



И.А. Жирков. Био-география. Общая и частная

И.А. Жирков

Био-география

общая и частная:

суши, моря и
континентальных водоёмов

И.А. Жирков

Био-география

общая и частная:

суши, моря и континентальных
водоёмов

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2016

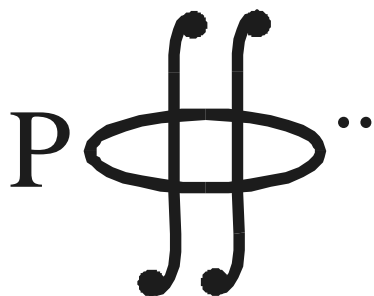
УДК 574(075.9)
ББК 28.085я77
Ж73

И.А. Жирков. Био-география. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоёмов. М.: Т-во научных изданий КМК. 2016. 566 с., 320 илл., 30 табл., 206 врезок, 917 лит.

Книга состоит из двух частей: общей и частной биогеографии. В первой проанализированы различные концепции и взгляды на структуру биосферы и рассмотрены закономерности, свойственные всей биосфере, проанализированы методы выявления биогеографических регионов и смысл этого понятия в разных парадигмах. В данной монографии биогеография, в отличие от большинства отечественных и зарубежных монографий и руководств, рассмотрена с позиций биологии. Вторая часть посвящена частной биогеографии: биогеографии основных биотопов Земли: суши, континентальных водоёмов и моря, соответствующих основным типам экосистем. При характеристике биогеографических регионов, в первую очередь суши, по-возможности учтены изменения, произведённые человеком, и сделана попытку воссоздания биогеографической картины, существовавшей до его появления.

Книга снабжена предметным указателем и словарём.

Предназначена для студентов, аспирантов, преподавателей вузов биологических специальностей и научных сотрудников, а также для широкого круга лиц, интересующихся вопросами биогеографии и экологии.



Издание осуществлено при
поддержке Российского Фонда
Фундаментальных Исследований
по гранту № 16-14-00111,
не подлежит продаже

ISBN 978-5-9908941-3-6

© И.А.Жирков, 2016
© Т-во научных изданий КМК, издание 2016

Общая биогеография

Закономерности, общие для всех биотопов

Две биогеографии:
биологическая и географическая 12

1 Био-экология, или синэкология 18
Объект экологии.Ценотические системы.

2 Общая биогеография 137
Разные точки зрения на сущность
биогеографического региона.
Основные понятия и методы биогеографии.

Частная биогеография

Биогеография четырёх основных биотопов Земли

3 Биогеография суши 211

4 Биогеография континентальных
водоёмов 329

5 Биогеография бентали 401

6 Биогеография пелагиали 493

Предметный указатель 527

Словарь 531

Литература 539

Оглавление

Предисловие	9
Введение. Две биогеографии: биологическая и географическая	13
Глава I. Био-экология, или синэкология	20
Континуализм и структурализм	22
Моделирование континуальности и дискретности	32
Причины и скорость образования новых видов и экосистем	37
Леса, образованные деревьями нетипичных семейств	42
Капская флора	44
Паратетис	47
Двустворчатые моллюски Арала	49
Абиссальная фауна Средиземного моря	51
Крупные озёра	52
Рыбы	55
Островной эндемизм	55
Другие примеры	56
Выводы	56
Сукцессионная система	58
Сукцессионная система — что это такое?	58
Возникновение ценотических (сукцессионных) систем	62
Ассоциация и биоценоз	70
Субклимаксы, экзогенная стабилизация ассоциаций	74
Отличие ценотических и сукцессионных систем	75
Ценофильные и ценофобные виды	76
Основные черты ценофилов и ценофобов	76
Стратегии жизненных циклов	78
Классификация, рассматривающая две жизненные стратегии — r-K	78
Классификации, рассматривающие три жизненные стратегии	80
Сравнение классификаций жизненных стратегий с делением видов на ценофилов и ценофобов	84
Эдификаторы-ассектаторы и ценофильные-ценофобные виды	85
Ценотическая система и географическая изменчивость ценофильных видов	85
Ценотические системы пастбищного и консортного типов	90
Эволюция сукцессионных систем	95
Причины эндогенного развития сукцессионных систем	95
Пути преобразования сукцессионных систем	97
Сукцессионная система в стабильном окружении	97
Сукцессионная система в изменчивом окружении — происходит изменение климата и сопряжённая миграция сукцессионной системы	97
Сукцессионная система в изменчивом окружении — происходит изменение климата и вызванное им изменение сукцессионной системы	98
Сукцессионная система в изменчивом окружении — меняется поток энергии через сукцессионную систему	98
Внедрение видов	100
Смена одной сукцессионной системы другой	103
Гавайские острова	103
Захват суши покрытосеменными	104
Дополнительные замечания	106
О сукцессиях	106
О свойствах климакса	111
О поликлимаксе и климакс-континууме	112

Об экологической нише	113
Виды, их критерии и причины видообразования	114
Критерии вида	114
Причины видообразования	118
Ранг таксона	120
Резюме	121
Границы и экотоны	121
Экотоны	121
Границы между сообществами и сукцессионными системами	122
Примеры контакта различных биот	125
Морские бореальные биоты Атлантики и Пацифики	125
Биоты тихоокеанского и атлантического шельфа юга Южной Америки	129
Восточная и западная североамериканские флоры	130
Неморские биоты Северной и Южной Америк	130
Наземные азиатская и австралийская биоты	133
Резюме	133
Глава 2. Общая биогеография	139
Сущность биогеографического региона	139
Ареал	144
Методы изображения ареалов и проведения их границ	145
Представления континуалистов и структуралистов об ареале	149
Представления континуалистов об ареале	149
Представления структуралистов об ареале	154
Структура ареала вида	156
Изменение биологии видов в разных частях ареала	156
Кружево ареала	158
Подразделения ареала	159
Методы районирования	161
Методы выделения регионов	169
Метод сравнения списков биот произвольно выделенных территорий	169
Метод индивидуальных ареалов	172
Метод выделения конкретных биот	175
Метод выделения ценоотических систем	180
Сравнение разных методов выделения биогеографических регионов	181
Методы группирования регионов	182
Метод соответствия ранга биогеографического региона рангу эндемов	188
Метод доли эндемичных таксонов	191
Метод значимости биогеографических границ	192
Метод оценки сходства списков выделенных регионов	193
Биотагенетический метод	194
Заключительные замечания	196
Некоторые крупномасштабные закономерности	196
Изменение таксономического разнообразия по поверхности Земли	196
Связь видовое богатство — площадь	197
Островная биогеография и экология	199
Реликты и рефугиумы	204
Центры разнообразия, происхождения и перераспределения	206
Пограничный и краевой эффекты	209
Резюме	210
Глава 3. Биогеография суши	213
Лесные и безлесные экосистемы	213
Теории, объясняющие вымирание мегафауны	220
Роль пожаров	227
Широтная зональность	228

Причины зональности биоты	228
Биотическая зональность	231
О зональных и незональных экосистемах	239
Общие особенности зонального распределения наземных таксонов	240
Основные зоны	240
Тропическая зона	240
Тропические дождевые леса (Pluviisilvae)	241
Субтропическая зона	247
Лавролиственные леса (Laurisilvae)	248
Жёстколистные леса (Durisilvae)	248
Зона неморальных, или летнезелёных лесов	251
Бореальная зона, или тайга	254
Умеренная зона Южного полушария	257
Схемы биогеографического районирования суши	258
Статус и границы некоторых территорий	267
Голарктика/Палеарктика/Неоарктика	267
Капская область	268
Антарктическая область	269
Полинезийская область	271
Австралийская область	271
Новозеландская область	284
Неогея	287
Палеотропическая область, или Палеотропис	295
Африканская подобласть	296
Ориентальная, или Индо-Малайская подобласть	299
Мадагаскарская подобласть	301
Новогвинейская подобласть	304
Голарктика	304
Евразия	305
Северная Америка	313
Районирование Голарктики	317
Резюме	328
Глава 4. Биогеография континентальных водоёмов	331
Общая характеристика континентальных водоёмов как биотопа	331
Реки	331
Озёра	336
Специфика биот крупных озёр	342
Озеро Байкал	342
Озеро Танганьика	348
Общие черты Байкала и Танганьики и других крупных озёр	352
Болота	354
Подземные водоёмы	354
Искусственные водоёмы	356
Временные водоёмы	356
Различные группы пресноводных видов	356
Биогеографическое районирование	360
Особенности биогеографии континентальных водоёмов	360
Схемы биогеографического районирования	368
Африканская (Эфиопская) область	368
История Африканской области и её биоты	368
Биогеографическое подразделение Африканской области	370
Озеро Ньяса (Малави)	373
Озеро Виктория	373
Малагасийская область	375

Южноамериканская область (Неотропическая)	375
Австралийская область	380
Новозеландская область	381
Индо-Вест-Пацифический островной регион	382
Ориентальная область	383
Голарктика	385
Резюме	395
Глава 5. Биогеография бентали	397
Бентос, планктон и нектон	397
Физико-географическая характеристика Мирового океана	399
Поверхностные течения Мирового океана	400
Вертикальная циркуляция	407
Образование льда	412
Образование льда в пресной воде	412
Образование льда в морской воде	415
Приливы, литораль	417
Фронты	419
Солёность	423
Растворённые газы	428
Рельеф Мирового океана	429
Грунт	434
Свет	438
Влияние глубины на распространение бентоса	439
Ценоотические системы бентоса	440
Биогеография морского бентоса	442
Вертикальная зональность	442
Краткие характеристики разных вертикальных зон	455
Верхняя сублитораль	455
Нижняя сублитораль (= элитораль)	457
Батиаль: верхняя и нижняя	457
Абиссаль и ультраабиссаль	458
Широтная зональность	459
Схемы биогеографического районирования	462
Шельф	463
Батиаль	474
Абиссаль и ультраабиссаль	475
Некоторые типы распространения	476
Биполярное	476
Аркто-бореальное	480
Аркто-тихоокеанские виды	481
Амфибореальное	482
Основные неогеновые центры расселения бентоса	483
Резюме	487
Глава 6. Биогеография пелагиали	489
Планктон и нектон	489
Типы ареалов пелагических видов	490
Особенности сукцессионных систем пелагиали	495
Разные схемы районирования	499
Характеристики отдельных биогеографических регионов	505
Океанические биомы	506
Тропические биомы (биомы пассатов)	506
Биомы западных ветров	511
Полярные биомы	513
Неритические и прибрежные биомы	516

Глубоководные биомы	518
Резюме	521
Словарь	527
Предметный указатель	529

Предисловие

Первая и главная цель этой книги — обсудить неоднородность биосферы и процессы, оказывающие влияние на неё. Вторая цель — дать обзор этой неоднородности. Эту книгу я был вынужден написать после того, как начал читать курс лекций «Общая биогеография» на Биологическом факультете Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. В процессе подготовки лекций я обнаружил удивительный факт: несмотря на то, что на русском языке практически ежегодно выходят книги по биогеографии, почти все они написаны для географов, о чём часто говорят надписи на титульных листах, большая часть авторов — географы по образованию или по роду своей основной деятельности. Не удивительно, что с их точки зрения биогеография — это часть географии; некоторые, впрочем, пишут, что она занимает пограничное положение между географией и биологией, но на практике такое утверждение ничего не меняет. Позиция географов вполне ясно отражена в названии учебника А.Г. Воронова (1911–1995), первого заведующего кафедрой (1953–1988) биогеографии МГУ (которая входит в состав географического факультета). Впервые опубликованный в 1963 г., он выдержал много переизданий и стал образцом для практически всех книг по биогеографии, написанных сотрудниками этой кафедры и их коллегами. Его полное название: «Биогеография с элементами биологии». Настоящая книга — пожалуй первый опыт монографии на русском языке, в которой биогеография рассмотрена с позиции биологии. По аналогии с книгой А.Г. Воронова она могла бы быть названа «Биогеография с элементами географии».

В книге я уделяю основное внимание системе взглядов, идей, а не изложению фактов и частных закономерностей, поскольку система понятий (парадигма) меняется гораздо медленнее, чем накапливаются факты.

Книга написана с позиции, альтернативной широко распространённому континуализму. Здесь эта позиция (теория, парадигма), не имеющая общепринятого названия, названа структурализм. К ней я отношу взгляды F. Clements, V.E. Shelford, С.М. Разумовского и их последователей. По моему мнению, эта парадигма, в отличие от континуализма, представляет собой достаточно стройную систему, обладает большими прогностическими способностями и объясняет гораздо больше фактов. Насколько мне известно, это первая сводка по биогеографии с позиций структурализма в русско- и англоязычной литературе, охватывающая как общую, так и все раздели частной биогеографии.

Книга состоит из двух частей: общей и частной биогеографии. В первой (Главы 1 и 2) рассмотрены закономерности, свойственные всей биосфере. Глава 1 посвящена обсуждению основной проблемы биогеографии: её предмета. Здесь рассмотрены разные точки зрения на объект экологии, парадигма структурализма, обсуждены критерии разделения экологии и биогеографии. В Главе 2 рассмотрены основные понятия и методы биогеографии, которую я понимаю как биологическую науку, изучающую естественную, эндогенную структуру биосферы (т. е. возникающую в процессе её функционирования). Вторая часть книги посвящена частной биогеографии: биогеографии основных биотопов Земли: суши, континентальных водоёмов и моря, соответствующих основным типам экосистем. Поскольку в море у бентосных экосистем, биотоп неподвижен, а пелагические экосистемы передвигаются в пространстве вместе со своим биотопом, это приводит к существенным различиям пелагических и бентических экосистем, поэтому они рассмотрены отдельно в двух главах: бенталь и пелагиаль. Надо признать, что разделение бентали и пелагиали на шельфе провести часто сложно, а в прибрежных водных массах и невозможно. Поэтому в Главе 6, посвящённой пелагиа-

«Биогеографию в первую очередь следует подразделять на биогеографию моря и суши, а не на фито- и зоогеографию, относящуюся каждая к обеим средам обитания (Бобринский, 1946). Аналогично, биогеография пелагиали противостоит биогеографии бентоса» (Беклемишев, 1969: 103).

ли, рассмотрена преимущественно биогеография открытых районов океана, практически не связанных с дном и прибрежными районами. Биогеография районов, омываемых прибрежными водными массами (расположенными между прибрежным фронтом и берегом) не затронута вовсе, поскольку её подразделения, по-видимому, идентичны подразделениям верхней сублиторали, рассмотренной в биогеографии бентали.

«При обсуждении биогеографии 70% поверхности Земли можно воспользоваться менее, чем 5% существующей биогеографической литературы» (Ван-Дер-Спуль, 1988: 252).

Биогеографии суши посвящено существенно больше работ, нежели биогеографии моря и пресных вод, вместе взятым*. Человек возник как член наземных экосистем, и до настоящего времени его зависимость от биотического окружения всё ещё велика. Сушу он использует гораздо интенсивнее, нежели море и пресные воды. Изучение суши к тому же гораздо проще, её экосистемы можно изучать непосредственно, без использования дорогостоящей техники. Поэтому и данных по наземным сообществам и видам получено гораздо больше, чем по пресноводным и морским. В результате в современных книгах по биогеографии основное внимание уделено биогеографии суши, хотя её площадь в два раза меньше площади Океана. Например, в сводках Г.М. Абдурахманова с соавторами (2001) биогеографии суши уделена 91 страница, а морской и пресноводной, вместе взятым, — 21 (разница в 4 раза), а П.П. Второва и Н.Н. Дроздова (2001) соответственно 210 и 7 страниц (разница в 30 раз!). Биогеографии моря посвящено сравнительно немного работ. На русском языке издано лишь четыре сводки, в которых детально рассмотрена биогеография моря (Бобринский, Зенкевич, Бирштейн, 1946; Кафанов, Кудряшов, 2000; Петров, 1999, 2008), но на их титульных листах или в аннотациях прямо сказано, что они предназначены для географов. Здесь я постарался осветить четыре частные биогеографии одинаково подробно, хотя существенное различие в детализации рассмотрения осталось.

Необходимо отметить, что антропогенное изменение экосистем суши начало происходить вместе с возникновением рода *Homo*, а, возможно, ещё и ранее. В результате повсеместно они столь велики и произошли столь давно, что наблюдаемая картина не только весьма далека от естественной, но её принимают за естественную.

«Нужно... освободиться от представления, будто в слабонаселённых областях Африки или Южной Америки всё ещё сохранилась нетронутая растительность. Она может быть найдена только после очень долгих и старательных поисков» (Вальтер, 1968: 276).

Под антропогенным воздействием часто понимают воздействие промышленности, однако, до этого в течение тысяч лет на наземные экосистемы воздействовали люди, селективное уничтожавшие животных-эдификаторов, в первую очередь мегафауну, использовавшие подсечно-огневую систему земледелия и селективные рубки наиболее ценных видов деревьев (подробнее — см. Главу 3). Сообществ, находящихся в естественном состоянии, на суше, возможно, и нет. Поразительно многие особенности биогеографии суши имеют антропогенный характер и должны поэтому являться предметом изучения истории и экономической географии, а не биологии. Поскольку рассматриваемый в данной книге предмет — БИО-география, а не

ЭКОНОМИЧЕСКАЯ география, при характеристике биогеографических регионов я по возможности учитывал изменения, произведённые человеком, и сделал попытку воссоздания биогеографической картины, существовавшей до его появления. Задача эта сложная, но необходимая, коль скоро мы хотим изучать *природные* процессы.

* С точки зрения рубрикатора РФФИ биогеография (05-717) это не только часть географии (05 — науки о Земле), но и географии и гидрологии суши (05-7), т. е. биогеографии океана даже и быть не может.

Приведённые врезки в текст (в рамках на светло-сером фоне) содержат цитаты, относящиеся к излагаемым в данном месте книги идеям. Цитаты не всегда подтверждают изложенную позицию. Порой они отражают иные взгляды или позволяют увидеть обсуждаемую проблему под другим углом зрения.

Я старался использовать принятые в настоящее время латинские названия, но, к сожалению, иногда это не удалось.

Авторы научных названий животных и растений опущены, что находится в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры* (2000, русское издание 2004), хотя это и противоречит Международному кодексу номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature of algae, fungi, and plants, 2011).

Для удобства работы с текстом в конце добавлены словарь терминов и предметный указатель. И, наконец, в нарушение непонятной и, на мой взгляд, очень плохой отечественной традиции, книга снабжена списком цитированной литературы.

Книга адресована широкому кругу читателей: от студентов-биологов до специалистов по биогеографии и смежным наукам. Многие не согласятся с развиваемым в ней подходом, но то, что поставленные вопросы нуждаются в широком обсуждении — несомненно. Собственно говоря, одна из целей её написания — стимулировать обсуждение основных положений биогеографии и экологии, которые считают законами без достаточного обоснования, а часто и вовсе без оного. Некоторые читатели придут к выводу, что отдельные важные разделы освещены недостаточно подробно, а целый ряд существенных вопросов и вовсе не затронут. Выражаю надежду, что такие выводы послужат не только поводом для критики, но и побудительным мотивом для написания обзоров по соответствующим темам, которые заполнили бы эти пробелы. Я с благодарностью приму конструктивные замечания по данной книге лично, по e-mail ampharete@yandex.ru или другим способом.

Необходимо подчеркнуть, что рассмотренные в этой книге процессы и закономерности справедливы лишь в отношении организмов достаточно крупных размеров. Закономерности распределения групп с малыми индивидуальными размерами (микро- и мезобиота) изучены гораздо хуже, и, возможно, имеют свою специфику, однако вопрос этот пока дискусионен. Другой смысл имеет и понятие вид, особенно у бактерий и других микроорганизмов.

Выражаю искреннюю благодарность своим коллегам, которые прочитали рукопись полностью или частично (некоторые даже в нескольких вариантах) и в дискуссиях с которыми обсуждал рассмотренные здесь вопросы: С.А. Баландину, А.А. Бондареву, В.И. Грабовскому, М.К. Леонтович, А.Н. Миронову, И.Ю. Попову, А.Ф. Сажину, И.Ю. Чернову, а также студентам, чьё непонимание текста рукописи (судя по экзаменам) однозначно указывало на трудные для восприятия места, нуждающиеся поэтому в переработке.

Живейшую признательность выражаю К.Г. Михайлову, выпустившему эту книгу в свет.

И.А. Жирков

* 51.1. Фамилия автора не входит в название таксона и приводить её необязательно.

Введение. Две биогеографии: биологическая и географическая

«Знание одних голых фактов ещё не делает зоогеографию наукой» (Лаптев, 1940: 5).

Американский писатель Амброс Бирс определил барометр как «остроумный прибор, показывающий, какая сейчас стоит погода» (Бирс, 1966: 275). Аналогично, многие полагают, что задача биогеографии — рассказать нам о том, что в Африке живут жирафы, а в Австралии — кенгуру, т. е. это не биологическая наука, а лишь биологическая бухгалтерия, ведущая учёт того, где кто обитает, но не имеющая ни своей теории, ни методов. Справедливости ради надо признать, что в широком распространении подобного мнения повинны и авторы многих учебников по биогеографии, особенно отечественных, основное содержание которых — описание разнообразных биогеографических царств и биомов, без объяснения того, как рассматриваемые выделы получены и без попыток обсудить биологический смысл данных выделов. Да и эти выделы в разных работах нередко разные, но различия эти опять-таки обсуждают редко.

Характеризуя предмет биогеографии, часто говорят о её пограничном положении между биологией и географией (см., например, Беклемишев, 1982; Лопатин, 1989; Абдурахманов и др., 2001; Петров, 2004б). Обосновывают это тем, что биогеографические объекты имеют географические свойства — площадь и пространство.

«Название — биогеография свидетельствует об амбивалентности этой науки, которая совмещает в себе биологические и географические аспекты и сосредоточена на такой важной стороне жизни, как необходимость пространства для ее проявления. При этом внимание биогеографии к биологической и географической составляющим своей сущности сбалансировано в очень высокой степени» (Мордкович, 2001: 5).

«Простой констатацией факта, что биогеография — наука, находящаяся на стыке географии и биологии, уже не обойтись, тем более, что согласно всем отечественным классификаторам научных направлений, биогеография относится к наукам о Земле, с чем биологи, успешно оперирующие собственными биогеографическими методами исследования, вряд ли согласятся» (Кафанов, 2004: 6).

