного, так и искусственного происхождения. В незагрязненных водах их меньше.

В лентических экосистемах (водоемах) выделяется по глубине три зоны: литоральная, лимническая и профундальная (рис. 101, а).

*Литоральная зона* (*litoralis* – прибрежный) – мелководные прибрежные участки, в которых солнечный свет проникает до дна. Для этой зоны характерны высшие растения, укоренившиеся в дне водоемов (в искусственных рыбохозяйственных водоемах они отсутствуют). Мелкие водоемы, просвеченные солнцем до дна на всей площади, состоят, собственно, из одной литорали.

*Лимническая зона* (*lymnos* – озеро) – толща воды, пронизанная светом, над такими участками дна, куда свет не проникает. В мелководных водоемах отсутствует.

*Профундальная зона* (*prophundus* – бездна) дно и толща воды над ним, куда не проникает солнечный свет. В мелководных водоемах отсутствует.

В литоральной зоне существует два типа продуцентов. Это укорененные в дне (преимущественно цветковые) и плавающие (преимущественно водоросли) растения. Обычно в водоемах, содержащих избыточное количество биогенов, наблюдается так называемое цветение нитчатых водорослей. Огромные их массы с запутавшимися в них пузырьками кислорода всплывают на поверхность. Здесь большая часть образовавшегося при фотосинтезе кислорода уходит в атмосферу. При разложении погибших водорослей также расходуется кислород. А поскольку цветение бывает, как правило, в конце лета, теплая вода не дает большому количеству кислорода раствориться в ней. Удлинившиеся ночи способствуют уменьшению времени фотосинтеза (дыхание же и гниение идут круглые сутки). Все это приводит к сильнейшему дефициту кислорода в воде, что может вызвать даже гибель многих оксифильных гидробионтов («летний замор»).

Обычно укорененные водные растения образуют на литорали три концентрические зоны, одна экологическая группа растений сменяет другую по мере нарастания глубины (рис. 101, б).

*Зона надводной вегетации.* Укорененные на дне растения, основные фотосинтезирующие поверхности которых (листья, стебли) находятся над водой. Следовательно, они используют углекислый газ атмосферы, солнечный свет для них водой не ослабляется; напротив, «нижний свет» (блики света, отраженные от поверхности воды) дополнительно улавливается нижними поверхностями листьев. Воду и биогенные элементы они получают из водоема. Многие из этих растений обладают длинными корнями и могут «выкачивать» биогены из глубины анаэробных осадков, возвращая их в активный круговорот. К растениям этой зоны в водоемах умеренного климата относятся сусак (*Butomus umbellaris*), рогоз (*Typha sp.*), камыш (*Scirpus sp.*), тростник, стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), частуха (*Alisma sp.*), ежеголовка (*Sparganium sp.*), ситник (*Juncus sp.*) и многие другие. Они образуют ассоциацию, соприкасающуюся с ассоциациями растений сырых берегов (осоки) и образуют важное связующее звено между водными и наземными экосистемами. Здесь находят пищу и убежища амфибионтные организмы (лягушки, ондатры, многие насекомые, некоторые птицы и др.).

*Зона укорененных на дне растений с плавающими листьями.* Типичные представители – кувшинки (*Nymphaea sp.*) и кубышки (*Nuphar sp.*). Эта зона в экологическом отношении сходна с предыдущей, но горизонтально расположенные листья могут в значительной степени препятствовать проникновению света в воду. На нижних поверхностях листьев часто отдыхают, а также откладывают яйца водные насекомые и брюхоногие моллюски. По верхним поверхностям могут передвигаться насекомые, мелкие земноводные и птицы, а листья тропических кувшинок выдерживают и более крупных животных (у амазонской *Victoria regia* «грузоподъемность» листа до 20 кг).

*Зона подводной вегетации.* Укорененные в дне или иным способом укрепленные растения и неукорененные, полностью или почти полностью находящиеся под водой. Листья тесьмовидные, нитевидные или сильно рассеченные, хорошо приспособленные к газообмену и минеральному обмену в водной среде. Наиболее характерны рдесты, этот род насчитывает более 70 видов, все обитают в водоемах умеренной зоны по всему миру. Есть и другие роды этого семейства, тоже водные. Растут здесь также телорез (*Stratiotes aloides*), уруть (*Myriophyllum sp.*), элодея (*Elodea canadensis*), валлиснерия (*Vallisneria spiralis*) и др. К этой же экологической группе относятся харовые водоросли (*Chara sp.* и др.), прикрепленные ко дну и образующие жизненные формы, напоминающие по внешнему виду высшие водные растения. Они обычно находятся у нижней границы литорали.

Лишенные корней плавающие продуценты представлены многочисленными группами водорослей. Многие виды, образующие планктон, встречаются и в литорали, и в лимнической зоне; другие, образующие перифитон, – только в литорали. Наиболее многочисленны зеленые водоросли – одноклеточные (*Chlamydomonas sp.* и др.), колониальные (*Volvox sp.* и др.) и нитчатые (*Spirogyra sp.* и др.), диатомовые (*Navicula sp.* и др.), синезеленые (*Oscillatoria sp.* и др.). Последние способны быстро образовывать необычайно большую биомассу в загрязненных водоемах. Некоторые их виды способны усваивать атмосферный азот. Выделяемые ими метаболиты и продукты распада погибших клеток часто токсичны, имеют

неприятный запах, поэтому редко поедаются водными животными. Учитывая особенности температурного и кислородного режима водоемов в конце лета, сине-зеленые водоросли часто являются причиной летних заморов. К фитопланктону относятся также жгутиковые: перидинеи (*Peridinium sp.* и др.) и эвгленовые (*Euglena sp.* и др.), имеющие признаки как растений, так и животных, и др. Из высших растений к этой группе примыкают некоторые рдесты и ряски.

Характерной чертой фитопланктона в водоемах умеренного пояса является заметная сезонная изменчивость видового состава и плотности популяций. Весеннее цветение обычно связано с диатомовыми водорослями. Зимой при низкой температуре и малой освещенности подо льдом фотосинтез идет медленно и образующиеся биогенные вещества не используются и накапливаются в воде. Весной это вызывает быстрое размножение фитопланктона, но, когда биогенные вещества использованы, цветение прекращается. Накопившиеся в течение лета биогены вызывают осеннее цветение, которое обуславливают в основном сине-зеленые водоросли, способные к фиксации азота. Поэтому уменьшение количества биогенов не так сильно лимитирует их развитие, и цветение прекращается лишь с понижением температуры водоема осенью. Нитчатые и сине-зеленые водоросли часто образуют перифитон на высших растениях и на харовых водорослях, причем бывают специфические связи определенных видов хозяев и видов перифитона, мутуалистические отношения между ними.

Зоопланктон представлен простейшими, в первую очередь различными инфузориями и жгутиковыми; низшими ракообразными: ветвистоусыми, веслоногими, раковинными; коловратками и др. Литоральный планктон богаче видами, в нем чаще встречаются более тяжелые и менее плавучие ракообразные, в лимническом видов меньше, но численность их может быть очень велика. Лимнические виды отличаются повышенной плавучестью, у них более легкие панцири, более длинные антенны и т. п. Характерны вертикальные суточные миграции. У веслоногих и ветвистоусых рачков развиваются параллельные приспособления для быстрого размножения. Ветвистоусые дают много партеногенетических поколений и не имеют ли-



чиночной стадии. У веслоногих самки имеют после одной копуляции запас спермы и производят несколько поколений личинок.

Консументы, населяющие литоральную зону, более разнообразны, нежели в других зонах. У некоторых животных, особенно перифитонных, наблюдается такая же зональность, как и у растений, на которых они обитают, но многие виды встречаются в пределах литорали почти повсеместно. В целом, распределение растений имеет горизонтальную зональность, а животных – вертикальную. Перифитонные формы – мелкие брюхоногие моллюски, нимфы стрекоз, коловратки, плоские черви, пресноводные мшанки (*Fredericella sp.*, *Cristatella sp.* и др.), гидры (*Hydra vulgaris* и др.), личинки водных насекомых – сидят на стеблях и листьях крупных растений или прикрепляются к ним. Моллюски питаются самими растениями или их перифитоном, нимфы стрекоз и некоторые другие – хищники, остальные в массе детритоядные.

В иле обитает большое количество редуцентов, первичных и вторичных консументов. Это нимфы некоторых стрекоз и подеенок, равноногие раки (водяной ослик, *Asellus aquaticus* и др.), двусторчатые моллюски, кольчатые и круглые черви, личинки комаров-звонцов (*Chironomus plumosus*, мотыль) и др.

Нектон литоральной зоны часто многочисленен и богат видами – это личинки и имаго водяных жуков (*Dytiscus sp.*, *Hydrophilus sp.* и др.), водяных клопов (*Notonecta sp.*, *Coryxa sp.* и др.), большинство из них хищники. Почти исключительно в литоральной зоне встречаются амфибионтные позвоночные – лягушки, тритоны, черепахи, водяные змеи, ондатры, водяные полевки и пр. Головастики лягушек и жаб – важные первичные консументы, взрослые особи – на один или два трофических уровня выше. Видовое разнообразие амфибий и рептилий и их численность нарастают по направлению к экватору. Много в литоральной зоне и рыб. Почти не покидают литоральную зону растительноядные рыбы (например, белый амур) и те хищники, которые подстерегают добычу в зарослях водной растительности (щука). Лимнический нектон состоит в основном из рыб, чисто лимнические планктоноядные рыбы бывают только в крупных озерах; многие хищники перемещаются из литоральной зоны в лимническую и обратно.

Литоральный нейстон представлен жучками вертячками (*Gyrinus natator* и др.), клопами водомерками (*Gerris lacustris* и др.), личинками комаров, простейшими.

Наконец, среди частиц песка у уреза воды существует микроскопическое сообщество – псаммолитораль: некоторые виды простейших, одноклеточных водорослей, тихоходки, нематоды и некоторые другие.

Профундальная зона имеется только в глубоких водоемах. Свет в нее не проникает, поэтому там нет своих продуцентов, за исключением хемотрофных бактерий, но их биомасса невелика и обеспечить все профундальное сообщество не может. Обитатели профундали довольствуются пищей, попадающей сюда из лимнической и литоральной зон. Именно в профундальной зоне накапливается основная масса биогенных веществ, которые потом вертикальными течениями выносятся в верхние зоны. Сообщество профундальной зоны маловидовое. Много бактерий и грибов, особенно на поверхности раздела вода – ил, где происходит накопление органических веществ. Консументы – личинки комаров-звонцов, прозрачные личинки комара коретры (*Coretra sp.*), кольчатые черви наидиды (*Naidia sp.* и др.), трубочники (*Tubifera sp.*), мелкие двустворчатые моллюски шаровки (*Sphaerium sp.*) и др. Кроме коретры, все это бентосные формы, коретра же совершает миграции и днем обитает в планктоне, а ночью опускается вниз. В отличие от личинок большинства комаров, личинки коретры хищники.

Лентические экосистемы отличаются определенной стратификацией, меняющейся по сезонам (рис. 102). Летом поверхность воды нагревается сильнее, чем придонные слои, поэтому циркуляция происходит только в поверхностном слое. С более холодной глубинной водой смешивания не происходит, так как вода различной температуры имеет и различную вязкость. Верхняя зона с хорошо перемешанной теплой водой именуется эпилимнион, нижняя с холодной водой – гиполимнион. Между ними находится тонкий промежуточный слой, в котором происходит резкий температурный скачок (иногда на 10 °С и более) – термоклина. Если она расположена ниже глубины проникновения света, то в гиполимнионе резко падает количество кислорода (фотосинтеза нет, а перемешивание с верхними слоями отсутствует).

С наступлением осени вода в эпилимнионе охлаждается и сравнивается по температуре с гиполимнионом. Термоклина исчезает. Теперь циркуляция идет по всей толще воды и кислород снова поступает в глубину. Когда поверхностный слой воды охлаждается до  $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , вода достигает наибольшей плотности и «тонет» (опускается на дно). Она наиболее богата кислородом, поэтому озеро как бы делает глубокий вдох. Вся вода в водоеме имеет одинаковую температуру и равномерно насыщена кислородом. Стратификации нет. После замерзания водоема возникает зимняя стратификация, она не так выражена, как летняя: подо льдом температура воды близка к  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , далее постепенно повышается, пока не достигает  $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , и такая температура – до самого дна. Весной лед тает, поверхностные слои нагреваются до  $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$  и поверхностная вода, обогащенная кислородом, снова опускается на дно – озеро делает второй «глубокий вдох», оно снова имеет по всей толще единую температуру и равномерное насыщение кислородом, стратификации снова нет. Такова классическая схема сезонных изменений в большинстве озер умеренной зоны, которые называются димиктическими (дважды перемешанные).

Бывают и отступления от данной схемы. В озерах с очень прозрачной водой свет проникает ниже термоклины, и в гиполимнионе тоже идет фотосинтез, и там может быть высокое насыщение кислородом, так как в холодной воде кислород лучше растворяется.

В полярных областях находятся холодные мономиктические озера. Вода в них только летом нагревается до температуры  $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$  и бывает лишь одно перемешивание воды – летнее.

Теплые мономиктические озера встречаются в субтропиках и на юге умеренного пояса. Они не замерзают, и температура порядка  $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$  бывает только зимой, тогда и происходит перемешивание.

Полимиктические озера – высокогорные озера тропиков. Днем вода в них сильно нагревается, а ночью сильно остывает. Практически каждые сутки идет перемешивание.

Олигомиктические – тропические равнинные озера, они имеют более-менее постоянную температуру в течение всего года и почти не перемешиваются.

В большинстве озер происходит олиготрофно-эвтрофная сукцессия. Олиготрофные озера глубокие, отличаются холодной водой

с высоким содержанием кислорода, имеют обширную лимническую зону с невысокой плотностью планктона, невысокую продуктивность, скудную литоральную биоту. Вследствие низкой продуктивности в гипolimнионе не бывает дефицита кислорода. Поэтому здесь обитают стенотермные криофильные виды, как поверхностные, так и придонные. Озера эти молоды в геологическом отношении и мало изменились со времени своего возникновения. Примеры – Телецкое озеро и ряд других горных озер Алтая (рис. 103).

Эвтрофные озера мельче, а продуктивность их выше. Вода более теплая, кислорода меньше, чем в олиготрофных озерах, но достаточно для развития разнообразных гидробионтов. Литоральная биота богатая, плотность планктона высокая, периодически наблюдается его «цветение». Высокое содержание в воде биогенов приводит к резкой стратификации летом и к дефициту кислорода в гипolimнионе. Последний находится на небольшой глубине, так как вода таких озер малопрозрачная. Олиготрофные озера в процессе сукцессии превращаются в эвтрофные, причем этот процесс может быть ускорен деятельностью человека, приводящей к загрязнению озера биогенами (прежде всего азотными и фосфорными соединениями). Пример – большинство бессточных озер Западной Сибири (рис. 104). Промежуточный тип между олиготрофными и эвтрофными озерами – мезотрофные.

Кроме вышеописанных, выделяется еще несколько типов озер, не основанных на особенностях циркуляции воды.

Дистрофные озера. Содержат много солей железа и гуминовых кислот, поэтому вода в них имеет низкие значения pH (до 3,5). Типичные представители этого типа – озера среди торфяных болот. Биота очень бедна – сине-зеленые водоросли, некоторые простейшие, коловратки. Вода на вид темная и прозрачная, на дне растительности нет. К дистрофным относятся также сильно насыщенные сернистыми соединениями озера вблизи потухших и действующих вулканов (рис. 105).

Глубокие древние озера с эндемичной биотой. Известнейшее озеро этого типа – Байкал. Существует более 25 млн лет, площадь 31,5 тыс. км<sup>2</sup>, глубина 1620 м. 710 видов животных, в том числе 53 вида моллюсков, 210 видов простейших. Из 291 вида обитаю-

щих в Байкале рачков-бокоплавов 285 эндемиков (98 %), общий эндемизм беспозвоночных 93 %. Из 36 видов рыб 33 эндемика (81 %), из 773 видов растений эндемиков 64 % и т. д. В зарубежной экологической литературе Байкал очень метко назван «пресноводной Австралией». К этому же типу относится оз. Танганьика, площадь 34 тыс. км<sup>2</sup>, глубина 1435 м, 402 вида животных, в том числе 146 видов рыб, эндемиков среди них 73 %; брюхоногих моллюсков 84 вида, все эндемики. Можно назвать еще озера: Маркаколь в Восточном Казахстане, Йелоустон в США, Ньяса в Африке и ряд других.

Соленые озера пустынь и полупустынь. Испарение превышает осадки, а стока нет. Сообщества очень бедны видами, но число особей может быть огромно. Характерны синезеленые водоросли, некоторые простейшие, низшие раки *Artemia sp.*, личинки некоторых двукрылых. Характерные представители – Большое Соленое озеро в США, Мертвое море в Палестине, соленые озера в низовьях Волги Эльтон и Баскунчак (основная соль – хлористый натрий), Накуру в Африке (основная соль – гидрокарбонат натрия). Концентрация солей от 100 до 300 ‰.

Вулканические озера – кислые и щелочные озера в районах высокой активности вулканической деятельности. Вода поступает из глубоких слоев земной коры, высокой температуры (до +80 ... +95 °С). Биота из термостойких бактерий и сине-зеленых водорослей. Озера в горах Филиппинских островов, Японии, на Камчатке и в некоторых других местах.

Меромиктические озера. Постоянная стратификация, вызванная разной соленостью в разных слоях. Каждый слой имеет свою специфическую биоту из стеногалинных организмов. Пример – озеро Могильное на острове Кильдин в Баренцевом море. Площадь его 12,1 га, глубина 16 м. Бывший морской залив, отсеченный от моря ледниковой мореной. На дне нежилой слой воды, пропитанный сероводородом, отделен от остального озера слоем с пурпурными серобактериями, защищающими от сероводорода верхние слои воды. Далее слой воды соленостью около 30 ‰, затем слой солоноватой воды и сверху – пресная вода. В озере ощущаются приливы и отливы, но с запозданием на 3 часа против приливов в море.

В соленой воде – типичные обитатели Баренцева моря – водоросли, рыбы, моллюски, иглокожие, но меньших размеров, чем морские, в пресноводном слое – типичные для этой территории сиговые рыбы и другие пресноводные организмы. Температура воды в озере почти круглый год около  $+7\text{ }^{\circ}\text{C}$  (рис. 106). К этому же типу озер относится озеро Фундудзи в Африке и некоторые другие.

Другая классификация пресноводных озер умеренного климата, учитывающая характер населения рыб, была предложена М. П. Сомовым (1920). В настоящее время в результате антропоического воздействия характеристики указанных водоемов сильно изменились, и данная классификация носит в основном исторический характер (см. приложение 2).

## **ГЛАВА 2. Лотические (текучие) экосистемы (водотоки). Экологическая роль течений. Распределение живых организмов в реках. Особенности природопользования в пресноводных водоемах и водотоках**

Лотические сообщества отличаются от лентических тем, что в них наличествует течение, более равномерное распределение кислорода (отсутствует стратификация) и более интенсивный обмен с прилегающими сухопутными экосистемами.

Течения могут иметь разную скорость в разных частях одной и той же реки. В больших реках течение может стать в низовьях столь медленным, что возникают условия лентических экосистем. В то же время в озерах, у скалистых берегов могут возникать волны, создающие течение более быстрые, чем в некоторых реках. Поэтому животных стоячих вод можно обнаружить в речных заводях, а текучих вод – в прибойной зоне озер.

Скорость течения зависит от крутизны наклона поверхности, неровностей дна, глубины и ширины русла реки. На любом участке реки существует «микростратификация» течений. Она может быть разным на разных глубинах, над ровным дном и под камнями, в расщелинах и т. п. Крутизну наклона измеряют в м/км. Распространение многих речных животных сильно зависит от крутиз-

ны наклона. Так, черный малоротый окунь (*Micropterus dolomieu*) в реке Огайо, США, встречается на участках с крутизной наклона от 1,5 до 4 м/км, и его почти нет на участках с крутизной наклона менее 0,5 м/км и более 5 м/км.

Глубина и площадь поперечного сечения реки намного меньше, чем у озера. Длина береговой линии, на которой происходит контакт водных экосистем с сухопутными, у реки больше, чем у озера. Для сравнения представим длину береговой линии Волги со всеми ее притоками и притоками притоков с длиной береговой линии Каспийского моря (рис. 107). Поэтому поверхность контакта воды с суши в реке относительно больше, чем у озера с таким же объемом воды. Хотя в реках есть свои продуценты (цветковые макрофиты на мелководьях у берега, прикрепленные нитчатые зеленые водоросли, обрастающие диатомовые водоросли, водяные мхи и др.), но этого обычно недостаточно для поддержания большого числа обитающих здесь консументов. Фактически большинство рек зависит от участков суши по берегам и от озер, от которых они получают значительную часть своих энергетических ресурсов.

Многие первичные консументы рек питаются детритом, но значительная часть детрита и минеральных солей попадает в реки, смываясь с берегов дождевой и снеговой водой, падая в реку в виде листового опада, или приносится ветром в виде пыли. Часто большое значение имеют планктон и детрит, попадающие в реку из стоячих водоемов. Так, Темза почти половину детрита получает из стоков и с палыми листьями, а в мелких реках и ручьях эта величина возрастает до 60–70 %. С другой стороны, реки переносят часть биогенов в наземные экосистемы: личинки многих насекомых развиваются в воде, а взрослые ее покидают, многие наземные хищники питаются рыбой и другими водными организмами и т. п.

Таким образом, реки представляют собой открытые экосистемы, находящиеся в постоянном обмене с сухопутными и лентическими экосистемами. Процессы такого рода имеют место и в озерах, но из-за сравнительно короткой, по сравнению с реками, длиной береговой линии они там менее значимы, и, например, большинство озер образуют более 80 % детрита за счет внутренних процессов.

В естественных условиях содержание кислорода в реке может считаться практически постоянным. Благодаря небольшой по сравнению с озерами глубине, значительной поверхности контакта с воздухом и постоянному движению воды, часто со значительной турбулентностью, реки и ручьи, даже при отсутствии собственных зеленых растений, обильно снабжаются кислородом из воздуха. Поэтому речные животные оксифильны и стенооксидны, с малой толерантностью к недостатку кислорода, а речные сообщества очень чувствительны к любым загрязнениям, которые уменьшают содержание кислорода.

Отличие от озер, где значения рН воды могут заметно отличаться как в кислую, так и в щелочную стороны, в реках рН воды обычно близки к нейтральному значению (6–8). Но так называемые «черные реки», протекающие по территории дождевых тропических лесов, имеют рН-5,0–3,9; а в реке Риу-Негру (притоке Амазонки) есть места, где рН-3,6 (кислотность столового уксуса). Эти реки несут большое количество частиц ила, поэтому прозрачность минимальная: свет проникает не более чем на 1,5 м, причем на глубине 50 см сохраняется лишь 15 % света, падающего на поверхность, на глубине 1 м – 3 %. В их воде много гуминовых кислот, но очень мало кальция и магния; нет высших растений и многоклеточных водорослей, крайне мало фитопланктона, мало и водных животных. По существу, эти реки являются аналогами дистрофных озер.

Реки имеют в основном два типа сообществ. Первое из них – перекаты, или быстрины (рис. 108). Это мелководные участки с быстрым течением. Дно здесь свободно от ила и обломочного материала, поверхность его твердая, каменистая. Обитатели быстро текущих вод именуется реофилами (*rhea* – текучий). Здесь встречаются специализированные формы бентоса, прочно прикрепленные к субстрату или крепко держащиеся за него, а также некоторые быстроплавающие рыбы (форель, хариус, голец, некоторые окуневые и пр.). Плесы, или заводи – глубоководные участки с медленным течением, в результате которого ил и обломочный материал оседает на дно, образуя мягкий субстрат (рис. 109). Эта зона неблагоприятна для обитающих на поверхности дна форм бентоса, но здесь много роющих и илоядных форм, помимо бентоса и нек-



тона здесь при очень медленном течении появляется и планктон. По мере приближения потока к нижнему уровню разница между условиями на перекатах и плесах уменьшается пока не сформируются условия, характерные для русла большой реки. Биота русла отличается очень скученным распределением популяций, так как твердые субстраты здесь часто отсутствуют.

Течение – главный лимитирующий фактор на перекатах, но твердое каменистое дно служит удобной поверхностью для прикрепления разнообразных животных и растений. На мягком подвижном дне заводей мелкие организмы бентоса практически не подвержены влиянию течения. Видовой состав сообществ этих двух типов лотических экосистем отличен друг от друга. В то же время видовой состав населения заводей может быть близким к таковому лентических водоемов. Так, жуки вертячки так же обычны на поверхностях заводей, как и в литоральных озерах. Солнечная рыба (*Lepomis gibbosus*), из ушастых окуней, завезенная в Европу как декоративная из прудов, где ее разводили, проникла в реки бассейна Дуная и распространилась по заводям вплоть до устья.

Песок и ил представляют собой наименее благоприятный тип дна. Здесь самые бедные и в количественном, и в качественном отношении фауна и флора. Глинистое дно более благоприятно, чем песчаное. Но наиболее разнообразно население галечникового или скального дна. Наибольшая плотность популяций не зарывающихся в грунт донных беспозвоночных приурочена к быстринам, а речного nekтона и роющих обитателей дна – к заводям. Многие рыбы находят убежище в заводях, а питаются в нижних участках перекатов, связывая эти два типа сообществ.

Речной планктон развит слабее, чем озерный, так как он сносится течением и накапливается лишь в наиболее медленно текущих частях заводей. Здесь его запас может быть существенным. Часто планктон сносится в реку по ее притокам из озер, из которых вытекают эти притоки. В медленно текущих больших реках планктон размножается и может иметь ощутимое значение в питании речных животных. Так, обитающий в Миссисипи и ее крупных притоках веслонос, из костнохрящевых рыб, питается исключительно зоопланктоном, достигая длины двух и более метров и массы более 70 кг.

Одними из самых важных адаптаций речных организмов являются адаптации к быстрому течению. Их довольно много (рис. 110, 111).

1. Постоянное прикрепление к твердому субстрату – камням, утонувшим бревнам, подводным частям искусственных сооружений. Это нитчатые зеленые водоросли, водяные мхи, их перифитон, диатомовые водоросли, покрывающие поверхности камней. Из животных это пресноводные губки (*Spongilla sp.* и др.), гидры, личинки некоторых ручейников, прикрепляющие свои «домики» к камням (*Stenophylax stellatus* и др.) или не делающие «домиков» и прикрепляющиеся к камням паутиной нитью (*Rhyacophila nudila* и др.), и т. п.