Следуя такой странной логике, морфологии животных и растений следует считать пограничной областью знаний между скульптурой, живописью и биологией, поскольку животные и растения имеют цвет и объём. Но проблема действительно существует. Например, скульптуру можно изучать с позиций материаловедения или искусства и получить при этом принципиально разные результаты. Аналогично, один и тот же биогеографический объект может быть изучен с позиций географии *или* биологии. Признание существования двух различных подходов кажется мне гораздо более разумным, нежели попытки их объединения в некую синтетическую, интегрирующую науку, имеющую комплексный подход к биогеографическим объектам. Намерение, конечно, благое, но давайте посмотрим, к чему оно приводит, как его реализуют на практике. В чём же состоит различие географического и биологического подходов?

Биология — это наука о жизни во всех её проявлениях, поэтому естественно, что биолога в первую очередь интересует именно би-

ота, изучение неоднородности в распространении биоты, выявление более или менее однородных с биологических позиций участков. Иными словами, выделы биологической биогеографии должны быть населены однородной биотой, остальные факторы в пределах этого выдела могут быть сколь угодно неоднородными, такую неоднородность в дальнейшем можно отметить в характеристике биотопа. Критерии однородности могут варьировать в зависимости от задач и представлений исследователя, но у биолога они являются характеристиками биоты.

География — это наука о поверхности Земли. С точки зрения географа, задача биогеографии состоит в том, чтобы описать отличие населения одного участка по-

верхности Земли от другого. Задача географической биогеографии — выделение ландшафтов, геосистем, природных комплексов. Ключевое место в биогеографии, с точки зрения географа, занимает понятие ландшафта: «Ландшафт действительно занимает узловое положение в системе территориальных физико-географических единиц» (Исаченко, Шляпников, 1989: 6). «В сложной системе природных комплексов Мирового океана ключевое положение занимают подводные ландшафты*» (Петров, 2004б: 53).

Приведу два определения ландшафтов. Первое дано сделанно крупнейшими российскими ландшафтоведами. «Ландшафт понимается как геосистема с единым происхождением, общей историей развития, формирующаяся в условиях однородного геологического фундамента, одного преобладающего типа рельефа (например, холмисто-моренного, пластового эрозионного, высокогорного древнеледникового и др.), одинакового климата, с характерным сочетанием почв, растительных сообществ и геосистем локального уровня. Следовательно, ландшафт — это территориальная интеграция локальных геосистем, создающих его характерный внутренний узор, или морфологию» (Исаченко, Шляпников, 1989: 6). Обратите внимание, что из всей биоты в данном определении ландшафта использована только часть экосистемы — растительное сообщество, причём отнюдь не в первую очередь. Это понятно, поскольку его авторы всю жизнь занимались наземными ландшафтами. Но, поскольку растительность имеется только на примерно 1/3 поверхности Земли (на суше и на мелководьях) и отсутствует за пределами фотической зоны, становится очевидным, что биота для географии не очень существенна, а лишь один из компонентов природных комплексов и ландшафтов. Это неудивительно, поскольку ландшафты выделяют и на Луне, и планетах, где жизнь отсутствует. Любопытно также, что почвы поставлены перед растительностью, хотя они — результат функционирования экосистем.

Сходно определяет ландшафт учёный, всю жизнь изучавшим морские ландшафты, автор пяти учебников по биогеографии (Петров, 1999, 2001, 2004б, 2006, 2008): «Ландшафт морского дна обособляется на участке земной коры, имеющем одинаковое геологическое строение: как правило, он связан с развитием одной морфоструктуры, переход на участок другой морфоструктуры знаменует переход в другой ландшафт» (Петров, 2004а: 53). Обратите внимание, что автор этого определения ландшафта биоту вовсе никак не учитывает. Локальную специфику биот он считает следствием принадлежности разных площадей к различным ландшафтам: «Своеобразие каждого природного комплекса соответствует своеобразие его биоты и биома» (Петров, 2004а: 49).

«Значительный рост числа публикаций по теоретическим проблемам биогеографии сопровождается не уменьшением, а увеличением различий в понимании сущности биогеографии и её роли в географическом и биологическом циклах наук. Приходится заключить, что методология морской и общей биогеографии нуждается в серьёзной методологической разработке» (Кафанов, 2004: 6).

Широкое использование в подобных определениях возвратных форм глаголов («ландшафт понимается», «ландшафт... обособляется») подсознательно создаёт у читателя впечатление объективного (т. е. независимого от субъекта-исследователя) процесса самопроизвольного разделения земной поверхности на ландшафты. Между тем, это не так: понятие «ландшафт», с точки зрения биолога, — весьма расплывчатое (чтобы не говорили ландшафтоведы), не имеющее чётких критериев. Неудивительно, что разные исследователи (в том числе и ландшафтоведы!) в одном и том же месте выделяют различные ландшафты (подробнее этот вопрос рассмотрен ниже в следующей главе, в разделе «Методы биогеографии»). Вопрос же о границах ландшафтов вообще стараются не затрагивать, поскольку методы выделения ландшафтов не позволяют провести его границы.

* В англоязычной литературе, в отличие от русскоязычной, для морских ландшафтов есть специальный термин — seascape (Musard et al., 2014).

«Как географическая наука биогеография...» (Воронов и др., 2002: 5)

«Это типичное зонально-климатическое деление. Неясно, почему оно названо орнитогеографическим» (Чернов, 1975: 187).

«Не следует подразделять биогеографию на биологический и географический разделы...» (Воронов, 1976: 9–10).

«В связи с температурой поверхностных слоёв воды в мировом океане отмечают пять основных областей: одна тропическая... две прилегающие к полюсам — арктическая на севере и антарктическая на юге и две переходных» (Зёрнов, 1949: 276).

«Деления на зоогеографические области должно основываться на физико-географических данных» (Шмидт, 1904: 372). «Понтерь исходиль... однако, более изъ состава фаунъ, чем изъ физико-географических условий, и поэтому во многих случаяхъ установленныя имъ области искусственны» (там же, стр. 374).

«Ландшафтоведение — географическая наука. Но она изучает в принципе те же явления, что и биоценология — наука биологическая» (Несис, 1980: 92).

«Физико-географическая, ландшафтная «заданность», предопределённость вопреки свойствам самой фауны очень характерна для сторонников ландшафтно-зональной концепции фаунистического комплекса» (Чернов, 1984: 739).

Таким образом, с точки зрения биолога, идею интегрального, комплексного подхода только декларируют, да и вряд ли она может быть реализована. Вместо интегрального подхода, получают эклектичность, при которой биогеографическое районирование делают на основе априорно выбранных критериев. И, хотя с точки зрения географа, такой метод, возможно, вполне объективен, наиболее интересующий биолога предмет — гетерогенность биосферы — географы при районировании учитывают лишь как весьма второстепенный фактор, а то и вовсе игнорируют. В результате районирование географа и биолога не только может быть различно, но должно быть различно: в некоторых случаях различия, которые географ посчитает существенными, окажутся несущественными для биоты. В этом случае географ разделит данный участок поверхности Земли на несколько районов, биолог же посчитает его за один. И наоборот, части, однородные с точки зрения географа могут быть населены разными биотами, поэтому биолог, следуя этим различиям, разделит его на несколько. Термины «геосистема», «природный комплекс», «ландшафт» и т. п. неприемлемы для описания *био*-географической картины Земли, но, вероятно, вполне применимы в географии.

Следует подчеркнуть также, что при выделении ландшафтов считают население данного конкретного участка неизменным, между тем во многих случаях сукцессионные процессы существенно изменяют облик экосистемы, на место одних сообществ приходят другие, порой весьма от них отличные.

Результатом этих стараний объединить необъединяемое является то состояние кризиса, в котором находится современная биогеография. Следует признать, что под одним термином «биогеография» искусственно объединены две совершенно разные по предмету исследования и методическим подходам науки. Одна из них биологическая, другая, более известная в настоящее время — географическая. Следует согласиться с С.М. Разумовским (1982), считавшим идею объединения биологической и географической биогеографий в одну, не только не продуктивной, но и вредной. Подразделение биогеографии на биологическую и географическую, как указывает А.И. Кафанов (2006), можно проследить, начиная с Georges-Louis Leclerc Comte de Buffon (1707–1788) и Eberhard August Wilhelm von Zimmermann (1743–1815), т. е. примерно с третьей четверти XVIII в. Это разделение чётко выражено в трудах таких классиков биогеографии, как Edward Forbes (1815–1854) и Alfred Russel Wallace (1823–1913). Ещё в середине XIX в. немецкий врач, писатель и зоо-

Табл. 1.1. Сравнение основных биологических и географических единиц расчленения поверхности Земли.

основная единица площадь основной единицы число на Земле	био-географическая био-географическая	
	ландшафт $n \times 10^2 - 10^3 \text{ км}^2$ $n \times 10^4$	район $n \times 10^3 - 10^6 \text{ км}^2$ $n \times 10^2$

лог-любитель Юлиус Миндинг (1808—1850) высказал идею о том, что очертания биогеографических регионов и расположение их границ должны определяться исключительно характером распространения животных и ничем другим.

Надо отметить, что некоторые географы не только не призывают к интегральному подходу, а наоборот утверждают, что только географические характеристики и следует принимать во внимание. Так, географ В.Г. Мордкович в своих «Основах биогеографии» пишет: «сгущения ареалов большого числа таксонов в каком-либо месте имеет значение лишь при условии их встроенности в какую-либо геоэкографическую структуру» (Мордкович, 2005: 138). Говоря более понятным языком, биогеографической является только граница какой-нибудь «геоэкографической структуры», а вовсе не место резких изменений биоты. Если фактическая дискретность биосферы не совпадает с «геоэкографическими структурами», выделенными по критериям, не имеющим никакого отношения к биологии, тем хуже для неё. Неудивительно, что подобная позиция вызывает весьма резкую критику биологов (Кривохатский, 2006; Кафанов, 2007б). Но и географов можно понять — у них совсем другие задачи.

Географ изучает аква(терри)тории, а биолог — экосистемы. Экосистемы интересуют и географа, но лишь как один из многих, причём, как явствует даже из приведённых выше определений ландшафта, — не самый существенный и даже необязательный компонент ландшафта. Территория интересует и биолога, но лишь как биотоп экосистемы. Это различие — не просто различие в акцентах, а принципиальное различие в подходе к изучению принципиально разных систем: экосистем и ландшафтов.

Важно осознавать и принципиальное различие базовых элементов биологической и географической биогеографий — экосистемы и ландшафта. Экосистема — понятие биологическое. Ландшафт — географическое. Однако многие биологи не понимают принципиальной непригодности при биологическом районировании понятия «ландшафт» и других географических терминов как и самого географического подхода в принципе (см., например Равкин, Ливанов (2008)). Часто это связано с тем, что они отрицают сам факт существования экосистемы как явления*. Но, тем не менее, они нуждаются в какой-то структуре размером больше особи (популяции), но меньше биосферы. И на первый, не пристальный взгляд, единицы географического районирования (ландшафт и т.п.) вполне для этого подходят. Масштаб структур, выявляемых биологической и географической биогеографиями, часто сходен (Табл. 1.1, см. также Рис. 2.17), что дополнительно путает и без того не очень ясный предмет.

Ландшафтный подход к изучению поверхности Земли незаменим при изучении экосистем, связанных с деятельностью человека, т. е. фактически на всей поверхности суши. Многое он даёт и при изучении морского дна. Но если мы хотим изучать особенности биоты, то и надо изучать биоту. А лишь затем — условия, в которых она существует. Только так возможно отделить факторы внешней среды на самом деле значимые, действительно влияющие на распределение экосистем и видов, от факторов, которые только кажутся нам таковыми. Ибо единственный объективный критерий для выявления таких факторов — значимость их для биоты. Если при разных условиях мы наблюдаем одну биоту, это означает, что с точки зрения биоты эти различия несущественны.

* Сравнение разных взглядов биологов на сущность биогеографического региона дано в Главе 2.

Итак, географическая и биологическая биогеографии имеют разные объекты, которые они изучают разными методами. Тем не менее, эти науки, а, следовательно, и результаты ими полученные, обычно не различают. Между тем результаты районирования, сделанного географами и биологами могут очень сильно различаться. Например, деление Голарктики на Палеарктику (евразийская часть) и Неарктику (североамериканская часть) возможно только, если сравнивать списки биот Евразии и Северной Америки. Выделение сравнимых районов (Евразии и Северной Америки) сделано по небиологическому логическому основанию — конфигурации суши, т. е. чисто географическое. Различие списков биот Евразии и Северной Америки действительно существует, но оно обусловлено различиями южных районов этих материков. В то же время биоты тундры Евразии и Америки всех таксонов крупного ранга различаются мало, а биоты тайги и даже северных районов зоны широколиственных лесов — незначительно. Но этот факт совершенно игнорирует деление Голарктики на Палеарктику и Неарктику. С точки зрения биолога гораздо правильнее, как это делают ботаники, а из зоологов Бобринский (1951) и Крыжановский (2002) объединить северные районы обоих материков в один биогеографический регион, выделив несколько южных (подробнее см. Главу 3). Неадекватность результатов биогеографического районирования, основанного на сравнении списков территорий, выделенных по небиологическим критериям рассмотрена в Главе 2.

«В некоторых курсах экологии, особенно старых, фигурирует еще один отдел..., изучающий распределение по земной поверхности не фаун, а отдельных систематических единиц, например: обезьян, кошек, крабов и т. д. Изучение географического распространения отдельных групп животных — вещь, конечно, очень важная, но относящиеся сюда факты уместнее излагать в курсах систематической зоологии в виде дополнения к характеристике отдельных классов» (Пузанов, 1938: 8).

«Провести вполне определённую черту между явлениями, изучаемыми экологией и зоогеографией, нельзя» (Бобринский, Зенкевич, Бирштейн, 1946: 10).

«А.Г. Наумов считает, что биогеография и экология разграничиваются в первую очередь различием масштабов изучаемых явлений» (примечание редакции к статье А.Г. Наумова, 1983: 148).

Экологи «используют дедуктивный, обычно экспериментальный подход к отдельно взятым маленьким, хорошо отграниченным экосистемам и пытаются понять, как они функционируют... Биогеографы используют индуктивные, не экспериментальные методы для изучения отдельных эволюционных линий или групп видов, распространённых в масштабах континентов или Земли и в эволюционном масштабе времени» (Briggs, 2007: 193).

В дальнейшем мы рассмотрим только **биологическую биогеографию — часть биологии, изучающую крупномасштабную гетерогенность биосферы**. Интересующимся географической биогеографией следует обратиться к соответствующим руководствам для географов (Бобринский, 1951; Бобринский, Зенкевич, Бирштейн, 1946; Воронов, 1963, 1987; Воронов, Дроздов, Кривоуцкий, Мяло, 2002; Воронов, Дроздов, Мяло, 1985; Второв, Дроздов, 2001; Кафанов, Кудряшов, 2000; Лебедева, Дроздов, Кривоуцкий, 2004; Мордкович, 2001, 2005; Петров, 1999, 2001, 2004б, 2006, 2008 и многие, многие другие).

Непосредственная цель биогеографии — описание крупномасштабной неоднородности биосферы, но её конечная цель состоит в понимании того, как эта неоднородность образовалась, что фактически эквивалентно пониманию эволюции биосферы. Наблюдаемая биогеографическая картина может быть понята и объяснена только через выяснение того, какие процессы привели к её возникновению. В этом биогеография сливается с теорией эволюции. Часто даже говорят о существовании особого раздела биогеографии — исторической биогеографии. Такое разделение кажется мне искусственным: без анализа истории мы не можем понять современности. Это всё равно, что противопоставлять таксономию филогении: любой

таксономист всегда учитывает возможные пути возникновения одного таксона из другого, оценивая сходство и родство, независимо от того, упоминает ли он где-нибудь об этом или нет.

В 1989 г. J.H. Brown и В.А. Маурег предложили термин «**макроэкология**» как не-экспериментальный подход к изучению обилия, распределения и разнообразия видов и их композиций (экосистем, сообществ, ассоциаций и др.) в масштабе времени и пространства гораздо большем, чем в традиционных экологических работах. Предмет макроэкологии целиком и полностью входит в биогеографию в смысле, определённом выше. Появление и популярность этого термина может оправдывать только то, что проблема разделения биогеографии на две науки действительно существует. В англоязычной литературе возникновения макроэкологии оправдано тем, что многие биогеографы (Briggs, 2007; Crisp et al., 2011 и др.) понимают биогеографию очень узко, как изучение эволюции таксонов в пространстве, игнорируя их экологическое окружение, т. е. ставят знак равенства между биогеографией и **филогеографией**. Есть ещё одна чисто психологическая причина: последователям «новой» науки (макроэкологии) можно игнорировать результаты более чем двухвекового развития старой (биогеографии) и давно известные истины выдавать за вновь открытые.

Биологическая биогеография имеет много общего с экологией. На родство экологии и биогеографии указывал ещё в 1866 г. Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (1834–1919), считавший экологию разделом биогеографии (Зенкевич, 1951; Кафанов, 2006). С точки зрения структурализма, экология и биогеография — науки, занимающиеся одним объектом в разных пространственных и временных масштабах. Различие экологии и биогеографии наглядно иллюстрирует мысль Ч. Дарвина: «в Южной Африке, Южной Америке и Австралии млекопитающие объедают молодые побеги кустарников, но и млекопитающие, и кустарники на каждом из этих материков различны, и экология не может объяснить эти различия» (цит. по: Дарлингтон, 1966: 9). Выделение биогеографических регионов не только географы, но даже многие биологи обычно проводят сверху: сначала выделяют крупные регионы, затем их подразделения, которые, в свою очередь разделяют на ещё более мелкие. Критерии такого деления субъективны, неясно также, где следует остановиться при таком делении. Объективен лишь обратный путь: выявить на местности структурно-функциональные единицы и объединять их во всё более крупные регионы. Однако следовать этим путём можно, только разобравшись в терминах и понятиях экологии и научившись выделять эти самые единицы на местности. Поэтому первая глава посвящена экосистемам — разделу, практически полностью отсутствующему в отечественных учебниках как экологии, так и биогеографии. Она позволит однозначно разграничить объекты экологии и био-географии.

В заключение надо сказать о расширенном понимании биогеографии, которое встречается в отечественной литературе. Я.И. Старобогатов определял биогеографию как «науку о закономерностях размещения любых проявлений жизни на поверхности земного шара» (1982: 12). При таком понимании объектом биогеографии становится не только гетерогенность биосферы, как биогеография понимается в данной книге. Объектом биогеографии становится и вся деятельность *Homo sapiens*, причем не только та, которую рассматривает экономическая география, но и деятельность запрещенной в России ИГИЛ. На мой взгляд, столь разнообразные объекты вряд ли могут являться предметом изучения одной науки. Поэтому определение Я.И. Старобогатова здесь отвергнуто как неприемлемое.

Глава 1. Био-экология, или синэкология

С III Ботанического конгресса в Брюсселе (1910 г.) экологию принято разделять на аутоэкологию и синэкологию. Эти две части биологии, хотя и образованы от одного слова «экология», имеют мало общего, отличаясь как предметом, так и методами. Синэкология изучает экосистемы, их структуру и функционирование. Аутоэкология изучает биологию отдельных видов, т. е. имеет тот же объект, что и таксономия и морфология, поэтому её логичнее считать частью систематики*.

Хотя каждый вид животных и растений обитает совместно со многими видами,

«...экологией мы будем называть то, чем занимаются экологи» (Гиляров, 1992: 6).

«Все стали «экологами». Такого взрыва профанации знания не было в истории человечества» (Реймерс, 1992: 13).

«Под экологической системой мы будем понимать не только «экосистему» в собственном смысле этого слова, но и популяции, гильдии, сообщества, т. е. любые надорганизменные объекты, изучаемые экологией» (Гиляров, 1988: 204).

«Не имеет значения, как мы вычленим исследуемую часть экосистемы. Часто удобными оказываются естественные границы... или административные, например границы города,.. они могут быть и условными» (Одум, 1986: 28).

«The size or scale varies according to the interests and needs of the researcher. An ecosystem can be as small as a 10 cm... or the Earth itself» (Woodward, 2009: 53)

«Сообщество — «некая единица живой природы, которую можно охарактеризовать в соответствии с признаками, представляющими для нас интерес» (Бигон и др., 1989: 113).

многие современные экологи ограничиваются изучением аутэкологии, т. е. одного, двух или немногих видов, фактически оставаясь почти целиком в рамках систематики, а не экологии (синэкологии). В результате появились такие широко используемые словосочетания «экология растений», «экология животных», «экология насекомых», крайним вариантом такого словупотребления являются выражения типа «экология вида» или «популяционная экология», «демэкология» и даже «экология особи». Впрочем, встречаются гораздо более противоестественные словосочетания, например «молекулярная экология» (Freeland, 2006). В учебниках по экологии основное место уделяют динамике популяций и их взаимодействию (при том, что популяция не менее неопределённое понятие, чем экосистема). Фактически они превратились в интересные, но бессистемные рассказы об экосистемах. Отдельные главы посвящают конкуренции, экологической нише и т. п. И в этом направлении сделано очень много.

Однако в изучении самих экосистем прогресс не столь значителен. Если в физике нет разных мнений о том, что такое атом, а в химии — молекула, то в экологии ситуация существенно отлична. Экосистемами (биоценозами, биогеоценозами, сообществами) называют любые структуры надвидового уровня, на которые разделяют биосферу. Их смысл столь сильно перекрывается, что, определив одной, мы определим все остальные. И, хотя определений существует множество, все они довольно расплывчаты и очень субъективны. Это привело к тому, что в настоящее время экосистемы выделяют не на основе свойств изучаемого объекта, а по каким-либо произвольным признакам, например, по

* Часто термин «систематика» используют как синоним термина «таксономия». Нам кажется более приемлемой точка зрения Дж. Симпсона (1961) и Э. Майра (1971), которые определяли систематику как науку о разнообразии организмов (для которой, кстати, нет какого-либо термина), включая особенности их биологии, т. е. экологию (аутоэкологию) вида. Особенности биологии видов — это такое же их свойство (и таксонов более высоких рангов), как морфология, биохимия и т. д. Таксономию же Э. Майр (1971: 16) определял как «теорию и практику классификации организмов».

ландшафтам, почвам, грунтам и т. п., иногда даже вообще без каких-либо критериев, т. е. субъективно. На практике экосистемой называют население произвольно выделенной в соответствии с задачами исследования части поверхности Земли, которую удаётся обследовать имеющимися ресурсами (людскими и материальными). Фактически единственное «конструктивное», т. е. применимое на практике определение гласит: экосистема (биоценоз и т. п.) — это то, что изучает в текущий момент эколог, если он не утверждает обратного. Или, говоря более научно: «Экосистема есть отображение в сознании исследователя тех свойств объективной реальности, которые нужны ему для решения поставленной задачи» (Шитиков и др., 2003).