2. Крючки и присоски. Их имеют личинки многих мошек, других двукрылых, некоторых ручейников. У некоторых видов мошек, кроме крючков и присосок, есть еще выпускаемая особыми железами паутиная нить. Если присоску течение оторвет от опоры, личинка на нити возвращается на прежнее место.

3. Клейкие поверхности. Брюхоногие моллюски и плоские черви. У брюхоногих моллюсков к клейкой поверхности присоединяется способность, крепко прижимая к субстрату края ноги, образовывать под ее центром вакуумную полость, из-за чего наружное давление воды прочно прижимает моллюска к субстрату.

4. Уплощенное тело. Помогает находить убежище в щелях между камнями, держаться непосредственно у поверхности дна, прижимаясь к нему. Нимфы поденок и веснянок из быстрых рек более плоские, чем у близких видов из медленных рек и озер. Из рыб к этой группе относятся бычки подкаменщики (*Gottus sp.*) и некоторые другие. Уплощенное тело сочетается обычно с положительным тигмотаксисом – стремлением прижаться к твердой поверхности субстрата или находящихся на нем предметов (камни, веточки и пр.). Он хорошо выражен также у некоторых пресноводных плоских червей.

5. Обтекаемое тело, мощная мускулатура. Быстроплавающие рыбы, держащиеся на перекатах и как бы «стоящие» в струях быстрого течения за счет интенсивной работы хвостового плавника. Причем, если впереди окажется добыча – насекомое, мелкая рыба (а иногда это блесна или «мушка» рыболова), следует стремитель-

ный бросок вперед с такой силой, будто бы рыба находится в стоячей воде. С этой адаптацией тесно связана следующая.

6. Положительный реотаксис. Неизменная ориентировка тела против течения. Если это животные, способные плавать, они постоянно плывут против течения. Это врожденный тип поведения речных животных. Напротив, озерные животные, попадая в поток воды, просто дрейфуют по течению, не предпринимая никаких попыток ориентироваться и плыть против течения.

Приспособления к жизни в текучих водах могут возникать двумя путями. Во-первых, специализированные структуры и физиологические реакции возникают у далеких друг от друга таксонов, которые ранее не были приспособлены к жизни в водотоках в процессе естественного отбора. Примером этому служит филогенетическое развитие морфологических и поведенческих приспособлений (у личинок двукрылых есть все переходы от простых складок кутикулы до сложных присосок). Второй путь – использование преадаптивных признаков. У всех брюхоногих моллюсков клейкая поверхность ноги независимо от того, где они обитают. Попадая в проточную воду, они получают из-за этого преимущество (принцип «использования преимуществ» Тиннемана).

Еще одно важное отличие лотических сообществ от лентических – в первых продольная зональность, во вторых – круговая. В верховьях рек зональность выражена более резко – здесь больше крутизна наклона, чаще меняется объем потока и химический состав воды. Изменение этих свойств на протяжении первых 1,5 км течения реки часто выражены более резко, чем на 80–100 км у устья. Эта смена не представляет собой однородного непрерывного процесса, так как многие виды встречаются по всему течению реки. Специфические условия повторяются через определенные интервалы (смена перекаатов и плесов в зависимости от уклона речного дна, его изменений, наличия преград и т. п.).

Особый тип лотических сообществ – источники. По сравнению с реками их отличает постоянством химического состава, скорости течения и температуры воды. Вода, свойства которой изменились под влиянием фотосинтеза и дыхания водных организмов, уносится и заменяется новой с прежними свойствами. Сукцессии

отсутствуют. Источники являются, таким образом, некими природными хемотатами.

Виды источников разнообразны. Все их можно разделить на три основных типа.

1. Горячие источники. Обычно высокая минерализация воды, температура часто повышена, вплоть до пределов верхних границ жизни. Обитают лишь некоторые бактерии (анаэробные и аэробные) и синезеленые водоросли.

2. Большие источники с жесткой водой, с температурой, характерной для средних температур водоемов данного региона.

3. Мелкие источники с мягкой водой, вода в них холоднее, чем вода в открытых водоемах данного региона. Из-за небольших размеров полностью зависят от поступления органики с суши.

Постоянная температура источников позволяет жить в них организмам, которые нигде более в данном регионе не встречаются. Так, некоторые северные водные насекомые в Центральной Европе встречаются в воде очень холодных источников, в то же время в теплых источниках Исландии живут теплолюбивые насекомые, типичные для Южной Европы.

Характер природопользования в пресноводных водоемах с самых ранних этапов истории человечества заключался в рыбной ловле и в использовании рек как естественных путей сообщения. Сначала это был сплав по течению на подручных средствах, затем появляются лодки, сначала долбленные, затем с надстроеными досками бортами, и наконец наборные – с каркасом и обшивкой. В отличие от морей и крупных озер, парус на реках использовался значительно реже. Но реки в то же время являлись и преградами для путей по суше, поэтому издавна имело большое значение строительство мостов.

Позднее в аридных и полуаридных зонах добавилось использование воды на орошение. Затем на быстротекущих реках стали устанавливать плотины для водяных колес различного предназначения, первоначально для водяных мельниц, а к середине XVII века в Европе (включая Россию) были ткацкие фабрики, кузнечные молоты, мехи для нагнетания воздуха в плавильные печи и многие другие устройства, работающие от водяных колес. В XIX–XX веках зна-

чительное количество пресной воды стало уходить на различные производственные процессы, даже очень крупные реки перегораживали плотинами ГЭС, и большинство рек в густо населенных регионах стали использовать для поглощения стоков промышленных и коммунальных вод, причем часто без очистки или с недостаточной очисткой. Первые крупные очистные сооружения были построены в 1870-х гг. в Лондоне, а в России в 1890-х гг. в Санкт-Петербурге.

Первоначально судоходство на реках использовало только силу течения реки и усилия гребцов. Но довольно быстро стали появляться суда, буксируемые против течения людьми (в России их называли бурлаками), идущими вдоль берега по специальной дорожке («бечевнику»). Если в России такой способ перевозки грузов сохранялся вплоть до начала XX века, наряду с буксирными пароходами, то во многих европейских странах, особенно в Голландии, уже в XVI–XVII веках **баржи тянули лошади, а бечевники мостились камнем.**

Именно на реках впервые стали использовать пароходы, в то время как в морях еще долгое время безраздельно господствовали парусники. Первая линия регулярного пароходного судоходства компании Р. Фултона появилась в США в 1807 г (Нью-Йорк – Олбани, 150 амеиканских миль, или 241 км). В то же время первая железная дорога (Дарлингтон – Стоктон, 56 км) с регулярным движением поездов появилась в Англии только в 1825 г. Первый американский регулярный речной пароход «Клермонт» имел водоизмещение 150 т, длину 43 м и машину мощностью 20 л. с. Он брал на борт 78 пассажиров, в том числе 62 на спальные места. В первый же год он принес прибыль в \$16 тыс. В 1816 г. компания Р. Фултона имела уже 16 пароходов, в том числе один («Коннектикут») с мощностью машины в 60 л. с. и тоннажем в 500 т. В 1840 г. только на Миссисипи и ее притоках работало свыше тысячи пароходов. Из европейских стран интенсивно развивалось пароходство в России на Волге, в Австро-Венгрии на Дунае, во Франции на Сене и Луаре.

Первые пароходы перевозили и пассажиров, и грузы, но довольно скоро грузовые суда выделились и стали специализироваться (буксиры, суда для перевозки сыпучих грузов, контейнеров, нефтеналивные и пр.)

В дальнейшем, вплоть до наших дней, резко возрастали интенсивность судоходства, распространение его на все новые реки, объемы грузовых и пассажирских перевозок. Повсеместное распространение судов с механическими двигателями, сначала пароходов, затем теплоходов, турбоэлектроходов, судов на подводных крыльях и с водометными движителями, усиливало загрязнение рек и озер.

Все это, в свою очередь, вызвало уменьшение рыбных запасов и снижение интенсивности речного и озерного рыболовства. Особенно сильно падает добыча ценных видов рыб – осетровых, лососевых, сиговых. В 1880 г. в низовьях Рейна добывали 70 тыс. штук семги ежегодно, причем попадались особи длиной 1,5 м и весом до 40 кг. Сейчас семга там не промышляется. В конце XIX века на Аляске тихоокеанских лососей (кету, нерку, горбушу) вылавливали в год на \$7,5 млн (кстати, Россия продала Аляску США за \$7,2 млн!). Еще в 1952 г. в Абердине, Шотландия, вылавливали в год до 10 тыс. лососей, сейчас вылов сильно сократился\*.

В озерах Мичиган и Гурон до 1955 г. основной промысловой рыбой был местный вид сига (*C. clupeaformis*), в 1964 г. было поймано всего 7 особей этого вида.

На снижение рыбных запасов влияет не только перелов, но и загрязнение вод, а для проходных рыб и плотины на реках, в которые рыба идет на нерест. В России в бассейне Волги из-за строительства каскада ГЭС произошло снижение вылова рыбы с 1974 по 2005 г. в 8 раз, в том числе судака в 24 раза, каспийских сельдей в 16 раз. В начале XX века в дельте Волги и в прилегающих районах Каспийского моря ежегодно добывали до 600 млн особей осетровых рыб. В настоящее время к нижнему бьефу Волгоградской ГЭС ежегодно подходит лишь около 0,5 млн особей.

Потери от затопления сельскохозяйственных земель и снижения урожая составили \$16 млн в год (именно такую сумму советс-

---

\* В романе В. Скотта «Пуритане» приводится интересный факт. В XVII веке в Шотландии батраки, нанимаясь на работу к фермерам, ставили им условие – семгу им давать не более двух раз в неделю, а в остальные дни мясо. Семга была очень дешевая, и прижимистые фермеры норовили кормить ею батраков как можно чаще.

кое правительство тратило в 1970–1980-х гг. на закупку пшеницы в США и Канаде), от снижения добычи рыбы \$4–6 млн.

В этом отношении ценен опыт скандинавских стран. Там приняты законы, по которым владельцы гидроэлектростанций обязаны создавать рыбопитомники, способные выращивать такое количество молоди лососей, какое вылавливалось в данной реке до постройки плотины. И сейчас в Балтийском и Северном морях около 20 % добываемой там семги и кумжи выведено на рыбозаводах Дании, Финляндии, Швеции и Норвегии.

В России в пресноводных водоемах ежегодно вылавливается около 200 тыс. т рыбы (без учета любительского и браконьерского вылова). В последние годы сильно сокращается вылов ценных пород рыб – осетровых, лососевых и сиговых. Особенно страдают рыбные запасы рек, впадающих в Балтийское, Черное и Каспийское моря. Лучше сохранились рыбные запасы в реках бассейнов Тихого и Северного Ледовитого океанов. В них же до недавнего времени промыслили белух (*Delphinapterus leucas*) и некоторых тюленей, заходящих в реки вслед за косяками рыбы. Сейчас этот промысел запрещен.

Характер природопользования на пресноводных водоемах и водотоках привел к тому, что множество городов стоят на берегах рек или озер, в том числе в устьях рек. Зона влияния крупного города может простираться на десятки и даже сотни километров как вниз, так и вверх по течению. Сбросы в реки сточных вод города с миллионным населением в среднем составляют около 200–400 тыс. м<sup>3</sup> в год.

Многие речные долины очень благоприятны для расселения людей. Характер взаимоотношений природы и человека в таких долинах часто уникален. Наиболее известен обширный и длительно развивающийся земледельческий очаг в пойме Нила, существование которого обусловлено приносящими ил высокими паводками и исторически сложившейся очень сложной системой распределения воды.

На некоторых других африканских реках сложились оригинальные системы земледелия: высев плавучего риса во время паводка, посев сорго сразу после паводка и выращивание некоторых огородных культур в сухой сезон.

Во многих районах поймы после паводка используют для выпаса скота или заготовки сена («поемные» или «заливные» луга).

Особую группу лентических водоемов составляют искусственные озера – пруды и водохранилища. Водоохранилища у крупных электростанций или обеспечивающие работу крупных оросительных систем (часто эти функции объединяют) имеют площади, сопоставимые с площадями крупных естественных водоемов. Крупнейшее по площади водохранилище в мире Вольта (в Гане, Африка) имеет площадь 8480 км<sup>2</sup>, за ним следует Куйбышевское в России (5900 км<sup>2</sup>). Первое превышает по площади такие озера, как Иссык-Куль, Рудольф, Никарагуа, Атабаска, Титикака; второе – Таймыр, Ханко, Чудское с Псковским, Веттерн, Урмия, Альберт. В водохранилищах часто теряются важные биогенные вещества, но вместе с тем происходит эвтрификация вод прибрежий и вышележащих участков реки. Увеличиваются потери воды с испарением, падает количество растворенного кислорода. Сброс загрязнителей ухудшает качество воды ниже по течению. Плотины преграждают путь на нерест многим видам рыб. Литоральные сообщества долго не стабилизируются из-за постоянных изменений уровня воды и переформления берегов после постройки водохранилища.

Крупные водохранилища оказывают заметное влияние на мезоклимат прибрежных территорий. Увеличивается влажность воздуха, облачность, количество осадков. Немного снижается разница между средними температурами самого холодного и самого теплого месяцев. Уменьшается количество часов солнечного сияния, в целом климат становится мягче.

Небольшие пруды мельничных плотин или мелких ГЭС довольно быстро стабилизируются и приобретают черты естественных эвтрофных водоемов. Рыборазводные пруды – нестабильные маловидовые экосистемы, поддерживаемые человеком за счет внесения корма и извлечения рыбы, перенаселяющей пруд (аналогия агроценозов).

Очень своеобразна роль бобровых прудов на севере Евразии и Северной Америки. Они поддерживают определенный уровень влажности микроклимата окружающих биотопов, увеличивают обилие многих видов водных и околотовных растений и живот-



ных, улучшают противопожарную защиту леса. Некоторое сходство с ними имеют аллигаторовые пруды на юге США.

Искусственные аналоги рек – каналы, судоходные и оросительные, на характере функционирования которых сказываются, во-первых, особенности водоемов, в которых располагается водозабор, а во-вторых, тип русла (ложе) канала. Часто каналы используются различными живыми организмами для расселения. Так, развитие оросительных систем в аридных частях Африки привело к широкому распространению шистозоматоза. Поскольку каналы постоянно заиливаются и зарастают, для их очистки применяются специальные механизмы, часто разрушающие прибрежные экосистемы (залив берегов «пульпой» из земснарядов). В некоторых случаях проблему зарастания удается решить акклиматизацией растительноядных рыб (например, белого амура, тиляпии и некоторых других). В южных штатах США для снижения численности южноамериканского водяного гиацинта (*Eichhornia crassipes*), завезенного в США в конце XIX века в качестве декоративного растения, «вырвавшегося на свободу» и заполнившего многие реки, пытались использовать ламантинов.

### **ГЛАВА 3. Экологические особенности морской (океанической) природной среды. Прибрежные экосистемы**

Основные характеристики океанической среды, которые представляют интерес с экологической точки зрения, следующие.

1. Мировой океан и его моря занимают 70 % поверхности Земли.
2. Глубина Мирового океана огромна и жизнь обнаружена в нем на всей его глубине. В Мировом океане нет абиотических зон, хотя, конечно, имеются зоны повышенной и пониженной плотности населения.
3. Мировой океан и его моря непрерывны и не подразделяются, подобно суше и пресным водам. Все океаны и моря соединены друг с другом, основными же барьерами в них для распространения живых организмов служат температура, соленость и глубина.

Выделяется 5 типов вод: поверхностные (до 75–100 м), подповерхностные (до 500 м), промежуточные (500–1000 м), глубинные (1000–5000 м) и глубинные придонные (более 5000 м). Почти вся эта масса воды формируется за счет поверхностных вод, при вертикальных перемещениях, особенно активных в высоких широтах.

4. Океан является основным поглотителем солнечного тепла. Он отражает только 8 % потока солнечного излучения, а 92 % поглощает его верхний слой (суша отражает в среднем 30 % солнечного излучения). Из этих 92 % на испарение затрачивается 47 %, на длинноволновое (инфракрасное) излучение уходит 39 % и остальные 6 % – на турбулентный перенос. Океан, нагреваясь в основном в тропической зоне, переносит тепло течениями в умеренные и холодные области. Средняя температура поверхности океана +17,8 °С, что на 3,3 °С выше средней температуры воздуха в приземном слое. Самый теплый океан – Тихий, средняя температура его вод +19,4 °С, а самый холодный – Северный Ледовитый – 0,75 °С. Средняя температура воды всей толщи океана +5,7 °С, что на 22,7 °С выше средней температуры воздушной толщи (–17 °С). Общая сумма солнечного тепла, поглощаемая океаном, составляет  $1,5 \times 10^{21}$  кДж/год. В то же время вулканическое (подземное) тепло, поступающее в океан в количестве  $1,5 \times 10^{18}$  кДж/год, особенно вблизи Исландии, Галапагосских и Азорских островов, ниже на три порядка, т. е. в тысячу раз. Океан, следовательно, является основным аккумулятором солнечного тепла на нашей планете.

5. В Мировом океане происходит постоянная циркуляция воды. Разница в температурах воздуха на полюсах и на экваторе порождает сильные ветра, дующие на протяжении года в одном и том же направлении (пассаты). В результате совместного действия этих ветров и вращения Земли образуются определенные течения. Кроме таких поверхностных ветровых течений имеются и глубинные, обусловленные различиями в плотности воды, которые, в свою очередь, зависят от разности температур и солёности. В 1960-е гг. были обнаружены глубинные противотечения у всех основных поверхностных течений Мирового океана. Экваториальные течения направлены к западу и востоку, прибрежные – к северу и югу. В общем, основные течения подобны гигантским колесам, враща-

ющимся в северном полушарии по часовой стрелке, а в южном – против (рис. 112).

Циркуляция воды в море настолько эффективна, что дефицит кислорода, часто встречающийся в пресных водах, сравнительно редок в Мировом океане (возможен лишь в некоторых мелководных заливах и морях, связанных с основной массой океанической воды узкими проливами – Азовское море, Чесапикский залив и некоторые другие).

6. Большую роль в жизни Мирового океана играют вертикальные течения – апвеллинги (рис. 113). Они возникают там, где ветра постоянно перемещают поверхностную нагретую Солнцем воду прочь от материкового склона. Взамен ее на поверхность поднимаются холодные глубинные воды, богатые кислородом и накопленными на дне биогенными веществами. Здесь расположены высокопродуктивные области океанов, гнездится много морских птиц, располагаются лежбища ластоногих, развито рыболовство. Наиболее мощные апвеллинги приурочены к западным берегам континентов в тропической и субтропической зонах. Крупнейший апвеллинг находится у побережья Перу и Чили. Занимая 0,02 % площади Мирового океана, он дает 12–20 % мирового улова рыбы.

7. Там, где нет горизонтальных и вертикальных течений, трупы животных, остатки растений и пр. постоянно опускаются на глубину. Таким образом, образовавшиеся в верхних слоях океана биогенные вещества на долгое время захороняются в донных осадках.

8. Определенный вклад в циркуляцию вод и в перенос биогенных веществ играют аутвеллинги – места впадения в моря и океаны крупных рек, воды которых собирают эти вещества с громадных площадей своих бассейнов и сбрасывают их в сравнительно небольшой объем своего устья и прилегающих прибрежных вод (рис. 114).

9. На морях и океанах господствуют разнообразные волны и приливы, вызванные притяжением Луны и Солнца. Роль приливов особенно велика в прибрежных водах, обуславливая в них богатую и разнообразную жизнь. Приливы регулируют периодичность в жизни прибрежных сообществ, «заводя» лунные биологические часы. Поскольку приливы повторяются с периодичностью около

12,5 часа, то в большинстве мест они происходят дважды в сутки, смещаясь в каждые последующие сутки примерно на час. Каждые две недели, когда Солнце, Луна и Земля находятся на одной прямой (в полнолуние и в новолуние, так называемое положение сизигия), силы солнечного и лунного притяжения складываются и амплитуда приливных колебаний достигает наибольшей величины (сизигийный прилив). Между этими пиками, с интервалом тоже в две недели, разность уровней прилива и отлива бывает минимальной. Происходит это потому, что Солнце и Луна в это время находятся под прямым углом друг к другу относительно Земли и вследствие этого их совместное притяжение ослабевает. Такие приливы происходят в первую и последнюю лунные четверти и называются квадратурными (рис. 115).

В открытом океане амплитуда приливов – отливов не более 30,5 см, в закрытых же заливах и бухтах с крутыми скалистыми берегами значительно выше. Так, на восточном побережье Кольского полуострова приливы достигают высоты 6 м, на северо-востоке Охотского моря – 11 м, в устье реки Ранс (северо-западная Франция) – 12,5 м, а в заливе Фанди (на атлантическом побережье Северной Америки, на границе США и Канады) – 16 м, а если к приливу добавляется ветровой нагон волн, то и до 19 м. Это наиболее высокие приливы в Мировом океане.

Волны в морях есть почти всегда, даже при полном штиле может накатывать зыбь – длинные и пологие волны, отголоски волн, поднятых штормом на удалении в сотни и тысячи километров. Волны способствуют активному перемешиванию поверхностных вод с атмосферным воздухом, что существенно улучшает газообмен между атмосферой и гидросферой. При штормовых ветрах в открытом море высота волны достигает 12 м и более, а их длина (расстояние между гребнями двух волн) – 250–300 м (наибольшая зарегистрированная длина волны – 1130 м). У берега, в зоне прибоя, отмечались выбросы волн до 30 м, а сила удара волны о берег может достигать 20 т/м<sup>2</sup> и даже больше. Но наибольшую величину имеют не ветровые волны, а сейсмические, возникающие при подводных землетрясениях (цунами). Высота таких волн от 6 до 24 м (у берега максимально до 40 м), скорость движения до 1700 км/час

(больше скорости звука, 1200 км/ч), а длина волны может достигать 180–1200 км.

В прибрежной зоне волны оказывают существенное влияние на береговую линию и в значительной степени ее формируют. Это влияние зависит от твердости пород, слагающих берег, от частоты и силы штормов в данном районе и от наличия или отсутствия защитных преград, как естественных (острова, отмели, рифы), так и искусственных (дамбы, молы, волноломы). Иногда волны придают очень причудливые формы береговым и прибрежным скалам.

10. Морская вода имеет постоянную соленость. Среднее ее значение для Мирового океана 35 ‰, наивысшая – в Красном море (43 ‰, а в Суэцком канале зимой даже до 52 ‰), наименьшая – в Финском заливе Балтийского моря (5 ‰). В местах впадения в моря и океаны крупных рек соленость еще ниже, например, у устья Амазонки всего около 1 ‰. 77,14 % всех солей составляет поваренная соль (NaCl), 11,43 % – хлористый магний (MgCl<sub>2</sub>), 5,71 % – сернокислый магний (MgSO<sub>4</sub>), 5,72 % – все остальные соли (рис. 116). При солености воды 24,7 ‰ температура замерзания и температура, при которой вода имеет наибольшую плотность, одинаковы – 1,33° С. Поэтому Н. М. Книпович предложил считать границей соленых и солоноватых вод именно это значение солености. Однако С. А. Зернов указывал, что предел солоноватоводности – 16 ‰, так как, например, черноморская фауна до этого значения солености имеет выраженный морской характер. Сейчас границей соленых и солоноватых вод считается 15,1 ‰.

11. Концентрация растворенных биогенных элементов низка и является важным лимитирующим фактором, определяющим размеры популяций водных организмов. Если основные соли, определяющие соленость морской воды, имеют концентрации порядка  $10^{-3}$ , то нитраты, фосфаты и другие биогенные вещества находятся в морской воде в концентрации  $10^{-6}$ – $10^{-9}$ . К тому же время их пребывания в воде относительно невелико, так что концентрация этих важнейших биогенов сильно варьирует в различных частях океана и даже в одном и том же месте в разные сезоны (и даже в разные часы суток!).

12. Общая продуктивность Мирового океана почти равна общей продуктивностью суши, но площадь Мирового океана и морей в 2,4 раза больше площади суши (361 млн км<sup>2</sup> против 149 млн км<sup>2</sup>), поэтому на единицу площади океанической среды производится в 2,4 раза меньше продукции, чем на суше. А если еще учесть, что вся продукция суши производится, грубо говоря, на плоскости, а Мирового океана – в объеме, то разница будет еще значительней (табл. 14).

Таблица 14

**Фитомасса и продуктивность основных экосистем  
Мирового океана, тыс. т/км<sup>2</sup>**

<i>Экосистема</i>	<i>Фитомасса</i>	<i>Продуктивность</i>
Пелагиаль	0,001–0,003	0,05–0,125
Шельф	0,005–0,01	0,2–0,35
Апвеллинги	0,15–0,2	0,3–0,5
Коралловые рифы и заросли водорослей	40–50	1,5–3,5
Эстуарии, дельты, лиманы	1–2	1–1,5

Это связано с тем, что автотрофная зона океанов и морей очень невелика по сравнению с гетеротрофной, что зависит от небольшой глубины проникновения света в воду (обычно до 100 м, часто меньше, изредка больше). В качестве адаптации к этим условиям у океанического планктона развился ускоренный цикл возобновления биогенных веществ. Таким образом, низкая концентрация биогенов не обязательно свидетельствует об их общем дефиците. Эти вещества так необходимы организмам, что потребляются эффективно и могут изыматься из циклов сразу, по мере высвобождения.

13. Парадоксально, но океан и многие обитающие в нем организмы эволюционно старше морского дна, поскольку тектонические процессы и седиментация постепенно изменяют и обновляют дно. При подвижках морского дна и перемещениях континентальных плит меняются границы океанов и морей, по мере увеличения или уменьшения площади ледников колеблется уровень Мирового

океана. Около 15 тыс. лет назад восточный берег США находился на 160 км восточнее нынешнего, Британские острова соединялись с континентом, а берег Карского моря был на 250–300 км южнее современного. В Палеогене же почти вся Западная Сибирь была морским дном.

Морская биота разнообразна, в ней трудно выделить доминирующие группы, как в пресноводной. В ней также выделяются планктон, нектон и бентос. Нейстон не выражен, так как в морях пленка поверхностного натяжения разбивается волнами, а в тихих прибрежных бухтах обычно много водорослей, выделяющих сапонины, разрушающие эту пленку. Перифитон в морях есть, но из-за несоизмеримой разницы в объеме океанической воды и поверхности выступающих предметов на дне и укорененных растений, а также сильных волнений в прибрежной зоне, его биомасса ничтожно мала и не играет существенной роли в жизни океанических и морских сообществ.