Итак, для простоты экосистемой называют всё что угодно, но проще ситуация от этого не становится. Конечно, выработку единой точки зрения по ряду принципиальных вопросов организации природных экосистем затрудняет необычайное их разнообразие, но это не объясняет, почему прогресс в познании фундаментальных закономерностей экологии столь мал.

Экосистемой называют и гнилой пень, и биосферу. Очевидно, что объекты столь разного масштаба наряду с общими свойствами имеют очень много различий в своей структуре и функциях. Однако проблему выделения экосистемы, как элементарной ячейки биосферы, обычно даже не ставят или вовсе отрицают реальность экосистем (продолжая при этом заниматься экологией!), приводимые в монографиях, руководствах и учебниках определения экосистемы невозможно применить на практике. Отсутствие объективных критериев для выделения изучаемого объекта делает неясным, закономерности чего выявлены в результате исследований, в какой степени эти закономерности являются общими, а в какой — специфичны для изучаемых объектов. Сообщества (экосистемы, биоценозы и т. п.) рассматривают в произвольном, но всегда малом масштабе. Независимо рассматривают динамику сообществ, причём, поскольку сообщества выделяют произвольно, остаётся неясным, динамику чего рассматривают авторы работ. В результате понимание биоценоза (экосистемы, сообщества и т. п.) недалеко ушло от взглядов Мёбиуса полуторовековой давности, согласно которым биоценоз — это «подборка видов», соответствующая условиям биотопа. Большая часть учебников по экологии отражает существующее положение и заканчивается там, где они должны начинаться: разграничения экосистем в пространстве.

«Каждая устричная банка в определённой степени представляет собой сообщество живых существ, подборку видов и определённое количество индивидуумов, которые как раз на этом месте находят все условия для своего проявления и жизни, т. е. соответствующую почву, достаточное питание, надлежащее содержание солей и подходящую, благоприятную для своего развития температуру... Я предлагаю название «Biocenosis» для такого сообщества (Möbius, 1877, цит. по Кафанов, 2005: 27–28).

«The list of evolutionary and ecological «rules» and «laws» is brief, and primarily of historical rather than current interest» (Gaston et al., 1998: 70).

«Our understanding of the organizational structure and dynamical behavior of the systems that contain... organisms is still rudimentary» (Brown, 1999: 4).

«Всем известно, что единорог — существо иного мира и предвещает счастье, — об этом говорят оды, труды историков, биографии знаменитых мужей и другие источники, чей авторитет беспорочен. Даже дети и простолюдины знают, что единорог сулит удачу. Но зверь этот... с трудом поддаётся описанию... И потому, оказавшись перед единорогом, мы можем его не узнать» (Борхес, 1994б: 89).

«...students of ecology will continue to be trained primarily as botanists, zoologists, sociologists, or economists for some time to come — probably indeed as long as university departments are organized on the present basis. Hence, to emphasize the proper synthetic approach and to maintain the ideal constantly before specialized workers, the term bio-ecology appears to be well warranted» (Clements, Shelford, 1939: 1–2).

«Части <системы> заменяемы... отграничение системы обусловлено внешними условиями, а не внутренними предпосылками» (Тишлер, 1971: 11).

В то же время очень мало кто пытается выявить и изучать эволюционно сформировавшиеся коадаптированные группы видов, многие даже отрицают саму возможность их существования.

Континуализм и структурализм

Среди множества принципиальных вопросов синэкологии один является, безусловно, основным: есть ли вообще в природе экосистемы, или это понятие, придуманное для удобства? Множество ответов на данный вопрос можно расположить вдоль градиента, на концах которого расположены две альтернативные концепции экосистемы. Распределение точек зрения по этому градиенту резко бимодально, что позволяет говорить о существовании в экологии двух парадигм: континуализма (редукционизма) и структурализма (см., например, Миркин и др., 2002). В англоязычной литературе они получили, соответственно, названия: индивидуалистическая гипотеза (individualistic concept) и гипотеза сообществ-единиц (community units).

«Континуум — фундаментальная черта организации биосферы» (Воронов и др., 2002: 96).

«Континуум — фундаментальная черта организации биосферы» (Абдурахманов и др., 2003: 121).

Парадигма **континуализма** была впервые сформулирована советским геоботаником Л.Г. Раменским (Раменский, 1924) и независимо от него американским геоботаником Н.А. Gleason (Gleason, 1926). В настоящий момент она является доминирующей как в нашей стране, так и за рубежом. С позиций континуализма написаны практически все учебники экологии и биогеографии. Согласно этой парадигме, как её понимают наиболее последовательные сторонники, виды эволюционируют более

или менее независимо, воздействия видов друг на друга в сообществе, как правило, неспецифичны. Виды образуют сочетания случайным образом, в зависимости от локальных абиотических условий. Такие случайные сочетания видов — экосистемы, биоценозы, биогеоценозы, сообщества и т. п. — в природе плавно переходят одно в другое, образуя континуум, заполняющий неоднородную среду, как вода в луже заполняет неровности на поверхности земли. Некоторые исследователи даже считают континуальность основным свойством биосферы. Если всё же обнаруживают более или менее резкие границы сообществ, то их всегда считают созданными не биотой, а внешними факторами, например, резкими физико-географическим градиентами.

Пример: классический объект, рассматриваемый в качестве экосистемы, — озеро. Фактически это означает признание только двух уровней организации жизни: организм (вид, популяция) и биосфера, а также отрицание существования каких-либо самоорганизующихся биологических структур уровня, промежуточного между видом и биосферой.

Отрицая реальность экосистем, континуалисты сводят экологию к изучению популяций и их взаимодействию. Это аналогично попыткам понять разум через

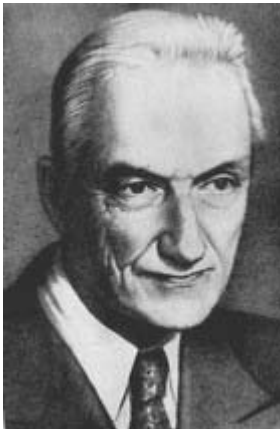


Рис. 1.1. Леонтий Григорьевич Раменский (1884–1953).



Рис. 1.2. Henry Allan Gleason (1882–1975).



Рис. 1.3. Frederic Edward Clements (1874–1945).

изучение строения нервных клеток.

Альтернативная парадигма была впервые сформулирована американским геоботаником F.E. Clements. В 1910-х гг. он работал в университете штата Миннесота, в 1917–1941 гг. руководил экологическими исследованиями в Институте Карнеги в Вашингтоне, автор терминов «сукцессия», «климакс», «биом», «экотон». В 1970–80-х гг. парадигма была существенно переработана и развита советским геоботаником С.М. Разумовским и его последовате-

лями. Она не имеет общепринятого названия. Согласно этой парадигме, биосфера обладает эндогенной структурой, поэтому мне кажется наиболее правильным назвать её **структурализм***. Дискретные структуры, из которых, согласно структурализму, состоит биосфера, имеют отчётливые границы, проявляют функциональную активность, направленную на поддержание своей целостности, и эволюционируют как единое целое. Виды в процессе эволюции не приспособляются к абстрактной «внешней среде», а становятся элементами формирующейся экосистемы, функционирующей в определённом диапазоне факторов внешней среды. Ответ экосистемы на внешние воздействия зависит от стадии сукцессии, т. е. может быть весьма различным.

Сторонники структурализма не только обосновывают свою точку зрения, но и объясняют, откуда берётся континуум в работах континуалистов. К сожалению, конструктивного диалога между сторонниками этих двух парадигм не происходит. Критика континуалистов сводится, в лучшем случае, к отрицанию отдельных



Рис. 1.4. Victor Ernest Shelford (1877–1968).

«Виды встречаются вместе не потому, что приспособились друг к другу, а потому, что приспособились к общей среде» (Миркин, 1985: 51).

«Для континуалиста (Раменский, 1910, 1938; Gleason, 1917, 1939) ценоз — это условно однородный отрезок континуума, взаимоотношения компонентов в котором не имеют значения; каждый вид — экологическая индивидуальность, по-своему реагирующая на изменения каждого экологического фактора и имеющая по отношению к нему свои показатели обилия» (Кафанов, 2005: 45).

«Трудно отрицать наличие полной взаимонезависимости отдельных видов растений даже внутри сообщества... последней классификационной единицей растительных сообществ являются не ассоциации, а виды растений» (Вальгер, 1968: 12–13).

* Континуалисты часто называют её «органицизм» из-за того, что структуралисты видят много сходства в строении организма и экосистем. Мне данный термин не нравится, поскольку он подчеркивает этот, в общем-то, не основной аспект теории, в то же время упуская главное, что отличает её от континуализма — признание наличия внутренней эндогенной пространственно-временной структуры биосферы.

Употребляемое иногда «дискретизм» вызывает обидные ассоциации, поэтому его также вряд ли стоит использовать.

Сам F. Clements говорил о социальном органицизме и называл свою теорию био-экология, но термин «экология» перестал быть биологическим уже век назад (об этом писал и F. Clements) и вдохнуть в него новую жизнь вряд ли удастся.

С другой стороны, мне высказывали замечание, что термин «структурализм» уже использован этнографом и психологом Клодом Леви-Стросом, но мне кажется, что путаница здесь невозможна.



Рис. 1.5. Станислав Михайлович Разумовский (1929–1983).

фактов и положений структуралистов, всегда в самом мелком пространственно-временном масштабе, где различия между ними не столь очевидны и не всегда существенны. Обычно же о существовании противоположной точки зрения даже не вспоминают, а если и упоминают, то нередко с существенными её искажениями, приписыванием ей положений и высказываний, на ошибочность которых структуралисты сами прямо указывали. Так, например, Б.М. Миркин с соавт. (2002), в таблице 13 сравнивают представления о сукцессии континуалистов и структуралистов по 6 пунктам. При этом сравнивают современные представления континуалистов и взгляды основоположника структуралистов Ф. Clements (начало прошлого века). Если же сравнивать современные представления и тех, и других, то три из шести приписываемых в этой таблице структуралистам представлений прямо объявил неверными ещё С.М. Разумовский (1981). В результате понять суть концепции структурализма по работам континуалистов столь же сложно, как, например, суть концепции Поппера по учебнику марксистско-ленинской философии.

Нечёткость понятий «экосистема», «биоценоз», «биогеоценоз», «сообщество» вполне приемлемы в рамках парадигмы континуализма, поскольку задачи исследований и не требуют такой чёткости (ибо приверженцы этих взглядов априорно отвергают возможность существования самоорганизующихся единиц биосферы). В рамках же структурализма, признающего наличие таких структур, четкость определений существенна.

Обе концепции существуют с начала века, пользуясь переменной популярностью в зависимости от господствующей моды и научной школы, определяемых не в последнюю очередь объектом исследования и используемыми методами. И континуалисты, и структуралисты основывают свои позиции на фактических данных, полученных в результате исследования природных сообществ.

В тех случаях, когда изучаемая экосистема — достаточно чёткая консорция, или же можно легко выделить виды-эдификаторы, или же изучаемая часть была отграничена уж очень резким градиентом абиоты (например, озеро от окружающего леса), исследователи приходили к выводу о том, что изучаемое ими сообщество — функциональное единство (биотически контролируемое сообщество). Именно лёгкостью проведения границ в значительной степени можно объяснить большую популярность изучения таких нетипичных экосистем, как острова или маленькие озёра. Если же консортные связи, виды-эдификаторы или границы выявить было не столь легко, почти неизбежно следовал вывод о том, что изучаемое сообщество — математический артефакт (физически контролируемое сообщество) (обзор применительно к бентосу см. Несис, 1977).

Континуализм сформирован в значительной степени западноевропейскими и североамериканскими геоботаниками преимущественно второй половины XX в. В связи с этим надо отметить, что на суше, по-видимому, уже тысячелетия отсутствуют ненарушенные, т. е. естественные, не изменённые вмешательством человека сообщества. О том, как они выглядели, можно строить более или менее правдоподобные гипотезы. Диапазон этих гипотез весьма широк.

На одном краю находится гипотеза, согласно которой лесные массивы, не подвергавшиеся сплошной рубке несколько сотен лет (т. е. в несколько раз меньше мак-

симальной продолжительности жизни видов-эдификаторов), являются естественными ненарушенными сообществами.

На другом краю находится гипотеза, согласно которой такие леса необходимо рассматривать как антропогенные промышленные древостои, стоящие гораздо ближе по своим свойствам к сельскохозяйственным полям, и они уж, безусловно, не являются естественными ненарушенными сообществами. Всё большее признание получает точка зрения, что и сами сплошные пояса бореальных (тайга) и неморальных (широколиственные) лесов, а также степи, тундры и многие пустыни имеют антропогенное происхождение. Согласно этой точке зрения, такие пояса возникли на месте экосистем, эдификаторами которых были крупные травоядные (мамонты и другие хоботные, носороги, парно- и непарнокопытные) (Восточно-европейские леса..., 2004) (подробнее см. Главу 3).

То, какой парадигмы придерживается исследователь, в значительной степени определяет его подход к изучению проблемы, методику отбора материала, его анализ, и, следовательно, результаты. Так, широко применяемая при отборе проб практика игнорирования дискретности, часто заметной невооружённым глазом (закладка случайно расположенных площадок, несоотнесение размера площадок с мозаичностью, т. е. обычно слишком крупный их размер и т. д.), приводит к тому, что существенная часть площадок захватывает пространства, занятые несколькими сообществами, принадлежащих к разным ассоциациям. Математическая обработка такого неадекватно собранного материала с неизбежностью даёт картину континуума, независимо от действительной ситуации.

«Сама методика случайной выборки, основанная на убеждении об отсутствии в природе объективных границ, никогда не сможет их выявить. Эта методика по своей сути заранее предопределяет результаты исследования» (Киселева, Разумовский, Расницын, 1969: 130).

Представление о том, что для характеристики биоты оптимальным является случайный отбор проб основано на априорном отрицании внутренней структуры биосферы, поскольку с математической позиции такой отбор проб корректен только из одной генеральной совокупности, т. е. из континуума. Если же имеются дискретные структуры, то каждая из них является генеральной совокупностью, что делает неприемлемым случайный отбор проб.

Существенное значение имеет и выбор анализируемых показателей. Если анализировать распределение видов по существенным для структуры факторам, то вполне возможно получить чёткую дискретность. Однако на практике выявить такие факторы обычно очень сложно и анализ проводят по факторам, которые кажутся исследователю значимыми или по которым удалось собрать информацию. Отсутствие дискретности при таком анализе рассматривают как доказательство отсутствия дискретности в принципе, хотя фактически это означает только то, что исследование распределения видов по анализируемым факторам не выявило дискретности.

В изучении водных экосистем случайный (часто нерепрезентативный) характер расположения проб до некоторой степени компенсирует слабая мозаичность донных сообществ рыхлых грунтов и пелагиали.

Поскольку выбранная методология априорно соответствует предполагаемой природе исследуемого объекта, неудивительно, что фактические материалы, собранные и обработанные континуалистами, «объективно доказывают» существование континуума. Поразительным было бы иное. Неудивительно и то, что изучение тех же самых экосистем структуралистами даёт прямо противоположный результат.

В качестве примера рассмотрим интерпретацию данных по распределению видов континуалистами (Рис. 1.6) и структуралистами (Рис. 1.7). Первый рисунок (Рис. 1.6) с незначительными вариациями (иногда дают только один рисунок или наоборот, несколько) широко воспроизводят при обсуждении различий двух парадигм как экспериментальное подтверждение наличия континуума и отсутствия дискретных сообществ (см. например, рисунки в: Одум, 1975: 189; Уиттекер, 1980: 123 и 125; Би-

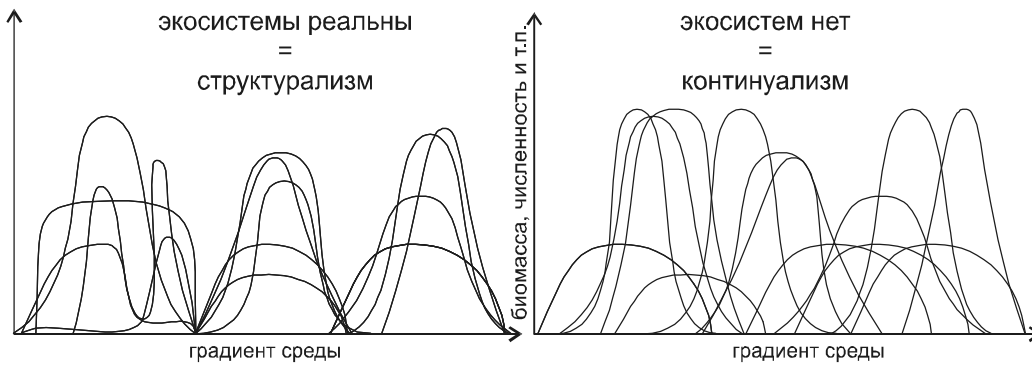


Рис. 1.6. Различия структурализма и континуализма в представлении континуалистов (каждому виду соответствует своя кривая).

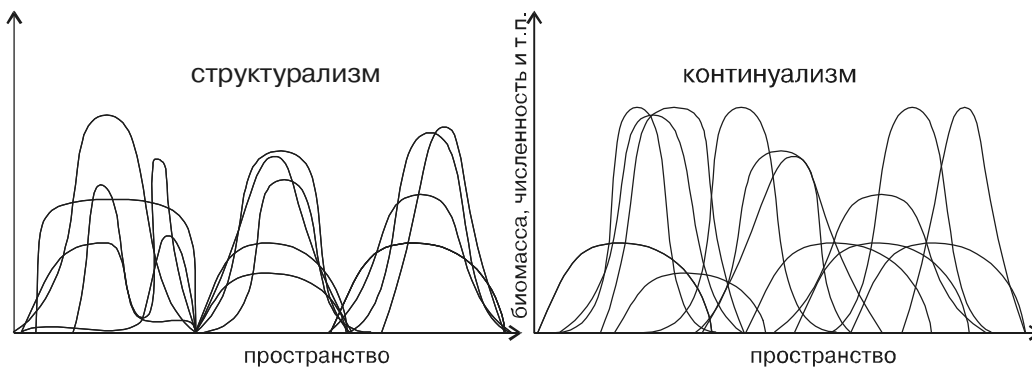


Рис. 1.7. Различия структурализма и континуализма в представлении структуралистов (каждому виду соответствует своя кривая).

гон и др., 1989: 124–125; Brown, Lomolino, 1998: 105; Петров, 2001: 113; Воронов и др., 2002: 97; Cox, Moore, 2003: 52, 73; Нинбург, 2005: 6; Бурковский, 2006: 158 и др.). Сравнение рисунков демонстрирует различия в подходах, осмыслении интерпретации результатов. Главное отличие данных рисунков — не распределение кривых по оси абсцисс, как видится континуалистам, а то, что отложено по оси абсцисс. Континуалисты анализируют распределение видов по градиенту фактора, который они считают значимым, без какой-либо привязки к местности. Такой подход логичен при изучении биотопов уже выделенных сообществ. Однако реальные сообщества (экосистемы и т. п.) занимают место не в воображаемом гиперпространстве факторов, а в обыкновенном вполне реальном географическом пространстве. Пространство факторов — виртуальное, пространством оно является с математической точки зрения, с географической же это просто набор факторов, в котором можно выделить виртуальные группировки организмов. Эти группировки тоже называют сообществами. Свойства реального и виртуального пространств различны. Основная разница состоит в том, что в виртуальном пространстве факторов возможно нахождение в одной точке любого числа видов и сообществ, в географическом же — только одного. Таким образом, происходит подмена понятий, и рисунок, призванный иллюстрировать различия взглядов представителей неодинаковых парадигм на распределение видов, в действительности иллюстрирует разницу в подходах к сбору и анализу данных. В том случае, когда ось абсцисс — градиент фактора результаты вовсе не относятся к обсуждаемому вопросу — к фактическому распределению видов по поверхности Земли и, естественно, никак не могут служить подтверждением справедливости концепции

континуализма. Графики, подобные изображённым на Рис. 1.6, показывают распределение видов и их групп по градиенту изучаемых факторов, т. е. их биологические (аутоэкологические) характеристики, но никоим образом не проливают свет на вопрос о степени дискретности реальных сообществ на местности. Методы, используемые континуалистами для выделения сообществ (классификация и ординация), с точки зрения структуралистов в действительности вовсе не являются методами выделения экосистем, а лишь методами выявления групп видов, сходно реагирующих на факторы внешней среды.

Данная идея многим покажется крамольной и абсолютно неприемлемой, поскольку принято считать наоборот. Поэтому давайте применим этот метод (случайных проб и анализа их в пространстве факторов) для изучения территории, несомненно, разделённой в пространстве резкими границами на участки. Например, территорию Европы, поделённую на страны. На территории каждой из стран преобладает её подданные, поэтому будем считать территорию, на которой преобладают подданные одной страны, частью данной страны. Попробуем провести границы стран методами континуализма. Для этого подсчитаем число подданных разных стран в случайно расположенных квадратах, размером, например 50×50 миль, использованных для биогеографического районирования Северной Америки (Hagmeier, Stults, 1964). Очевидно, что часть таких квадратов попадёт на границы и захватит несколько стран. Уже только это снизит резкость границ. Рассмотрим далее распределение подданных разных стран в пространстве любых факторов, например, таких, несомненно, важных для экономики и населения этих стран, факторов, как увлажнение и температура. Даже и без проведения расчётов совершенно очевидно, что мы не сможем получить чётких границ между странами, вместо этого мы получим континуум. А между тем границы такие существуют и необычайно резки (не имеют ширины в изучаемом масштабе). Задача разграничения государств вполне аналогична задаче разграничения сообществ, поскольку и те, и другие занимают какую-то часть поверхности Земли. Становится ясным, что выбранные факторы не способны выявить дискретность. В зависимости от выбранных показателей, мы будем получать более или менее плавный континуум, но никогда не получим чётких границ. Проблема заключается в том, что исследователь, изначально считающий, что дискретности нет, после первого анализа (по увлажнению и температуре) объявит, что математический анализ данных свидетельствует об отсутствии дискретности и наличии континуума, между тем как математически доказано только отсутствие дискретности в распределении подданных той или иной страны в пространстве анализируемых факторов. Сколь бы чёткими ни были границы стран, анализ факторов, несущественных для возникновения этих границ, неизбежно даст нам в результате не чёткие границы, а континуум. И проблема здесь не в выборе адекватного показателя, а в принципиальной неверности самого подхода. Выявить существенные факторы (которыми могут быть и биотические взаимоотношения) удаётся далеко не всегда. Невыявление дискретности в гиперпространстве факторов не может служить доказательством отсутствия чётких границ. Появление континуума в результате такого анализа вовсе не отменит реальности границ, что легко проверить на пункте паспортно-визового контроля, попытавшись вместо предъявления визы, рассказать пограничникам теорию о континууме в гиперпространстве факторов.

«Наблюдения подтверждают принцип Раменского и Глисона о существовании континуума сообществ: широкие перекрытия экологических амплитуд и рассредоточенность центров распределения популяций вдоль градиента среды приводят к тому, что большинство сообществ непрерывно переходят одно в другое, и это случается гораздо чаще, чем образование определённых ясно разграниченных друг от друга сообществ» (Уиттекер, 1980: 125).

«Факты искажают отображение действительности в нашем сознании, если идея, их группирующая, порочна» (Фёдоров, 1987, цит. по 2004: 340).

Таким образом, мнение континуалистов о том, что виды в нормальных условиях образуют не взаимно адаптированные комплексы, а континуум, в котором разные виды в зависимости от факторов внешней среды образуют разнообразные случайные сочетания (см., например, Уиттекер, 1980; Миркин, 1984; Миркин, Наумова, 1997 и др.), основанное на изучении распределения видов по градиентам факторов среды, не только не выдерживает никакой критики, но крайне наивно и неожиданно. Тем не менее, представление это парадоксальным образом широко распространено.

Только непосредственное изучение распределения видов по поверхности Земли (в географическом пространстве, а не в пространстве факторов) способно выявить реально существующие сообщества, хотя и здесь есть свои сложности. В частности, необходим учёт сукцессионной динамики. Однако континуалисты и структуралисты вкладывают разный смысл в понятие «сукцессия» (см. ниже), поэтому и учитывать сукцессионную динамику они будут по-разному.

Появление понятия континуума и особенно его широкая популярность в геоботанике и, отчасти, в гидробиологии (Несис, 1977; Миркин, Розенберг, 1979; Миркин, 1987; Погребов, 1982; 1988) в значительной мере обусловлено не только недостаточным учётом сукцессионной динамики (а зачастую — и полным её игнорированием), но и широким распространением в современной экологии математических методов, не учитывающих пространственное распределение видов. Справедливости ради надо сказать, что существуют модификации широко распространённых методов, с помощью которых можно учесть реальное расположение мест отбора проб в пространстве, но они не входят в наиболее популярные пакеты статистики. Исследователи, следуя традициям (моде?), не ставят перед собой цель учесть пространственное распределение изучаемых явлений. Более того, большая часть биологов о существовании методов, учитывающих пространство, и не подозревает и о необходимости учёта пространства не задумывается. Иными словами, устойчивость представлений континуалистов обусловлена в значительной степени априорным игнорированием пространственной компоненты биологических (в данном случае — экологических) взаимодействий.

В последние десятилетия не в силах отрицать очевидное, т. е. существенное влияние на распространение видов биологических факторов: конкуренции, эдификаторной роли и т. п., концепция континуализма претерпела некоторые изменения. О таких изменениях Б.М. Миркин писал: «Суть новых взглядов на континуум заключается в том, что независимость распределений видов более не абсолютизируется, произошла «фитоценологизация континуума» (Миркин, Наумова, 1998). Виды в растительных сообществах занимают не фундаментальные, а реализованные экологические ниши, объём которых регулируется конкуренцией. Влияют на распределения видов и неконкурентные средообразующие взаимоотношения, например, влияние эдификаторов (таких, как ель в бореальных лесах или сфагнум на верховых болотах). По этой причине распределения видов по градиентам среды могут быть не только симметричными колоколовидными, но и асимметричными и даже би- и полимодальными» (Миркин, 2005: 523).

«На одной из своих лекций Давид Гильберт* сказал:
— Каждый человек имеет некоторый определённый горизонт. Когда он сужается и становится бесконечно малым, то превращается в точку. Тогда человек говорит: «Это моя точка зрения» (Физики шутят, 1993: 44).

Как становится ясным из приведённой цитаты, нового в действительности очень мало: по-прежнему происходит подмена понятий. Виды влияют на распределение друг друга на местности, в реальном пространстве, а не по «градиентам среды», не в воображаемом пространстве экологических факторов. Что здесь играет большую роль: непонимание сущности спора или нежелание изменить свою точку зрения?

* Немецкий математик (1862–1943), член Российской Академии наук (1922) и почётный иностранный член АН СССР (1934).

Введение пространства в классические законы экологии меняет их нетривиальным образом.

Так, согласно одному из них — принципу конкурентного исключения — «два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать, поскольку в результате конкуренции один из видов будет вытеснен другим» (Гиляров,

1990: 159). Итальянский математик Вито Вольтерра показал это на системе дифференциальных уравнений. Выпускник кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ Г.Ф. Гаузе на опытах с инфузориями «в пробирках с плоским дном (диаметр около 1 см и высота 5–6 см) в 0,5 см³ питательного раствора» (Гаузе, 1999: 116), получил экспериментальное подтверждение расчётов Вито Вольтерра. В опыте, результаты которого приведены на Рис. 1.8, при совместном культивировании двух видов *Paramecium* численность одного росла, а другого падала и через 24 суток после начала опыта (что примерно соответствует 48 генерациям) почти (но всё же не совсем! ИЖ) упала до нуля. Позднее аналогичные результаты были получены в многочисленных опытах, и этот закон стали считать одним из основных законов экологии, названным по имени первооткрывателей законом (принципом) Вольтерра-Гаузе (Реймерс, 1992; Розенберг, Рянский, 2005). Изучение природы показывает, что сосуществование видов с идентичными потребностями (нишами) — явление достаточно обычное. Например, фитопланктон по всему Мировому океану и в пресных водах состоит из большого числа видов одноклеточных водорослей с очень сходными нишами, причём виды эти встречаются вместе и, по-видимому, сосуществуют многие тысячелетия (если не миллионы лет), но до сих пор друг друга не вытеснили. Данный факт никак не соответствует теории Вольтерра-Гаузе, но тем не менее до сих пор не получил общепринятого объяснения, а лишь название: «планктонный парадокс» (Hutchinson, 1961). Аналогично число видов деревьев, совместно произрастающих в тропическом лесу, очень велико, но в то же время различия их ниш показать не удаётся. Подобные расхождения между теорией и фактами пытаются объяснить двумя способами.

1. Предположением о неполноте фактов:

- поскольку согласно дифференциальным уравнениям Вито Вольтерра достаточно различия в одном измерении ниши, а число измеряемых исследователем в природе параметров всегда конечно, предполагают, что на самом деле виды имеют неодинаковые ниши, просто исследователи эти различия не обнаруживают или же виды ограничены разными ресурсами.

2. Введением дополнительных условий, при соблюдении которых виды с идентичными потребностями всё-таки могут сосуществовать, например:

- неоднородности среды: в опытах Г.Ф. Гаузе, в которых в среду вводили неоднородности (например укрытия), виды с близкой биологией сосуществовали на протяжении всего эксперимента;

- наличие плотностно-зависимых эффектов: ограничение численности разных видов не межвидовыми (конкуренцией за ресурсы, например), а внутривидовыми взаимодействиями. Анализ уравнений (Chesson, 2000; Adler et al., 2007) показывает, что имеются значения коэффициентов, при которых возможно сосуществование видов с идентичными требованиями (нишами).

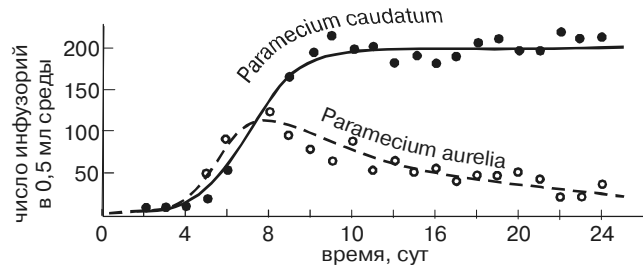


Рис. 1.8. Динамика популяций инфузорий *Paramecium aurelia* и *P. caudatum* в совместной культуре По Гаузе (1999) из: Gause (1934).

- конкурентное преимущество меняется по мере расходования (или поступления) лимитирующего ресурса;
- одни виды ингибируют рост других за счет специально выделяемых веществ;
- виды демонстрируют конвергенцию и сосуществование за счет «отложенного вытеснения»;
- между видами есть мутуалистические отношения;
- или же привлекается «божественная сила» (вытеснение прерывается нарушениями извне).

Легко заметить, что обсуждение ограничено развитием событий только во времени, хотя реальные события развиваются и в пространстве. Экспериментальные соуды Г.Ф. Гаузе с точки зрения инфузорий (т. е. учитывая их способность к перемещению в пространстве) равноценны одной точке.

Учёт пространства существенно меняет результат. Проиллюстрируем это наглядной моделью, основанной на идеологии клеточных автоматов* (Грабовский, 2005).

В отличие от объяснения *post factum*, на модели легче выделить необходимые и достаточные причины, поскольку в модели условия можно контролировать, а эксперименты — повторять. Такая модель должна:

1. Включать минимум допущений (правило «бритвы Оккама»), которые не противоречили бы имеющимся данным (как палеонтологическим, так и неонтологическим).
2. Демонстрировать поведение системы, которое находится в фокусе наших объяснений.

В жизни, конечно, всё сложнее. Вопрос в том, насколько это принципиально. Ответ на него можно получить, сопоставляя прогноз модели с реальными наблюдениями.

В данной модели особи двух или нескольких видов (число видов можно задать от двух до десяти) взаимодействуют на совершенно однородном моделируемом поле. Особи всех видов имеют равную конкурентоспособность и занимают одну нишу (имеют идентичные потребности). С помощью модели можно изучить динамику во времени: (1) суммарной по полю относительной численности видов и (2) распределение отдельных видов в пространстве. Пространство измеряют в размерах особей, время — в генерациях. Измерения этих параметров в относительных, а не абсолютных величинах (метры, сутки и т. п.) биологически более правильно (Азовский, 2003). При размножении каждая особь делится на задаваемое число эквивалентных ей потомков. Каждый потомок расселяется на случайное расстояние в пределах некоторого задаваемого радиуса. Если выбранный участок оказывается свободным — занимает его. Если участок занят другим видом, то расселяющаяся особь с вероятностью 0,5 (виды имеют равную конкурентоспособность!) либо вытесняет его, либо вымирает. При половом размножении добавляется ещё один задаваемый параметр: радиус поиска полового партнёра (разноса гамет, пыльцы, спермиев, неоплодотворённых яйцеклеток и т. п.). Модель показывает, что виды с одинаковой конкурентоспособностью, занимающие одну нишу в однородном пространстве, могут сосуществовать весьма долго, если это пространство достаточно велико. На модели получено, что продолжительность сосуществования видов уменьшается при:

- уменьшении отношения размера экспериментального поля к радиусу перемещения особей или радиуса поиска полового партнёра (т. е. по мере приближения поля к точке), предельный вариант (поле равно точке) с максимальной неустойчивостью сосуществования видов и рассматривает теория Гаузе-Вольтерра;
- увеличении плодовитости.

* Её суть в том, что пространство и время на моделируемом поле дискретно. Состояние элемента в последующем такте времени полностью определяет его окружение (принцип локальности взаимодействий) и, возможно, его самого в текущем такте времени.

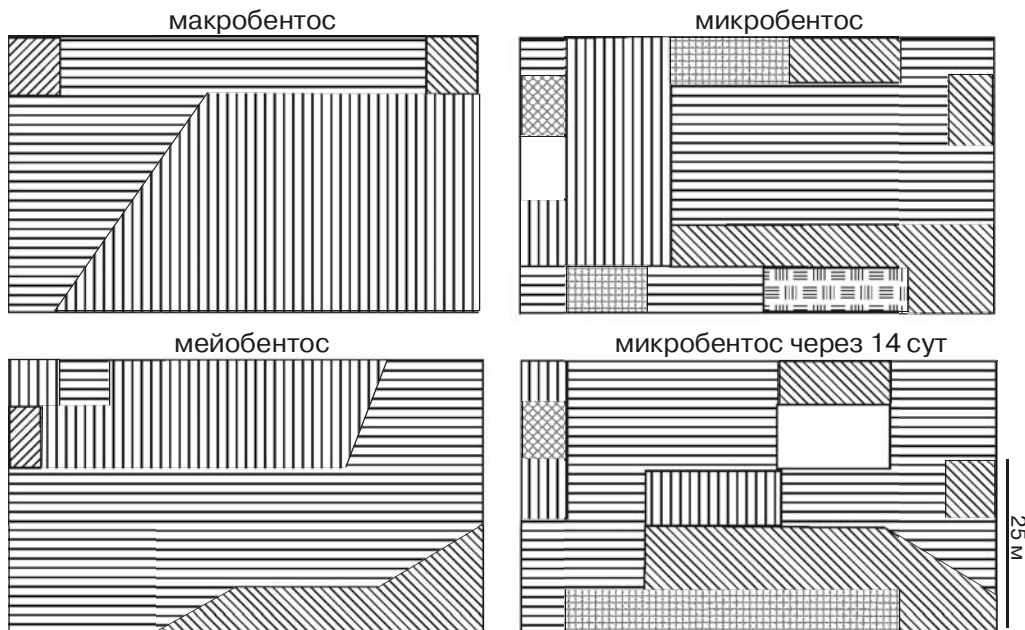


Рис. 1.9. Структурная гетерогенность сообщества на уровне макро-, мейо- и микробентоса. Тип штриховки соответствует определенной структуре доминирования в микро-, мейо- и макробентосе, выявленной кластерным анализом. Исследованная площадь — 3200 м², 25 станций (по: Бурковский, 1992). С увеличением размеров организмов возрастает и абсолютный радиус их расселения (в метрах), возрастные абсолютных размеров и радиуса расселения приводит к уменьшению абсолютной мозаичности одно-видовых пятен. Динамика положения пятен микробентоса хорошо соответствует прогнозируемому моделию В.И. Грабовского.

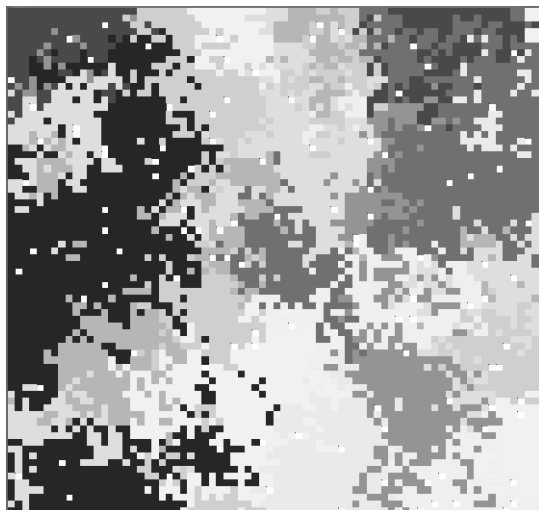


Рис. 1.10. Распределение видов в пространстве в том же опыте.

Начальное распределение видов случайное, на рисунке приведено распределение через 100 поколений. Оттенки серого соответствуют тем же видам, что и на рис. 1.10.

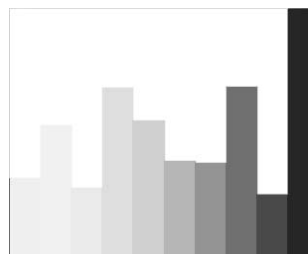


Рис. 1.11. Относительная численность десяти видов с идентичными нишами в однородном пространстве через 100 поколений.

Результаты одного из прогонов модели при следующих параметрах: размер экспериментального поля 75 × 75, радиус расселения особей 1, радиус поиска полового партнёра 10, плодовитость 4 потомка, разные оттенки серого соответствуют разным видам). Время эксперимента (100 поколений) примерно в 2,5 раза больше, чем в опыте Г.Ф. Гаузе на Рис. 1.8.

При низкой способности к расселению и большом радиусе поиска полового партнёра (ситуация типичная для, например, деревьев тропических лесов, имеющих крупные плоды, которые разносятся на расстояние гораздо меньшее, чем пыльца), немалое число видов (в данной модели максимальное число — 10) с идентичными нишами способны существовать весьма долго. Прогон модели с параметрами фито-планктона (радиус расселения мал, размножение бесполое) даёт ещё более устойчивую ситуацию сосуществования 10 видов с полностью идентичными экологическими нишами. Виды образуют пятна, форма пятен довольно изменчива, положение пятен более постоянно. Получаемые на моделируемом поле пятна разных видов весьма напоминают наблюдения в природе. Такая картина получается и при изучении распределения сообществ (примерно соответствующему распределению наиболее массовых видов) на литорали Белого моря (Бурковский, 1992, 2006: 154) (Рис. 1.9). На рисунке видно, что, чем крупнее организмы, тем крупнее элементы мозаики. Динамика распределения сообществ микробентоса показывает, что за 2 недели (примерно 30 поколений, т. е. в полтора раза дольше, чем в опытах Г.Ф. Гаузе) форма пятен сильно изменилась, но многие пятна остались примерно в тех же местах. Таким образом, учёт пространства существенно изменяет результаты. При этом получаемые результаты вполне соответствуют наблюдениям в природе не только по моделируемым свойствам, но даже и по тем, какие вовсе никак не учитывали при построении модели. Кроме уже разобранных свойств одновидовых пятен (Рис. 1.10), вполне соответствует наблюдениям в природе и распределение относительных частот видов по результатам модели (Рис. 1.11). Таким образом, оказывается, что противоречие между фактическими данными и обычно используемыми математическими моделями, в частности системой дифференциальных уравнений Вольтерра, объясняется, вероятно, непригодностью выбранного математического аппарата для моделирования таких процессов. Аналогично результаты эксперимента Г.Ф. Гаузе в природе справедливы при соблюдении сделанных при его постановке допущений: особи способны расселяться на расстояние, сопоставимое с размерами однородного участка, в котором происходит взаимодействие видов. Построенная же на основании этих моделей и экспериментов общая теория нуждается в существенной уточнении, поскольку они описывают поведение системы в условиях, почти никогда не наблюдаемых в природе. Поэтому формулировку закона Гаузе-Вольтерра следует уточнить следующим образом: «Если два или более видов, занимающих одну и ту же экологическую нишу, поместить в малый объём, и при этом особи видов способны без затруднения перемещаться по всему объёму, то при ограничении необходимых видам ресурсов, достаточно длительного времени наблюдения и отсутствии ограничений на размножение уцелеет только один из видов». Впрочем, это дополнение делает очевидным, что «закон» Гаузе-Вольтерра — частный случай хорошо

«Условия экспериментов, породившие «принцип Гаузе», не имитируют природную ситуацию, а наоборот, исследуют поведение и судьбу популяций, в экстремальных... ситуациях, которых нет в природе» (Фёдоров, 1987, цит. по 2004: 362).

«Формулировку закона Ома необходимо уточнить следующим образом: «Если использовать тщательно отобранные и безупречно подготовленные исходные материалы, то при наличии некоторого навыка из них можно сконструировать электрическую цепь, для которой измерения отношения тока к напряжению, даже если они производятся в течение ограниченного времени, дают значения, которые после введения соответствующих поправок оказываются равными постоянной величине» (Физики шутят, 1993: 144).

«Пятидесяти тысяч доходных мест не существует, и вам придется пожирать друг друга, как паукам, посаженным в банку (comme des araignees dans un pot)» О.Бальзак «Отец Горио».

«Без работы арестанты поели бы друг друга, как пауки в склянке» Ф.М. Достоевский «Записки из мёртвого дома».

известной ситуации, впервые, по-видимому, описанной О. Бальзаком: «пауки в банке» и потом ставшей крылатым выражением. В русскоязычной литературе одним из первых его (а, возможно, и первым) употребил Ф.М. Достоевский.

Моделирование континуальности и дискретности

Обитающие совместно виды взаимодействуют друг с другом. Взаимодействия эти могут быть как связаны с переносом энергии (трофическими), так и не связаны. Последние весьма разнообразны и могут быть не менее важными для популяций, чем трофические, хотя на современной стадии своего развития экология изучает прежде всего пути переноса вещества и энергии (цепи питания, конкуренция за ресурс, динамику биогенов и т. д.). Для дальнейшего изложения достаточно констатации факта сложности и многообразия взаимодействий отдельных видов.

Обычно неоднородность биосферы объясняют исключительно неоднородностью абиоты. Подойдём к проблеме со стороны биоты. Может для образования устойчивых в пространстве и времени сообществ достаточно слабых позитивных взаимодействий видов? Положительный ответ на данный вопрос будет означать, что для объяснения наблюдаемого распределения видов в пространстве отнюдь не всегда нужно привлекать абиотические факторы, как это делают континуалисты. Отрицательный же — наоборот, будет свидетельствовать о том, что учитывать влияние среды необходимо для объяснения случаев совпадения пространственного распределения видов.

В природе трудно найти убедительные примеры, поскольку неоднородности биоты наблюдаются на фоне неоднородностей абиоты. Но неоднородную абиотическую среду легко создать в модели. Рассмотрим другую модель (тоже клеточный автомат), которая позволит ответить на поставленный вопрос (Грабовский, 2005).

Представим простейшую систему:

- состоящую всего из двух пар видов А-а и В-в;
- совместно могут обитать только виды разных регистров (вид, обозначенный большой буквой с видом, обозначенным маленькой и наоборот);
- пусть между видами А-а и В-в существует позитивная связь, а между видами А-в и В-а — негативная.

Всё многообразие взаимодействий видов формально выразим в изменении вероятности совместного обнаружения: виды, взаимодействующие позитивно, имеют повышенную вероятность совместного нахождения, взаимодействующие негативно — отрицательную. В модели этот параметр (Ass) варьирует от -1 до +1. При значении Ass = 0 взаимодействие между видами отсутствует, при Ass = -1 или 1 связь функциональна.

На каждом шаге модели каждая особь делится на задаваемое число потомков. Каждая дочерняя особь расселяется в случайно выбранном направлении на случайную дистанцию в пределах задаваемого радиуса и производит попытку занять выбранное место. В зависимости от населения последнего, расселяющаяся особь занимает участок или вымирает согласно матрице вероятностей (как пример в Табл. 1.2 рассмотрен вид а). Если место занято видом А, то особь а займёт его и разделит впоследствии с особью А. Если место пусто, то а займёт его с вероятностью $0,5 + Ass/2$. С такой же вероятностью а вытеснит б, если б занимает место совместно с А. В случае, если б является единственным хозяином участка, а вытеснит его с вероятностью $0,5$. Если участок занят В, либо В в паре с б, то а становится совладельцем участка с В с вероятностью $0,5 - Ass/2$. Судьба вытесненных особей для конечного результата несущественна. Для простоты представим, что все вытесненные

Табл. 1.2. Матрица перспектив вида а.