Океан имеет наибольшее разнообразие на уровне высших таксонов (типов, классов), суша – средних и низших (отряды, семейства, роды, виды). В океане обитает 10 тыс. видов растений и 160 тыс. видов животных; на суше – свыше 400 тыс. видов растений и более 2,5 млн видов животных.

Кишечнополостные, губки, иглокожие, кольчатые черви, мшанки и другие группы, отсутствующие или бедно представленные в пресных водах, играют очень важную роль в экологии океана. В обеих водных средах преобладающую роль играют бактерии, водоросли, ракообразные, моллюски, рыбы, но разные виды, роды, семейства, отряды и даже классы. И в пресной, и в морской воде заметную роль играют диатомовые водоросли, зеленые водоросли, жгутиковые, веслоногие ракообразные. Однако в море больше разнообразие водорослей: бурые водоросли в подавляющем большинстве, а красные исключительно морские. Также больше разнообразие мшанок, ракообразных, моллюсков и рыб. Иглокожие и оболочники в пресной воде вообще не встречаются. Семенные растения играют в морях очень незначительную роль и лишь в прибрежных экосистемах (*Zostera sp.* в умеренных водах, *Talassia sp.*, *Angulus sp.* и *Galophyta sp.* в тропических). Практически нет в морях насекомых

(всего около 20 видов из 1,5 млн), а замещают их с экологической точки зрения мелкие ракообразные. Намного богаче в морях, чем в пресных водах, видовой состав планктонных организмов.

Основная масса растительности представлена фитопланктоном из одноклеточных водорослей – диатомовых, перидиней, зеленых и синезеленых. Биомасса фитопланктона в Мировом океане 1,5 млрд т, а годовая продукция – 559 млрд т. В Мировой океан в год поступает 223,6 млрд т кислорода, из них 98,4 % за счет фотосинтеза водных растений, а из атмосферы только 1,6 %.

Крупные многоклеточные водоросли имеют значение лишь в прибрежных районах, на коралловых рифах и в скоплениях плавающих водорослей. Первичными консументами являются представители зоопланктона. Животные средних размеров питаются либо планктоном, либо образующимся из него детритом, а крупные морские животные в основном хищники. Лишь усатые киты питаются планктоном, да сиреновые – многоклеточными водорослями и высшими водными растениями.

В море, в отличие от суши, существует большая группа прикрепленных животных, многие из них по своему виду напоминают растения; прежде эту группу так и называли: «зоофиты» (т. е. животные-растения). На разной глубине сообщества этих животных образуют вертикальную зональность, сходную с таковой для горной растительности. Эта зональность положена в основу классификации сообществ, подобно тому, как на суше сообщества характеризуются по типу растительности. Прикрепленные животные в море, как растения на суше, представляют корм и убежище множеству мелких организмов. Здесь широко распространены комменсализм и мутуализм. Большинство прикрепленных животных в своих циклах развития проходят свободноплавающую стадию, следовательно, донное сообщество нельзя считать самостоятельным, оно является суммой гемипопуляций, другие же гемипопуляции этих видов преимущественно планктонные, следовательно, их надо рассматривать, как единое сообщество. У видов с пелагическими личинками возможен занос за пределы ареала, в места, где взрослые особи могут жить, но не размножаться. Таким образом возникают псевдопопуляции.



В море существует четкая зональность, причем каждая зона отличается своими экологическими особенностями (рис. 117).

В прибрежной зоне выделяется литораль, или приливно-отливная зона: от максимального уровня прилива до минимального уровня отлива. Выше нее находится супралитораль – зона, куда проникает вода при ветровых нагонах или которая постоянно орошается брызгами волн прибоя или при штормах. Ниже литорали находится сублитораль – не обнажающаяся в отлив зона глубиной до 100 м, куда проникает достаточно света, нормального по спектру, чтобы могла существовать растительность, использующая при фотосинтезе хлорофилл. Сублитораль – наиболее богатая видами экологическая область океана. Именно она стала местом формирования как литоральных, так и более глубоководных биот. Средиземное море отделено от океана барьером в 320 м глубины, Красное море – в 185 м. Специфической океанической глубоководной фауны в этих морях нет, а на глубине живут заселившие ее виды, проникшие из сублиторали.

Далее идет энлитораль – зона до глубины 300 м (край материковой отмели). Здесь возможен фотосинтез с другим набором пигментов – кроме хлорофилла каротиноиды и фикобелины (красные водоросли). Литораль, сублитораль и энлитораль в сумме образуют материковую отмель, или шельф. Она характеризуется постепенным увеличением глубины от берега до примерно 300-метровой отметки.

Далее лежит материковый склон (батыаль) до глубины в среднем 2 км. В верхней его части (до глубины 600 м) еще обитают красные водоросли, далее идет гетеротрофная зона. Батиаль переходит в океаническое ложе, или абиссаль – волнистую равнину глубиной от 2 до 6 км. В абиссали находятся подводные горные хребты различной высоты и длины, а также глубокие впадины и трещины, составляющие ультраабиссаль, или хададь – участки глубиной более 6 тыс. м. Это 37 глубоководных желобов, 28 из них находятся в Тихом океане, 5 в Атлантическом и 4 в Индийском. 9 желобов имеют глубину свыше 9 тыс. м (все – в западной части Тихого океана). Все желоба отличаются очень высоким эндемизмом фауны. Так, установлено обитание в них 193 видов двусторчатых моллюсков, из которых только три космополита.

Водная толща над шельфом именуется неритической зоной, а соответствующая ей по глубине водная толща в открытом океане – пелагической зоной, или пелагиалью. Водная толща на уровне материкового склона именуется батипелагиалью, а над океаническим ложем – абиссопелагиалью.

Соотношение продуцентов и консументов в океанах и морях принципиально отличается от суши. Если биомасса наземных животных составляет всего около 1 % общей биомассы, а растений – 99 %, то в Мировом океане животные составляют 80 % всей биомассы, а растения – 20 %. На единицу площади Мирового океана биомасса растений в 400 раз меньше, чем на суше, но продуктивность ниже всего в два раза. Это происходит потому, что основную массу водной растительности составляют необычайно быстро размножающиеся одноклеточные водоросли и получается очень большая скорость преобразования энергии (быстрый «оборот капитала»). За счет этого и возможно существование океанических консументов, превышающих биомассу продуцентов в четыре раза.

В водах неритической зоны почти всюду доминируют планктонные диатомовые водоросли и перидинеи, немного меньше зеленых водорослей (рис. 118). Диатомовые преобладают в холодных и умеренных водах, перидинеи – в теплых. В умеренных широтах перидинеи часто сменяют диатомовых в сезонных флуктуациях. Для неритического фитопланктона характерны сезонные вспышки размножения, обычно в конце лета, подобные тем, что возникают в эвтрофных озерах. Интенсивное размножение некоторых перидиней в мелководных заливах вызывает «красные приливы», сопровождающиеся резким уменьшением количества кислорода в воде и гибелью рыб и других гидробионтов.

В прибрежных водах важную роль играют крупные прикрепленные ко дну бурые водоросли (рис. 118). На литорали преобладают фукусы (*Fucus sp.*), имеющие специальные «плавательные пузыри» – заполненные воздухом округлые образования. Поэтому они при отливах ложатся на грунт, а при приливах всплывают. Ниже уровня отлива, на сублиторали, преобладают бурые водоросли ламинарии (*Laminaria sp.*) и близкие роды, образующие местами целые подводные леса. Зеленые многоклеточные водоросли (*Ulva sp.*

и др.) и красные водоросли здесь есть, но нигде не доминируют. Но на глубине более 100 м, в энлиторали, красные водоросли полностью сменяют и бурые, и тем более зеленые.

Зоопланктон неритической зоны состоит из «голопланктона» – организмов, находящихся в планктоне постоянно, на всех стадиях развития, и «меропланктона» – свободноплавающих молодых стадий сидячих, роющих и ползающих обитателей дна и мальков некоторых видов рыб, во взрослом состоянии представляющих бентос или нектон (рис. 119).

В голопланктон входят простейшие: фораминиферы (*Orbitolites sp.*, *Elphidium sp.* и многие другие), радиолярии (*Calocyctus sp.*, *Tympaniscus sp.* и многие другие), морские инфузории (*Tintinnopsis sp.* и др.), медузы гидроидные (*Tiaropsis sp.*, *Coryne sp.* и др.), в том числе парусники (*Velella sp.*) и колониальные сифонофоры (*Physalilia sp.* и др.), и сцифоидные (*Rhizostoma sp.*, *Aurelia sp.* и др.), гребневика (гребневик обыкновенный, *Beroe cucumis*, венерин пояс, *Cestus veneris* и др.), крылоногие моллюски (*Limacina sp.*, *Clione sp.* и др.), сальпы (*Salpa sp.*, *Thalia sp.* и др.), щетинкочелюстные (*Sagitta sp.* и др.), свободноплавающие кольчатые черви (*Tomopteris sp.*, *Nectochaeta sp.* и др.), веслоногие ракообразные (*Calanus sp.*, *Copilla sp.* и многие другие) и пр. Более крупные ракообразные: мизиды (*Mysis sp.*, *Eucopia sp.* и др.) и эвфаузиды (*Nematoscelis sp.*, *Thysanoessa sp.* и др.) занимают промежуточное положение между планктоном и нектоном.

Меропланктон состоит из личинок бентосных обитателей, которые настолько отличаются от взрослых форм, что ранее считались особыми видами, что до сих пор находит отражение в их названиях: паренхимулы (личинки губок), планулы (кишечнополостных), пилидиумы (немертин), трохофоры (кольчатых червей), велигеры (моллюсков), науплиусы, циприсы, зоеа (ракообразных), плутеусы (иглокожих) и др.

В связи с особенностями размножения родительских популяций донных животных наблюдаются сезонные изменения меропланктона. Большинство входящих в него личинок обладают способностью «узнавать» грунт, пригодный для обитания их взрослой фазы. Если грунт неподходящий, личинки продолжают плавать,

иногда очень долго, пока под ними не окажется грунт, устраивающий их во всех отношениях. Метаболиты взрослых особей во многом «помогают» им «узнать» этот грунт. Так, вокруг Антарктиды, в поясе интенсивного таяния айсбергов, на дне образовалось кольцо из камней, ими принесенных. На них обитает огромное количество губок. Ощущая в воде их метаболиты, личинки губок оседают на дно именно здесь, на камни, а не на рыхлый грунт.

Бентос шельфа характеризуется большим количеством прикрепленных, ползающих по дну и зарывающихся в грунт организмов, имеющих четкую зональность в зависимости от глубины (рис. 120). В супралиторали живут виды, способные противостоять высыханию и колебаниям температуры воздуха, так как они лишь непродолжительное время бывают покрыты водой или увлажняются брызгами. Это некоторые виды бурых и синезеленых водорослей, морские желуди (усоногие раки, *Balanus sp.* и др.), моллюски литорины (*Littorina sp.*), первично бескрылые насекомые махилисы (*Machilis sp.*) и некоторые другие. В собственно литорали создается градиент времени пребывания на воздухе и в воде. Прикрепленные к дну или ползающие по дну животные при отливе или прячутся в норки и трубочки (кольчатые черви), или плотно смыкают створки раковин (двустворчатые моллюски), или прячутся под обсыхающими пластинами водорослей: крабы, морские звезды, морские ежи, даже некоторые мелкие придонные рыбы.

В сублиторали все организмы пребывают под водой постоянно. Характер сообществ зависит в значительной мере от качества грунта. На каменистых грунтах больше прикрепленных и ползающих форм, на песчаных – закапывающихся; на обоих этих типах грунта больше фильтраторов. На глинистых и илистых грунтах – закапывающиеся и ползающие формы, но здесь больше видов, питающихся илом и осаждающимся детритом.

На энлиторали уже не образуются сменяющие друг друга по вертикали сплошные полосы, здесь распределение организмов пятнистое, более тесно связанное с характером грунта. Сходные сообщества заселяют грунты одного типа на одинаковых глубинах в удаленных друг от друга участках дна, причем доминируют представители одних и тех же родов. Так, на смешанном песчано-

илистом грунте моллюски рода *Masoma* доминируют и в Балтийском море, и у западного побережья США. На чисто песчаном дне доминируют моллюски рода *Venus*, а на большей глубине на илистых грунтах – иглокожие офиуры рода *Amphyura*.

Во многих донных сообществах преобладают хищники. Равновесие с растительноядными и детритоядными формами достигается сложными путями. Например, офиуры во время размножения долго не питаются, позволяя таким образом личинкам моллюсков осесть на грунт, созреть и вырасти до таких размеров, когда они уже менее доступны для выедания их офиурами.

С увеличением глубин плотность бентоса снижается. На шельфе встречается до 6 тыс. различных животных на 1 м<sup>2</sup> дна, а на абиссальном дне – от 25 до 100. Однако видовое разнообразие на абиссали больше, чем на шельфе. Нектон неритической зоны, кроме рыб, включает кальмаров, морских черепах, морских млекопитающих и морских птиц (рис. 121, 122). Для них характерны большие размеры индивидуальных участков (что вообще характерно для консументов высших трофических уровней). Распределение нектона характеризуется такими же невидимыми барьерами (соленость, температура, давление, даже тип дна), как и обитателей бентосной зоны.

У нижней границы литорали обитают бентосоядные рыбы: скакты (*Raja sp.*, *Myliobatis sp.*, *Torpedo sp.* и др.), камбалы (*Rhombus sp.*, *Pleuronectes sp.* и др.), бычки (*Neogobius sp.* и др.) и ряд других. Они перемещаются вместе с отливом и питаются литоральным бентосом, когда литораль покрыта водой. Многие из них имеют покровительственную окраску или даже могут менять ее в зависимости от перемещения на грунт того или иного цвета; они плоской формы или с сильно уплощенным брюшком, у них слабый хвостовой плавник, но мощные грудные и брюшные плавники. В неритической зоне много и планктоноядных рыб: сельди (*Clupea sp.*), анчоусы (*Engraulis sp.*), сардины (*Sardina pilchardus*, *Sardinops sp.*), кильки (*Sprattus sp.*), тюльки (*Clupeonella sp.*) и др. Планктон цедится жаберными тычинками. Мальки питаются фитопланктоном, взрослые – зоопланктоном, лишь у перуанского анчоуса (*E. ringens*) взрослые рыбы тоже питаются фитопланктоном. Есть градиция по

величине тех организмов, которыми питаются рыбы: у кого жаберные тычинки образуют более густую сеть, те питаются меньшими по размерам организмами. Таким образом снимается конкуренция между разными видами планктоноядных рыб и между взрослыми и мальками, подобно тому, как снижается конкуренция у саванных копытных из-за питания разными видами трав.

Некоторые придонные рыбы откладывают икру на дно и даже охраняют ее, как, например, пинагор (*Cyclopterus lumpus*), но большинство неритических рыб мечут огромное количество плавающей икры. Многие виды неритических рыб образуют крупные стаи, им свойственны сезонные миграции – места нагула не совпадают с местами нереста.

Кроме хищных рыб, таких как акулы, важными третичными консументами являются морские птицы. Они, а также ластоногие и морские черепахи представляют собой связующее звено между сушей и морем, поскольку размножаются на суше, а пищу добывают в море. Птицы «завершают» круговороты азота и фосфора. Подобно истинным морским животным, птицы скапливаются у берегов в особенно продуктивных районах (апвеллинги у берегов Чили и Перу, побережья морей Северного Ледовитого океана и северной Атлантики). Береговые птицы кормятся в супралиторали и в литорали; бакланы, пеликаны, чайки, поморники (*Carharacta skua*, *Stercorarius medius*) морские утки гаги (*Somateria sp.*) и морянки (*Gangula hyemalis*), глупыши (*Fulmarus glacialis*), чистиковые (кайры, *Uria sp.*, чистики, *Cephus sp.* и др.) в сублиторали, а некоторые веслоногие (фрегаты, фаэтоны, олуши), крупные чайки и трубконосые – альбатросы (*Diomedea sp.*), буревестники (*Puffinus sp.* и др.), качурки (*Oceanodroma sp.*, *Fregetta sp.*) далеко от берега в неритической и даже в пелагической зонах. У птиц прослеживается и вертикальное разграничение экологических ниш: так, хохлатый баклан (*Phalacrocorax aristoteli*) ловит рыбу в поверхностных водах, а большой баклан (*P. crabro*) – на глубине до 20 м; чайка моевка (*Rissa tridactyla*) собирает корм на поверхности воды, а гнездящиеся совместно с ними кайры ныряют на глубину нескольких метров.

Редуцентами в морях являются в основном бактерии. Их плотность колеблется от менее чем 1 бактериальной клетки на 1 л в от-

крытом море до  $10^8$  клеток на мл в прибрежных водах; в толще воды роль бактерий в регенерации остатков органики несущественна, но в осадках бактерии играют такую же роль, как и в почве. Их плотность в осадках от 10 до  $10^8$  клеток на 1 г поверхностного осадка, в зависимости от содержания в нем органики. Как и в других местах, организмы, обитающие в осадках и питающиеся детритом, получают большую часть пищи, переваривая бактерии, простейших и другие микроорганизмы, связанные с заглатываемым детритом. Грибы в морских экосистемах не играют сколько-нибудь заметной роли.

#### **ГЛАВА 4. Экологические особенности пелагиали, глубоководных зон и зон повышенной продуктивности Мирового океана (коралловые рифы, устья рек)**

В пелагической зоне обитает ряд видов, общих с неритической, но большинство обитателей пелагической зоны вне ее не встречаются. Пелагический планктон состоит в основном из одноклеточных водорослей тех же высших таксонов, что и в неритической зоне, но других видов. В зоопланктоне преобладает голопланктон. Крупные, похожие на креветок эвфаузиды являются как бы переходным звеном от планктона к нектону. Они, наряду с веслоногими, важная составляющая часть криля – корма усатых китов и многих пелагических рыб. Беспозвоночные пелагиали прозрачны, а рыбы имеют серебристую окраску, что делает их малозаметными в морской воде. У зоопланктона различные приспособления, облегчающие парение в толще воды: различные выросты, служащие своеобразными «водяными парашютами» (у радиолярий, многих свободноплавающих личинок донных животных), слизистые капсулы (у сальп), удельный вес тела, практически не отличающийся от удельного веса воды (у медуз), воздушные пузыри (у колониальных полипов – сифонофор), повышенное содержание жира (у диатомовых водорослей) и т. п.

Для планктона пелагиали характерно многократное использование циклов циркуляции основных биогенов, что также служит

приспособлением к жизни в наиболее бедных питательными веществами водах. Хотя общая продуктивность в эуфотической зоне пелагиали на единицу площади мала, обширность Мирового океана приводит к тому, что он играет крайне важную роль в мировом балансе кислорода и углекислого газа в системе «вода – атмосфера» (40 % кислорода поступает в атмосферу из Мирового океана, 40 % дают леса и 20 % – все остальные экосистемы).

Характерную черту пелагиали представляет обитание здесь океанических птиц – альбатросов, буревестников, качурок, фрегатов, фазанов, некоторых чаек. Они связаны с сушей лишь на период размножения, но тем не менее приурочены к определенным для каждого вида типам вод. То же можно сказать и о китах, единственной группе млекопитающих, полностью независимых от суши. Наиболее крупные усатые киты: синий кит (*Balaenoptera musculus*), гренландский кит (*Balaena mysticetus*), южный кит (*Eubalaena glacialis*), являются консументами второго порядка, питаются зоопланктоном. Киты меньших размеров: финвал (*B. physalis*), сейвал (*B. borealis*), горбач (*Megaptera novaeangliae*), питаются как зоопланктоном, так и мелкой рыбой, следовательно, являются консументами второго-третьего порядка. Дельфины афалина (*Tursiops truncatus*), белобочка (*Delphinus delphus*) и др. в большинстве питаются рыбами, в том числе и хищными, кашалот (*Physeter catodon*) – крупными кальмарами, косатка (*Orcinus orca*) – ластоногими и мелкими китообразными\*, следовательно, являются консументами третьего-четвертого порядков. Большинство китов лишь периодически посещают неритическую зону, и лишь некоторые мелкие дельфины, как азовская «свинка» (*Phocaena phocaena*), серый кит (*Eschrichtius gibbosus*), питающийся придонными организмами, да косатки, держащиеся вблизи лежбищ ластоногих, почти постоянно обитают в неритической зоне.

Морские пелагические рыбы преимущественно образуют крупные стаи (макрели, тунцы и пр.), лишь очень крупные рыбы, такие как меч-рыба (*Xiphius gladius*), крупные акулы, как хищная белая

---

\* Среди косаток пелагиали отмечены стада, питающиеся в основном рыбой. Пока неясно, что это – особая экологическая популяция, подвид или даже особый вид.



акула (*Carcharodon carcharius*), планктоноядная китовая акула, (*Rhinodon typus*), скаты манти (*Manta hirastris*) держатся поодиночке или небольшими группами (рис. 123).

Особыми экологическими зонами в Мировом океане являются скопления плавающих водорослей саргассов (*Sargassum sp.*) и близких видов. Наиболее крупное скопление такого рода находится в центре Атлантического океана и называется Саргассовым морем. В последнее время в таких скоплениях присутствуют также обломки деревянных судов, куски пластика, обрывки рыболовных сетей на поплавках и тому подобный мусор. Все это обрастает прикрепленными животными разных видов (губки, полипы, мшанки, моллюски, морские желуди, черви-древоточцы *Teredo sp.* и пр.), образующих своеобразное сообщество. Здесь же приживаются медленно плавающие и охотящиеся из засады рыбы. Особенно характерны представители отряда колюшкообразных морские коньки (*Hippocampus sp.*) и морские иглы (*Syngnatus sp.*). Ряд пелагических рыб, включая некоторых акул, подстерегают добычу ниже слоя водорослей, скрываясь в их тени.

Характерны для пелагиали многочисленные виды мелких и средней величины кальмаров (*Loligo sp.* и др.), образующих часто громадные стаи. Есть кальмары, способные, наподобие летучих рыб, выпрыгивать из воды и пролетать по воздуху значительные расстояния. Так, мелкий, не более 20 см, летающий кальмар (*Stenoteutis sp.*) пролетает по воздуху до 50 м, поднимаясь на высоту до 7 м. Летучие рыбы (*Chtilopogon sp.* и др.) и летучие кальмары образуют особую жизненную форму пелагических животных.

Наконец, типичные обитатели пелагиали – крупные медузы: цианея полярная (*Cyanea arctica*), до 2 м диаметр купола, до 30 м длина щупалец, в северной части Тихого и Атлантического океанов, парусники и колониальные гидромедузы сифонофоры, среди которых наиболее крупные физалии (*Physalia sp.*), диаметр купола до 30 см, длина щупалец 12–15 м. Парусники и сифонофоры обитают преимущественно в теплых водах.

Поверхностный зоопланктон совершает днем миграции в глубину от 100–200 до 600–1000 м (разные виды), а ночью поднимается на поверхность.

Основными факторами, воздействующими на живые организмы на больших глубинах, являются высокое давление и низкая температура. Давление повышается с глубиной равномерно, на одну атмосферу на каждые 10 м погружения. Следовательно, на дне самой глубокой впадины – Марианской, 11 км, – давление будет составлять 1100 атмосфер. Для преодоления этого давления у глубоководных организмов выработался ряд приспособлений. Прежде всего это повышение осмотического давления в тканях и клетках до величин, соизмеримых с величиной давления на глубине обитания данного вида. У глубоководных рыб наружное давление компенсируется давлением газа в их плавательном пузыре.

Понижение температуры также сильно выражено на глубине. Если температура поверхностных морских вод в экваториальной зоне +25 ... +28 °С, то на глубине 1000 м она составляет +4 ... +4,5 °С, на глубине 2000 м уже +2 ... +3,5 °С, на больших же глубинах – около +2 °С. При удалении от экватора эти температуры могут еще более снизиться. Если поверхностная температура воды, особенно в умеренной зоне, сильно колеблется по сезонам и даже в течение суток, температура уже на глубине порядка 100 м очень стабильна.

С увеличением глубины уменьшается плотность населения животных и растений. Фитопланктон вообще не встречается глубже 100–120 м. На батiali красные водоросли, все уменьшаясь в числе видов и в количестве особей, опускаются до глубины 600 м. Глубже лежит гетеротрофная афотическая (темная) зона.

Перенос пищи и энергии в Мировом океане из верхних слоев в глубины осуществляется четырьмя основными способами.

1. «Дождь трупов» раньше считался основным способом, однако результаты современных исследований показывают, что скорость погружения мельчайших органических остатков очень мала, поэтому образовавшийся на поверхности детрит полностью разлагается прежде, чем достигнет дна.

2. Перенос сапрофитным планктоном, который располагается между эуфотической зоной и дном иногда в несколько «этажей» и поедает опускающийся сверху детрит (и сам служит источником детрита для следующего слоя). При этом увеличивается число зве-

ньев пищевой цепи и, следовательно, резко уменьшается количество доходящей до донных организмов энергии.

3. Образование частичек пищи из растворенного органического вещества («пенистый детрит»). Количество растворенного в морской воде органического вещества примерно в 10 раз превышает количество оформленных частиц, следовательно, есть значительный запас для превращения его в доступный вид пищи.

4. Экспорт органического вещества из прибрежных зон, в основном из устьев рек.

В последнее время выяснилось, что большое значение в энергетике глубоководных экосистем могут иметь собственные продуценты – хемотрофы. На больших глубинах в местах разрастания морского дна, в районах глубинных океанических хребтов, в зонах рифтовых разломов из недр Земли происходит выход горячих ювенильных вод, насыщенных большим количеством соединений серы, калия, фосфора и других биогенных элементов. Часто выход осуществляется через небольшие вулканообразные конусы, так называемые «черные курильщики». Они впервые были обнаружены в 1977 г. вблизи Гавайских островов, на глубине 2,5 км. Высота конусов от нескольких десятков сантиметров до нескольких десятков метров. Самый крупный курильщик обнаружен советской экспедицией на судне «Мстислав Келдыш» в 1986 г. вблизи Курильских островов, высота его 70 м, окружность 200 м. Выбрасываемая вода имеет температуру 300–360 °С, не содержит кислорода и соединений азота, но богата сероводородом. Основа этих экосистем хемосинтезирующие серобактерии. Их еще именуют «хемобиосом», в отличие от «фотобиоса» поверхностных вод. Есть и холодные излияния, но они не образуют конусов.

Вблизи «черных курильщиков» биомасса донной фауны вместо привычных граммов на м<sup>2</sup> доходит до 40–60 кг/м<sup>2</sup>. Число эндемичных видов около 250, из них 1/3 составляют полихеты, 1/3 брюхоногие моллюски. Также есть веслоногие и десятиногие раки, двусторчатые моллюски. Особый интерес представляет эндемичный класс Вестиментиферы, из типа Погонофор, червеобразные существа, живущие в трубках, длиной иногда до нескольких метров, не имеют кишечника, пища переваривается внутри сложенных

в трубку длинных щупалец. Живут за счет хемосинтезирующих серобактерий, часть которых они поедают, а часть является их симбионтами. Серобактериями, населяющими ил, питаются также полихеты и моллюски. Следующий трофический уровень составляют придонные бентосоядные рыбы, а верхний уровень – глубоководные хищные рыбы (рис. 124).

Особые гетеротрофные экосистемы возникают на трупах китов, опустившихся на дно (рис. 125). На этих трупах обнаружено более 400 видов животных, из которых 30 нигде больше не встречаются. Это особые виды мидий (*Mytilus sp.*), морских блюдечек (*Osteopelta sp.*), некоторые другие моллюски, кольчатые черви *Osedax sp.* (открыты в 2004 г.). Эти черви не имеют пищеварительной системы, а имеют особые отростки, проникающие глубоко в кости кита, и другие отростки, обращенные наружу – дыхательные. С моллюсками в симбиозе находятся анаэробные хемотрофные серобактерии.

Утилизация китовой туша проходит в три этапа.

1. Мобильные падальщики. Это некоторые придонные акулы, например акула домовая (*Scapanorhynchus owstoni*), но в особенности миксины (*Mixine glutinosa*), пробуравливающие в туше кита многочисленные каналы. Эта стадия длится до двух лет.

2. Оппортунистическая стадия. Тушу разрушают полихеты, в том числе *Osedax sp.*, моллюски, кумовые раки (*Diastylis sp.* и др.). Эта стадия длится тоже до двух лет.

3. Сульфофильная стадия. Утилизацию завершают анаэробные серобактерии, использующие выделяющийся сероводород. Утилизация может длиться 50–100 лет, но при наличии червей *Osedax sp.* может сильно сократиться.

Экосистема трупов китов напоминает рядом черт экосистемы вблизи «черных курильщиков», и, возможно, они генетически связаны. Первоначально возникла экосистема «черных курильщиков», затем она «переместилась» на трупы крупных плезиозавров, но далее был период около 30 млн лет, когда плезиозавров уже не было, а китов еще не было. В это время экосистема сохранялась лишь за счет «черных курильщиков». В то же время некоторые организмы, в частности черви *Osedax sp.* и некоторые моллюски, живут толь-

ко на костях китов, вблизи «черных курильщиков» их нет, следовательно, они возникли лишь после появления крупных китов.

Таким образом, на большой глубине существуют автономные трофические сети, в которых продуцентами являются хемосинтезирующие организмы, и гетеротрофные сукцессии на трупах китов.

Огромные пространства океанического ложа – собственно абиссали – покрыты тонко отсортированным илом. В северных водах его образуют створки диатомовых водорослей, в более южных – известковые раковинки простейших *Globigerina sp.*, в тропических – кремневые скелеты радиолярий. В наиболее глубоких местах эти осадки не достигают дна, и оно представляет собой более или менее обнаженную красную глину.

Для глубоководного бентоса характерны специфические, очень своеобразные виды червей, погонофор, моллюсков, иглокожих. На участках дна с мягким субстратом многие из этих животных имеют многочисленные придатки, иглы, стебельки и прочие поддерживающие структуры, не дающие их владельцам проваливаться в мягкий ил. Это стеклянные губки (*Euplectella sp.*, *Hyalonema sp.*), погружающие в ил длинный, более метра, пучок спикул; длинностебельчатые морские лилии (*Rhizocrinus sp.*, *Bathycrinus sp.*); рыба бентозавр (*Benthosaurus grallator*), опирающаяся на нижнюю лопасть хвостового плавника и длинные лучи грудных плавников. Погонофоры и глубоководные кольчатые черви живут в очень длинных трубочках, соответственно, имеют сильно вытянутое тело (у некоторых погонофор длина тела больше диаметра в 300–500 раз!) (рис. 126).

Нектон батиали и абиссали – наименее изученные обитатели Мирового океана. Причина в том, что еще не изобретено орудие лова, способное ловить быстро плавающих, крупных и... малочисленных обитателей глубин. Трос, на котором спускают драги и трапы, обрывается под собственным весом уже на глубине 2–2,5 км, а спуски батискафов на большие глубины можно пересчитать по пальцам из-за их сложности и большой стоимости. К тому же современные батискафы имеют небольшую скорость, небольшой радиус действия и небольшое время пребывания на глубинах (гораздо большее время занимает спуск и подъем).

Абиссаль – таинственный мир «морских змеев» (если они существуют в реальности). Но реальным оказался другой персонаж морских легенд – кракен, гигантский кальмар (*Architeuthis sp.*). Наиболее крупный экземпляр, попавший в руки ученых, имел длину с вытянутыми щупальцами 19 м и вес около 8 т. Фрагменты щупалец, найденные в желудках кашалотов и отпечатки от присосок на их коже позволяют предположить, что существуют гигантские кальмары длиной до 23–25 м и массой более 20 т (рис. 127).

Глубоководные существа – странные и причудливые создания. Хотя света на глубине недостаточно для фотосинтеза, все же некоторое количество его проникает в глубины, особенно в прозрачных из-за малого количества планктона тропических водах. Поэтому у некоторых глубоководных рыб и кальмаров сильно увеличены глаза (у гигантского кальмара 20 см в диаметре). У других видов глаза полностью редуцированы.

Многие виды глубоководных животных имеют специальные органы, наполненные симбиотическими светящимися бактериями, вырабатывающими особое вещество люциферин и разлагающий его фермент люциферазу. При этом образуется свечение, иногда довольно сильное. Таковы глубоководные рыбы *Tactostoma sp.*, *Grammatostomias sp.*, *Diaphus sp.*, кальмар «чудесная лампа» (*Lycoteuthis diadema*), глубоководные креветки (*Sergestia sp.*). А креветки рода *Systellaspis* не имеют светящихся органов, но при нападении на них хищника выбрасывают струю сильно светящейся жидкости, которая ослепляет нападающего. Таким же свойством обладают и некоторые глубоководные кальмары (*Geteroteuthis sp.* и др.) и осьминоги (*Vampiroteuthis infernalis*).

У рыб удильщиков (*Ceratias sp.* и др.) светящийся орган – большой «пузырек» на конце длинного и тонкого первого луча спинного плавника, смещенного на голову. Привлеченный светом хищник пытается схватить «добычу» и сам оказывается в пасти удильщика. Но у большинства глубоководных видов свечение – способ привлечь особей противоположного пола, что очень важно в условиях низкой численности и рассеяния по большой территории абиссали многих глубоководных видов.

Другая интересная особенность некоторых глубоководных рыб – необычно широко растягивающиеся рот и желудок, позволяющие заглатывать добычу, гораздо более крупную, чем сама рыба. Это такие виды, как живоглот (*Chauliodus sp.*), большерот (*Eurifarynx pelicanoides*), черный пожиральщик (*Chiasmodus niger*). На глубине еды мало, так что рыбы наилучшим способом используют удобные случаи! (рис. 127).

На абиссали же обитает кистеперая рыба латимерия, или целакант (*Latimeria chalumnae*). Впервые случайно поднявшаяся в поверхностные воды рыба этого вида была поймана у берегов Южной Африки в 1938 г., до этого кистеперые считались вымершими по крайней мере в Мезозое и были известны только по ископаемым остаткам. Затем, в 1952 г., небольшая популяция латимерии была обнаружена вблизи Коморских островов, а уже в 1997 г. – другой вид этого рода обнаружен вблизи о. Сулавеси и Филиппинских островов. Кроме того, чешуи явно от живого целаканта были обнаружены в Мексиканском заливе, а на серебряной пряжке, изготовленной испанским мастером, жившим в Мексике в XVII веке, есть реалистическое изображение целаканта (рис. 128).

Особый мир в океанах – коралловые рифы. Они широко распространены в теплых морях, где температура воды не падает ниже +18 °С, а соленость не ниже 32 ‰ (рис. 129). Препятствуют образованию рифов сильные течения, мутные, опресненные и холодные воды. Рифы – одни из самых продуктивных и таксономически разнообразных экосистем Земли, сравнимые по этим показателям с тропическими лесами.

Известны три типа рифов – барьерные вдоль побережий континентов, береговые вдоль побережий островов и атоллы – рифы в форме кольца или подковы с лагуной внутри. Причины формирования атоллов установил Ч. Дарвин: атолл образуется из берегового рифа, если остров в результате тектонических процессов опускается на глубину. С ним вместе опускается и подножие рифа, опустившиеся на глубину коралловые полипы погибают, но на их мертвом известковом скелете продолжают нарастать следующие слои полипов, и в итоге образуется атолл. С некоторыми уточнениями эта схема признается и сейчас (рис. 130).

Главенствующая роль в образовании рифов принадлежит мадрепоровым кораллам (*Pocillopora sp.*, *Favia sp.*, *Sarcophytum sp.* и др.) из подкласса шестилучевых кораллов. Множество их видов образуют колонии разнообразной, часто причудливой формы, срастающиеся в мощное основание рифа. На его поверхности обитают и многочисленные виды других кораллов – одиночные шестилучевые кораллы актинии (*Actinia sp.* и многие другие), колониальные восьмилучевые кораллы: адьюнарии (*Anthomastus sp.* и др.), горгонии (*Gorgonia sp.*, *Rhipidigorgia sp.* и др.), морские перья (*Pennatula sp.*, *Scitaliopsis sp.* и др.). Они образуют сравнительно небольшие колонии.

Хотя кораллы – животные, риф не является гетеротрофным сообществом: это – полноценная экосистема, трофическая структура которой включает значительную массу растений. На внешней стороне рифа (обращенной в открытое море) часто поселяются красные водоросли рода *Lithothamnion*, имеющие собственные известковые скелеты, образующие гребни до 1 м высотой и до 30 м длины, более прочные, нежели сами кораллы. Симбиотические одноклеточные желтые водоросли (*Zooxantella sp.* и др.) развиваются непосредственно в теле коралловых полипов. На самих рифах, как на твердых субстратах, обитают многочисленные виды многоклеточных зеленых и бурых водорослей, а планктонные одноклеточные водоросли накапливаются в лагунах и в полосах воды между барьерными (или береговыми) рифами и берегом. Следовательно, можно говорить не о коралловых, а о коралло-водорослевых рифах.

На рифах обитают многочисленные бентосные организмы. Это большое количество видов моллюсков (*Conus sp.*, *Cypraea sp.*, *Monetaria sp.* и многие другие), в том числе самый крупный двустворчатый моллюск – тридакна (*Tridacna gigas*), до 250 кг весом, длина створок более метра. Это многочисленные морские ежи (*Echinometra sp.*, *Tripneustes sp.* и многие другие), морские звезды, в том числе очень ядовитая и в случаях массового размножения уничтожающая большое количество полипов звезда «терновый венец» (*Acanthaster planci*). Крупные крабы рода *Atergates*, раки отшельники (*Dardanus sp.*, *Calcinus sp.*), гигантские, до 1 м в длину, кольчатые черви рода *Eunice* и многие другие (рис. 131)



Среди зарослей водорослей, колоний губок и полипов кормятся стаи пестро окрашенных рыб. Часть из них питается водорослями, часть – мелкими бентосными организмами, часть – самими коралловыми полипами, часть – другими рыбами. Характерны рифовые окуни (*Aulacocephalus s.*, *Caesio sp.*, *Lutianus sp.*), рыбы-бабочки (*Chaetodon sp.*), щетинозубы (*Forcipiger sp.*), рыбы-попугаи (*Scarus sp.*), рыбы-хирурги (*Zebrasoma sp.*), спинороги (*Pseudobalistes sp.*), амфиприоны (*Amphiprion sp.*), талассомы (*Thalassoma sp.*), рыбы ангелы (*Pomacanthus sp.*), ринеканты (*Rhinacanthus sp.*) и многие другие (рис. 132).

Ночью коралловые полипы вытягивают щупальца и ловят планктон. Среди иглокожих, ракообразных, рыб есть виды, активные ночью, и виды, активные днем. Как и в тропическом лесу, существуют как бы два сообщества – дневное и ночное. Глубже всех, у самой нижней границы живого сообщества рифа, держатся крупные хищники – осьминоги, кальмары, крупные ракообразные омары (*Homarus gammarus*), рифовые акулы (*Triaenodon obesus*), мурены (*Muraena sp.*). Днем они прячутся в пещерах, выбитых волнами в то время, когда эта часть рифа была на поверхности.

Как и у обрывистых скалистых берегов, на рифах сильно выражена вертикальная зональность. Сильно отличается население внутренней (обращенной к берегу или внутрь лагуны) и наружной (обращенной к морю) сторон рифа – наружная намного беднее по видовому составу и по общей биомассе.

Соотношение первичной продукции и дыхания на рифе близко к единице, следовательно, риф является климаксовой экосистемой. Основные факторы, определяющие высокую продуктивность рифов, – активная циркуляция воды за счет приливов и отливов и умеренных морских течений и эффективное использование основных биогенов в сочетании с большим количеством солнечных дней в зонах рифообразования. Все это приводит к созданию мелководных высокопродуктивных зон как вблизи берегов, так и далеко от них.

Устья рек (эстуарии, дельты, лиманы) являются переходными зонами (экотонами) между морскими и пресноводными экосистемами. Лиманы имеют самый разнообразный уровень солености – от почти пресных до сильно пересоленных.

Вдоль береговых линий относительно низменных и широких прибрежных равнин развиваются лиманы типа затопленных долин рек. Есть лиманы типа фьордов – глубокие выемки берегов с мелководным порогом в устье. Лиманы, отграниченные отмелями, представляют собой мелководные бассейны, частично пересыхающие в отлив. Есть лиманы, образовавшиеся в результате тектонических процессов – при сбросах или локальных опусканиях суши, и, наконец, лиманы – устья больших рек, дельты Нила, Амазонки, Ганга, Волги и др. По типу циркуляции воды их можно разделить на четыре категории.

1. Сильно стратифицированные лиманы с «клином» соленой воды, поверх которого разливается пресная вода, принесенная рекой. Развиваются там, где мощное течение реки противостоит небольшому по силе приливу (дельты Амазонки, Миссисипи).

2. Частично перемешанные, умеренно стратифицированные лиманы, где пресноводный поток и прилив более или менее уравновешены. Вода в них в основном солоноватая, но имеются участки с почти пресной или, наоборот, с соленой водой (дельты Рейна, Темзы).

3. Полностью перемешанные лиманы, где действие прилива сильнее, чем течения пресной воды, и при перемешивании возникает соленость лишь немногим менее солености моря в месте ее впадения, или образуется солоноватая вода, но в любом случае стратификация не выражена (устье реки Ранс, северо-западная Франция).

4. Гипрегалинный лиман – там, где приток пресной воды мал или отсутствует, где мала амплитуда приливов и отливов и очень велика испаряемость при малом количестве осадков – лиманы в северо-западной части Черного моря.

Лиманы являются своеобразными «ловушками» биогенных веществ, куда течение реки сносит огромное количество мертвой органики и минеральных солей со всей территории своего, иногда гигантского бассейна (Амазонка, Миссисипи, Волга, Лена и др.), в несравнимое с ним по площади устье (рис. 114). В стратифицированных или солоноватоводных лиманах представлены обычно как пресноводные цветковые растения, так и морские бурые и зеленые

водоросли, как речной, так и морской фитопланктон. Постоянные перемещения воды при приливах и отливах способствуют вымыванию отходов и приносу питательных веществ.

Лиманы в целом производят больше питательных веществ, чем потребляют сами, в результате происходит вынос питательных веществ в другие океанические экосистемы – аутвеллинг.

Особняком стоят гипрегалинные лиманы, где образуется очень своеобразная биота из галофитов и галофилов, очень маловидовая, но с высокой численностью обитающих там немногих видов и высокопродуктивная, аналогичная биотам пересоленных внутрисконтинентальных озер. Однако на дне такого лимана могут накапливаться продукты распада, такие как метан  $\text{CH}_4$ , аммиак  $\text{NH}_3$ , сероводород  $\text{H}_2\text{S}$ , что создает на их глубине мертвые зоны, населенные лишь анаэробными бактериями.

В целом лиманы – хороший пример ассоциированной экосистемы, в которой достигается надежное равновесие между физико-химическими и биологическими компонентами и, как следствие, высокий уровень биологической продуктивности, уступающий в Мировом океане лишь коралловым рифам. Особенно высока продуктивность устьев тропических рек.

## **ГЛАВА 5. Экологические особенности Северного Ледовитого океана и Южного океана (приантарктических вод Атлантического, Индийского и Тихого океанов). Особенности природопользования в морях и океанах**

Наиболее характерная особенность Северного Ледовитого океана – плавучие льды, занимающие в зимнее время до 85 % площади его акватории, и низкие температуры воды – от +4 до  $-1,3$  °C в поверхностных водах и до  $-1,5$  ...  $-1,8$  °C в глубине. Лишь в юго-западной и южной частях Берингова моря, в поверхностных водах Белого моря и в южной части Чукотского моря летом температура иногда поднимается до +8 ... +12 °C.

Северный Ледовитый океан имеет обширный шельф, ширина которого местами достигает 1 тыс. км, а общая площадь – 62 % от

всей площади океана (больше ни один океан Земли не имеет такого шельфа). Узкий Берингов пролив (наименьшая ширина 86 км, глубина 42 м, площадь сечения 2,5 км<sup>2</sup>) не дает поступать в полярный бассейн сколько-нибудь значительному объему теплых вод из Тихого океана, в то время как глубина между Гренландией и Скандинавией до 440 м, расстояние в самом узком месте 1440 км, а площадь сечения 370 км<sup>2</sup> способствует постоянному притоку теплых вод из Атлантики с течением Гольфстрим.

Соленость Северного Ледовитого океана в поверхностном слое ниже, чем в среднем в Мировом океане, 30–32 ‰, из-за больших масс пресной воды, выносимых крупными реками России и Канады – 4–5 тыс. км<sup>3</sup> в год.

Растительный мир беден видами – здесь встречается около 250 видов одноклеточных планктонных водорослей и около 180 видов бентосных растений. В фитопланктоне преобладают диатомовые и перидинеи, в сумме 91 ‰, зеленые и синезеленые 9 ‰. Наиболее богат видами планктон в западной, наиболее теплой части Баренцева моря – 177 видов, из них более трети составляют теплолюбивые перидинеи. В районе полюса 90 видов исключительно диатомовые. Общая фитомасса планктона в Баренцевом море 30 т/км<sup>2</sup>, годовая продуктивность 700 т/км<sup>2</sup>. Фитомасса и продуктивность остальных морей и центральной части Ледовитого океана в 5–15 раз ниже. Резко различается и сезонность обилия фитопланктона. В юго-западной части Баренцева моря вегетационный период длится с середины апреля до начала ноября, в северной части – с июня по октябрь, почти столько же в море Лаптевых; в центральной части Ледовитого океана – с начала августа до середины сентября. Чем дальше на север, тем длиннее полярный день, но тем толще ледовый панцирь, не пропускающий свет.

Своеобразен и арктический зоопланктон. Здесь крайне мало радиолярий и фораминифер, обильные в теплых водах гребневики, сифонофоры и сцифоидные медузы представлены всего несколькими видами, но обильны гидромедузы, коловратки, веслоногие и эвфаузиды. Из 95 видов веслоногих наиболее обилён красный калянус (*Calanus finmarchicus*). Его массовое размножение в основном обеспечивает прокормление громадных стай сельди, мойвы (*Mallotus*

*villosus*) и других рыб, а в недавнем прошлом – и китов. При массовых вспышках размножения калянуса вслед им идет также массовое размножение гребневика обыкновенного, конкурирующего за пищу с сельдью и другими планктоноядными рыбами.

Зоопланктон распределен неравномерно. Если в южной и юго-западных частях Баренцева моря его содержится до 30 т/км<sup>2</sup>, а в годы массового размножения калянуса даже до 800 т/км<sup>2</sup>, то в центральной части того же моря – до 20 т/км<sup>2</sup>, между Шпицбергенем и Новой Землей – до 10 т/км<sup>2</sup>, а в остальной части океана – до 7 т/км<sup>2</sup>.

Обилие рыбы определяется в основном обилием зоопланктона. Фауна рыб Баренцева моря и приполярной части Атлантического океана резко отличается от таковой остальной Арктики. Если в Баренцевом море преобладают сельдь, треска, пикша (*Melanogrammus neglefinus*), сайда (*Pollachius virens*), морской окунь, европейские лососи (семга и кумжа), сельдевая акула (*Lamna nasus*), то в остальных – сиговые и корюшковые. Лишь в его восточной части снова появляются лососи, но другие виды (кета, горбуша, нерка). Многие виды рыб совершают нерестовые миграции из морей в реки (лососевые, сиговые) или в более южные воды. Так, атлантическая сельдь нерестится в южной части Северного моря, а нагуливается в Баренцевом.

Донные водоросли – фитобентос – широкой полосой окаймляют юго-западное побережье полярного бассейна, в центральной и восточной частях Арктики их намного меньше. В южной части Баренцева моря на км<sup>2</sup> приливно-отливной зоны приходится до 46 тыс. т бурых водорослей (в основном фукусов) и до 1,9 тыс. т зеленых водорослей (в основном ульвы). Ниже уровня отлива, в сублиторали, бурые водоросли, в основном ламинария, составляют до 13 тыс., зеленые до 1,5 тыс., а красные до 0,8 тыс. т/км<sup>2</sup>.

Наиболее богат видами зообентос Баренцева моря – это более 1500 видов фораминифер, губок, кишечнополостных, кольчатых червей, мшанок, ракообразных, моллюсков, иглокожих. Их свободноплавающие личинки обогащают планктон. Наиболее характерные виды литорали – кольчатый червь пескожил (*Arenicola marina*), съедобные моллюски миа (*Mya sp.*), сердцевидки (*Cardium sp.*), съедобные мидии (*M. edulus*); морские желуди, мшанки (*Flustra sp.*,

*Retepora sp.* и др.). В прилив сюда заплывают камбалы, бычки, палтусы (*Hippoglossus sp.*, *Reinhardius sp.*), иногда треска, пикша, сайда.

Остальные моря Арктики имеют гораздо менее разнообразную донную фауну. Это связано с наличием ледового покрова – во-первых, он плохо пропускает свет, а во-вторых, прибрежная часть морей, в первую очередь литораль, «пропахивается» льдинами при их нагромождениях вблизи берегов, при этом почти все живое на дне уничтожается. Если в Баренцевом море на км<sup>2</sup> дна приходится в среднем 300 т зообентоса, то в остальных морях не более 25 т. Лишь в районе Берингова пролива снова появляются участки повышенной плотности бентоса. Многие организмы, живущие в Баренцевом море на литорали, в остальной части Арктики перемещаются на глубину 20–40 м, спасаясь от уничтожающих литоральный бентос льдов.

Глубже 100 м плотность бентоса падает и достигает в Баренцевом море 50 т/км<sup>2</sup> на глубине 400 м и 1–2 т/км<sup>2</sup> на глубине 2 км. До глубины 200 м в бентосе преобладают двустворчатые моллюски, а на большей глубине иглокожие и немертины. Обеднение бентической фауны по сравнению с таковой в Баренцевом море (принято за 100 %) составляет в Карском море 67 %, в море Лаптевых 22 %, в Чукотском море 42 %.

В полярных морях мало крупных беспозвоночных. Исключение составляют медуза цианяя полярная, офиура Голова Горгоны (*Gorgonocephalus eucnemis*), до полуметра в диаметре, гигантский одиночный коралл *Umbellula encrinus*, до 2 м в высоту. В полярных морях многие широко распространенные виды живут дольше, чем в более низких широтах, и достигают больших размеров. Так, черноморские мидии живут до 3–5 лет, а беломорские – до 25, сердцевида в Азовском море живет 2–3 года и достигает длины 1–1,5 см, а на Мурманском побережье 15–17 лет и имеет длину до 6 см. До 20 лет доживает треска, до 40 лет – камбала.

По побережьям западной части Арктики имеются крупные птичьи базары. На них преобладают чистиковые – кайры, чистики и др., различные виды чаек, олуши, бакланы, глупыши, утки гаги. В центральной части Арктики птичьих базаров меньше и видовой состав их обеднен – в массе всего три вида – толстоклювая кайра

(*U. lomvia*), чайка моевка и обыкновенный чистик (*C. grylle*). В восточной части Арктики как количество, так и видовой состав птиц снова увеличиваются (рис. 134).

Из морских млекопитающих в западной части Арктики некогда обитал гренландский кит, сейчас его по разным оценкам около 100–200 голов, да еще около 1000 голов обитает в восточной части Арктики. Там же обитает до 8–10 тыс. голов серых китов. Кашалот заходит в арктические воды до Шпицбергена, но не проникает через Берингов пролив. Очень редко у Шпицбергена и у Чукотки отмечали синих китов, сейвалов, малых полосатиков (*B. acuturostrara*) и горбачей. Белуха и нарвал (*Monodon monoceros*) населяют весь полярный бассейн, число их довольно велико. Только в Баренцевом море белух до 25 тыс., нарвалов до 12 тыс. Белуха держится поближе к берегам, летом часто заходит в реки, преследуя идущую на нерест рыбу. Нарвал больше тяготеет ко льдам, встречается почти до полюса, везде, где есть сколько-нибудь постоянные разводья и полыньи или где лед не настолько толст, чтобы зверь не мог поддерживать постоянные продухи.

Моржи (*Odobenus rosmarus*) в западной части Арктики выбиты, но еще в XVIII веке их большие лежбища были на Шпицбергене\* и Новой Земле. От Таймыра до Берингова пролива их 8–10 тыс., в американском секторе Арктики около 15 тыс. у Аляски и около 40 тыс. в районе Лабрадора и Гудзонова залива.