Исходное население	Вероятность события	Результат
А	1	А/а
-/-	$0,5+Ass/2$	-/а
А/б	$0,5+Ass/2$	А/а
-/б	0,5	-/а
В/-	$0,5-Ass/2$	В/а
В/б	$0,5-Ass/2$	В/а

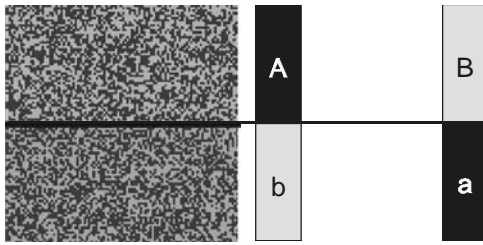


Рис. 1.12. Два варианта исходных распределений видов.

проявляться краевой эффект). При одном (слева) получается случайное расположение. При втором (справа) распределение — максимально неслучайное и антагонистичное: одна часть моделируемого пространства заселена видами А и b, другая — В и а, заселённые участки разделены незаселённым пространством. Случай, когда совместно обитают позитивно взаимодействующие виды, не рассматривается. Впрочем, как выяснилось при прогоне модели, влияние начального распределения видов быстро становится несущественным.

На Рис. 1.13 показано, как меняется через 50 поколений исходно случайное (в центре) распределение в зависимости от разных значений (цифры) связи видов. Вверху представлено расположение видов А и В, внизу — а и b. Как и следует ожидать, в отсутствии связи между видами распределение видов независимо. Однако уже при значении параметра связи 0,1 совпадение распределения положительно взаимодействующих видов становится очевидным. Напомним, что такая сила связи свидетельствует, что лишь одна из 10 особей при занятии участка руководствуется предпочтениями в выборе партнера. Дальнейшее увеличение силы связи сначала увеличивает скорость, с которой устанавливаются резкие границы, а затем приводит к возрастанию мозаичности. В пределе (при связи = 1) мозаичность столь высока, что производит впечатление случайного распределения. В действительности же все ячейки заняты либо Аа, либо Вb, но скорость, с которой образуется комплементарное распределение при изначально заданном случайном расположении, столь высока, что обширные однородные участки просто не успевают образоваться. Таким образом, результат не зависит от силы связи видов: при любой образуются участки, занятые той или иной парой видов.

Большее число потомков и меньший радиус расселения ускоряет формирование однородных участков, меньшее число потомков и больший радиус расселения — замедляют. Т. е. эти особенности биологии влияют лишь на скорость, но не на результат: рано или поздно сообщества, образованные разными парами положительно взаимодействующими видами (т.е. принадлежащие к разным ассоциациям), занимают сплошные области.

Образующиеся между областями границы не просто устойчивы во времени, но более того, их чёткость в ряду поколений только возрастает, при этом граница становится менее извилистой (Рис. 1.14).

Таким образом, для возникновения дискретности совершенно не нужна неоднородность среды. Дискретность может возникать в совершенно однородном пространстве, для её появления достаточно лишь того, чтобы виды взаимодействовали друг с другом (влияли на распределение друг друга), т. е. происходило то, что в природе является обычным. Эта неоднородность образуется в результате самоорганизации и устойчива во времени.

Остаётся неясным, с чем же связано то, что при более или менее тщательных поисках обычно удаётся обнаружить, что границы неоднородности биоты часто соответствуют тем или иным неоднородностям среды. Для этого введём в модель неоднородность среды в простейшем виде — как градиент фактора среды, причём при

особи погибают. В каждом поколении модель сканирует особи в случайном порядке.

Распределение видов показывается в модели в окне, поделённом на две части. В верхней дано распределение видов А и В, в нижней — а и b.

Модель позволяет задавать два возможных начальных типа распределения (Рис. 1.12) на поверхности тора (тор вместо шара выбран для простоты моделирования, на плоскости же будет

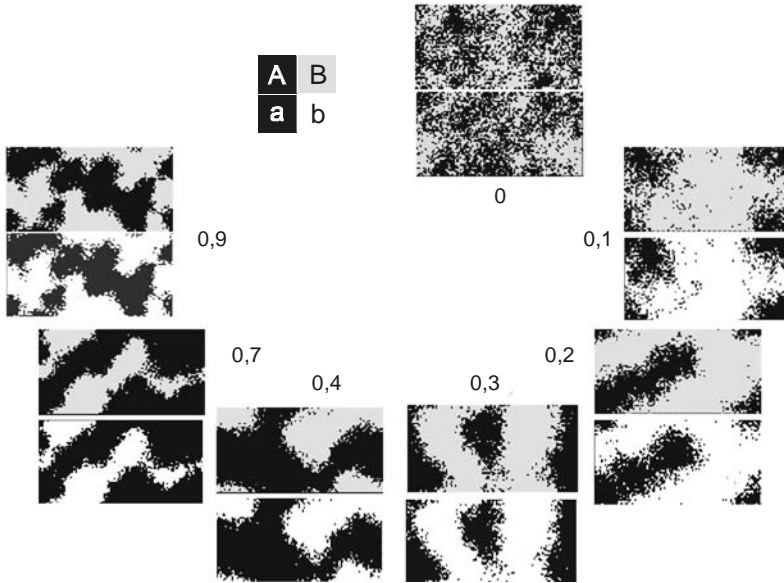


Рис. 1.13. Влияние силы связи видов на их распределение. Время во всех случаях — 50 поколений, цифры — сила связи.

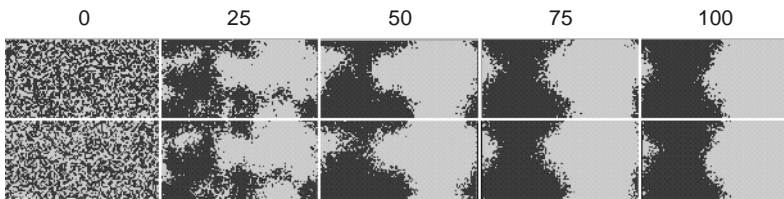


Рис. 1.14. Устойчивость границ во времени. Цифры — число поколений.

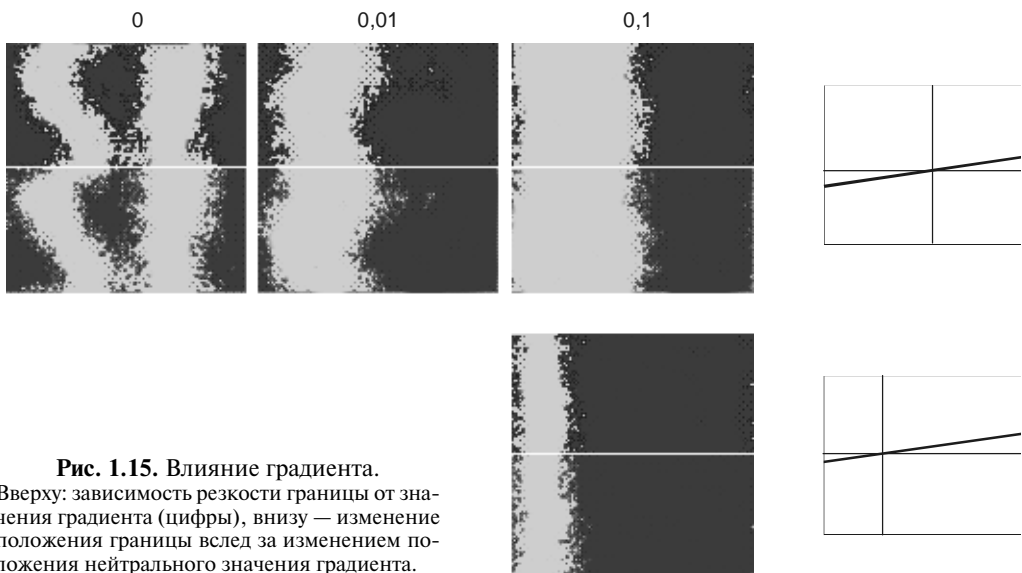


Рис. 1.15. Влияние градиента. Вверху: зависимость резкости границы от значения градиента (цифры), внизу — изменение положения границы вслед за изменением положения нейтрального значения градиента.

значениях фактора >1 одна из пар имеет конкурентное преимущество, <1 — другая, а при $= 0$ ни одна, ни другая пара не имеют конкурентного преимущества. При значениях фактора $= 0,01$ конкурентное преимущество реализуется в 1 случае из 100 при максимальном значении фактора. На графике (Рис. 1.15) это выражено в угле наклона линии фактора: при 0 она параллельна оси x (градиент отсутствует), при 1 — перпендикулярна ей. Сразу же становится очевидным, что даже незначительный градиент существенно влияет на распределение сообществ: граница между ними становится перпендикулярной градиенту среды. При смещении равновесного положения в ту или иную сторону, граница между сообществами движется вслед за ним. Стоит отметить также, что резкость границы не зависит от плавности градиента: при нулевом градиенте она такая же резкая, как и при 1 (конечно, через достаточное число поколений).

Таким образом, хотя градиент среды не является необходимым для возникновения границы при различии конкурентоспособности в разных условиях сообществ, принадлежащих к разным ассоциациям. В этом случае положение границы зависит от градиента: равновесное значение (при котором конкурентоспособность пар равна) является аттрактором. Поскольку абсолютно однородная среда возможна только в компьютерной модели, но не в природе, соответствие градиентов среды границам между ассоциациями видов должно быть весьма обычным. При рассмотрении работ, в которых показывают возможность объяснить распределение видов факторами внешней среды, следует помнить, что любой самый совершенный математический аппарат ищет связь только среди переменных, которые введены в анализ. Первым же этапом любого исследования является ограничение набора рассматриваемых переменных значимыми с точки зрения исследователя или теми, информацию о которых возможно собрать. Поэтому дальнейший анализ устанавливает только то, какие из исследуемых факторов наиболее связаны с распределением видов и не более.

«Ежели у тебя спрошено будет: что полезнее солнце или месяц, ответствуй: месяц, ибо солнце светит днём, когда и без того светло» (Козьма Прутков. Плоды раздумья. Мысли и афоризмы. 51).

Причины и скорость образования новых видов и экосистем

Итак, моделирование показывает, что для возникновения дискретности достаточно того, чтобы виды взаимодействовали друг с другом. Детальное изучение биологии отдельных видов всегда выявляет многочисленные примеры взаимодействия изучаемого вида с другими, обитающими вместе с ним. Несомненно, что все эти взаимодействия влияют на эволюцию длительно сосуществующих видов. На признании данного положения и построена парадигма структурализма. Согласно этой теории живущие совместно виды в процессе эволюции адаптируются друг к другу, образуя комплексы, которые мы пока будем называть экосистемами.

Однако процессы эволюции традиционно не рассматривают в экологических исследованиях, поскольку широко распространено мнение об эволюции как медленном плавном процессе накопления морфологических изменений. Имеется в той или иной степени бессознательная тенденция связывать степень морфологических отличий со временем, за которое они происходят: род считают более древним, нежели вид; семейство — более древним, нежели род и т. д. В качестве примера такой точки зрения можно представить Табл. 1.3.

Цифры, приводимые в подобных таблицах, сильно зависят от анализируемых данных. Так, средний возраст современного вида насекомых — не менее 10^7 поколений (Жерихин, Расницын, 1980), т. е. соответствует возрасту семейства в приведённой таблице. Известны многочисленные примеры длительного существования видов в неизменном состоянии (латимерия, гаттерия и т. д.). Хрестоматиен пример щитня

Табл. 1.3. Темпы эволюции или адаптации. По Глазовскому (2004).

Уровень	Время
Семейство	1×10^6 лет
Род	$n \times 10^5$ лет
Вид	$n \times 10^4$ лет
Морфологические изменения в популяции	$n \times 10^2$ лет
Функциональные изменения в популяции	$n \times 10$ лет
Индивидуальная адаптация	минуты – годы

Triops canacriformis, существующего с позднего триаса до настоящего времени, т. е. около 180 млн. лет. Есть и противоположные примеры.

После вселения из Северной Америки для борьбы с амброзией амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* в течение 5–7 поколений образовался новый подвид *Z. suturalis volatus* Kovalev, 2002, отличающийся не только морфологией, но и способностью к полёту, которой лишены оба американских подвида (Ковалев, 2004).

Пять эндемичных видов гавайских бабочек *Hedylepta* встречаются исключительно на бананах, завезённых полинезийцами на Гавайские острова около 1000 лет назад (Zimmermann, 1960).

Пять видов рыб рода *Haplochromis*, эндемичных для африканского оз. Набугабо, образовались не ранее 3720 лет назад (Greenwood, 1965).

Число примеров можно значительно увеличить, но совершенно ясно, что имеется весьма существенный (не менее 6 порядков) разброс скорости видообразования.

Классическая схема того, как возникают виды и экосистемы приведена на Рис. 1.16. Согласно этим представлениям, новые виды и экосистемы образуются преимущественно после разделения единого ареала (вида, экосистемы) непреодолимым барьером. Под барьером следует понимать любую преграду, исключаящую генетический обмен между популяциями по разные стороны барьера. На схеме исходной биотой является биота А. Возникшие барьеры (барьеры 1 и 2) разделяют ареал этой биоты. В каждом из ареалов возникают самостоятельные биоты, которые постепенно дивергируют. В случае исчезновения барьера (барьер 1) биоты сливаются в одну. Аналогично развиваются события после проникновения биоты через обычно непроницаемый для неё барьер (барьер 3). Выдающийся американский эволюционист Эрнст Майр (1905–2005) вообще отрицал возможность симпатрического (без изоляции) видообразования за исключением особых случаев, вроде полиплоидного видообразования. Поскольку на его трудах (в русском переводе опубликованы: Майр, 1947, 1968, 1971, 1974 и др.) выросло не одно поколение биологов как за рубежом, так и у нас в стране (да и я в том числе), представление о главенствующей роли изоляции в видообразовании получило широчайшее распространение, и его уже считают одной из прописных истин.

Тем не менее, изучение реальных событий показывает, что представление о необходимости изоляции для образования новых видов, биот и экосистем отнюдь не всегда, а, возможно, и редко соответствуют действительности.

«Наличие физических преград, хоть в какой-то мере ограничивающих обмен биотой между территориями со специфическими условиями жизни, становится обязательным условием формирования региональной флоры и фауны» (Мордкович, 2005: 138).

«Для образования эндемичных видов требуется не только географическая изоляция, но и продолжительное время» (Абдурахманов и др., 2001: 355).

«Close relatives (sister species) have initially vicariant ranges, sympatry is secondary, resulting from later dispersal» (Banarescu, 1992: 823). Э. Майр написал предисловие к этой монографии.

«Опишите процесс видообразования у видов с облигатным бесполом размножением» (Вопрос экзаменатора «на засыпку»).

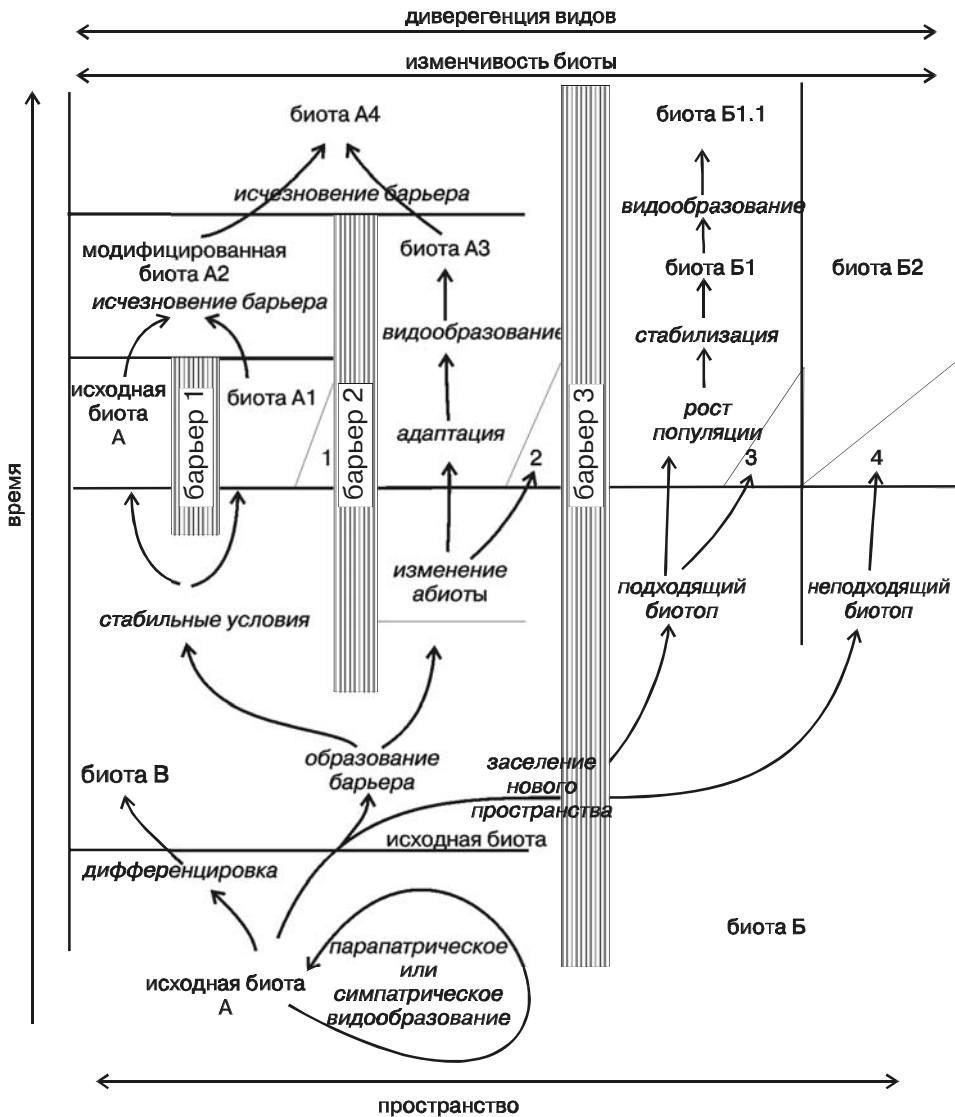


Рис. 1.16. Распространённое представление об образовании видов и биот. По Myers, Giller (1988).

Объяснения в тексте.

Даже беглый взгляд на распределение видов по Земле показывает, что различные районы населены разным набором видов. При движении по глобальным градиентам среды (от экватора к полюсу, от литорали к абиссали и т. п.) часто можно обнаружить близкородственные виды, сменяющие друг друга вдоль градиента. Несомненно, что одни виды произошли от других, но при этом обычно совершенно невозможно представить себе физические преграды, разделившие гипотетический ареал предкового вида. Особенно сложно такое сделать в случае морских видов, учитывая их широчайшие возможности для распространения благодаря долгоживущим пелагическим личинкам. Число примеров можно значительно увеличить: таковы и ультраабиссальные желоба посреди абиссальных равнин, и глубоководные котловины посреди шельфа — Ледовитый океан, Японское море, и некоторые крупные озёра —

Байкал, Ньяса и т. п.). Во всех случаях не возникала преграда. Ареал новых видов оставался связанным с ареалом предковых. Их ареалы в некоторых случаях граничили на протяжении тысяч километров! И, если в отношении тропических лесов имеются данные о том, что в некоторые периоды их площадь резко сокращалась и сплошные массивы распадались на отдельные части, то современная фрагментация бореальных районов моря близка к максимальной за всё время их существования. Представить же барьер, отделяющий малые глубины от больших, ультраабиссальные желоба от абиссальных равнин, вершины гор от их подножий, не стоит и пытаться.

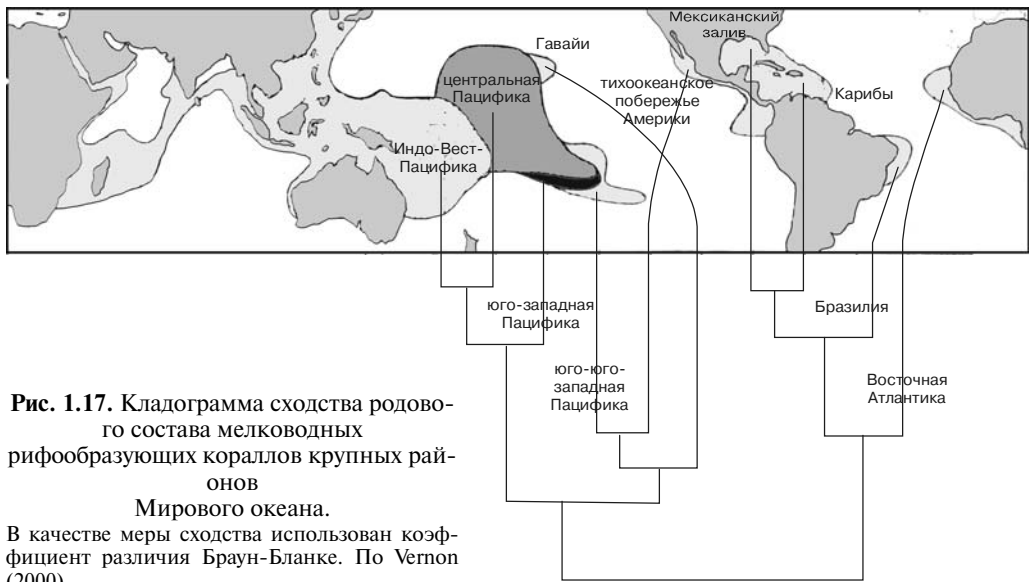
Итак, факты показывают, что образование видов путём изоляции гораздо менее распространено, чем принято считать. Объяснять видообразование изоляцией просто удобнее с педагогической точки зрения. В действительности географическая изоляция не только не является необходимой для эволюции, но даже не стимулирует её.

Конечно, обособление может приводить к постепенной дивергенции разделённых частей ранее единой экосистемы и возникновению из неё дочерних. При этом в каждом из фрагментов ареала предкового вида может образоваться новый вид. Пример тому мы имеем в превращении изначально единой биоты моря Тетис, распавшейся на ряд тепловодных биот. Другой хорошо документированный пример — сравнительно недавнее разделение единой тропической морской центральноамериканской биоты после образования Панамского перешейка примерно 3,5 млн. лет назад. В данном случае по разные стороны перешейка сформировались разные экосистемы и виды, их образующие.

Но даже в таких, казалось бы, убедительных примерах видообразования в результате географической изоляции при детальном анализе оказывается не всё так очевидно. Прежде всего, нет оснований считать, что различия обусловлены только и исключительно самим фактом возникновения Панамского перешейка. Несмотря на то, что его западное и восточное побережье находятся в тропиках, абиотические условия их различны. Со стороны Тихого океана из-за влияния пассатов и Перуанского апвеллинга содержание азота к востоку от Панамского перешейка было выше, чем к западу уже 5 млн. лет назад и с тех пор это различие только возрастало (Cannariato, Ravelo, 1997). В результате первичная продукция у тихоокеанского побережья была значительно выше, чем у Атлантического. В то же время абиотические условия более изменчивы: температура воды в Панамском заливе может падать с 27° С до 15°С в течение 24 часов. Высота приливов может достигать 6 м против 0,5 м у Атлантического побережья.