Несколько видов тюленей распространены по всей Арктике. Самый крупный, но и самый редкий – лахтак, или морской заяц (*Erignathus barbatus*), заходит наиболее далеко на север. Шире всех распространена кольчатая нерпа (*Foca hispida*). Наиболее многочислен гренландский тюлень, или лысун (*Pagophoca groenladica*). Их около 2 млн особей. Во время рождения детенышей тюлени собираются на ледяные поля в трех местах Арктики – на Ньюфаундленде и в заливе св. Лаврентия (до 1,2 млн), в горле Белого моря (свыше 0,5 млн) и на острове Ян Майен (0,3 млн) (рис. 133).

Вообще, запасы морских млекопитающих в Арктике (как и везде) сильно подорваны промыслом. Поэтому сейчас на их промысел

---

\* На Шпицбергене атлантический подвид моржа сейчас реакклиматизирован.

введены строгие квоты, регламентируемые международными соглашениями.

Южным океаном называют иногда приантарктические воды Тихого, Атлантического и Индийского океанов, от побережья Антарктиды на север до 60° ю. ш. Здесь, между 40° и 60° ю. ш., теплые субтропические воды сменяются холодными полярными несколькими резкими скачками, и это явление называется субантарктическим и полярным фронтами. Быстрые изменения температуры за фронтами связаны с мощным движением на восток Антарктического приполярного течения. Эти фронты действуют, как границы, определяющие зоны с различными значениями температуры, солености морской воды и содержания в ней питательных веществ. В различных зонах присутствуют и различные растительные и животные сообщества.

Антарктическое приполярное течение тянется более чем на 20 тыс. км вокруг Антарктиды. Скорость поверхностных вод умеренная, но огромная глубина и ширина делают его крупнейшим из всех течений Мирового океана (135 млн м<sup>3</sup>/сек., что в 135 раз больше всех вместе взятых рек Земли). Этот поток движется под воздействием самых сильных на Земле ветров. Постоянные западные ветра часто сопровождаются суровыми штормами, что дало повод морякам назвать южные широты «ревущими сороковыми», «неистовыми пятидесятыми» и «пронзительными шестидесятыми». Эти же ветра создают и крупнейшие на Земле волны.

Антарктическое приполярное течение играет уникальную роль в климатической системе Земли. Каждый из этих трех океанов окружен сушей, за исключением южной границы, и, таким образом, это течение выполняет роль трубы, которая соединяет эти океаны, сглаживает различия в качестве воды между ними и, что более важно, создает действительно глобальную океаническую циркуляцию. В высоких широтах вода более холодная и соленая, поэтому она более тяжелая, и погружается, а теплая вода поступает в высокие широты взамен погружившейся. При этом тепло от низких широт переносится к высоким, охлаждая первые и согревая последние, в результате чего поддерживается климат Земли. Приполярное течение, обеспечивающее свободный обмен воды между океанами,



является ключевым звеном в так называемом «океанском ленточном конвейере».

Южный полярный регион сильно отличается от северного. Антарктика – это континент, окруженный океаном, а Арктика – океан, окруженный сушей. Антарктический морской лед относится от континента ветрами и течением, тогда как арктический морской лед зажат окружающими массивами суши. Замерзающая поверхность океана в Антарктике зимой почти в 1,5 раза превосходит размер континента, но летом большая часть этого льда тает, тогда как Арктика покрыта льдом круглый год. Результат подобных различий – отсутствие в Арктике явления, подобного антарктическим фронтам.

Дрейфующий айсберг – основной тип льда в антарктических водах. Айсберги образуются на суше и состоят из пресной воды. Зарождается айсберг из снега, падающего на континентальный ледяной щит, в течение многих лет снег накапливается и сжимается по мере того, как ледяной щит сползает к морю. Достигнув моря, ледник погружается в воду, и от него откалываются айсберги. Самый крупный айсберг отмечен в 2000 г., когда от шельфового ледника Росса откололся фрагмент длиной 300 км, шириной в 40 км и площадью 10 915 км<sup>2</sup>. Он более чем в 4 раза превышает по площади Люксембург и всего в 2 раза меньше Албании. Подводная часть айсберга составляет около 90 % его общей массы; айсберги дрейфуют в сторону более теплых вод и постепенно тают в них, но если айсберг садится на мель в приполярных водах, он может оставаться на ней на протяжении многих лет.

Антарктида окружена также ледовым припаем и дрейфующими ледовыми полями, образующимися в начале зимы, их толщина от 15 до 60 см. Разрастание этого льда идет со скоростью до 60 км<sup>2</sup>/мин., ежедневно он продвигается на 4 км от берега. Зимой лед достигает толщины от 1 до 10 м и простирается на 2 тыс. км от континента, занимая площадь в 20 млн км<sup>2</sup> (площадь самого континента 14 млн км<sup>2</sup>). К октябрю (конец зимы) дрейфующий ледовый покров доходит в Тихом океане до 62° ю. ш., а в Атлантическом – до 52° ю. ш. Айсберги продвигаются на север на 6–10° (700–1200 км) дальше дрейфующего льда.

Температура замерзания воды в Южном океане около  $-2^{\circ}\text{C}$  и она редко поднимается до  $+4^{\circ}\text{C}$ .

Фитопланктон Южного океана мелкий, в основном его размеры от 2 до 20 мкм. Отмечено до 200 видов одноклеточных водорослей, в основном диатомовых. Зоопланктон представлен преимущественно эвфаузидами, их около 80 видов, наиболее массовый – антарктический криль (*Euphausia superba*), в прибрежных водах континента его заменяет более мелкий прозрачный криль (*E. crystallorophias*). В зоопланктоне встречается до 70 видов веслоногих, а также сальпы и некоторые другие животные. Криль, питающийся фитопланктоном, в свою очередь служит основным источником питания для пелагических рыб, кальмаров и усатых китов. Встречается он более или менее крупными скоплениями, «пятнами», общие его запасы исчисляются, по разным оценкам, в 60–155 млн т.

Пелагических рыб здесь мало, причем в пелагиали живут в основном взрослые, а их мальки обитают на глубине. Это представители семейства Нототениевых: «антрактическая сельдь», или серебрянка (*Pleorogramma antarctica*), мраморная нототения (*Notothenia rossi*), патагонский клыкач (*Dissostichus eleginoides*); представители семейства Белокровковых: щукокрылая белокровка (*Champscephalus gunnari*) и др. Некоторые из этих рыб имеют промысловое значение, прежде всего нототении. Светящиеся анчоусы (*Myctophum sp.*, *Symbolophorus sp.* и др.) в ночное время поднимаются к поверхности, а днем опускаются на глубину. В пелагиали обитает и несколько видов антарктических кальмаров.

Бентос состоит из губок, некоторых восьмилучевых кораллов (альционарий), морских звезд и ежей, кольчатых червей, моллюсков, асцидий и др. Эндемизм бентосной фауны очень высок, у губок, например, более 35 %.

Приантарктические воды в наше время сохранили довольно высокую численность китообразных. Здесь обитает около 7 тыс. южных китов, до 200 тыс. малых полосатиков, до 5 тыс. финвалов, около 10 тыс. сейвалов и около 7 тыс. самых крупных синих китов. Из зубатых китов встречаются косатки, кашалоты, эндемичные южный плавун (*Berardius arnouxii*) и южный бутылконос (*Hyperoodon planifrons*). Численность их установить трудно, так как они посто-

янно мигрируют в более северные воды, особенно косатки и кашалоты.

Фауна птиц и ластоногих исключительно бедна. Здесь обитает около 15 видов птиц. Почти все они живут на островах, но императорский пингвин (*Apteroditus forsteri*), пингвин Адели (*Pygoscelis adeliae*), поморник Мак-Кормика (*Catharacta mackormiki*) и три вида буревестников: южный гигантский (*Macronectes giganteus*), антарктический (*Thalassoica antarctica*) и снежный (*Pagodroma nivea*), гнездятся на берегах материка (поморника отмечали в 150 км от южного полюса). На многих субантарктических островах встречаются белые ржанки, или лопатоклювы (*Chionis alba*), альбатросы (*Diomedea sp.*, *Phoebetria sp.*), буревестники, в основном те же, что и на континенте Антарктиды, а также буревестник прион (*Pachyptila desolata*) и ныряющий буревестник (*Pelecanoides urinatria*), качурки (*Oceanites sp.*), пингвины (*Pygoscelis sp.*, *Eudyptes sp.* и др.), чайки, крачки, бакланы. Из млекопитающих – только пять видов ластоногих: антарктический морской котик (*Arctocephalus gazella*), морской леопард (*Hydrurga leptonyx*), тюлень Уэдделла (*Leptonychotes weddelli*), крабоед (*Lobodon carcinophagus*), тюлень Росса (*Ommatophoca rossi*). Несколько севернее обитает южный морской слон (*Mirounga leonine*) самый крупный из современных тюленей, до 5,5 м длины и массой до 2,5 т., в зону Южного океана, южнее 60° ю. ш., он заходит лишь на Южные Шетландские и Южные Оркнейские острова (рис. 135). На некоторых островах периодически появлялись завозимые с кораблями крысы и специально акклиматизируемые кролики, но нигде не прижились из-за сурового климата.

Природопользование в морях и океанах с древнейших времен шло в основном в двух направлениях: рыболовство (плюс добыча морского зверя и морепродуктов) и судоходство. Лишь местами из морской воды добывали соль, да прибрежный песок использовался для производства стекла. В XX веке добавилась добыча других полезных ископаемых, прежде всего разработка шельфовых месторождений нефти и газа. В перспективе – получение из морской воды многих металлов, включая уран и золото, разработка донных конкреций бактериального происхождения – железа, марганца и пр.

Все это вызывало и будет вызывать в дальнейшем рост загрязнения океанической среды и угрозу существования ее естественной биоты.

В эпоху парусного флота судоходство практически не загрязняло воду, лишь в местах кораблекрушений могли происходить локальные загрязнения (в зависимости от характера груза). Современный флот не только загрязняет воду выбросами топлива и отработанных газов, но и представляет огромную опасность в случае аварий, так как транспортируемые по морю грузы, прежде всего нефть и нефтепродукты, а также различные химикалии и пр., представляют прямую угрозу для морской биоты.

Очень опасны загрязнения, связанные с добычей, переработкой и транспортировкой нефти, попаданием в воду топлива и смазочных материалов с судов. По морю ежегодно транспортируется около 1,5 млрд т нефти и нефтепродуктов. (Например, в 1992 г. 1,3 млрд т сырой нефти и 0,33 млрд т нефтепродуктов). Танкерный флот мира насчитывает свыше 6 тыс. судов общей грузоподъемностью 280 млн т, в том числе супертанкеры, принимающие на борт от 100 до 400 тыс. т нефти. Более или менее легально сливается в воду большое количество нефти при промывке танков судна морской водой, при принятии ее на борт в качестве балласта и последующем выливании в море. В год такие поступления дают в среднем 1,16 млн т, а аварии танкеров – 0,3 млн т., т. е. нормальная эксплуатация нефтяного флота дает 38,3 % всех нефтяных загрязнений, а аварии – 10 %. Для сравнения: нормальная эксплуатация остального флота дает 16,5 % всех нефтяных загрязнений.

Итак, в общем балансе нефтяных загрязнений Мирового океана нормальная эксплуатация флота дает 54,8 %, аварии танкеров – 10 %; 25,2 % – речной сток с континентов, 1,7 % – добыча нефти на шельфах и 8,3 % – естественное просачивание нефти на дне морей. В отдельные годы соотношение может меняться. Так, в 2010 г. не было аварий танкеров, но при аварии на подводной скважине в Мексиканском заливе за 4 месяца в воды залива вылилось около 1 млн т нефти.

Следует отметить, что поступление нефти в Мировой океан в последние годы сократилось – в 1960–1970-е гг. оно составляло

до 6 млн т., в начале XXI века до 3 млн т. Сократилось и количество аварий танкеров – с 29 в 1970 г. (вылилось в море 1,12 млн т) до 7 в 1991 г. (вылилось в море 0,27 млн т) и до 1 в 2007 г. (5 тыс. т). Сокращение поступлений нефти обусловлено ужесточением международных норм контроля, усовершенствованием конструкций танкеров, подводных скважин, специальным оборудованием нефтяных терминалов в портах и пр. Тем не менее положение с загрязнением морей и океанов остается тревожным. До 30 % поверхности Мирового океана покрыто нефтяной пленкой. Тонна нефти покрывает тонкой пленкой 12 км<sup>2</sup> поверхности воды. В среднем в Мировом океане на м<sup>2</sup> поверхности приходится 0,8 мг нефти, а в закрытых морях с интенсивным судоходством (в Средиземном) до 38 мг. При площади 0,7 % от всей акватории планеты Средиземное море получает до 17 % всех ее загрязнений.

Вероятно, весь Мировой океан уже был бы покрыт такой пленкой и погиб бы, но положение спасает постоянное волнение. Оно сбивает тонкую пленку, причем, легкие фракции испаряются, а тяжелые образуют комочки битума диаметром 0,1–10 см, которые дрейфуют с морскими течениями. На наиболее крупных из них поселяются мшанки, усоногие раки, некоторые моллюски, черви и пр., и таким образом эти комочки включаются в экосистему морской поверхности. Постепенно комочки разлагаются при участии микроорганизмов. Комочек объемом 1 дм<sup>3</sup> разлагается около 80 лет. Еще в 1970 г. французская океанографическая экспедиция, прошедшая от острова Родос до Азорских островов сделала 764 пробы поверхностных вод, и только 122 пробы (16 %) не содержали таких комочков. В таких участках Мирового океана со слабым течением, как Саргассово море, битум накапливается в больших количествах.

Пленка нефти на поверхности воды прекращает газообмен O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> между атмосферой и гидросферой. Прекращается выход в атмосферу кислорода, продуцируемого морскими растениями (а это 40 % всего поступления кислорода в атмосферу!) и поглощение углекислого газа, растворяемого в воде и соединяющегося там с ионами кальция (процесс, снижающий парниковый эффект!).

Очень сильно нефтяное загрязнение влияет на морских птиц: нефть растворяет жировую смазку перьев, и холодная вода

проникает непосредственно к телу; птица гибнет от переохлаждения. Слипание маховых перьев препятствует взлету. После аварии в 1966 г. либерийского танкера «Торри Каньон» у берегов юго-западной Англии в море вылилось 117 тыс. т сырой нефти. Погибло 8 тыс. морских птиц, 90 % икры сардин, почти все моллюски, ракообразные, кольчатые черви и прибрежные рыбы на глубине до 15 м. Авария танкера «Герд Мерк» в 1970 г. в устье Эльбы вызвала гибель от 250 до 500 тыс. зимовавших здесь полярных уток. В Северной Атлантике в 1960-е гг. ежегодно от разлива нефти погибало от 200 до 400 тыс. птиц. На островах Силли у берегов Англии в 1907 г. гнезилось до 100 тыс. тупиков (*Fratercula arctica*). В настоящее время их там всего около 100 особей.

Все промысловое рыболовство сосредоточено в основном на шельфах и в районах апвеллингов. Они занимают 20 % акватории Мирового океана, но на них приходится 90 % мирового улова рыбы. Лишь тунцы (*Thunnus sp.*), макрели (*Scomber sp.*) и некоторые другие виды промышляются в пелагиали, да макрурус (*Macrourus sp.*), морские окуни (*Sebaster sp.*) и некоторые другие добываются на большой глубине. Хотя важными в промысловом отношении являются многие виды рыб (а съедобны почти все рыбы, за исключением немногих ядовитых видов), основная часть мирового улова состоит из небольшого количества видов. Половину мирового улова составляют (в порядке уменьшения) шесть видов рыб: перуанский анчоус, атлантическая сельдь (*C. harengus*), атлантическая треска (*Gadus morhus*), макрель (*S. scomber*), минтай (*Theragra chalcogramma*), южно-африканская сардина (*S. sagax*). Важными промысловыми группами являются также камбаловые, лососевые, окуневые. В северной Атлантике ловят пикшу, палтуса, а в более южных широтах – королевскую макрель (*Scombromorus sp.*), горбылей (*Sciaena sp.*, *Umbrina sp.*), каменных морских окуней (*Serranus sp.*); в северной части Тихого океана – иваси (*Etrumeus teres*) и сайру (*Cololabis saira*).

Мировая добыча рыбы в последние годы растет. Если в начале XX века в мире добывалось около 10 млн т рыбы, то в конце его – 100 млн т. В то же время падает добыча ценных видов – осетровых, лососевых. Растет вылов мелкой, быстро размножающейся

рыбы (сельди, анчоусы, сардины, кильки и т. п.), гораздо худшего качества, чем лососевые, сиговые, осетровые. Но перелов сильно снижает продуктивность даже таких видов рыб. В Северной Атлантике в 1967 г. было выловлено 1,2 млн т сельди, а уже в 1969 г. – 0,19 млн т. Причем сильно снизились размеры выловленных рыб. Поэтому в 1970 г. был введен запрет на лов атлантической сельди на 25 лет.

Перед Второй мировой войной на западном побережье США вылавливалось ежегодно до 800 тыс. т тихоокеанской сардины, в 1953 г. лов был запрещен. Самая многочисленная в мире промысловая рыба – перуанский анчоус. При норме вылова 9,5 млн т в год в отдельные годы вылавливали до 11,2 млн т, после чего на несколько лет уловы падали ниже квоты. Снижение уловов камбалы, трески, палтуса в морях Северной Атлантики у берегов Европы и Америки началось уже в 1920–1930-е гг. и продолжается в наши дни.

На снижение рыбных запасов влияет не только перелов, но и загрязнение вод (особенно прибрежных), а для проходных рыб и плотины на реках, в которые рыба идет на нерест.

Местное население коралловых рифов издавна использует их как источник биологической продукции, а также рифовый известняк как стройматериал. При ограничении добычи известняка отдельными участками, экосистема рифа восстанавливается довольно быстро – за 3–5 лет.

Формирование антрополических ландшафтов в эстуариях крупных рек связано с тем, во-первых, что здесь часто находятся крупные города, а во-вторых, в связи с высокой продуктивностью их экосистем. В эстуариях можно ежегодно отлавливать рыбы от 60 до 500 кг на га. Создаются псевдокультурные экосистемы, в которых урожайность съедобных животных и растений может достигать 3 т/га. Урожайность плантаций мидий может достигать 20 т/га. Существует опыт использования искусственных аналогов эстуариев. Так, в Индонезии создают «тамбаки» – огороженные плотинами солоноватоводные водоемы для разведения рыбы, продуктивностью 0,5–2 т/га в год.

Запасы морских млекопитающих сильно подорваны промыслом. Поэтому сейчас на их промысел введены строгие квоты,

регламентируемые международными соглашениями. Самый крупный вид китов (и вообще самое крупное животное, когда-либо жившее на Земле) – синий кит насчитывал в начале XX века в Приантарктических водах около 200 тыс. голов. Еще в 1932 г. их было добыто 29,4 тыс., в 1961 – 1700, в 1965 – 20, а в 1967 – 4 особи. Сейчас добыча синего кита запрещена, и его численность составляет порядка 7 тыс. особей.

Финвалов добывали в 1940–1950-е гг. до 30 тыс. в год, в 1966 г. – 2,5 тыс. Сейчас их численность по разным оценкам составляет от 6 до 14 тыс. Сейвалов в 1950–1960-е гг. добывали до 20 тыс. в год, сейчас их численность, по разным оценкам, составляет от 6 до 20 тыс. Серых китов сейчас 8–12 тыс., горбачей до 50 тыс., кашалотов до 25 тыс.

Гренландских китов около 200 в Атлантическом океане и около тысячи в Тихом. Но численность их, видимо, растет, так как в последние годы их видели вблизи мыса Кейп-Код, на северо-востоке США. Южных китов около 7 тыс.

Промысел китов в настоящее время ведет только Япония, а еще в 1964 г. в Антарктике работало 15 китобойных флотилий (в том числе три советские). Есть проекты одомашнивания китов и их специального разведения, так как они занимают третий трофический уровень, и 200 кг зоопланктона переходит в 10 кг мяса кита, а, например, такое же количество зоопланктона – только в 1 кг мяса тунца или скумбрии, занимающих четвертый трофический уровень.

Промысел моржей и гренландского кита разрешен сейчас лишь аборигенам Восточной Арктики (чукчам и эскимосам) при условии полного использования туши, а также в Канаде. По новейшим сведениям у берегов Исландии численность гренландских китов увеличивается, и Исландия добивается введения квоты на их промысел для своего населения. Всего добывается ежегодно 1,5 тыс. моржей в Беринговом море и у берегов Аляски (в том числе в России – 500–700 голов) и до 2,5 тыс. на востоке Канады. Гренландских китов добывают 10–30 голов ежегодно. В России, несмотря на запрет, ежегодно добывается некоторое количество белух при их заходах в реки.



## ЧАСТЬ ПЯТАЯ

---

### Искусственные экосистемы

#### ГЛАВА 1. Экологические особенности агроценозов

*Агроценоз* (агробиоценоз) – созданное для получения сельскохозяйственной продукции и регулярно поддерживаемое человеком маловидовое (нередко – растительная монокультура) сообщество, обладающее малой устойчивостью, но высокой продуктивностью одного или нескольких видов (сортов, пород) растений или животных.

В агроценозе, как и в любом биоценозе, комплексы организмов, входящих в его состав, характеризуются различными взаимоотношениями, в первую очередь трофическими и топическими связями. В естественных биоценозах сложный многовидовой растительный покров и связанные с ним зоо-, микробо- и микоценозы слагаются исторически, иногда в течение тысяч и десятков тысяч лет (а биоценозы тропического леса и миллионы лет). В агроценозах (на полях, огородах, плантациях, садах) растительный покров создается человеком и представлен, кроме возделываемых растений, рядом связанных с ними представителями дикой флоры и фауны (так называемые сорняки и вредители). Время создания агроценоза – от одного года (поля, огороды) до нескольких десятков лет (плодовые сады, виноградники, плантации бананов, какао, кофе, чая и некоторых других многолетних культур).

Комплексы сопутствующих организмов в агроценозах формируются, как и в естественных биоценозах, путем естественного отбора. Разница в том, что человек, создавая возделываемому виду благоприятные условия (агрофон), подавляет большинство других видов. Поэтому в агроценозе деятельность человека по созданию нужного культивируемому растению агрофона становится во многих случаях решающим фактором отбора. Виды фитофагов, не способные питать-

ся на возделываемом растении (или на его сорняках) и переносить абиотические особенности агрофона, подавляются, а способные – находят благоприятные условия, размножаются и часто в сильной степени подавляют культурные растения, становясь вредителями.

Плотность популяции культурных растений (агропопуляции) формируется с таким расчетом, чтобы в посеве поддерживался режим конкуренции, благоприятный для культурного растения и неблагоприятный для сорняков. Это не распространяется на популяции пропашных культур с широкими междурядьями, в которых сорняки уничтожаются механическими или химическими методами. Зависимость урожайности от плотности популяции культивируемого растения имеет параболический характер: при увеличении густоты посева сначала идет рост урожайности, потом она стабилизируется, а далее начинает падать. Для подавления сорных растений подбирают такую плотность посева, которая несколько выше точки наибольшей урожайности. Если же борьба с сорняками ведется химическими методами, то плотность высева принимается оптимальная.

Степень устойчивости отдельных типов агроценозов зависит от частоты и радикальности изменений, которым подвергается режим земель сельскохозяйственного использования. Смена растительного покрова и связанного с ним зооценоза происходит по воле человека, особенно в полевых севооборотах, которые, таким образом, являются аналогами флуктуаций. Наиболее устойчивы в агроценозах обитатели почвы.

Устойчивое состояние агроэкосистемы, при котором сохраняются ресурсы почв и естественных кормовых угодий, биологическое разнообразие, и при этом обеспечивается достаточно высокий выход сельхозпродукции, называется *сестайнинг*. Самый экологичный и один из наиболее эффективных способов восстановления плодородия и поддержания баланса органического вещества – использование сидератов – специально выращиваемых растений, которые запахиваются в почву в качестве зеленого удобрения.

Повышение продуктивности агроценозов достигается тем, что использование преимущественно однолетних растений как бы возвращает ежегодно агроценоз на самую раннюю стадию сукцессии, продуктивность которой на единицу биомассы наибольшая.

Интенсивная хозяйственная деятельность человека ведет к замене естественных биоценозов на агроценозы на все большей площади, и агроценозы становятся все более важными регуляторами газового состава атмосферы. Общая площадь сельскохозяйственных земель различного назначения составляет около 28 % всей площади суши (10,9 % – пашня и 16,5 % – пастбища и сенокосы). Общая продуктивность сельхозземель от 0,65 до 3 тыс. т/км<sup>2</sup>, что выше большинства естественных экосистем (кроме тропических лесов и коралловых рифов). Поэтому для гомеостаза окружающей среды важна правильная организация агроценозов, обеспечивающая максимальное усвоение растениями углекислого газа, ведущая к повышению продуктивности агроценоза и к увеличению выработки кислорода.

Следовательно, мы выделяем следующие свойства агроценозов:

1. Растительный покров агроценозов составляется человеком и слагается из немногих видов культивируемых растений.
2. Сопутствующие виды растений (сеgetальное сообщество) составляют намного меньшую биомассу, чем культивируемые, последние, таким образом, являются сверхдоминантами.
3. Устойчивость растительного покрова, а следовательно, и всего комплекса организмов в агроценозе поддерживается деятельностью человека, без которой агроценоз существовать не может.
4. При прекращении деятельности человека агроценоз подвергается естественным сукцессиям – демулационным или дисклимаксным, смотря по характеру внешних условий.
5. Регулярное изъятие биологической продукции в виде урожая восполняется применением минеральных и органических удобрений и определенных агротехнических приемов.
6. Смена агроценозов происходит в результате замены одного вида культивируемого растения другим при севооборотах.
7. В настоящее время агроценозы занимают более четверти площади суши.

При растениеводстве формируются агроценозы двух типов: с использованием однолетних (или двух – трехлетних) культур – поля, огороды, плантации хлопка, сахарного тростника, посевы кормовых трав – и с использованием многолетних растений – сады, ягодники,

виноградники, плантации бананов, кофе, чая, какао, каучуковых деревьев и т. п. Несколько особняком стоят пастбища и сенокосы, которые, строго говоря, являются агроценозами лишь частично.