Анализ 38 участков ДНК в 9 группах иглокожих, 38 ракообразных, 42 рыб и 26 моллюсков, распространённых по обе стороны перешейка, показал, что 34 были, вероятно, разделены в результате возникновения перешейка, 73 были разделены ранее и в 8 случаях был вероятный контакт после возникновения перешейка (Lessios, 2008). Весьма вероятно, что связь Тихого и Атлантического океана возникала и позже, поскольку даже сейчас территория между восточной Панамой и северо-западной Колумбией находится почти на уровне моря (Graham, 2011)

Каждая из ставших обособленными частей имеет свою дальнейшую историю. В них независимо менялись климат и структура биотопа. После разделения Панамским перешейком части ранее единой биоты взаимодействовали с разными биотами. Распространённость различных сочетаний абиотических условий в изолированных частях может отличаться, что приводит к изменению площади, которую должны занять разные сообщества. Следствием является уменьшение разнообразия одних и увеличение разнообразия других. Эти и другие причины не могли не повлиять на их современный облик и таксономический состав. Так, хотя видовой состав многих таксонов по обе стороны Панамского перешейка весьма сходен, фауны рифообразующих мелководных кораллов Восточной Пацифики и Карибского бассейна совершенно различны (Рис. 1.17). Около 95% видов кораллов Восточной Пацифики — современные иммигранты из Индо-Вест Пацифики (Robertson et al., 2004). Т. е. фауна кораллов Восточной Пацифики является производной фауны Западной Пацифики, а



вовсе не близка к карибской, как можно было бы ожидать, учитывая недавнее возникновение Панамского перешейка. Это свидетельствует о том, что после образования Панамского перешейка мелководные рифообразующие кораллы в Восточной Пацифике вымерли. Размеры современных коралловых рифов тихоокеанского побережья Америки в десятки и сотни раз меньше, чем размеры рифов Атлантического побережья и наиболее древние из них датируют голоценом, а число видов рифообразующих кораллов тут в три раза меньше, чем по другую сторону перешейка (Highsmith, 1980). А ведь с коралловыми рифами связано большое число видов других групп. Поэтому вымирание кораллов неизбежно должно было привести к изменению и даже вымиранию связанных с ними видов и существенному изменению и перестройке не только экосистем самих коралловых рифов, но и рыхлых грунтов.

А.М. Дьяконов (1955) указывает на наличие тропических видов, обитающих как у тихоокеанского побережья Америки, так и в Индо-Малайском архипелаге, но отсутствующих в Вест-Индии. Причина скорее всего в расселении видов после образования Панамского перешейка.

Лука морских трав весьма обычны в Карибском районе, но отсутствуют в тропической восточной Пацифике (Phillips, Menez, 1988). Поскольку морские травы известны с мела, то нет сомнений, что они обитали в районе Панамского перешейка до его образования и вымерли в тропической восточной Пацифике лишь в последнее время. Многие обитатели сообществ морских трав Карибского бассейна имеют близкие виды по другую сторону Панамского перешейка, где они обитают в сообществах рыхлых грунтов. Всё же способность видов менять свою биологию конечна, поэтому часть видов, населявших сообщества морских трав до образования Панамского перешейка, вымерли с его тихоокеанской стороны, как и сами эти травы, а сохранившиеся виды изменились.

Нет в тропических восточных районах Пацифики и брахиопод — типа, известного с палеозоя, т.е. времени, когда ещё не было не только Панамского перешейка, но и разделения Мирового океана на Тихий, Атлантический и Индийский (Зезина, 1973).

К.Н. Несис (1985), сравнивая тропические фауны головоногих моллюсков по обе стороны Панамского перешейка, отмечает, что число бентосных и океанических видов в обоих районах примерно одинаково, тогда как нектобентосных и неритоокеанических гораздо меньше в восточнотихоокеанском районе (5 против 28). Он объ-

ясняет это резким интенсифицированием и слиянием Перуанского и Калифорнийского апвеллингов в плейстоцене, приведшим к уничтожению биотопа тропической нижнесублиторальной биоты (внешний шельф — верхняя часть склона, очень узкий в данном районе) из-за постоянного снижения температуры и концентрации кислорода, характерного для апвеллингов.

Данные палеонтологии и изотопный анализ подтверждают это предположение. Они показывают, что на протяжении последних 3—4 млн. лет термоклин на тихоокеанском побережье располагался мелко, позволяя апвеллингам периодически развиваться (Fedorov et al., 2006, Rickaby, Halloran, 2005), данные по составу плиоценовых и плейстоценовых двустворчатых моллюсков Панамского залива свидетельствуют о наличии сезонных апвеллингов (Teranes et al., 1996).

С другой стороны, число вымерших в Вест-Индии родов моллюсков больше, чем в Восточной Пацифике (Vermeij, 1978), что свидетельствует о том, что и в Вест-Индии условия существования морской биоты претерпевали значительные изменения. Факт массового вымирания тропической фауны Западной Атлантики в это время показан для моллюсков (Stanley, Campbell, 1981).

Итак, таксоцены неритоокеанических и нектобентосных головоногих моллюсков, иглокожих и брахиопод и сообщества морских трав и коралловых рифов (совершенно между собой экологически не связанные) показывают, что после возникновение Панамского перешейка в тропиках на востоке Тихого океана и западе Атлантики произошли существенные изменения условий существования бентоса на шельфе, приведшие к крупномасштабным вымираниям. И климатические колебания, и крупномасштабные вымирания не могли не оказать влияния на эволюцию сохранившихся видов.

Поэтому таксономическое различие биот по разные стороны Панамского перешейка лишь частично можно объяснить самим фактом их географической изоляции. Очевидно, что и в других случаях роль географической изоляции трудно отделить от роли различной истории участков, ставших изолированными.

G.J. Vermeij (1978), сравнивая тропические восточнотихоокеанскую и западноатлантическую биоты, обнаружил, что степень морфологического расхождения зависит от биологии видов. У гастропод, декапод и стоматопод по разные стороны Панамского перешейка она ниже у видов, населяющих рыхлые грунты мелководий, нежели у видов, населяющих каменистые грунты. Все виды тропических американских двустворчатых моллюсков с большим зиянием сзади (т. е. глубоко закапывающиеся) имеют пары близких видов по обе стороны Панамского перешейка. Единственное исключение — Lucinidae. Это легко объяснимо с экологических позиций: для видов данного семейства характерна специализация к хемосимбиотрофии, т. е. они входят в другие ассоциации видов, меньше реагирующие на изменение абиотических условий.

Мало повлияла изоляция и на мелководных морских ежей. К западу от перешейка ныне обитает 20 родов мелководных ежей, а к востоку — 21, по большей части они представлены одним видом, причем в по разные стороны перешейка обитает один и тот же вид (Chesher, 1972; Lessios, 1998).

В то же время имеются многочисленные примеры образования видов без изоляции.

Рассмотрим некоторые районы повышенного эндемизма, а затем попытаемся понять, почему в них шёл интенсивный процесс видообразования, тогда как в других — нет.

Леса, образованные деревьями нетипичных семейств

Хотя жизненная форма дерево или подобная ей имеется во многих семействах покрыто- и голосеменных и даже папортникообразных не все из них образуют леса (т. е. доминируют по обилию над остальными). Одно из таких семейств — сложно-

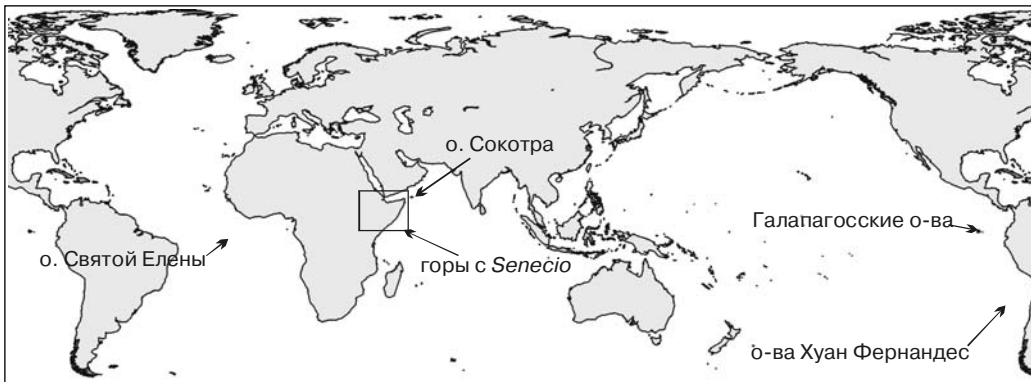


Рис. 1.18. Районы с дефицитом деревьев.

цветные (Compositae, или Asteraceae). Это одно из крупнейших семейств покрытосеменных, насчитывающее более 1000 родов и включающее более 20000 видов (почти половину флоры покрытосеменных Земли). Встречаются они везде: от арктических пустынь до тропических лесов, от морских побережий до альпийских снегов. Большинство сложноцветных — травы, реже кустарники, и лишь иногда — деревья. Независимое и неоднократное образование жизненной формы «дерево» возможно у сложноцветных, вероятно, благодаря тому, что у многих видов стебель частично одревесневает, что хорошо знают те, кто пробовал скосить лопух (*Arctium* sp.): его ствол гораздо прочнее ствола одноразмерной ели — т. е. семейство преадаптировано к образованию деревьев. Но леса, образованные сложноцветными образуются лишь при отсутствии в экосистеме деревьев других таксонов, для которых эта жизненная форма обычна, т. е. в условиях, которые можно охарактеризовать как дефицит деревьев. Такие условия возникли в разных местах (Рис. 1.18). Одно из них — вершины центральноафриканских гор, возраст которых не превышает 1 млн. лет (Рис. 1.19). Местная весьма богатая древесная тропическая флора по каким-то причинам не смогла создать деревья, способные выносить временные заморозки. В результате леса (весьма разреженные) образованы 11 видами подрода *Senecio* (*Dendrosenecio*) (род крестовник *Senecio* обычен и в средней полосе России), на некоторых вершинах до трёх эндемичных видов. Молекулярный анализ показал, что внешнее сходство деревьев разных гор конвергентно. Каждый из видов образовался из местных (Кнох, Palmer, 1995), т. е. симпатрично.

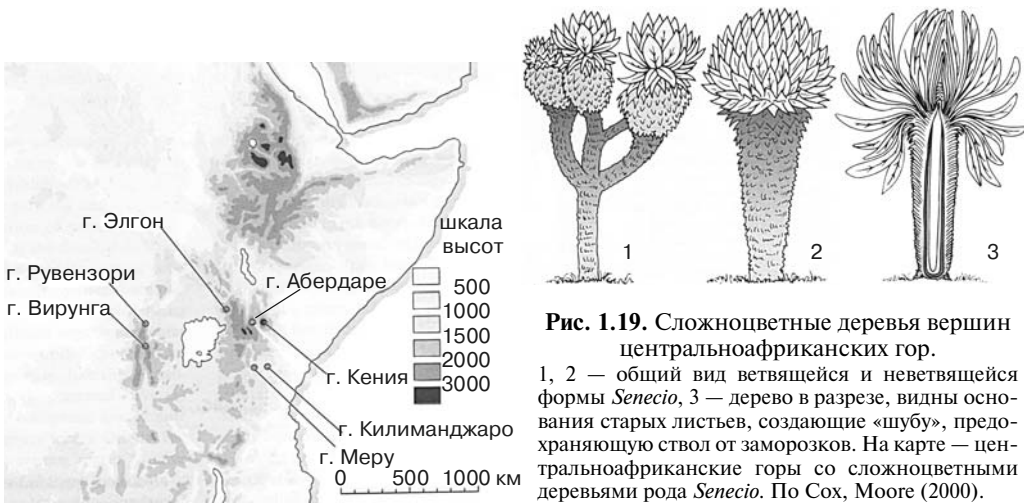


Рис. 1.19. Сложноцветные деревья вершин центральноафриканских гор.

1, 2 — общий вид ветвящейся и неветвящейся формы *Senecio*, 3 — дерево в разрезе, видны основания старых листьев, создающие «шубу», предохраняющую ствол от заморозков. На карте — центральноафриканские горы со сложноцветными деревьями рода *Senecio*. По Сох, Moore (2000).

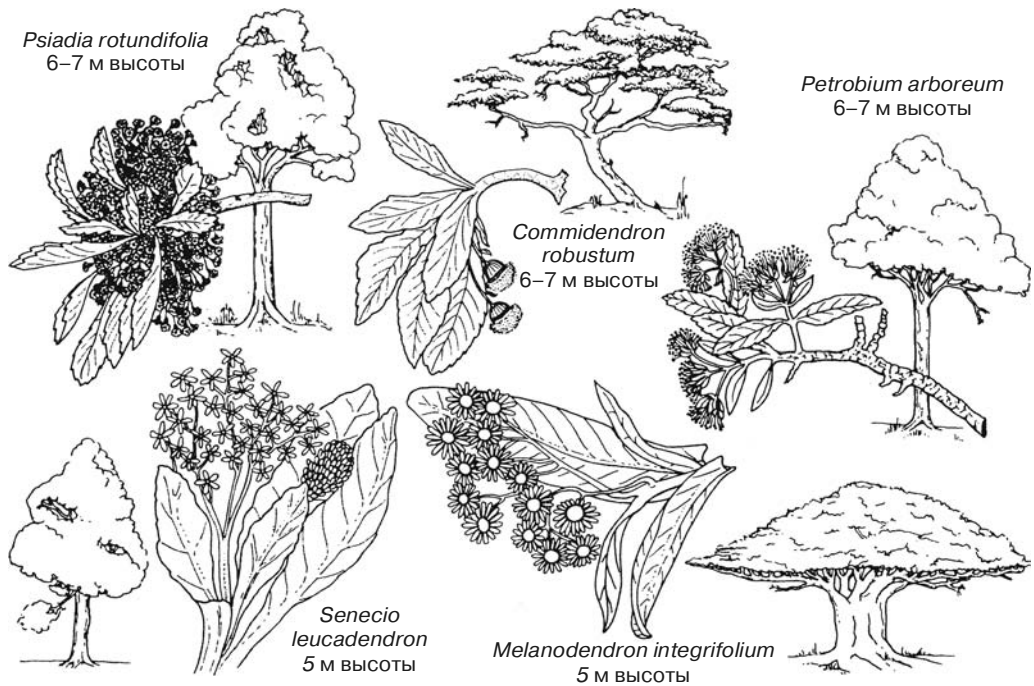


Рис. 1.20. Сложноцветные деревья о-ва Святой Елены. По Сох, Moore (2000).

На острове Святой Елены (место ссылки Наполеона), возникшем в раннем третичном периоде, местная флора была почти полностью самобитной и своеобразной, дефицит деревьев был заполнен сразу пятью видами (Рис. 1.20) сложноцветных. В лесах преобладал *Commidendron robustum*, было здесь и дерево рода *Senecio*.

На Галапагосских островах представители эндемичного рода сложноцветных *Scalsia* — деревья высотой более 20 м при диаметре ствола 25–30 см.

На близлежащих островах Хуан Фернандес растёт три древесных рода сложноцветных: *Robinsonia*, *Rhetinodendron* и *Dendroseris*, а также три древесных вида рода марь *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*), к которому принадлежат обычные в средней полосе огородные сорняки.

На о. Сокотра, расположенном в Аденском заливе, дефицит деревьев заполнен огуречным деревом *Dendrosicyos socotranus* — представителем семейства тыквенных, близким к дыне (Рис. 1.21).

Е.С. Pielou считает такие деревья «живыми ископаемыми» «почти несомненно старше, чем острова, которыми ныне ограничен их ареал» (Pielou, 1979: 200). Из текста неясно, на чём основано такое утверждение. Возможно на том, что



Рис. 1.21. *Adenium obesum* и эндемичная тыква *Dendrosicyos socotrana* (более крупная). Из <http://www.zeno.org/Meyers-1905/1/040637a> по Schweinfurth G. 1891.

она просто считает жизненную форму «дерево» древнее жизненной формы «трава» (мнение широко распространённое), но несомненно, что в данном случае это не так. Ареал данных видов ограничен островами не «ныне», а, наоборот, из приведённых примеров ясно, что жизненная форма «дерево» образуется из местных видов каждый раз, когда экосистема в ней испытывает дефицит.

Капская флора

Пожалуй, один из наиболее ярких примеров эндемизма таксонов разного ранга, вплоть до очень высокого, даёт флора крайнего юга Африки — Капская. В этой флоре только покрытосеменные представлены 6 эндемичными семействами. 19,5% обитающих там родов — эндемы, видовое богатство флоры велико — 8500 видов, из которых 90% — эндемы (Dyer, 1975; Goldbaltt, 1978). Однако это богатство и уникальность не уникальны. На Мадагаскаре из 12 000 видов цветковых растений, 85% видов — эндемы, из 180 семейств — 7 эндемичны, из 1600 родов — 25% эндемичны (Гийоме, 1990). Тем не менее, до недавнего времени это считали достаточным для выделения Капского региона в отдельное царство (Алёхин, 1944; Алёхин и др., 1961; Вальтер, 1968; Тахтаджян, 1970, Good, 1973 и мн. др.). Однако новые данные по биогеографии и экологии заставляют иначе взглянуть на этот феномен. Согласно современным представлениям, капская флора сформировалась в условиях средиземноморского климата (сухое тёплое лето и влажная холодная зима). Другими такими же регионами являются само Средиземноморье (здесь специфические сообщества имеют местные названия: маквис, маки, маччия, гаррига, фригана, шибляк, томиляры), Калифорния (чаппараль), побережье Чили (маттораль), юго-запад Австралии (малли-скрэб) (Рис. 1.22). В самой Южной Африке сообщества получили название финбош. Вместе данные пять регионов занимают менее 5% поверхности суши, но их флора включает 48250 видов покрытосеменных или 20% земной флоры (Cowling et al., 1996)*. Конечно, до некоторой степени, — это артефакт того, что благодаря прекрасному климату именно здесь размещаются многие научно-исследовательские организации: описана достоверная зависимость между числом видов, известных лишь по гербарным образцам, от расстояния до ближайшего музея с гербарием (Wohlge-muth, 1993). Но это только до некоторой степени объясняет наблюдаемый феномен. Основную причину высокого видового богатства следует искать в процессах формирования экосистем данных районов.

В олигоцене все эти регионы были покрыты влажными субтропическими лесами. В начале миоцена сформировался пролив Дрейка. Это привело к росту градиента экватор—полюс и перестройке всей циркуляции атмосферы Земли. Климат этих районов изменился с влажного субтропического на средиземноморский. В первую очередь это привело к существенному уменьшению суммарного количества осадков и их перераспределению в течение года. Старые экосистемы не могли существовать в новых условиях, поэтому возникли совершенно новые, способные существовать в условиях дефицита влаги в наиболее жаркий период года. Растения этих флор имеют специальные адаптации к пожарам, которые в ксеросериях встречаются чаще, чем в мезосериях и тем более гидросериях. Очевидно, что образование таких экосистем из влажных субтропических лесов потребовало резких перестроек, в результате которых сформировались совершенно новые ассоциации видов. В этих новых экосистемах было гораздо больше ассоциаций с обилием жестколистной, в значительной степени ксерофильной кустарниковой растительностью с большим количеством суккулентов. Эти черты выражены в неодинаковой степени в разных местах: в Австралии и Средиземноморье велика роль деревьев, в Южной Африке много суккулентов, тогда как в Австралии их вовсе нет. В Европе, Америке и Австралии образующиеся экоси-

* Что гораздо меньше разнообразия тропического дождевого леса, который покрывает ныне только 3% поверхности Земли, но там всё ещё живёт более половины видов животных и растений Земли.

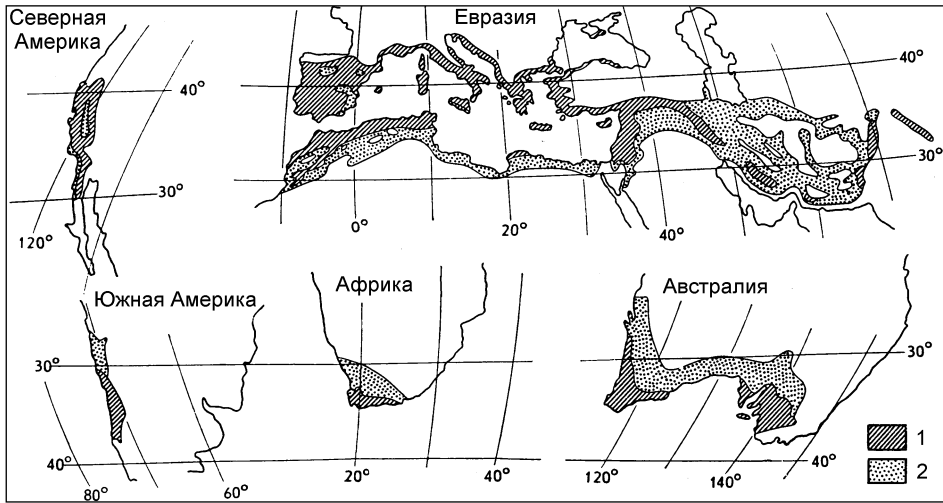


Рис. 1.22. Области средиземноморского климата.

1 — территории со средиземноморским типом климата; 2 — аридные области, преимущественно с зимними дождями. По Г. Вальтер (1968).

стемы граничили с районами, где обитали виды, преадаптированные к новым условиям. Они послужили основой формировавшихся экосистем, что привело к значительному сходству их флор с соседними. Капская же флора была вынуждена образовываться заново. Своеобразная часть биоты была образована лишь немногими исходными формами, что привело к созданию большого количества эндемичных видов и родов, относящихся к немногим семействам, тогда как остальная биота сравнительно мало отличается от соседних. Среди покрытосеменных в группах, не давших вспышки эндемизма, отличие капской флоры от соседних весьма невелико. Это показало, например, сравнение лилейных разных районов Земли (Рис. 1.23). Зоологи никогда не придавали капскому региону ранга выше подобласти, хотя образование специфических экосистем привело к образованию эндемиков и среди животных, особенно много их среди насекомых (жужелица *Axinidium*, большинство родов трибы жужелиц *Creoidosterini*, многие чернотелки, долгоносики и др.) (Крыжановский, 1976, 2002). Самостоятельным царством капский регион можно считать только при чисто формальном подходе, который опирается на арифметический подсчет эндемичных таксонов и игнорирует биологический смысл выделяемых биогеографических регионов. Нет веских биологических причин рассматривать Капскую флору как самостоятельное царство. Она лишь интересная провинция. Стремление придать би-

«Своеобразие флоры Капской провинции обусловлено распространением следующих семейств и таксонов, встречающихся только на полуострове Кейп или имеющих здесь свой основной ареал.