Естественные пастбища меньше подвержены непосредственному влиянию человека, если выпас не превышает допустимой нагрузки. Но при ее превышении происходит смена фитоценоза, преимущества получают растения с более коротким сроком жизни и с высокой плодовитостью, которые со временем вытесняют другие виды и в целом видовой состав фитоценоза пастбища беднеет. Выпас сельскохозяйственных более интенсивен, чем выпас естественных фитофагов и оказывает неблагоприятное воздействие на травостой пастбища. В саваннах дикие копытные многих видов более равномерно и полно используют растительный покров и потому без ущерба для него продуцируют биомассу в 7–8 раз большую, чем стада коров и овец в этих же условиях. Особенно сильно вытаптывают пастбища овцы, давление которых на почву составляет  $2 \text{ кг/см}^2$ , что в 4 раза выше, чем давление гусениц среднего танка. Одна овца ежедневно вытаптывает  $200 \text{ м}^2$  поверхности пастбища.

Искусственные (сеяные) пастбища – посевы многолетних трав и смесей многолетников и однолетников – представляют собой нечто среднее между естественными пастбищами и полями. Сенокосы во многом сохраняют черты естественных биоценозов, но регулярные выкосы способствуют также отбору отдельных видов, получающих преимущества, например, видов, дающих семена раньше сроков покоса, или растения, имеющие скрытые под землей ростовые почки (криптофиты).

Агроценозы в человеческой истории возникли сравнительно недавно. Если время существования на Земле человека современного около 200 тыс. лет, то первые признаки ведения сельского хозяйства отмечены 9–10 тыс. лет назад, т. е., современный человек 95–95,5 % времени своей истории был охотником и собирателем. Если же учесть время существования архантропов и палеоантропов (около 3 млн лет), то время, когда человек стал создавать агроценозы, составляет всего 0,3 % времени его истории.

Охота давала больше белковой пищи, сельское хозяйство пошло по пути принесения белков в жертву необходимому удешевлению

производства углеводов. Животных, вместо забоя на мясо, стали использовать как тягловую силу. Дефицит же белка человек быстро научился покрывать, введя в культуру бобовые и используя молочные продукты от домашних животных. При наличии большого количества охотничье-промысловых животных охотник тратил меньше времени на добычу пищи, чем земледelec. Поэтому при высокой численности диких животных и малой численности людей охота преобладала над сельским хозяйством. По мере увеличения человеческой популяции и истребления диких животных стали выявляться преимущества последнего. Охотнику для прокормления семьи требовалось около 20 км<sup>2</sup> угодий, земледельцу, даже при самых примитивных способах ведения хозяйства, около гектара. Продукты земледелия (мука, крупа, сушеные и вяленые плоды и овощи, вино, растительное масло) при соблюдении довольно простых условий можно хранить годами, поэтому урожайный год способствовал созданию запасов, которые можно было использовать в неурожайные годы (ср. библейский рассказ о житницах Иосифа [Быт. 41: 36, 37] или при переселении на новые места. Мясо же в те времена почти не умели заготавливать, соль была неизвестна, а копченое и вяленое мясо все же портится намного быстрее, чем продукты растениеводства.

Первые агроценозы возникают около 9 тыс. лет назад в Юго-Западной Азии и в долине Нила; 8 тыс. лет назад на Балканах; 7 тыс. лет назад в Афганистане и в Индонезии, 5 тыс. лет назад в Китае и в Индии (рис. 137). Одомашнивание скота произошло несколько раньше – около 10 тыс. лет назад.

Не завися больше от диких животных, как источника пищи, «человек аграрный» стал истреблять их без разбора, чего первобытный охотник себе позволить не мог. Многих диких копытных истребляли из-за потравы посевов, а хищных – из-за нападения на скот. Появляется и «спортивная» охота, так как у человека с развитием сельского хозяйства и улучшением структуры питания появляется больше свободного времени.

В настоящее время резервов для дальнейшего освоения территорий под агроценозы практически нет, придется вырубать леса, которых на Земле остается все меньше и меньше (около 27 % площади суши, считая и искусственно посаженные леса). Почти половина

суши (45 %) занята «неудобными» для создания агроценозов землями – ледники, пустыни, тундры, горы и т. п.

Бедность видового состава агроценозов связана с тем, что человек ввел в культуру сравнительно небольшое количество растений. Даже если учесть многочисленные декоративные, в том числе комнатные, растения, получится около 30 тыс., не более 10 % от современной флоры семенных растений. Если же брать только сельскохозяйственные культуры, то и того меньше – около 4 тыс. видов.

Общая продукция агроценозов оценивается за период 1991–2000 гг. в среднем 7,69 млрд т в год. Продукцию свыше 100 млн т в год дают всего 8 видов растений, но в сумме это более трети мирового урожая. Еще 11 культур дают от 50 до 100 млн т в год, в сумме 9,3 % мирового урожая, 16 культур – от 10 до 50 млн т (5 %), 18 культур – от 1 до 10 млн т (1,2 %).

Следовательно, 53 культуры дают более половины (54,2 %) мирового урожая (табл. 15). Остальные 45,9 % дают до 4 тыс. видов различных зерновых, кормовых, овощных, фруктовых, пряных, эфиромасличных и технических растений. Именно эти 4 тыс. видов растений образуют культурную часть агроценозов Земли. Количество видов сорняков в 3–5 раз больше, следовательно, в агроценозах представлено 16–25 тыс. видов растений, или 5–8 % от всей флоры семенных растений.

Таблица 15

**Урожайность основных сельскохозяйственных культур по данным ФАО (среднегодовая, за 1991–2000 г.)**

№ п/п	Виды сельхозкультур	Урожай, млн т	% от общего мирового урожая
1	Сахарный тростник ( <i>Saccharum officinarum</i> )	900	11,7
2	Пшеница ( <i>Triticum sp.</i> )	510	6,6
3	Рис ( <i>Oriza sp.</i> )	443,5	5,8
4	Кукуруза ( <i>Zea mays</i> )	405,5	5,3
5	Картофель ( <i>Solanum tuberosum</i> )	290	3,5
6	Ячмень ( <i>Hordeum sp.</i> )	170	2,2
7	Маниок ( <i>Manichot esculentum</i> )	129	1,7

Окончание таблицы

№ п/п	Виды сельхозкультур	Урожай, млн т	% от общего мирового урожаия
8	Свекла ( <i>Beta vulgaris</i> )	147,5	1,6
Итого 8 культур		3005,5	39,8
9	Батат ( <i>Ipomea latatus</i> )	95	1,2
10	Овес ( <i>Avena sativa</i> )	70	0,9
11	Томаты ( <i>Lycopersicum esculentum</i> )	68	0,9
12	Цитрусовые ( <i>Citrus sp.</i> )	67,4	0,9
13	Бананы ( <i>Musa sp.</i> )	65,9	0,8
14	Сорго ( <i>Sorgum sp.</i> )	61,8	0,8
15	Просо ( <i>Panicum miliaceum</i> )	60	0,8
16	Виноград ( <i>Vitis vinifera</i> )	59,8	0,8
17	Хлопок ( <i>Gossipium sp.</i> )	55,3	0,7
18	Соя ( <i>Olycine max</i> )	54,6	0,7
19	Рожь ( <i>Secale cereale</i> )	52	0,7
Итого 11 культур		710,8	9,2
20–35	Яблоки ( <i>Malus domestica</i> ), кокосы ( <i>Cocos nucifera</i> ), горох ( <i>Pisum sativum</i> ), капуста ( <i>Brassica oleracea</i> ), арахис ( <i>Arachis hypogaea</i> ), арбузы ( <i>Citrullus lanatus</i> ), лук ( <i>Allium sp.</i> ), ямс ( <i>Dioscoria sp.</i> ), манго ( <i>Mangifera sp.</i> ), тыква ( <i>Cucurbita sp.</i> ), подсолнечник ( <i>Helianthus annuus</i> ), огурцы ( <i>Cucumis sativus</i> ), ананасы ( <i>Ananas comosus</i> ), лен ( <i>Linum usitaticissimus</i> ), маслина ( <i>Olea europaea</i> ), морковь ( <i>Daucus carota</i> )		
Итого 16 культур		366,4	4,8
36–53	Джут ( <i>Corchorus sp.</i> ), <b>масличная пальма</b> ( <i>Eleaeis guineensis</i> ), кунжут ( <i>Sesatum indicus</i> ), дыни ( <i>Cucumis melo</i> ), кормовые бобы ( <i>Faba bona</i> ), фасоль ( <i>Phasealus sp.</i> ), кофе ( <i>Coffea sp.</i> ), баклажаны ( <i>Solanum melongena</i> ), табак ( <i>Nicotiana sp.</i> ), папайя ( <i>Carica papaya</i> ), финики ( <i>Phoenix dactylifera</i> ), клубника ( <i>Fragaria sp.</i> ), чечевица ( <i>Lens culinaris</i> ), какао ( <i>Theodroma cacao</i> ), инжир ( <i>Ficus carica</i> ), миндаль ( <i>Amigdalus communis</i> ), <b>авокадо</b> ( <i>Persea americana</i> ), чай ( <i>Thea sinensis</i> )		
Итого 18 культур		90	1,1
ВСЕГО	53 культуры	4163,7	54,9

В 1920–1930-е гг. Н. И. Вавилов установил наличие на Земле 21 точки происхождения культурных растений, которые он сгруппировал в 7 центров. 1. Индийский, дал 182 вида культурных растений (рис, хлопчатник, гречиха, огурец, баклажан, лимон, манго, сахарный тростник, черный перец и др.). 2. Китайский – 134 вида (рис, просо, чумиза, соя, лук батун, абрикос, персик, апельсин, мандарин, чай, хурма и др.). 3. Средиземноморский – 84 вида (полба, пшеница мягкая, горчица белая, горох, маслины, бобы, капуста, свекла, редис, редька, брюква, укроп, петрушка, сельдерей, пастернак, чеснок и др.). 4. Переднеазиатский – 84 вида (твердая пшеница, рожь, ячмень, овес, лен, мак, дыня, виноград, груша, айва, слива, инжир, гранат и др.). 5. Южно- и Центральноамериканский – 53 вида (кукуруза, подсолнечник, фасоль, перец однолетний, тыква, кабачок, какао, арахис, томат, картофель, табак, кола и др.). 6. Среднеазиатский – 42 вида (пшеница мягкая, конопля, чечевица, нут, лук репчатый, дыня, яблоня, абрикос, виноград, грецкий орех, миндаль и др.). 7. Абиссинский – 38 видов (пшеница твердая, горох, чечевица, нут, кофейное дерево и др.) (рис. 138).

Зооценозы в аграрных экосистемах формируются под влиянием в основном этих видов растений, привлекающих небольшое количество видов насекомых и грызунов – фитофагов, в основном олиго- и монофагов, реже полифагов. Все они получают преимущество перед другими видами и очень быстро повышают свою численность (рис. 139). Причины такого повышения в основном пять.

Там, где природа еще не сильно изменена человеком, существует уравнивание взаимоотношений между растениями, питающихся ими фитофагами и хищниками и паразитами, живущими за счет фитофагов. Выжить способны лишь те виды, которые не могут полностью истребить свою кормовую базу. И чтобы этого не случилось, выработались сложные механизмы отношений между живыми организмами. Более того, как теперь установлено, животные, питаясь растениями, даже содействуют процветанию видов, за счет которых они существуют, являясь факторами естественного отбора. В такой же степени растения являются факторами естественного отбора для животных, которые ими питаются. Хищники же и паразиты являются факторами естественного отбо-



ра для своих жертв и хозяев, а сами жертвы и хозяева – факторами отбора для хищников и паразитов. В целом же взаимоотношения всех компонентов экосистемы гарантируют ее устойчивое существование в гомеостазе.

Но вот территория занята агроценозом. Распашка и иные агротехнические приемы, развитие возделываемой культуры – все это означает принципиально иные условия для всей прежней экосистемы. Меняется кормовая база – она становится качественно более однородной. А вместе с кормовой базой меняются и условия существования многих местных видов. И те из них, которые оказываются способными существовать за счет немногих видов культурных растений и их сорняков, заменивших собой флористическое разнообразие естественной экосистемы, становятся более многочисленными. Из них и образуется фауна так называемых вредителей. Следовательно, первая причина, по которой отдельные виды становятся вредителями – несходство агроценоза с естественной экосистемой: человек, разрушая исторически сложившиеся биоценозы со свойственными им межвидовыми отношениями и механизмами регуляции численности живых организмов, создает условия для массового размножения немногих видов и, наоборот, для исчезновения или уменьшения в численности большинства видов.

Генетическая и селекционная работа, проводимая человеком, сильно изменяет культурные растения, придавая им свойства, которых не было у их диких предков. Приобретая все большую пищевую ценность для человека, культурные растения становятся в не меньшей мере ценными и для тех немногих видов фитофагов, которые питаются ими. Эти виды теперь способны обеспечить свои потребности в пище при меньших затратах времени и энергии на ее добывание и усвоение, что, в свою очередь, высвобождает их энергетические резервы для размножения, повышает жизнеспособность. Так, накопившиеся за лето большие жировые запасы у насекомых и грызунов облегчают зимовку, и весной возможны вспышки размножения. В этом состоит одна из сложностей селекционной работы: прекрасные по урожайности и пищевым качествам сорта дают увеличение численности вредителей.

Сопrotивляемость растений болезням и вредителям во многом зависит от агрофона. Чем он благоприятней, тем устойчивей растение. Но, продвигая культурные растения за пределы естественных ареалов их предков, человек переносит их в условия ухудшенного агрофона и этим способствует поражению их фитофагами. Следовательно, вторая причина повышения численности видов, ставших вредителями – придание культурным растениям в результате селекции более ценных пищевых свойств и благоприятные для них изменения агрофона под влиянием деятельности человека.

Распашка целинных и залежных земель в Северном Казахстане и Западной Сибири положило конец массовым размножениям узкочерепной полевки (*M. gregalis*) и степной пеструшки (*Lagurus lagurua*), так как они устраивают гнезда под плотной дерниной на небольшой глубине. В то же время возросло количество полевой мыши (*Apodemus agrarius*) и большого суслика (*S. major*), гнезда которых находятся в земле ниже пахотного горизонта. Но если узкочерепная полевка и пеструшка питаются в основном зелеными частями растений и вредят лишь в годы резкого подъема численности, то полевая мышь и большой суслик питаются преимущественно семенами, они получили на хлебных полях «большую добавку» к своим пищевым ресурсам и стали вредить постоянно.

В XVIII веке во Франции крестьяне широко использовали барбарис (*Berberis vulgaris*) для устройства колючих изгородей между полями, предполагая в добавок к хлебу получать еще и ягоды. Но барбарис является промежуточным хозяином паразитического грибка линейной хлебной ржавчины (*Puccinia graminis*), опаснейшего вредителя хлебных злаков. Урожаи пшеницы резко упали, и барбарис стали повсеместно уничтожать. Подобные примеры можно умножить. Следовательно, третья причина повышения обилия вредителей в том, что человек часто создает для них специфические условия для переживания и увеличения численности в агроценозах.

Ряд видов вредителей в последние 50–100 лет сильно расширили свои ареалы. Так, хлебная жужелица (*Zabrus tenebrioides*), хлебный пилильщик (*Cephus pygmaeus*), пшеничная совка (*Scotia tritici*) и др. в Европейской России сильно продвинулись на север,

образовав соответствующие подвиды. Четвертая причина – нарушая механизмы, уравнивающие межвидовые отношения, человек создает условия для более быстрой микроэволюции, для возникновения ряда морф, рас и подвидов, приспособленных именно для специфических условий агроценозов.

В Европе в XX веке широко распространились американские по происхождению вредители: колорадский жук (*Leptinotarsa decimlineata*), калифорнийская щитовка (*Diaspidiotus perniciosus*), филлоксера (*Viteus vitifolii*) и др., в Америке же стали массовыми вредителями евразийские непарный шелкопряд (*Porthetria dispar*), гессенская мушка (*Mayetiola destructor*), луговой мотылек (*Loxostege sticticalis*) и др. Пятая причина – распространяя посевной материал и товарную продукцию, человек переносит вредителей на громадные расстояния, порядка межконтинентальных.

Как следствие, в агроценозах часто обитают виды, которые в данных природных условиях за их пределами не встречаются.

Специфика пастбищных агроценозов связана с видами выпасаемых животных и с плотностью их выпаса – нагрузкой на пастбище. Предельная нагрузка на пастбище определяется в зависимости от геоботанической характеристики и составляет на естественных пастбищах 40–140 кг живого веса скота на га, а на искусственных – от 36 до 650 кг на га.

Одомашненных животных еще меньше видов, чем культурных растений. Из млекопитающих одомашненными можно считать 15 видов – собаку (*Canis familiaris*), кошку (*Felis catus*), крупный рогатый скот (*Bos taurus*); разные породы являются потомками трех видов – тура (*B. primigenus*)\*, индийского буйвола (*Bubalus arnee*) и яка, овцу (*Ovis ammon*), козу (*Capra hircus*), лошадь (*Equus caballus*), осла (*E. asinus*), свинью (*Sus scrofa*), северного оленя, индийского слона, двугорбого верблюда\*\*, ламу и кролика (рис. 140). Из птиц – 8 видов: курицу, утку, гуся, лебедя, павлина, цесарку, голубя,

---

\* Включая азиатский горбатый скот зебу и африканский длиннорогий скот ватусси.

\*\* Одногорбый верблюд, вероятно, выведен из того же двугорбого; дикий предок его неизвестен ни в живом, ни в ископаемом состоянии.

индейку (рис. 141). Из насекомых 5 видов – медоносную пчелу (*Apis mellifera*), тутового (*Bombyx mori*) и дубового (*Antheraera pernyi*) шелкопрядов, лакового червеца (*Tachardia lacca*) и кошениль (*Dactylopius cacti*). Из рыб – карпа (одомашненная форма сазана) и серебряного китайского караса (родоначальника всех пород золотых рыбок). Если добавить еще певчих и декоративных птиц, аквариумных рыбок, различных лабораторных животных, пожалуй, наберется около 1000 видов – несравненно меньше, чем растений.

Надо сказать, что в древности человек одомашнил больше видов животных, чем имеется сейчас (рис. 142). Так, в Древнем Египте одомашнили журавлей, некоторых антилоп, гиен, ихневмона (африканский мангуст, *Herpestes ichntumon*). В армии Рамсеса II были боевые львы. В Древнем Риме был одомашнен хорек, причем раса хорьков альбиносов (фретт, *Mustela furo*) использовалась в качестве домашних животных до XVII века (на известной картине Леонардо да Винчи «Дама с горностаем» на самом деле в руках у дамы фретт, рис 143). Также римляне разводили в качестве почтовых птиц ласточек, а из рыб – мурен. Гепардов в качестве гончих использовали в Индии (до XIX века), в Иране, в Ассирии, а в Средние века завозили и в Европу, в том числе и в Россию. Африканских слонов сейчас считают неприручаемыми, но в армии Карфагена в качестве боевых слонов использовали именно африканских.

Первым домашним животным была, несомненно, собака. Кто был вторым – ясности нет до сих пор: называют свинью, северного оленя, лошадь.

Основной принцип формирования пастбищного агроценоза состоит в том, что скот при пастьбе забирает из экосистемы больше, чем в нее возвращает, так как навоз переносится с пастбища на поля в качестве удобрения, а при кочевом и отгонном животноводстве используется как топливо.

Кочевое и отгонное скотоводство не внесло существенных изменений в экологию естественных экосистем. Древние кочевники, истребив какое-то количество диких копытных, заменили их на примерно такое же количество домашних (а по сути – полудиких) животных. Ни по величине, ни по потребностям в пище они не отличались от своих диких родичей.

Но довольно скоро одомашнивание изменило не только анатомию, наружную морфологию, но и физиологию, и психологию домашнего животного, отчего и экология стала сильно отличаться. Конечно, селекцию человек вел прежде всего на выработку признаков, наиболее ценных для него. Так, селекция лошадей велась по двум направлениям – верховые и упряжные; овец – тонкорунные, мясные, шубные; коров – молочные и мясные и т. д. Шло заметное увеличение размера, а в связи с этим – увеличение объема поедаемой пищи. Например, на ярмарках в Смитфилд-Маркете, центре мясной торговли в Англии, в 1710 г. средний вес продаваемой коровы был 166 кг, овцы – 13 кг, а в 1975, соответственно, 350 кг и 36 кг. Но человек, кроме того, осуществлял стихийную селекцию на эврифагию, что давало преимущества при выпасании животных в разные сезоны года на разных пастбищах (например, при отгонном животноводстве на альпийских лугах летом и на низинных пастбищах зимой). Домашние животные эврифаги при этом вытесняли из своих экологических ниш сразу по несколько видов диких копытных.

Превращение естественных биоценозов в пастбищные агроценозы происходит тогда, когда интенсивность выпаса достигает определенной для каждого типа пастбища величины. Перегон стад при кочевом животноводстве препятствовал перевыпасу, и биоценозы степей довольно долго сохранялись (недаром Л. Н. Гумилев называл кочевника естественным верхним звеном биоценоза степи). Но при оседлом, особенно промышленном скотоводстве биоценозы пастбищ меняются быстро и существенно. Если скот выпасают в лесах, то в течение нескольких лет происходит замена многих видов лесных растений на луговые, тенелюбивых и предпочитающих рыхлую кислую почву на светлюбивых и предпочитающих плотную нейтральную почву. При выедании скотом (особенно козами!) кустарников и молодого подроста деревьев, лес осветляется. Уплотнение почвы и смена травостоя приводит через некоторое время к гибели и старых деревьев. В итоге лес сменяется пустошью. Так, выпас скота на некоторых островах Средиземного моря привел к уничтожению лесов, особенно на небольших островах, куда овец и коз завозили на лето (на таких островах не было постоянного

населения и не водились хищники). Осенью животных забирали вместе с приплодом, но какая-то часть терялась в густых поначалу зарослях и давала начало популяции одичавших коз, почти полностью уничтоживших растительность на островах (недаром есть сербская поговорка: «Бог создал корову, а черт – козу»).

Особую опасность представляет выпас скота на лесных пастбищах в саваннах и листопадных тропических лесах. Расположенные в аридных и полуаридных зонах, такие леса после сведения травяного покрова и подлеска резко меняют водный баланс территории, незначительные в таких местах осадки не переводятся в подземный сток, а большей частью испаряются. Достаточно нескольких засушливых лет (а там это не редкость!), и леса (саванны) превращаются в полупустыню – сахель. Зона сахеля в Африке к югу от Сахары постоянно расширяется именно из-за интенсивного перевыпаса.

На луговых и степных пастбищах при интенсивном перевыпасе быстрее, при умеренной нагрузке медленнее, также происходит изменение травяного покрова. В первую очередь выедаются многолетние травы, не имеющие развитых подземных частей с ростовыми почками. При поедании скотом они не успевают вызревать. Однолетники лучше сопротивляются нагрузке, поэтому они вытесняют многолетники и заполняют все пастбище. Есть ряд растений, которые не поедаются скотом – колючие, ядовитые и др. Вскоре эти растения увеличиваются в числе, так как скот поедает их конкурентов. Когда нагрузка становится такой, что и однолетники выедаются, нарушается дернина, в ней протаптываются дорожки, почва измельчается, ее комковатая структура переходит в пылевую и в итоге смывается дождями или сдувается ветром.

Отдельные куртинки несъедобной травы удерживают своими корнями почву вокруг себя, они постепенно поднимаются над уровнем вытоптанной скотом почвы и пастбище принимает вид кочарника. После прекращения выпаса на таком полностью истощенном пастбище прежнее растительное сообщество очень долго не восстанавливается, так как этому препятствует обилие колючих и ядовитых растений. Такое сообщество именуется бугрянком, пустошью, а в англоязычных странах – бедлендом (плохой землей).

Сильно меняется и животное население пастбищного агроценоза. Первыми исчезают дикие копытные, как непосредственные конкуренты скота. Даже если люди не истребляют их целенаправленно, они не выдерживают конкуренции со скотом, так как в большинстве своем являются стенофагами, а домашние животные – эврифаги. Затем начинается процесс изменения фауны прочих фитофагов – насекомых и грызунов. Население насекомых меняется аналогично изменениям энтомофауны полей – исчезают виды, специфически связанные с теми растениями, которые не выдерживают режим выпаса, а виды, связанные с устойчивыми к выпасу растениями, увеличиваются в числе и на стадии однолетнего растительного покрова могут сильно вредить пастбищу. На грызунов влияет не столько смена кормовых растений (они в большинстве своем эврифаги), сколько уплотнение почвы: не все они могут рыть норы в плотном грунте.

Следом за фитофагами меняется и население хищников. Крупные хищные млекопитающие и птицы, нападающие непосредственно на скот (волки, медведи, крупные кошки, орлы), истребляются человеком непосредственно и в первую очередь. Хищные насекомые, птицы – энтомофаги и миофаги, куньи и мелкие кошки исчезают постольку, поскольку исчезают фитофаги, составляющие их основную пищу.

Но на пастбищах повышается численность насекомых-копрофагов, утилизирующих навоз. Пастбище привлекает зверей и птиц – падальщиков, особенно в периоды эпизоотий, засух и при других причинах массового падежа скота. На пастбищах держится много членистоногих кровососов (иксодовых клещей, слепней, комаров и др.) и паразитирующих на стадии личинок оводов и некоторых других мух (рис. 144).

Уплотнение скотом почвы пастбищ приводит к ухудшению аэрации и водного режима почв и к ухудшению условий существования редуцентов, следовательно, на таких пастбищах ухудшается регенерация биогенных веществ, замедляется биогенный круговорот.

Сложные проблемы поддержания агроценозов в состоянии, дающем стабильную и даже увеличивающуюся в объеме сельхоз-

продукцию, привели во второй половине XX века (после Второй мировой войны) к так называемой «зеленой революции», резко повысившей урожайность и отодвинувшей на время проблему всемирного голода. Заключалась она в создании высокопродуктивных пород сельскохозяйственных животных и сортов культурных растений, широком применении минеральных удобрений, стимуляторов роста, антибиотиков, синтетических пищевых добавок и пестицидов. В настоящее время намечается следующий этап повышения продуктивности сельского хозяйства при одновременном повышении сохранности природных экосистем, получивший название «зеленой эволюции» (табл. 16).