Семейства: *Proteaceae*, *Restionaceae*, *Panaeaceae*, *Bruniaceae*, *Geissolomaceae*, *Stilbaceae*, *Retziaceae*, *Grubbiaceae*.

Трибы: *Diosmeae* среди *Rutaceae*.

Роды: *Erica* (почти 600 видов), *Cliffortia* (розоцветные, со 108 видами), *Muraltia* (истодовые, 115 видов), *Metalasia* и *Stoebe* (сложноцветные), *Roridula* (2 вида, семейство *Byblidaceae*, к которому относятся еще только 2 австралийских вида *Byblis*). Все протейные, помимо вида *Brabejum stellatifolium*, относятся к подсемейству *Persoonioideae*. Семейство богато представлено и в Австралии, но другими родами. В Африке широко распространен самый примитивный род *Faurea*. Из 100 видов *Protea* только немногие встречаются за пределами Капской провинции.

Из семейства *Restionaceae* один только род *Restio* представлен в Южной Африке 117 видами (1 на Мадагаскаре, 27 в Австралии)» (Вальтер, 1968, цит. по: 1972: 157).

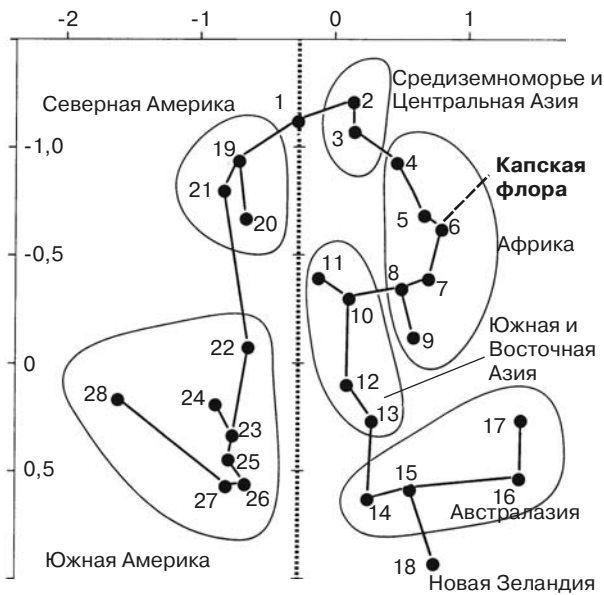


Рис. 1.23. Сходство *Liliiflorae* разных регионов.

1 — север Голарктики; 2 — Средиземно-море; 3 — Средний Восток и Центральная Азия; 4 — Сахаро-арабский регион; 5 — Намиби-Кару; 6 — мыс Доброй Надежды; 7 — присахарский регион, восток и юг Центральной Африки (преимущественно безлесные ландшафты); 8 — тропический дождевой лес Западной Африки; 9 — Мадагаскар; 10 — Индия; 11 — восточный Китай; 12 — Юго-Восточная Азия; 13 — Малайзия; 14 — Папуа (Новая Гвинея); 15 — Северная и Центральная Австралия; 16 — юго-запад Австралии; 17 — Центральная Австралия; 19 — Скалистые горы; 20 — восток Северной Америки; 21 — юго-запад Северной Америки; 22 — Центральная Америка; 23 — восток Бразилии; 24 — аргентинская пампа; 25 — Амазония; 26 — Гвианское нагорье на севере Южной Америки; 28 — Патагония. По осям значения, полученные методом многомерного шкалирования. По Conran (1995).

ологическое содержание биогеографическим выделам и их рангу получает в последнее время всё большее распространение. В частности, понизить ранг Капского флористического региона до провинции предлагают уже многие (Cowling et al., 1996; Разумовский, 1999; Сох, Моог, 2000). Обсуждение ранга Капского региона см. также Главы 3 и 4.

Паратетис

Для Каспийской и Аральской биот и биот распреснённых районов Азово-Черноморского бассейна (и некоторых пресных и солоноватых водоёмов Европы) характерен высокий эндемизм. Данные биоты — остатки биоты Паратетиса.

История Паратетиса вкратце такова. Сближение Индийского субконтинента с Азией к концу олигоцена приводит к полному исчезновению восточной части моря Тетис. Происходившие в то же время горообразовательные процессы отделили от западной части Тетиса Паратетис. В раннем олигоцене обособление Паратетиса привело к его значительному опреснению и вымиранию морской фауны Тетиса. Позднее связь Паратетиса и Тетиса восстанавливается и солоноватоводную биоту Паратетиса сменяет морская биота Тетиса. Сменяющиеся распреснения-осолонения происходили потом многократно. В сарматский век образуется почти замкнутое солоноватоводное Сарматское море. В этом озере-море развивается своеобразная солоноватоводная биота. Сарматское море сменило Мэотическое море с нормальной солёностью. Солоноватоводная биота опять сменилась морской. В конце миоцена Мэотическое море сменяет солоноватоводный Понтический бассейн, который распадается на три основных бассейна: Паннонский, Эвксинский (Чёрноморский) и Каспийский. Причиной этого распада были как продолжающиеся горообразовательные процессы, так и высыхание Средиземного моря (Мессинский кризис), сброс воды в котловину которого привёл к общему падению уровня воды в Понтическом бассейне. История этих бассейнов была различной. Паннонский ныне почти исчез, его остаток — озеро Балатон, Чёрное море было по преимуществу морским, в Каспии же продолжалась череда опреснений-осолонений. К середине плиоцена (балаханский век) он превращается в гиперсолёное Балаханское озеро, заполнявшее лишь впадину южного Каспия. Впадавшие в Балаханское озеро реки (в частности, палео-Волга) прорезали себе в толще пород глубокие и узкие ущелья глубиной несколько сотен ме-

тров, а их дельтовые отложения сформировали нефтеносные горизонты тощиной до 4 км. В Акчагыльском веке формируется Акчагыльское море, сообщаемое на севере с Чёрным. После короткой регрессии в начале четвертичного периода возникает Апшеронское море, существенно превосходившее современное Каспийское.

Современное население этого района образует три биоты, возникшие из морской биоты Паратетиса и описанные (см. Главу 5): пресноводную, солоноватоводную и «морскую». Пресноводная биота сильно обогатила фауну рек бассейна в первую очередь Волги, а также рек Азово-Черноморского бассейна: *Dreissena*, Ampharetidae, Sorophiidae и др. Солоноватоводная биота населяет Северный Каспий и существует в виде рефугиумов в устьях рек Азово-Черноморского бассейна, отдельные представители обитают в рефугиумах в других солоноватоводных водоёмах от Марокко до Балтийского моря. «Морская» фауна вместе с несколькими недавними средиземноморскими вселенцами (*Cerastoderma*, *Mytilaster*, *Abra*, *Nereis* и др.) образовала «морскую» экосистему Среднего и Южного Каспия и Арала.

Л.А. Невеская с соавт. (2006) проанализировали развитие фаун моллюсков в Паратетисе с раннего олигоцена до настоящего времени (за последние 35 млн. лет) (Рис. 1.24). Каждый раз при повышении солёности (что всегда было связано с установлением связи с океаном) биота Паратетиса становилась сходной с биотой районов, с которыми устанавливалась связь. При снижении солёности, вызванной частичной или полной изоляцией, происходила вспышка видообразования. За анализируемый период зарегистрировано 7 таких вспышек, в каждой из которых за короткий период времени возникало большое число видов (десятки и сотни) и родов (десятки). Среди двустворчатых моллюсков это особенно было характерно для *Limnocardinae*, куда относится и *Cerastoderma* — исходный для подсемейства род. Только в данном подсемействе за проанализированный период образовалось более 700 видов 68 родов. Видообразование во время вспышек происходило гораздо интенсивнее: только в *Didacna* в плейстоценовом Понто-Каспии за 600 тыс. лет образовалось 70 видов. В других частях Паратетиса вспышки давали другие таксоны: в Паннонском озере (западная часть Паратетиса) в миоцене—плиоцене только *Dreissenidae* было 130 видов (Geary et al., 2000). Во всех случаях видовой состав перед вспышками видообразования был очень беден, что с экологических позиций означает наличие неиспользуемых ресурсов.

В периоды интенсивного видообразования появлялись роды, сильно уклонявшиеся от исходных форм. *Cardiidae* (*Limnocardinae*) становились эпибентосными фильтраторами, одни из них лежали на грунте вниз макушкой, сильно сдвинутой вперёд, другие переходили к жизни на жидких илах, их раковины станови-

«По мнению К.А. Киселевича (1923), многочисленные виды и подвиды каспийских сельдей произошли от одного вида, а G. O. Sars (1927) и А.Н. Державин (1951) пришли к выводу, что все каспийские *Cumacea* (только в Каспии 7 родов и 17 видов — ИЖ) произошли от одной прародительской формы» (Карпинский, 2002: 36). По моему мнению все каспийские полихеты *Ampharetidae* произошли от одного вида.

Палеонтолог Л.Ш. Давиташвили, характеризуя фауну моллюсков Сарматского века Понто-Каспия, пишет: «Здесь мы видим множество... разнообразнейших форм, многие из них нам пришлось бы выделить в особые роды, если бы мы следовали примеру зоологов, изучающих современную фауну моллюсков» (Давиташвили, 1933: 158).

«Эволюционные преобразования фаун замыкавшихся и полностью замкнутых полуморских и солоноватоводных бассейнов могут служить примером преобразования экосистем островного типа, в которых интенсивный формо- и видообразовательный процесс происходил в основном симпатрическим путем и шёл главным образом за счет освоения освобождавшихся экологических ниш. Этот переход в новые, несвойственные для исходной группы ниши, приводил к образованию кроме многочисленных видов таксонов достаточно высокого ранга — родового и семейственного» (Невеская и др., 1987).

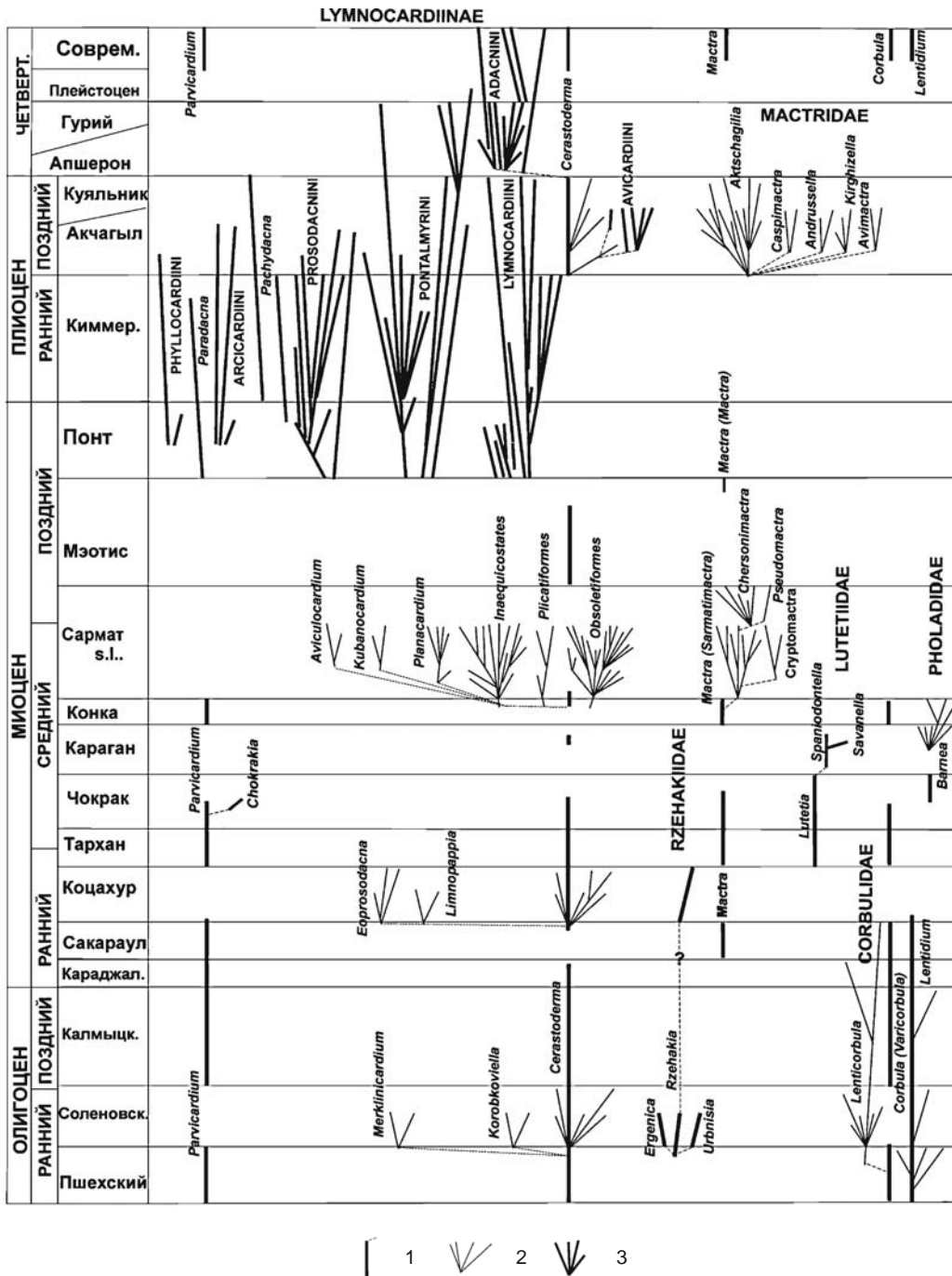


Рис. 1.24. Схема филогении и стратиграфического распространения основных семейств и родов двустворчатых моллюсков, давших вспышки видообразования в бассейнах Восточного Паратетгиса По Л.А. Невесской и др. (2006).

1 — исходный морской род; 2 — появление эндемичных видов; 3 — появление эндемичных родов.

лись тонкими, на раковинах снаружи могли возникать шипы, помогавшие держаться на поверхности грунта, третьи прикреплялись биссусом к рифам. Дрейссены — ныне исключительно эпибентические фильтраторы — образовывали инфаунных детритофагов (Рис. 1.25). Даже такая узкоспециализированная группа как камнеточцы фоласы в Конкский век дали виды, живущие свободно на мягких грунтах (Давиташвили, 1933). Появление адаптаций, не очень характерных для остальных видов данного таксона, G.S. Myers (1960) назвал «supralimital specialization», А.И. Кафанов (1991) — «запредельной специализацией». Очевидно, что в таких случаях происходит попытка освоения нового адаптивного пространства, т. е. ароморфоза.

Представление о том, как и с какой скоростью происходило видообразование в водоёмах Паратетиса даёт изучение современных изменений биоты Аральского моря.

Двустворчатые моллюски Арала

На Аральском море человек в конце прошлого века поставил крупномасштабный эксперимент по образованию новой экосистемы. С резким сокращением, а временами и полным прекращением пресного стока в море, произошло стремительное нарастание солёности и общее уменьшение площади водоёма (Рис. 1.26). До зарегулирования стока рек основными первичными продуцентами являлись макрофиты (Карпевич, 1975), но к 1990-м гг. большинство видов макрофитов вымерло: из 37 сохранилось только 4 (Доброхотова, 1971; Orlova et al., 1998). Это привело к резкому возрастанию содержания биогенов в воде, несмотря на прекращение их поступления с речным стоком. В результате, к началу 1990-х гг. произошло резкое возрастание концентрации фитопланктона, и он стал, как и в остальных морях, основным продуцентом. Изменения биотопа и продукционного блока вызвали соответствующие перестройки трофической структуры и таксономического состава зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны: из 49 видов зоопланктона сохранилось только 7, из 61 видов зообентоса — 27, из 33 видов рыб — 9 (Андреева, 1989; Андреев, 1999). Фактически за период менее 30 лет сформировалась совершенно новая экосистема. Детально были проанализированы изменения, произошедшие с *Bivalvia* (Андреева, 2001; Андреева, Андреев, 2001, 2003). Массовое вымирание привело к появлению и накоплению в Арале неиспользуемых ресурсов: к первой половине 1980-х гг. уцелел случайный набор видов, некоторые трофические группировки были полностью утрачены. В зоопланктоне, зообентосе и нектоне исчезли практически все хищники. В зообентосе сохранились только собирающие детритофаги и один фильтратор инфауны. Несмотря на резкое увеличение концентрации фитопланктона, потреблявшие его фильтраторы эпифауны вымерли. Для потребления неиспользуемых ресурсов симпатрически возникли новые таксоны, в первую очередь из предкового вида *Cerastoderma glaucum* (= *C. umbonatum*, *C. lamarcki*, *C. isthmicum*), перешедшего от фильтрации из прилежащего к грунту слоя воды (фильтратор инфауны) — тип питания большинства *Cardiidae* — к фильтрации из толщи воды (фильтратор эпифауны рыхлых грунтов) — тип питания, вообще не свойственный современным *Cardiidae* (в Паратетисе таксо-

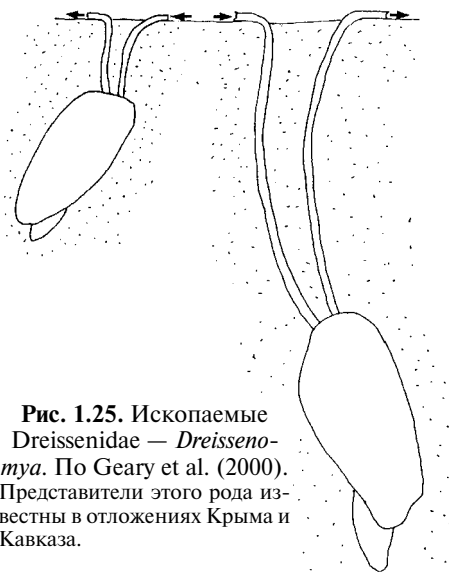


Рис. 1.25. Ископаемые Dreissenidae — *Dreissenomya*. По Geary et al. (2000). Представители этого рода известны в отложениях Крыма и Кавказа.



Рис. 1.26. Аральское море в 2000 г., видна береговая линия середины прошлого века. По Аладину и др., 2004).

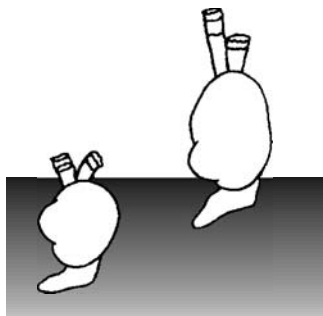


Рис. 1.27. Разные экотипы *Cerastoderma* Аральского моря. По С.И. Андреевой (2001).

ны *Cardiidae* с таким типом питания возникали неоднократно). Освоение новой адаптивной зоны сопровождалось «рядом ароморфных преобразований... из наиболее существенных изменений морфологии раковины следует отметить новые варианты конфигурации створок с удлинением заднего края раковины и сильным смещением вперёд макушек, уплощение раковины, резкое уменьшение числа рёбер, изменение строения лигамента и замка. В начале 1990-х гг. сформировалось несколько групп, изменчивость между некоторыми из них превышает межвидовую изменчивость современных и ископаемых *Cerastoderma*, а по отдельным морфологическим признакам (замок, лигамент) выходит за пределы рода и даже семейства» (Андреев, Андреева, 2001: 42) (Рис. 1.27). Материн-

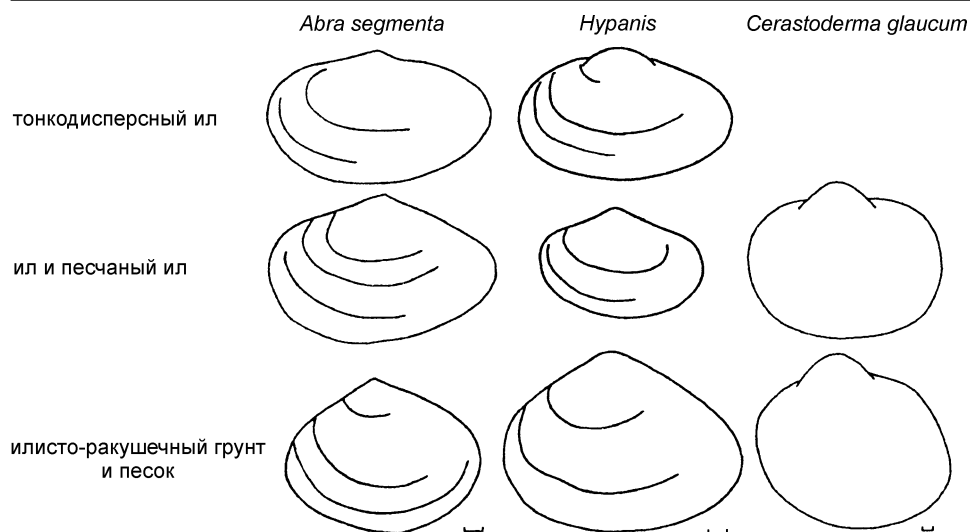


Рис. 1.28. Жизненные формы инфантных двустворчатых моллюсков Арала. По С.И. Андреевой (2001).

ская форма также сохранилась. В другой из переживших перестройку групп *Bivalvia* — *Abra* — из одного материнского вида *A. segmenta* (= *Syndosmia segmentum*), также недавнего вселенца из Средиземного моря, образовалось три формы. Эти формы паразитально соответствуют видам *Hypanis*, вымершим в Арале в результате перестройки (Рис. 1.28). В обоих случаях (с *Cerastoderma* и с *Abra*) новые формы устойчиво сосуществовали, что позволяет говорить об их таксономической самостоятельности. Таким образом, не более, чем за 10–15 поколений образовалось несколько видов моллюсков, с разным типом питания и столь сильно различающихся морфологически, что их (в случае с *Cerastoderma*) можно отнести, как минимум, к разным родам, а через пару десятков лет, при сохранении той же скорости эволюции, возможно, привело бы и к разным семействам. Ни о каком аллопатрическом видообразовании не может идти и речи: все возникшие за это десятилетие виды симпатричны. Нет оснований предполагать наличие каких-либо прекопуляционных механизмов изоляции: все они имеют наружное оплодотворение и пелагическую личинку.

К сожалению дальнейшее формирование экосистемы Аральского моря проследить не удастся: из-за всё возрастающей солёности ныне оно превратилось в гипергалинный почти безжизненный водоём, все описанные выше виды уже вымерли. Время их существования составило, таким образом, лишь немногим более 10 лет.