Таблица 16

**Сравнительная характеристика «зеленой революции»  
и «зеленой эволюции»**

<i>Характеристика агроэкосистемы</i>	<i>«Зеленая революция»</i>	<i>«Зеленая эволюция»</i>
<b>Общая характеристика агроэкосистемы</b>		
Потребление энергии	Высокое, в основном из традиционных источников	Умеренное, в основном из нетрадиционных источников
Специализация хозяйств	Животноводческое или растениеводческое	Комплексное
Структура землепользования	В пашню вовлечены все земли, пригодные для обработки	Часть пахотно-пригодных земель занято лесом и многолетними травяными сообществами
Основное направление мелиорации земель	Гидромелиорация и химическая мелиорация почв	Лесомелиорация
Направление селекции культурных растений и сельскохозяйственных животных	Повышение продуктивного потенциала	Повышение адаптивного потенциала
<b>Растениеводство</b>		
Способ выращивания	Монокультура	Поликультура, севооборот
Контроль сорных растений, насекомых вредителей и болезней	Химический, агротехнический	Биологический, агротехнический



Окончание таблицы

<i>Характеристика агроэкосистемы</i>	<i>«Зеленая революция»</i>	<i>«Зеленая эволюция»</i>
Использование минеральных удобрений	В высоких дозах	В невысоких дозах, только фосфорно-калиевые
Роль биологической азотфиксации	Незначительная	Значительная
Сидерация	Не используется	Используется
Использование навоза как удобрения	Незначительное	Значительное
Механическое воздействие на почву	Значительное	Умеренное
Эрозия почв	Значительная	Незначительная
<b>Животноводство</b>		
Структура поголовья	Один, реже два вида или породы сельскохозяйственных животных	Несколько видов сельскохозяйственных животных
Химические добавки к кормам	Используются	Не используются

## **ГЛАВА 2. Экологические особенности урбоценозов.**

### **Особенности городского микро- и мезоклимата.**

### **Растительность городов. Животный мир городов.**

### **Возбудители инфекций в городах**

В современном мире стремительно идет процесс урбанизации. До 80 % населения развитых стран и до 50 % населения развивающихся стран живет в городах, причем 12 % в городах с населением свыше 1 млн жителей. На 2007 г. в мире было 267 таких городов, в том числе 1 город с населением свыше 20 млн человек (Мехико), 18 городов с населением свыше 10 млн человек (Каир, Шанхай, Калькутта, Мумбай, Карачи, Пекин, Дели, Буэнос-Айрес, Тегеран, Токио, Стамбул, Сеул, Сан-Паулу, Москва, Лагос, Янцзинь, Джакарта, Манила). В Европе 42 города миллионера, в Азии 124, в Северной Америке 20, в Южной Америке 34, в Африке 41 и в Австралии 5. Также существует около 20 агломераций из нескольких, даже

многих городов, границы которых практически слились, с общим населением в каждой агломерации порядка 20 млн жителей (Москва и Подмосковье, Рурская область в Германии, Токио и Иокогама с прилегающими городами, северо-восток США и др.). В городах полностью рвутся или сильно ослабевают естественные связи человека с природой. Его повседневное окружение – искусственная городская среда. Город изгоняет и теснит природу.

И все же полностью очищенных и избавленных от природы городов нет. Природа проникает в них как самопроизвольно (дикие утки и чайки на городских водоемах, певчие птицы и белки в парках, наконец, трава в трещинах асфальта), так и по воле человека (парки, сады, скверы). В результате в городах складывается свой мир урбанизированной природы, непохожий на дикую ни по составу, богатству и разнообразию видов, ни по законам формирования. Именно эта городская среда – один из типов экосистем современной биосферы – является основным «природным фоном» для горожанина. Каковы же экологические особенности современного города?

Световой режим в городе зависит не только от географической широты, определяющей поступление солнечной радиации, но и в большой степени от состояния городской атмосферы. Солнечные лучи задерживаются пылью, дымом. Мутность атмосферы в Москве на 9–12 % больше, чем за городом, в Чикаго – на 15 %, в Токио – на 20 %. Средняя освещенность в декабре в Санкт-Петербурге 2 тыс. люкс, а в его пригороде Павловске 5 тыс. люкс. В дополнение к общему снижению освещенности в городах, нередки случаи местной затененности на узких улицах с многоэтажной застройкой, в городских дворах-«колодцах», на теневой стороне улиц, идущих в направлении восток – запад и т. д. Другая особенность светового режима в городах – ночное освещение. Хотя оно слабовато для нормального фотосинтеза, но может повлиять на изменение фотопериодических явлений у многих городских растений и животных. Меняется и спектральный состав света. Он содержит меньше ультрафиолетовых лучей, чем за городом (в Москве – на 18 %), также в нем меньше фотосинтетически активных зон спектра – красной и сине-фиолетовой, а больше фотосинтетически малоактивных желтой и зеленой.

Тепловой режим складывается в городах под влиянием многих факторов. Рассматривая город как поверхность, воспринимающую тепло, мы отмечаем ее большую теплопроводность (стройматериалы), повышенную шероховатость и ребристую структуру (многоэтажные дома). Эта поверхность аналогична скальной и работает как своего рода калорифер, способствуя эффективному использованию солнечной радиации для нагревания больших объемов воздуха. Город также производит большое количество тепла от промышленных предприятий, автомобилей, электростанций, отопления зданий, кроме того, излучению тепла препятствует «пылевая шапка». Все это способствует созданию в городах более теплого климата по сравнению с зональным фоном. Потепление это прогрессирует. Так, в Париже за 100 лет (1890–1989) минимальная температура поднялась на 4 °С, а средняя – на 1,9 °С. В Санкт-Петербурге за 250 лет средняя температура возросла на 2,1 °С зимой и на 0,5 °С летом. Скорость потепления в городах связана с темпами урбанизации. Если в крупных городах США за 40 лет температура в среднем повысилась на 0,5 °С, то в Финиксе (столица штата Аризона), где за эти 40 лет население увеличилось в 10 раз, средняя температура повысилась на 4,4 °С.

Сильно различается температура в центре города и его окрестностях. В Москве разница составляет 2–5 °С, в Лондоне 4–6 °С, в Париже 5–7 °С. в Дели 4–6 °С, в Сеуле 3–7 °С, и даже в небольшом малоэтажном Владимире она составляет 0,5–2 °С. Зимой различие еще больше и в некоторых городах достигает 10–14 °С. Безморозный период в городах длиннее на несколько дней, чем в пригородах. И лишь в городах с особыми условиями эта закономерность меняется. В Архангельске, расположенном в дельте Северной Двины, летом в городе температура на 0,2–0,4 °С ниже, чем за городом, а в расположенных в пустынях городах-оазисах (например, в Ашхабаде) температура на 2–5 °С ниже, чем в окружающей пустыне. Но это исключения. Обычно город покрыт слоем теплого воздуха куполообразной формы, высотой до 200 м. Городские «острова тепла» оказывают влияние и на пригородные зоны, в Париже, например, в радиусе 30–40 км от центра города.

Городское тепло разогревает почву, особенно под асфальтовыми, бетонными и булыжными мостовыми. В Минске при температуре

воздуха +26 ... +27 °С температура почвы под асфальтом достигала +34 ... +37 °С, а на глубине 40 см +29 ... +32 °С. Особенно горячим бывает слой почвы непосредственно под асфальтом и в приствольных лунках, закрытых декоративными чугунными решетками, защищающими деревья от вытаптывания. Здесь бывает до +50 ... +55 °С. Поэтому самые верхние слои почвы не содержат живых корней. В том же Минске основная масса корней деревьев опускается на теневой стороне улиц на 30–60 см, а на солнечной – на 40–80 см.

Таким образом, для уличных растений создается необычная ситуация: температура подземных органов у них выше, чем надземных (в естественных условиях наоборот). Зимой температурный режим почвы в городах суровый, нет толстого слоя листового опада, который утепляет корни, под асфальтом, с которого сметают снег, температура падает до –10 ... –13 °С. Следовательно, перепад температур в корнеобитаемых слоях почвы в городе составляет 40–50 °С, а в природе не более 20–25 °С.

Изменен в городах и режим влажности. Над городом выпадает на 10–15 % осадков больше, чем за городом (за счет конденсации дождевых капель на микроскопических пылинках, которых много в воздухе над городом). Но даже в таких условиях городские растения часто недополучают влагу. С водонепроницаемого асфальта вода стекает в канализационную сеть и не попадает в почву, в то же время испарение влаги через листья идет своим чередом. Стеkanie воды в ливневую канализацию означает также снижение испарения с поверхности почвы и уменьшение влажности воздуха. В летние месяцы она на 5–6 % ниже, чем на окружающей территории, а в особо жаркие дни – на 20–25 % (атмосферная засуха).

Естественные почвы в городах часто просто отсутствуют. При подготовке территории под застройку почву часто выравнивают, при этом снимают естественный верхний плодородный слой. Понижения рельефа засыпают, при этом также засыпают естественную почву на глубину, недоступную для корней растений. Намывные и насыпные почвы с примесью строительного мусора имеют часто щелочную реакцию и мало приспособлены для деревьев, большинство которых приспособлены к умеренно кислым лесным почвам. Сильное уплотнение городских грунтов, специальное при строи-

тельстве и спонтанное при движении транспорта и пешеходов приводит к снижению водо- и воздухообмена. Городская почва имеет и большую степень загрязнения, чем естественные почвы, и даже почвы агроценозов. Так, в Москве талые снеговые воды содержат механической взвеси в 100–1000 раз больше, чем в подмосковных лесах. Очень губительно для городских почв использование поваренной соли (в некоторых странах – хлористого кальция) для быстрого освобождения дорог и тротуаров от снега и льда. В результате в городах и вдоль автомагистралей формируются засоленные почвы, типичные для морских побережий. Так, в Англии вдоль крупных автомагистралей растут галофиты, типичные для приморских лугов – морской подорожник (*Plantago maritima*), бескильница (*Puccinellia sp.*) и др.

Городские почвы быстро теряют плодородие, так как в городах убирают и сжигают (или вывозят) палую листву, которая в природных экосистемах является важным звеном биогенного круговорота. Также обедняется почва из-за постоянного скашивания травы на городских газонах. Другая причина снижения плодородия городских почв – неподходящие условия для почвенной биоты. Нередко городские почвы стерильны до метровой глубины. Угнетены и грибы – микоризообразователи. При посадке довольно крупных саженцев в лунки, выкопанные в плотном грунте, да еще с сильно «урезанной» массой корней при выкапывании саженцев в питомнике, резко ограничивается объем питания деревьев. Повышенному загрязнению городских почв способствует также выпадения различных веществ из воздуха, концентрация которых в городской атмосфере намного выше, чем за пределами города. В осадках, выпадающих над городом, концентрация растворенных компонентов достигает 100 мг/л, на 1 км<sup>2</sup> городской территории выпадает в год до 20–30 т различных веществ, а рН осадков бывает 5,5–4,5 и ниже. Наибольшую долю загрязнений городского воздуха составляют соединения серы и азота, вызывающие кислотные дожди и туманы («смоги»), озон, фтористый водород, пероксилацилнитраты («ПАН»), тяжелые металлы, особенно свинец, сажа, пыль и многие другие. На улицах с интенсивным движением, особенно в районах старой застройки, на оживленных перекрестках и в автотуннелях

повышается концентрация окиси углерода (СО, угарного газа) до 100–300 ПДК.

В целом климат города можно охарактеризовать так: солнечная радиация на 15 % меньше, туманов на 65 % больше, среднегодовая температура на 2 °С выше, относительная влажность на 6 % ниже, скорость ветра на 25 % меньше, различных загрязнений в атмосфере и на почве в 12 раз больше, чем за городом. Таким образом, экосистема города по своим абиотическим компонентам не имеет налога среди естественных экосистем. По образному выражению Ю. Одума, города являются «паразитами биосферы», так как потребляют огромное количество кислорода, воды и других ресурсов, а продуцируют углекислый газ и другие загрязнители внешней среды (рис. 145).

Особый характер носят и биотические отношения в городе. Городские деревья и кустарники лишены привычной фитоценотической обстановки: на улицах и бульварах они растут в рядовой посадке, а во дворах – часто изолированно. Даже в садах, парках, на газонах и клумбах, где находится иногда одновременно большое количество видов растений, нет полного аналога природных фитоценозов. Состав видов не складывается исторически, а подбирается озеленителями с учетом эстетических требований (красивые цветы или богатая крона), гигиенических (отдается предпочтение видам, поглощающим большее количество загрязнителей), экономических (более дешевые саженцы и рассада) и т. д. Городские фитоценозы имеют упрощенную структуру: газонные травы образуют один ярус, вместо 2–3-ярусного травостоя луга; в древесных насаждениях, как правило, нет кустарникового яруса (а в насаждениях кустарников – древесного) и тем более нет молодого подроста. Таким образом, у городских древонасаждений нет потомства и их возобновление полностью зависит от человека (лишь тополя и клены, дающие множество летучих семян, часто вырастают в городах «диким образом», далеко не там, где желают озеленители).

В упрощенных, неполночленных фитоценозах не выражены взаимные влияния растений и смягчение микроклимата, как в природных условиях. Затруднено нормальное плодоношение с образо-

ванием семян, так как в городе нет многих насекомых опылителей. Но в городе очень часто происходят вспышки размножения насекомых вредителей и фитопатогенных грибов, так как в обедненных городских экосистемах с нарушенными связями, как правило, нет их естественных врагов. Все это вызывает частую гибель зеленых насаждений, при том, что их количество во многих городах не достигает установленных санитарных норм. Так, в Москве на одного жителя приходится 18,3 м<sup>2</sup> зеленых насаждений, а в центре города – 7,5 м<sup>2</sup> при санитарной норме 50 м<sup>2</sup>. В 1996 г. в Москве усохло 135 тыс. деревьев, а посажено 27 тыс. Ежегодно в Москве вырубается 14 тыс. деревьев и 25 тыс. кустов, места которых занимают различные постройки и гаражи.

Флора городов – очень сложное образование, включающая в себя как местные растения, так и интродуцированные. Причем к местным относятся специально введенные в город с целью озеленения в основном деревья и кустарники и произвольно проникшие в город дикие растения из окружения города, в основном травы. Интродуцированные растения также делятся на специально завезенные с целью озеленения и случайно попавшие в город и нашедшие в нем подходящие условия обитания (некоторый аналог с попаданием растений на острова). Полные списки городских флор насчитывают сотни видов. Так, в Бирмингеме их 547, в Казани 914, в Москве более 1,5 тыс.

Надо отметить, что многие растения встречаются в городах, далеко отстоящих друг от друга. Так, одни и те же синантропные сорняки встречаются в Гаване, Ижевске и Владивостоке. При синантропизации флоры узкораспространенные виды заменяются космополитами, стенотопные виды – эвритопными, гигрофиты – мезофитами, а последние – ксерофитами. В целом синантропизация флоры (и фауны, см. ниже) ведет к уменьшению разнообразия, выравниванию географических, экологических и исторических различий. Идет процесс всеобщего обеднения и унификации растительности, что было предсказано еще в 1896 г., в книге выдающегося русского ботаника А. Н. Бекетова «География растений».

В городах формируются определенные типы растительных ассоциаций, частично при участии людей, частично стихийно.

Наиболее крупные зеленые массивы в городах – парки. Парки различаются полностью искусственно насаженные и окультуренные участки леса, оказавшиеся окруженными городской застройкой. Парки первого типа – ЦПКиО им. А. М. Горького в Москве, Сентрал-Парк в Нью-Йорке, парки Победы в Санкт-Петербурге и в Омске и многие другие. Парки второго типа – Сокольники в Москве, парк им. XXX-летия комсомола в Омске, Заельцовский парк в Новосибирске и многие другие. Парки, кроме зеленых насаждений, имеют большое количество рекреационных объектов как непосредственно на территории парка, так и вплотную примыкающие к нему: кинотеатры и летние театры, стадионы и спортплощадки, выставочные комплексы, аттракционы, зоопарки, эстрадные и танцевальные веранды, детские площадки, рестораны и кафе, водоемы и водные станции. Искусственные парки бывают двух типов: «английские» и «французские». Первые распланированы свободно, в них зеленые насаждения имитируют естественную растительность, включают в себя естественные и искусственные водоемы, гроты, скалы и пр. Скульптуры немногочисленны и обычно разбросаны по территории парка без видимого порядка (рис. 146, 147). Вторые разбиты по строгому плану, обычно с аллеями, расходящимися по радиусам от центра парка, где находится какое-нибудь архитектурное сооружение, фонтан или памятник. Деревья и кустарники подстрижены в виде шаров, конусов, арок и других геометрических фигур. В таких парках много скульптур и скульптурных групп, беседок, павильонов, бассейнов с художественно оформленными фонтанами и каскадами и пр. (рис. 148). Пример английского парка – Гайд-парк, примеры французских парков – Версаль, Петергоф, Шенбурн.

Сады – внутригородские насаждения меньших размеров, с меньшим количеством рекреационных объектов или вообще без них. Скверы – одна из наиболее распространенных форм городского озеленения, небольшие, около 2 га, территории обычно на перекрестке крупных улиц, со сквозными проходами. Бульвары – озелененные полосы вдоль улиц или набережных, причем, насаждения отделяют проезжую часть улицы от пешеходной, а последнюю – от зданий. Иногда по центру улицы проходит озелененная пешеход-



ная аллея, разделяющая встречные полосы движения. Каждая полоса содержит 1–3 ряда деревьев с полосами кустарников по краям и между ними (Большие Бульвары в Париже, Бульварное кольцо в Москве и др.).

Эти четыре основных формы озеленения дополняют рядовые посадки деревьев и кустарников вдоль улиц, внутриквартальные и внутридворовые посадки, а также вертикальное озеленение – вьющиеся и лазающие растения по стенам, колоннам, балконам и пр. Этот тип озеленения широко распространен в южных городах.

В последние годы во многих городах, особенно в Западной Европе, применяют передвижные декоративные бетонные или деревянные контейнеры, в которых высажены не только цветы, но и деревья (рис. 149). Их размещают вдоль улиц, вокруг площадей в теплое время года, а на зиму убирают в крытые оранжереи. Таким образом в городах в умеренном климате используют тропические и субтропические породы – пальмы, олеандры, лавры и др. Такая контейнерная культура, с одной стороны, один из наиболее легких способов озеленения. Но, с другой – в контейнерах растения не имеют достаточного объема земли для роста корней, их надо очень аккуратно поливать и удобрять, и они никогда не вырастают до естественных крупных размеров.

Особой формой городского озеленения, хотя и сочетающейся со всеми другими, являются травяные газоны и цветочные клумбы (рис. 150). Как и природные луга, газоны – сообщества многолетних трав-мезофитов, которые в надземной части образуют сплошной сомкнутый травостой, а в подземной – переплетение корней и корневищ. Но естественные луга имеют 5–7 тыс. побегов на 1 м<sup>2</sup> и являются 2–3-ярусными сообществами, включающими травы разной высоты, а газон имеет десятки тысяч стеблей на 1 м<sup>2</sup> и, поскольку его все время подстригают, имеет один ярус и состоит из трав всего нескольких видов, иногда даже из одного (один из лучших видов для газонов – луговой мятлик (*P. pratensis*), способный к быстрому отрастанию при многократном скашивании).

Кроме растительных формаций, поддерживаемых человеком, в городах формируются и «дикие» экосистемы. Это пустыри, участки на месте снесенных построек, заброшенные участки дорог,

бывшие свалки и пр. Здесь находят приют разнообразные кустарники, травы, отдельные деревья, в основном такие, у которых семена могут разлетаться на большие расстояния. Это всем известные тополя, клены, но бывают среди них и экзотические виды. Так, во Франции в конце XIX века ввели в культуру декоративное деревце будлею китайскую (*Buddleia sinensis*). Она очень быстро созревает и дает в 3–4-летнем возрасте до 10 млн летучих семян. В настоящее время будлея – широко распространенное во Франции дерево, обитающее в основном в городах на таких вот «диких» участках, украшая их кистями сиреневых цветов.

Видовой состав «диких» трав самый разнообразный. Главное, чтобы они были неприхотливы к внешним условиям. Здесь растут чертополох (*Carduus sp.*), лопух (*Arctium sp.*), крапива, лебеда в сочетании с мятликами, лисохвостом (*Alopecurus sp.*), пустырником (*Leonurus sp.*), а также отдельные растения, попадающие сюда с клумб (ноготки, *Calendula sp.* и пр.). Бывают и совсем экзотические находки. Так, в Вене в послевоенные годы на щебнистом пустыре нашли деревце инжира в рост человека.

На пустырях часто находят прибежище редкие и исчезающие виды, почти исчезнувшие в природе. Так, на пустырях Берлина найдено до 150 таких видов. Поэтому некоторые участки пустырей рекомендуется сохранить среди построек. На фоне наступающей урбанизации уже и эти «испорченные» экосистемы начинают цениться как места сохранения генофонда растений и среда обитания некоторых животных, объекты для школьных экскурсий. На пустырях формируется особая флора, которую можно использовать при рекультивации золоотвалов, терриконов, брошенных карьеров и т. п. Наконец, на пустырях постепенно восстанавливается естественный почвенный покров, после чего на них можно закладывать парки (так, в частности, были заложены в Санкт-Петербурге после Великой Отечественной войны парки Победы и им. В. И. Ленина в приморской части города).

Особую формацию в пределах города представляют собой придорожные сообщества тех видов, которые хорошо выносят вытаптывание: подорожники, гусятая лапка (*Potentilla anserina*) и др. Они образуют полосы вдоль пешеходных дорожек, протоптанных

людьми через газоны, в направлениях, более удобных для жителей, чем асфальтированные дорожки, проложенные проектировщиками. Сюда же относятся растения, обрастающие откосы дорожных насыпей, въезды на виадук, мосты и т. п.

Наконец, особая форма городской растительности – настенные растения. На каменных стенах и оградах, особенно на старинных постройках, где в трещины набилась почва, формируется своеобразная растительность: мхи, лишайники, травы, иногда даже небольшие деревца. Хотя лишайники плохо растут в городах, не вынося высокой концентрации соединений серы в воздухе, но на стенах, высоко над загазованными улицами, воздух бывает заметно чище. Здесь они первые появляются на стенах, разрушая кладку и «подготавливая почву» в прямом и переносном смысле для новых поселенцев. В южных широтах в настенную флору входят и выющиеся и лазящие растения: дикий виноград, плющ, выюнки (*Convolvulus sp.*), некоторые бобовые, хмель (*Humulus sp.*) и др. Особенно богата такая растительность в городах Средиземноморья – в Греции, Италии, Испании, Южной Франции, а также в Крыму и на Кавказе, где сохранилось много очень древних каменных построек.

Фауна городов также сильно обеднена и заметно отличается от фауны окрестностей. Формируется она так же, как и флора, двумя путями: под влиянием человека и при сохранении (или вселении) в города диких видов.

По первому пути формируется синантропная фауна. Синантропы характеризуются космополитизмом и всюду следуют за человеком. Это такие насекомые, как тараканы (рыжие, *Blattella germanica* и черные, *Blatta orientalis*), постельные клопы (*C. lectularius*), городские комары (*Culex molestus* и др.), синантропные мухи (*Musca sp.*, *Calliphora sp.* и др.), из паукообразных – некоторые виды домашних пауков (*Tegenaria sp.*), клещи домашней пыли и клещи, портящие продукты питания (*Tyroglyphus sp.* и др.). Из птиц – воробьи, голуби, стрижи (черный стриж, *Apus apus*), ласточки (городская ласточка, *Delichon urbica*), врановые (серая ворона, *Corvus corone*, галка, *Coleus monedula* и др.), из млекопитающих – серая и черная крысы, домовая мышь (рис. 151).

Численность и размещение в городе синантропных животных полностью зависит от степени и характера застройки территории и от наличия источников пищи. Поскольку эти факторы в городе практически постоянны, численность синантропных животных, как правило, высока и стабильна. Периодически ее могут снижать плановые истребительные мероприятия (дератизация, дезинсекция, дезинфекция) или некоторые действия людей, прямо не направленные на уничтожение синантропов, но создающие для них неблагоприятные условия. Так, в Москве в конце 1920-х гг. сносили старые купеческие амбары с деревянными полами и строили на их месте каменные склады с бетонированными полами, что вызвало резкое сокращение численности крыс и мышей.

Но чаще деятельность человека способствует созданию условий, благоприятных для синантропов. Так, строительство панельных домов с многочисленными трещинами и полостями в панелях способствует увеличению численности домовых мышей, а содержащиеся в антисанитарном состоянии мусоропроводы – размножению и расселению рыжих тараканов\*. Несвоевременно убирающиеся пищевые остатки с помоек способствуют массовому размножению синантропных мух, свалки с остатками продуктов – серых крыс, незакрывающиеся слуховые окна чердаков – голубей, несоблюдение правил хранения домашних вещей – различных видов моли (*Tinea sp.*, *Tineola sp.* и др.), протечка канализации и образование в подвалах луж с повышенным содержанием детрита – выплоду домовых комаров и т. д.

К синантропам примыкают многочисленные в городах одичавшие кошки и собаки, относящиеся уже к домашним животным. Они играют существенную роль в регуляции численности как синантропных, так и проникающих в города диких животных.

По второму пути идет формирование фауны диких животных, так или иначе проникших в город. Первоначально они заселяют

---

\* Уменьшение в последние годы численности тараканов в городских жилых постройках иногда связывают с широким распространением сотовых телефонов, якобы волны, на которых они работают, отпугивают или даже убивают тараканов. Но, возможно, снижение численности тараканов – возросшая в последние годы эффективность дезинсекции.

пустыри, парки, сады, находящиеся в черте города водоемы, затем свалки и, наконец, собственно жилую застройку. Прежде всего это различные насекомые фитофаги, проникающие в город вслед за произрастающими там их кормовыми растениями. Не всегда за ними следуют хищники, поэтому такие виды насекомых часто дают в городах вспышки массового размножения. Это майские жуки (*Melolontha sp.*), саранчовые, тли, некоторые бабочки – совки, коконопряды и др. На клумбах можно наблюдать дневных бабочек из семейств нимфалид, голубянок, даже парусников. В южных городах в вечерние часы летают бражники и павлиноглазки. В России массовое развитие вблизи городов и в их черте дачных участков способствовали внедрению в города многих садово-огородных вредителей: капустной белянки (*Pieris brassicae*), яблоневого плодожорки (*Laspeyresia pomonella*) и многих других.

Обилие насекомых привлекает в города насекомоядных птиц. В городах средней полосы России встречаются мухоловки (*Muscicapa sp.*), пеночки (*Phylloscopus sp.*), горихвостки (*Phoenicurus sp.*), малиновки (*Erithacus rubecula*), даже соловьи (*Luscinia sp.*). Наличие в городах деревьев и кустарников с плодами, не привлекающими внимание человека (яблони-дички, рябина, боярышник и др.), привлекают в зимнее время в города кочующих птиц (снегири, свиристели и др.). Также зимой в городе повышается численность некоторых птиц, которые гнездятся в городе, но зимой к ним присоединяются те особи, которые гнездились вне города, а зимовать предпочитают в нем (синицы, врановые)

Протекающие через город реки, искусственные водоемы и сохранившиеся возле них нетронутые участки околородной растительности привлекают в города многих водоплавающих и околородных птиц (чайки, утки, лысухи, цапли, кулики). Такова, например, система водоемов левобережья Иртыша в черте Омска, входящая в природный парк «Птичья гавань». Если в черте города из-за слива термальных вод (ТЭЦ, промышленные предприятия) образуются незамерзающие участки водной поверхности, некоторые водоплавающие птицы остаются здесь на зимовку (утки на многих водоемах в Москве).

Обилие отбросов (особенно в тропических широтах) привлекает в города птиц падальщиков – каракара и урубу в Южной Америке,

грифов и стервятников в Азии и Африке. В странах умеренного климата функции мусорщиков выполняют врановые, коршуны, а в прибрежных городах – чайки. Обилие птиц, как диких, так и особенно многочисленных синантропных привлекает в города пернатых хищников. В конце 1950-х гг. на башне Московского университета поселилась пара соколов сапсанов и жила там более 20 лет. И сейчас несколько пар сапсанов, возможно, потомков этой пары, живут в Москве. Сапсаны неоднократно гнездились также в Лондоне, Нью-Йорке, Дели и других городах. Питаются они в основном голубями.

В целом орнитофауна во многих городах-миллионниках насчитывает от 100 до 250 видов птиц.

Есть в городах и дикие млекопитающие. Прежде всего это летучие мыши. Особенно много их в южных городах, где летом ночи длиннее, чем на севере. Из грызунов, кроме синантропных, в городах обитают те виды, которые находят там аналоги своих естественных экосистем. В парках водятся белки и лесные полевки, на пустырях – луго-полевые виды, а у водоемов – околородные. Так, в Омске в парке им. ХХХ лет комсомола водятся красные полевки, на многочисленных пустырях – полевки обыкновенные и узкочерепные, полевые мыши, на водоемах поймы Иртыша – водяная полевка и ондатра.

Нередки в городах ежи, зайцы, попадают и хищники. Так, в Нью-Йорке обитают опоссумы, еноты, лисицы; в Москве – лисицы и даже (на Лосином острове) волки; в Омске много лет пара лисиц выводила детенышей в норе вблизи взлетной полосы аэродрома местных линий. В некоторых крупных городах в парках специально разводят оленей разных видов, как в лондонском Гайд-парке, а в Императорском парке Пекина обитает стадо оленей милу (*Elaphurus davidianus*), которые в природе уже полностью исчезли. На московском Лосином острове обитают лоси, косули, кабаны.

В целом городской фауне свойственны, кроме принципа случайного формирования, нарушения цепей питания, а важнейшим источником корма являются продуктовые запасы и свалки.

Ряд обитающих в городах синантропных и диких животных могут служить источниками или переносчиками заразных заболеваний, особенно опасны в этом отношении крысы (чума, туляремия,

лептоспирозы, риккетсиозы), бродячие собаки (бешенство, токсокароз), голуби, а в тропиках – попугаи (орнитоз). Переносчиками инфекций являются комары, как домовые, так и «дикие» (выплывающие в городских водоемах), в последнем случае это могут быть и малярийные комары (*Anopheles sp.*). В умеренном климате комары переносят малярию, туляремию, комариные энцефалиты и энцефаломиелиты, в тропическом, кроме того, желтую лихорадку, лихорадку Денге, филяриатозы и многие другие. Синантропные и падальные мухи могут обуславливать вспышки различных желудочно-кишечных заболеваний, вплоть до холеры. Некоторые гамазовые клещи, паразитирующие на мышевидных грызунах и птицах (в основном представители родов *Dermanyssus* и *Ornithonyssus*) способны нападать на человека, их укусы вызывают сильное раздражение кожи, но они могут также передавать возбудителей некоторых риккетсиозов, энцефалитов и энцефаломиелитов. Наконец, в парках и в пригородных лесах некоторых городов умеренной зоны обитают иксодовые клещи – переносчики вируса клещевого энцефалита и возбудителя клещевого боррелиоза (Пермь, Томск, Новосибирск, Рига, Прага и др.) (рис. 152).

В конце XIX – начале XX века эпидемия чумы прошла по многим крупным портовым городам мира: Сан-Франциско, Кантон, Лиссабон, Глазго, Одесса и др. В Ленинграде в 1942 г. во время блокады произошла вспышка лептоспироза, связанная с резким ростом численности серой крысы. В Омске в 1961 г. произошла вспышка туляремии, начавшаяся с эпизоотии водяной полевки на месте нынешней «Птичьей гавани»; переносимые ветром через Иртыш комары, инфицированные при питании на зверьках, вызвали заболевание у 161 человека на правом берегу, в основном в домах, примыкающих к Ленинградской площади и вблизи от нее (прямо напротив левогобережного очага туляремии). В годы Великой Отечественной войны в ряде крупных городов Сибири были внутригородские вспышки малярии. В 1970-е гг. в Омске было отмечено два свежих случая малярии с заражением непосредственно в городе. В Уфе ежегодно регистрируются случаи геморрагической лихорадки с почечным синдромом, хозяевами вируса которой являются обитающие в городе лесные полевки.

Во многих городах Японии регулярно регистрируются заболевания японским комариным энцефалитом (хозяева вируса – свиньи, переносчики – комары *A. togoi*). В городах южных штатов США после Второй мировой войны прошли сильные вспышки так называемых «лошадиных» энцефаломиелитов. Хозяевами вируса были перелетные птицы, зимовавшие в Южной Америке, а переносчиками – комары *C. tritaeniarrhynchos*.

В целом урбоценозы в настоящее время являются сложными экосистемами, имеющими ряд общих черт для большинства городов, но тем не менее в каждом конкретном городе есть свои характерные особенности. Экосистемы, особенно в крупных городах, формируются буквально на наших глазах, скорость этого формирования несравнима со скоростью формирования естественных экосистем. Изучение городских биот может пролить свет на многие общие закономерности экологии, в то же время оно имеет большое практическое значение, особенно в санитарно-эпидемиологическом плане.



## ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

---

*Акимушкин И. И.* Мир животных. – М. : Мысль, 1995. – Т. 1–5. – 1760 с.

*Алехин В. В.* География растений. – М. : Совет. наука, 1944. – 456 с.

*Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С.* География растений с основами ботаники. – М. : Учпедгиз, 1961. – 468 с.

*Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н.* Териология. – М. : Высш. шк., 1963. – 396 с.

*Бей-Биенко Г. А.* Общая энтомология. – М. : Высш. шк., 1980. – 416 с.

*Беклемишев В. Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. – М. : Наука, 1970. – 502 с.

*Белобров В. П., Замотаев И. В., Овечкин С. В.* География почв с основами почвоведения. – М. : Академия, 2004. – 352 с.

*Березина Н. А., Афанасьева Н. Б.* Экология растений. – М. : Академия, 2009. – 400 с.

*Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции, сообщества. – М. : Мир, 1989. – 478 с.

Биогеография / С. М. Абдурахманов, Д. А. Криволицкий, И. К. Лопатин, Ш. И. Исмаилов. – М. : Академия, 2009. – 474 с.

*Богданов И. И.* Геоэкология с основами биогеографии. – Омск, ОмГПУ, 2008. – 210 с.

*Богданов И. И.* Экология животных. – Омск, ОмГПУ, 2012. – 250 с.

*Богданов И. И., Кошелева Т. Ф., Станковский А. П.* Насекомые Омской области. – Омск, 2012. – 660 с.

Богданов И. И. Экология популяций и сообществ. – Омск, ОмГПУ, 2015. – 256 с.

Биологический энциклопедический словарь. – М. : БРЭ, 1995. – 864 с.

*Бобринский И. И.* Животный мир и природа СССР. – М. : Наука, 1967. – 404 с.

*Будыко М. Н.* Глобальная экология. – М. : Мысль, 1975. – 314 с.

*Войткевич Г. В., Вронский В. А.* Основы учения о биосфере. Ростов-н/Д. : 1996. – 478 с.

*Воробейков Г. А., Павлова Т. К.* Почвенно-экологический словарь-справочник. – СПб. : Изд-во РГПУ им. Герцена, 2008. – 380 с.

*Воронов А. Г.* Биогеография с основами экологии. – М. : Изд-во МГУ, 1987. – 304 с.

*Вронский В. А.* Экология и окружающая среда. Словарь-справочник. – Ростов-н/Д. : Феникс ; М. : МАРТ, 2008. – 428 с.

*Второв П. П., Дроздов Н. Н.* Биогеография. – М. : Владос-Пресс, 2001. – 304 с.

*Геннадиев А. Н., Глазовская М. А.* География почв с основами почвоведения. – М. : Высш. шк., 2008. – 462 с.

Геоэкология и природопользование (понятийно-терминологический словарь) / сост. В. В. Козин, В. А. Петровский. – Смоленск : Ойкумена, 2005. – 576 с.

*Гептнер В. Г.* Общая зоогеография. – М. ; Л. : ГИБМ, 1936. – 546 с.

*Гебель П.* Природное наследие человечества. – М. : Мир, 1999. – 312 с.

*Гиляров М. С., Криволицкий Д. А.* Жизнь в почве. – М. : Молодая гвардия, 1985. – 192 с.

*Гончарова А. А.* К вопросу о становлении паразитизма в группе гамазовых клещей // Вопросы теоретической и клинической медицины. – Чита, 1962. – С. 43–46

*Горышина Т. К.* Растения в городе. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1999. – 280 с.

*Дажо М.* Основы экологии. – М. : Прогресс, 1975. – 416 с.

*Дарлингтон Ф.* Зоогеография. – М. : Прогресс, 1966. – 520 с.

*Даррелл Дж.* Собрание сочинений. – М. : Армада, 1996. – Т. 1–10.

*Де ла Фуенте Ф. Р.* Африканский рай. – М. : Наука, 1972. – 174 с.

*Дювиньо П., Танг М.* Биосфера и место в ней человека. – М. : Прогресс, 1968. – 294 с.

Жизнь животных. – М. : Просвещение, 1968–1971. – Т. 1–6. – 4098 с.

Жизнь растений. – М. : Просвещение, 1979–1982. – Т. 1–6. – 4128 с.

*Зенкевич Л. А.* Моря СССР, их фауна и флора. – М. : АН СССР, 1956. – 424 с.

*Зернов А. П.* Общая гидробиология. – М. ; Л. : АН СССР, 1949. – 662 с.

Иллюстрированная энциклопедия птиц. – М. : АСТ / Астрель, 2004. – 384 с.

*Калесник С. В.* Общие географические закономерности Земли. – М. : Наука, 1970. – 306 с.

*Кашкаров Д. Н.* Основы экологии животных. – М. : Наркомздрав, 1938. – 306 с.

*Литл К.* Вторая жизнь китов // В мире науки. – 2010. – № 4. – С. 52–57.

*Лосев К. С.* Экологическая энциклопедия. – М. : Энциклопедия, 2008. – Т. 1. – 416 с. ; Т. 2. – 446 с.

*Маконигал Д., Вудворт Л.* Антарктика, голубой континент. – М. : БММ АО, 2004. – 224 с.

*Меннинджер Э.* Причудливые деревья – М. : Мир, 1970. – 360 с.

*Моисеев Н. Н., Александров В. В. Тарко А. М.* Человек и биосфера. – М. : Наука, 1985. – 308 с.

*Наумов Н. П.* Экология животных. – М. : Высш. шк., 1964. – 618 с.

*Новиков Г. А.* Жизнь на снегу и под снегом. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1981. – 298 с.

*Ньюмен А.* Легкие нашей планеты. – М. : Мир, 1989. – 488 с.

*Одум Ю.* Основы экологии. – М. : Мир, 1975. – 740 с.

*Одум Ю.* Экология. – М. : Мир, 1986. – Т. 1. – 2698 с.

*Патури Ф.* Растения – гениальные инженеры природы. – М. : Прогресс, 1979. – 126 с.

*Петров В. В.* Чудеса наших субтропиков. – М. : Наука, 1975. – 152 с.

*Петров В. В.* Мир лесных растений. – М. : Наука, 1978. – 168 с.

*Петров К. М.* Биогеография. – СПб. : СПбУ, 2005. – 294 с.

*Пономарева И. Н.* Экология растений с основами биоценологии. – М. : Просвещение, 1975.

*Прозоров Л. Л.* Энциклопедический словарь «Геоэкология». – М. : Науч. мир, 2008. – 468 с.

*Реймерс Н. Ф.* Популярный биологический словарь. – М. : Наука, 1991. – 540 с.

*Риклефс Р.* Основы общей экологии. – М. : Мир, 1979. – 376 с.

*Родзевич Н. Н.* Геоэкология и природопользование. – М. : Дрофа, 2003. – 256 с.

*Ручин А. Б.* Экология популяций и сообществ. – М. : Академия, 2006. – 352 с.

*Рэй Дж. К., Маккормик-Рой Дж.* Живой мир полярных районов. – Л. : Гидрометеиздат, 1998. – 148 с.

*Сергеев М. Г.* Экология антропогенных ландшафтов. – Новосибирск : Изд-во НГУ, 1997. – 150 с.

*Сдобников В. М.* Лемминги в условиях Северного Таймыра // Труды Арктического института АН СССР. – Л. : 1957. – Вып. 20. – С. 109–126.

*Сдобников В. М.* Сравнительно-экологическая характеристика фаун тундры и тайги // Зоологический журнал. – 1958. – Т. 37. – Вып. 4. – С. 481–494.

*Симпсон Дж. Г.* Великолепная изоляция. – М. : Мир, 1983. – 256 с.

*Смит Р. Л.* Наш дом – планета Земля. – М. : Мысль, 1982. – 354 с.

*Соловьев С. А.* Птицы Омска и его окрестностей. – Новосибирск : Наука, 2005. – 296 с.

*Степановских А. С.* Общая экология. – Курган, 1999. – 512 с.

*Степановских А. С.* Биологическая экология. Теория и практика. – М. : ЮНИТИ, 2009. – 792 с.

*Тормидиаро С. В.* Верхнеплейстоценовая восточноарктическая лесово-ледовая равнина как американо-азиатский мост. Термокарстовое разрушение ее в Голоцене // Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в Кайнозое. – Хабаровск, 1973. – С. 76–78.

*Успенский С. М.* Арктика глазами зоолога. – М. : Наука, 1964. – 196 с.

*Успенский С. М.* Белый медведь. – М. : Наука, 1977. – 224 с.

*Успенский С. М.* Живая Арктика. – М. : Мысль, 1987. – 206 с.

*Фарб П.* Популярная экология. – М. : Мир, 1971. – 190 с.

*Чернова Н. М., Былова А. М.* Общая экология. – М. : Дрофа, 2007. – 412 с.

*Шарп Д.* Насекомые. – СПб. : Брокгауз-Ефрон, 1902. – 1060 с.

- Шилов И. А.* Экология. – М. : Высш. шк., 2006. – 512 с.
- Шмидт-Нильссен.* Как работает организм животного. – М. : Мир, 1976. – 124 с.
- Шмитхюзен И.* Общая география растений. – М. : Прогресс, 1966. – 388 с.
- Экологическая энциклопедия / сост. К. С. Лосев. – М. : Энциклопедия, 2008. – Т. 1. – 416 с.; Т. 2. – 446 с.
- Эттенборо Д.* Живая планета. – М. : Мир, 1988. – 418 с.
- Юренков Г. И.* Основные проблемы физической географии и ландшафтоведения. – М. : Высш. шк., 1982. – 224 с.
- Яницкий О. Н.* Экология города. – М. : Изд-во МГУ, 1984. – 316 с.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### ПРИЛОЖЕНИЕ 1

#### Запасы гумуса в почве, фитомасса и продуктивность различных экосистем земного шара (по Н. Н. Моисееву с соавт., 1985, с дополнениями)

<i>Тип экосистемы</i>	<i>Запас гумуса в почве, тыс. т/км<sup>2</sup></i>	<i>Фитомасса, тыс. т/км<sup>2</sup></i>	<i>Продуктивность, тыс. т/км<sup>2</sup></i>	<i>% от фитомассы</i>
Арктические пустыни	1–1,7	0,025–0,37	0,011–0,17	44–46
Типичные тундры	5–5,6	0,4–2,8	0,05–0,36	12,5–12,9
Лесотундры	5–5,6	2,2–5	0,25–0,5	10–11,4
Северная тайга	6–8	8–15	0,3–0,55	3,7–3,75
Средняя тайга	7–11	22–25	0,4–0,6	1,8–2,4
Южная тайга	9–14,5	23–33	0,5–0,65	2–6,5
Хвойно- широколиственные леса	15–20	25–45	0,8–0,9	2–3,2
Широколиственные леса	18–25	37–50	1,3–2	3,5–4
Лесостепи	28–31	25–30	1,2–1,5	4,8–5
Типичные степи	32–38	9–25	0,8–2	8–8,9
Сухие степи	9–12,6	8–10	0,4–1	5–10
Полупустыни	10–14	0,6–0,8	0,2–0,5	33,3–62,5
Суббореальные и субтропические пустыни	8–12	0,2–0,4	0,1–0,35	50–87,5
Тропические пустыни	1,4–2	0,12–0,17	0,09–0,11	64,7–75
Сухие субтропики, леса	20–22	10–50	1–2	4–10
Сухие субтропики, кустарники	10–12	3,5–5	0,5–1	14,3–20
Влажные субтропики, леса	20–25	30–50	1,5–2	4–5
Дождевые тропические леса	18–20	60–170	3–5	2,9–5

Окончание таблицы

<i>Тип экосистемы</i>	<i>Запас гумуса в почве, тыс. т/км<sup>2</sup></i>	<i>Фитомасса, тыс. т/км<sup>2</sup></i>	<i>Продуктивность, тыс. т/км<sup>2</sup></i>	<i>% от фитомассы</i>
Листопадные тропические леса	18–20	35–60	0,6–2,5	0,4–1,7
Сухие саванны	11–13,5	8–9	0,8–1	10–11
Типичные саванны	15–20	9–10	1,2–1,5	15
Низкогорные смешанные и лиственные леса	15–25	25 -- 50	0,8–2	3,2–4
Среднегорные хвойные леса	8–14,5	8–33	0,3–0,68	2,1–3,75
Альпийские луга	10–24	1–1,9	0,5–0,75	39,5–50
Высокогорные тундры	4–5	0,4–1,5	0,05–0,36	12,5–24
Гольцовая зона гор	1–1,7	0,03–0,3	0,01–0,17	33,3–56,7
Пресноводные водоемы	–	0,01–0,2	0,1–1,5	750–1000
Пелагиаль	–	0,001–0,003	0,05–0,125	4167–5000
Шельф	–	0,005–0,01	0,2–0,35	3500–4000
Апвеллинги	–	0,15–0,2	0,3–0,5	200–250
Коралловые рифы и заросли водорослей	–	40–50	1,5–3,5	3,75–7
Эстуарии, дельты, лиманы	–	1–2	1–1,5	75–100
Агроценозы	11–40	8,5–25,5	0,85–3	10–11,8

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

**Классификация пресноводных водоемов по М. Н. Сомову**

*Карасевые.* Мелководные, небольшие по площади, хорошо прогреваемые летом (в северных районах не менее чем до +14 °С, в южных не менее чем до +20 °С). Зимой постоянно резкий дефицит кислорода (менее 1 см<sup>3</sup>/л). Заросли макрофитов по всему водоему. Караси золотой и серебряный, вьюн; в местах с более щадящим кислородным режимом – щука, окунь, линь, плотва (озера среди торфяных болот Европейской России и степей и лесостепей Западной Сибири).

*Окунево-плотвичные.* Глубже предыдущих, но все равно в них не выражена профундаль. Содержание кислорода зимой не менее 1–3 см<sup>3</sup>/л. Макрофитное зарастание значительное. Летнее цветение хорошо выражено за исключением самых северных озер. Окунь, плотва, в местах с более подходящим кислородным режимом – щука, линь, лещ, язь (равнинные озера типа Чаны, Бологое).

*Лещевые.* Умеренно глубокие. Имеется илистая профундаль с богатым бентосом. Кислорода зимой более 3 см<sup>3</sup>/л. Макрофитная растительность прибрежная, значительная. Летнее цветение выражено. Лещ, ерш, густера; в лимнической зоне – уклея, в прибрежной зоне виды рыб из предыдущих типов озер (Ильмень).

*Судаковые.* Близкие к лещевым, но лимническая зона обширнее, а макрофитные прибрежные заросли меньше. Кислородный режим более благоприятный, чем в лещевых озерах, а летнее цветение меньше. Судак и рыбы, характерные для лещевых озер (Балатон).

*Сиговые.* Глубокие, в гипolimнионе до дна не ощущается дефицит кислорода, содержание кислорода зимой до 6 см<sup>3</sup>/л. На дне есть участки с каменистым и песчаным грунтом. Впадают мелкие речки, удобные для нереста сиговых. Сиг, уклея, снеток. В прибрежных водах рыбы из озер предыдущих типов (Чудское, Тугояк).

*Гольцовые.* Глубокие озера с каменистым донным грунтом, вода богата кислородом (не менее 6 см<sup>3</sup>/л). Обширная холодная профундаль, слабо развит фитопланктон. Макрофитная растительность незначительная, лишь в мелких, хорошо прогреваемых зали-



вах. Голец, кумжа, сиг, корюшка. В мелких заливах – более теплолюбивые рыбы из предыдущих типов озер (Онежское).

*Форелевые.* Горные водоемы, частично ледникового питания. Грунты твердые. Содержание кислорода не менее 9 см<sup>3</sup>/л. Макрофитов почти нет. Слабо развит фитопланктон. Очень мало солей. Почти исключительно ручьевая форель, в Азии заменена хариусом, османом (горные озера Альп, Карпат, Балкан, Кавказа, Алтая, гор Средней Азии).

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	3
----------------	---

### **Часть первая. Общие принципы геоэкологии**

Глава 1. Единство географической (геоэкологической) среды. Полярная асимметрия .....	8
Глава 2. Понятие о ландшафте. Виды ландшафтов.....	11
Глава 3. Климат, водоемы и водотоки.....	20
Глава 4. Почвы и биота как составляющие части ландшафта. Антропоические преобразования ландшафтов ..	29
Глава 5. Понятие об экосистемах. Флуктуации и сукцессии. Климатические экосистемы. Законы развития экосистем.....	34
Глава 6. Экологические ниши, жизненные формы и биологическое разнообразие .....	40

### **Часть вторая. Основные принципы и положения биогеографии**

Глава 1. Понятие об ареале. Пути расселения живых организмов и преграды к расселению.....	48
Глава 2. Биогеографическое районирование .....	55

### **Часть третья. Экосистемы суши**

Глава 1. Экосистемы тундры и лесотундры. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в тундре.....	62
---	----

---

Глава 2. Экосистемы таежных лесов. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в таежной зоне.....	77
Глава 3. Экосистемы хвойно-широколиственных (смешанных) и лиственных лесов умеренной зоны. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в смешанных и лиственных лесах.....	88
Глава 4. Экологические особенности степей и лесостепей. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в степях .....	99
Глава 5. Экосистемы пустынь и полупустынь. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в пустынях .....	113
Глава 6. Экосистемы субтропиков. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в субтропиках.....	128
Глава 7. Экосистемы тропических лесов. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в тропических лесах ...	145
Глава 8. Экосистемы саванн. Географическое положение, рельеф, климат, почвы, первичная продуктивность, растительный и животный мир. Особенности природопользования в саваннах .....	163
Глава 9. Экосистемы гор. Сложность рельефа. Вертикальная поясность. Особенности климата. Первичная продуктивность. Особенности экосистем различных горных участков Земли. Особенности природопользования в горах .....	177

Глава 10. Экосистемы мангровых лесов. Экологические особенности мангровых растений и животных .....	192
Глава 11. Экосистемы островов. Характер формирования островных биот в зависимости от положения острова относительно континента. Три стадии закрепления пришлого населения на островах. «Европеизация» островных биот. Особенности биот некоторых островов .....	195
Глава 12. Экологические особенности почв. Микроклимат почв. Почвенная биота, ее подразделения, основные представители. Особенности населения нор и гнезд животных. Экосистемы пещер.....	210

#### **Часть четвертая. Водные экосистемы**

Глава 1. Экологические особенности пресноводных экосистем. Водоёмы и водотоки. Лентические (стоячие) водоёмы. Озерные биоты. Различные типы озер, их сезонные режимы .....	225
Глава 2. Лотические (текучие) экосистемы (водотоки). Экологическая роль течений. Распределение живых организмов в реках. Особенности природопользования в пресноводных водоёмах и водотоках .....	238
Глава 3. Экологические особенности морской (океанической) природной среды. Прибрежные экосистемы .....	249
Глава 4. Экологические особенности пелагиали, глубоководных зон и зон повышенной продуктивности Мирового океана (коралловые рифы, устья рек).....	263
Глава 5. Экологические особенности Северного Ледовитого океана и Южного океана (приантарктических вод Атлантического, Индийского и Тихого океанов). Особенности природопользования в морях и океанах.....	275

---

**Часть пятая. Искусственные экосистемы**

Глава 1. Экологические особенности агроценозов .....	289
Глава 2. Экологические особенности урбоценозов. Особенности городского микро- и мезоклимата. Растительность городов. Животный мир городов. Возбудители инфекций в городах.....	305
Использованная литература.....	321
Приложения.....	326

*Научное издание*

**БОГДАНОВ Игорь Иванович**

**ГЕОЭКОЛОГИЯ  
С ОСНОВАМИ БИОГЕОГРАФИИ И ЛАНДШАФТНОГО  
ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ**

*Учебное пособие*

Редактор *Г. Н. Орлов*  
Технический редактор *Е. А. Балова*

Подписано в печать 17.09.2017. Формат 60×84/16.  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Печ. л. 21,0. Уч.-изд. л. 18,6.  
Тираж 50 экз. Заказ Б-296.

---

Издательство ОмГПУ.  
Отпечатано в типографии ОмГПУ,  
Омск, наб. Тухачевского, 14, тел./факс: (3812) 23-57-93