Абиссальная фауна Средиземного моря

Средиземное море (площадь — 2510 млн. км², объём — 3771 млн. км³) соединено с Атлантическим океаном узким Гибралтарским проливом глубиной 350 м и разделено на две части Сицилийским проливом глубиной 400 м. Максимальная глубина восточной части — 5093 м, западной — 3730 м. В настоящее время менее плотная атлантическая вода поступает в Средиземное море по поверхности, тогда как глубины заняты более плотной и солёной водой местного происхождения. Она изливается в придонных слоях через Гибралтарский пролив в Атлантику. Температура воды в самых глубоких частях Средиземного моря гораздо выше, чем где бы то ни было в Мировом океане на таких глубинах — более 13°C (в Красном море температура на глубинах также высока, но там нет макрозообентоса, а лишь бескислородный рассол). В результате климатических колебаний, начиная с конца миоцена, в Средиземном море периодически устанавливалась вертикальная стратификация, приводящая к появ-

лению сероводорода на больших глубинах моря, по типу современного Чёрного моря. Последний такой период был между 25000–23000 и 9000–6800 лет назад. В это время в восточной части моря образовался слой сапропеля толщиной 2,5–70 см (Buckley, Johnson, 1988). Во время указанных периодов глубоководная биота, по-видимому, полностью вымирала. Тем не менее, в глубоководной части Средиземного моря известно 20–30 эндемичных видов, принадлежащих частично к родам, обитающим и на малых глубинах, а частично — к глубоководным родам (Пастернак, 1982; Bianchi, Morgi, 2000). Формирование эндемичной глубоководной фауны, пускай и немногочисленной, показывает, что даже на больших глубинах скорость видообразования может быть весьма высокой.

Крупные озёра

Многим крупным и даже не очень крупным озёрам свойственен эндемизм. Байкал — классический в отечественной биогеографической литературе пример региона с высоким эндемизмом. История Байкала рассмотрена в Главе 4. Широко распространено мнение, связывающее высокий эндемизм байкальской биоты её древностью.

«Предполагается, что причиной несмешиваемости фаун Байкала и окружающих водоёмов служит особое строение байкальской воды, содержащей примесь изотопических молекул, увеличивающих её плотность» (Бирштейн, 1946: 244).

«Байкальская флора и фауна не смешивается с общесибирской не по причине своей древности, а по причине своей специфичности, выработанной в процессе видообразования в самом Байкале» (Абросов, 1987: 10).

Одни объясняют отличия байкальской фауны, её обособленность происхождением от фауны мезозойских морских бассейнов Азии. Другие находят, что обособленность фауны Байкала от окружающей связана с вымиранием последней, т. е. считают байкальскую фауну реликтовой. Общим для этих двух точек зрения является то, что их сторонники убеждены, что фауна Байкала богата эндемиками потому, что она остается реликтом какой-то ещё более богатой фауны, а сам Байкал рассматривают как рефугиум. Поэтому их можно объединить в одну гипотезу реликтов.

Данная гипотеза в действительности объясняет отнюдь не все факты; остаётся неясным:

- почему существующие отличия Байкала и окружающих водоёмов столь резки, т. е. почему реликты сохранились почти исключительно в Байкале (а также водоёмах с условиями, сходными с байкальскими, в которые они могли попасть из Байкала)?

Для объяснения этого выдвигали даже такие фантастические теории, как специфический изотопный состав байкальской воды (Верещагин, 1940б; Бирштейн, 1946; Берг, 1955).

- почему высокий эндемизм обеспечен на основе очень небольшого числа предковых форм (Табл. 1.4)?

Если рассматривать проблему шире, не замыкаясь на Байкале, при анализе сходных биот, оказывается, что обе данные особенности свойственны и другим крупным озёрам с высоким эндемизмом, но совершенно другой историей. В отношении этих озёр также выдвигали теории о происхождении их биоты из морской (примеры см.: Старобогатов, 1970). Объяснить озёрный эндемизм морским происхождением пытались даже для Иссык-Куля, расположенного на высоте 1608 м над уровнем моря! Одни из таких озёр с высоким эндемизмом, как и Байкал, представляют собой трещины в коре, а другие имеют большую площадь, но сравнительно мелководны (табл. 1.5, Рис. 1.29). В качестве примера можно привести озеро Ньяса (Малави). Это озеро возникло примерно 500 тыс. лет назад (современный глубоководный режим установился там гораздо позднее — примерно 50 тыс. лет назад). Из примерно 250 видов обитающих тут рыб более 90% — эндемы: около 100 эндемичных видов широко распространённого рода цихлид *Haplochromis*, 70 других видов цихлид, принадлежа-

щих к 20 эндемичным родам (Banarescu, 1995) (Рис. 1. 30) и несколько эндемичных видов рыб других семейств. По другим данным в нём обитает более 200 видов цихлид, из которых — эндемичны 180 (Махлин, 1983) или 178 видов, из которых 174 — эндемы (Дарлингтон, 1966). Эндемичные цихлиды образовались из двух исходных видов (Roberts, 1975). Впадина озера Танганьика в три раза старше (1,5–2 млн. лет), но в последние 50–60 тыс. лет уровень озера неоднократно снижался на сотни метров (до 600 м). Специфичность ихтиофауны озера примерно та же на видовом уровне и выше на родовом: из общего

числа примерно 200 видов (примерно 40 родов) 95% — эндемы. Несомненно, что условия и имеющие ресурсы в этих огромных озёрах существенно отличны от таковых в окружающих мелких водоёмах и реках. Поэтому в данных озёрах не могли функционировать экосистемы окружающих водоёмов. В полном соответствии с теорией структурализма при образовании значительной территории, не могущей быть населённой ни одной из существующих экосистем, в них сформировались самостоятельные экосистемы, о чём и свидетельствует образование эндемичных для них видов. Принять участие в формировании новых биот в силу разных причин смогли немногие виды, именно поэтому многочисленные эндемичные виды образовались из немногих исходных, как, например, в Байкале (табл. 1.4). Новые виды образовывались

Табл. 1.4. Число предполагаемых исходных видов и число развившихся из них таксонов в фауне Байкала. По Кожову (1962), Семерному (2004), Камалтинову (2002); Strong et al. (2008).

таксон	число исходных видов	эндемичных видов	эндемичных родов	эндемичных семейств (подсемейств)
губки	1–2	6	3	1
турбеллярии	3–4	до 40	?	–
олигохеты	?	164	11	–
остракоды	1–2	19	–	–
изоподы (<i>Asellus</i>)	2	5	–	–
Gammaridae	4–5	363	72	7
ручейники	2–3	10–12	2	–
гастроподы	5–6	114	6	3
рыбы	2–3	23	7	3

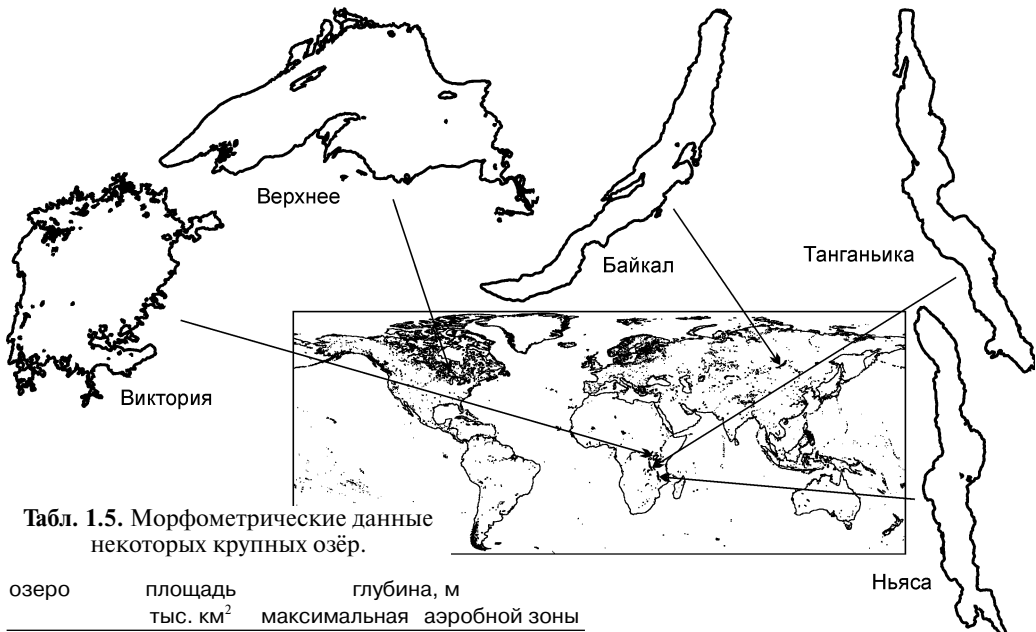


Табл. 1.5. Морфометрические данные некоторых крупных озёр.

озеро	площадь тыс. км ²	глубина, м	
		максимальная	аэробной зоны
Верхнее	82,4	393	393
Виктория	68	80	80
Танганьика	34	1470	70–240
Байкал	31,5	1620	1620
Ньяса	30,8	706	35–50

Рис. 1.29. Некоторые крупные озёра в одном масштабе.

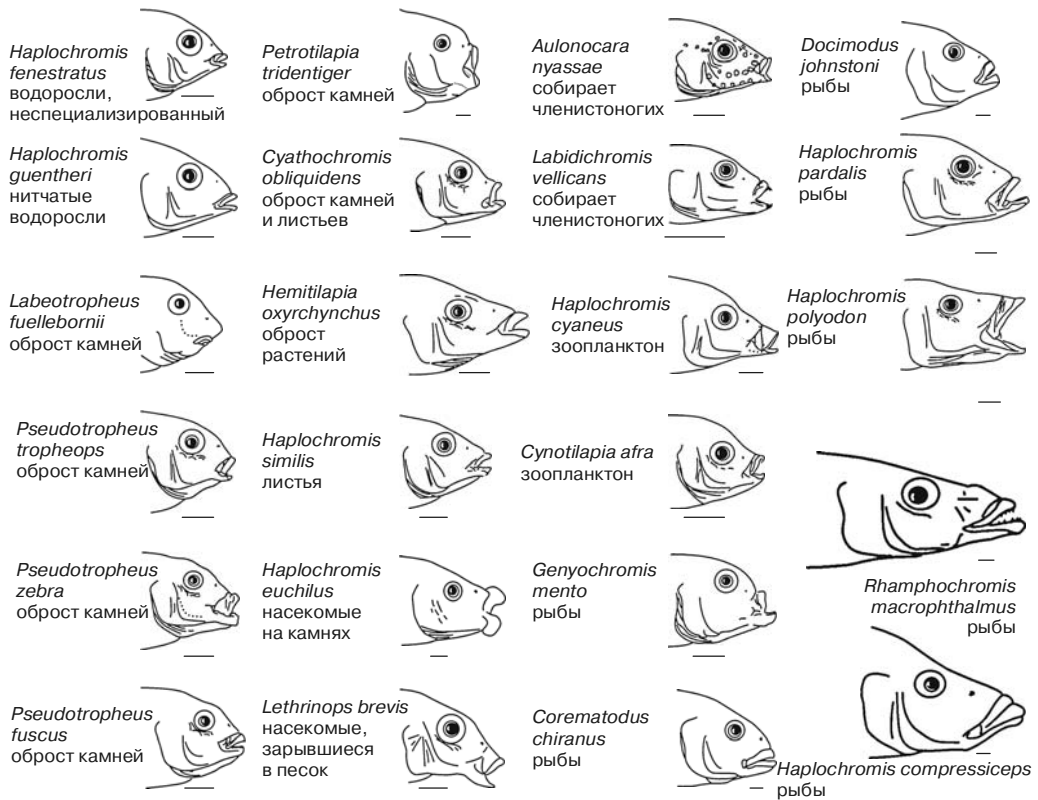


Рис. 1.30. Цихлиды оз. Ньяса. Все шкалы — 1 см. По Fryer, Iles (1972). Указан объект питания.

для потребления специфических для данного озера ресурсов, в различных озёрах эти ресурсы неодинаковые, различны и донорские биоты, поэтому в каждом озере в одних группах наблюдается высокое разнообразие, тогда как другие или малоразнообразны, или вовсе отсутствуют. Группы, дающие вспышки видообразования в разных озёрах системах, различны. Так, в частности для тропических африканских озёр характерен высокий эндемизм рыб и наяд (группа двустворчатых моллюсков, куда входят беззубки и перловицы), тогда как фауна бокоплавов и изопод (таксонов разнообразие которых в тропиках гораздо ниже, чем в умеренных широтах) крайне бедна; в Байкале же, расположенном в умеренных широтах, исключительно велико разнообразие бокоплавов и изопод, эндемичных рыб немного, а эндемичных наяд в нём вообще нет.

Скорость образования видов (эндемиков) при формировании новой экосистемы поистине сказочно велика, что находится в резком противоречии с общепринятыми представлениями о скоростях видообразования и вообще об эволюции как плавном и неторопливом процессе. Так, согласно современным данным, оз. Виктория полностью высохло в позднем плейстоцене, примерно 12 тысяч лет назад (Johnson et al., 1996). Очевидно, что как минимум большая часть видов биоты существовавшего до того озера вымерла. Тем не менее, современная биота озера насчитывает много эндемиков. Так, фауна цихлид составляет по разным оценкам: 160–170 видов цихлид, из них лишь три — неэндемичные (Махлин, 1983); около 200 видов, из которых 169 — эндемичные (Banarescu, 1995); более 300 эндемичных видов (Brown, Lomolino, 1998). По-видимому, для образования большей части эндемичных видов оказалось достаточно этих

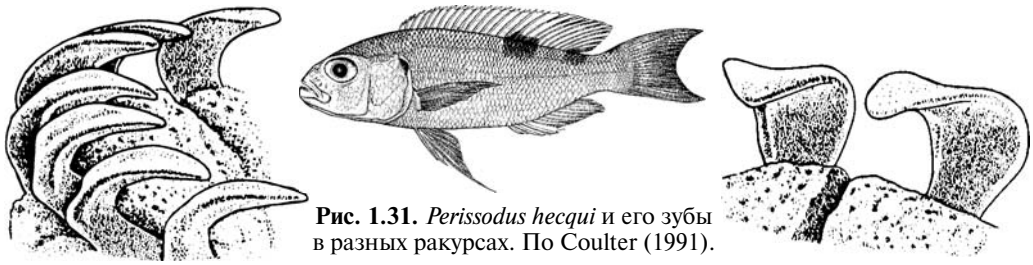


Рис. 1.31. *Perissodus hecqui* и его зубы в разных ракушках. По Coulter (1991).

12 тысяч лет. Вероятно также, что видообразование происходило симпатрически без какой-либо изоляции.

Озеро Ланао (Lanao) на Филиппинах почти в 200 раз меньше озера Виктория (375 км²) и имеет примерно тот же возраст (10 тыс. лет). Негге в 1924 и 1932 гг. описал 13 эндемичных видов (но не цихлид, практически отсутствующих в Азии, а разнообразных здесь карповых *Surgrinidae*), относящихся к одному широко распространённому и четырём эндемичным родам, три из которых монотипичны, а один включает два вида. Данные виды несомненно произошли от одного современного вида *Puntius binotatus* (= *Barbus binotatus*), широко распространённого на Филиппинах. При этом у *Mandibularca* и *Spratlicypris* строение нижней челюсти выходит за пределы вариабельности во всем семействе карповых (275 родов и более 1700 видов). Их валидность одними была признана (Myers, 1960), другими — нет (Banarescu, 1992). Основной аргумент Р. Banarescu, в принципе отрицающего возможность симпатрического видообразования, звучит так: «evidently not consistent with principles of the strictly phyletical (hennigian) classification» (в вольном переводе: «этого не может быть потому что этого не может быть никогда»). Также он указывает, что три из пяти видов эндемичных родов были описаны по одному экземпляру, а голотипы утрачены во время войны. В дальнейшем, несмотря на интенсивные попытки, не удалось их поймать, правда, озеро с тех пор подверглось сильному антропогенному воздействию, и они могли вымереть (Leveque et al., 2008). В то же время Р. Banarescu признаёт, что краб *Archipelohelphusa wolterecki* действительно эндемичен для Ланао. Относительно малакофауны озера Я.И. Старобогатов отмечает, что «почти все виды, отмеченные здесь, эндемичны для озера» (1970: 210).

У обитающих в Танганьике цихлид строение зубов также выходит за пределы вариабельности, но даже не семейства, а всего класса: у видов эндемичного *Perissodus* зубы двувёршинные или листовидные (Рис. 1.31), приспособленные для скусывания чешуи рыб — основной пищи взрослых рыб этого рода.

Таким образом, одновременно с образованием крупных озёр (или других больших по размеру водоёмов), ресурсы в которых резко отличаются от ресурсов в окружающих водоёмах, в них формируются экосистемы из имеющихся в данной местности. В результате некоторые таксоны преобразуются в эндемиков. К аналогичным выводам пришёл и Я.И. Старобогатов (1970), анализируя пути формирования фауны моллюсков озера Танганьика. Время, необходимое для формирования новой экосистемы озера, в геологическом масштабе может быть ничтожно малым, небольшим даже по человеческим меркам. Из этого, в частности, следует, что эндемичная фауна Байкала — автохтонная, и образовалась она в самом Байкале, а большой возраст её видов, возможно, сильно преувеличен.

Рыбы

Известны многочисленные примеры быстрого образования рас рыб в крупных водоёмах для освоения новых ресурсов (отсутствовавших ранее или потреблявшихся другими, специализированными ранее видами). В наиболее распространённом случае из планктофага или эврифага образуется две морфы: крупная хищная и мелкая, обычно более тёмно окрашенная, питающаяся планктоном.

Балтийское море. Салака *Clupea harengus membrans* существует в двух формах: типичной и гигантской (гигантские стремлинги). Типичная салака питается преимущественно мелким зоопланктоном, реже зообентосом и в возрасте 5–6 лет достигает длины 16–20 см. Стремлинги питаются преимущественно рыбой (в том числе и салакой). Длина стремлингов в 1,5–2 раза превышает длину типичной салаки того же возраста (Световидов, 1952). Время вселения салаки в Балтийское море — примерно 4000 лет назад (после осолонения Анцилового моря-озера).

Дополнительные примеры можно найти у Б.М. Медникова (1963, 2005), Ю.С. Решетникова (1980), В.Н. Абросова (1987), М. Barluenga et al. (2006).

Островной эндемизм

У тихоокеанских берегов Южной Америки расположены острова Галапагосские и Хуан Фернандес. Источником биоты для обеих групп островов является Южная Америка, откуда виды приносит Перуанское течение. В наземной флоре Галапагосских островов много эндемичных видов, но большинство из них весьма близки к произрастающим на материке, число же эндемичных родов очень невелико. Архипелаг Хуан Фернандес (32°–33° S 78°–81° W) образован тремя островами общей площадью 143 км². Он широко известен благодаря трилогии Даниэля Дефо о Робинзоне Крузо (Robinson Crusoe). Естественная флора сосудистых растений архипелага включает 203 вида, 110 родов и 55 семейств, из них 132 вида, 12 родов и 2 семейства (Lactoridaceae и Thyrsopteridaceae) эндемичны (Moreira-Munoz, 2011). T.F. Stuessy с соавторами (1990), анализируя флору сосудистых растений этих островов, обнаружил, что адаптивная радиация произошла лишь в 1/4 случаев успешного вхождения вида-иммигранта в экосистему островов, в большинстве случаев вид-иммигрант просто преобразовался в новый (Рис. 1.32).

Около 50% из примерно 1000 аборигенных видов цветковых на Гавайях произошло от менее чем 12% из 272 колонистов. Большинство остальных колонистов дало в аборигенной флоре по одному виду (Табл. 1.6).

Немного учебников по биогеографии не упоминают дивергенцию лемуру острова Мадагаскар в отсутствие их конкурентов — обезьян. Многие другие группы, гораздо более широко распространённые, дают вспышку видообразования на Мадагаскаре, вероятно, по той же причине. Например, отряд пальм *Principes* включает более 200 родов (более 3000 видов) и казалось бы разнообразен и широко распространён в тропиках. В действительности же в Африке растёт только несколько видов из трёх родов. В то же время на Мадагаскаре обитает более 100 видов из 18 родов (Moore, 1972). Сходным образом в большом тропическо-субтропическом семействе бамбуков *Bambusaceae* известно свыше 500 видов из 50 родов, 90% обитает в Азии и Америке, в Африке известно 14 видов 6 родов, а на Мадагаскаре — 30 видов 9 родов (Good, 1974).

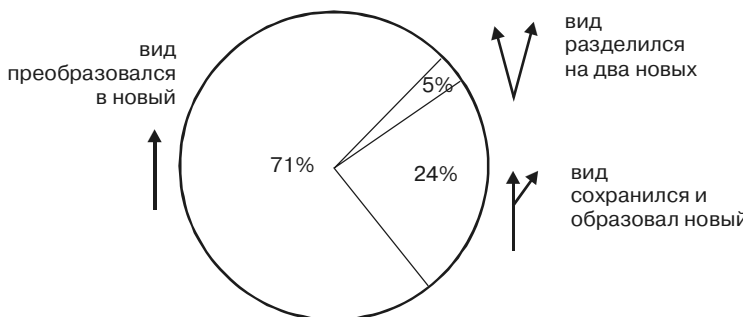


Рис. 1.32. Доля видов, образовавшихся разными способами, среди сосудистых наземных растений на о-вах Хуан Фернандес. По Whittaker (1998).

Табл. 1.6. Число предполагаемых исходных видов и число развившихся из них таксонов на Гавайях. По Shohmer, Gustafson (1993).

таксон	число исходных видов	число аборигенных видов	% эндемичных видов
<i>Pteridiophytes</i>	114	145	70
мхи	225	233	46
покрытосеменные	272	ок. 1000	91
наземные моллюски	24–34	ок. 1000	30–45
насекомые	230–255	5000	99
птицы	ок. 25	ок. 135	81

Другие примеры

Briggs (2006) указывает, что в различных филогенетических линиях морской биоты Индо-Малайского архипелага высокое видовое разнообразие обычно связано с низким морфологическим различием видов. Он объясняет это недавним симпатрическим образованием этих видов.

Выводы

Приведённые выше примеры показывают, что для образования очага эндемизма вовсе не обязательны ни физические преграды, ни продолжительное время: он возникает тогда, когда возникают новые экосистемы на новых площадях, которые не могли быть населены другими экосистемами. Причины этой невозможности самые разные: как непосредственная изоляция новой территории (острова), так и возникновение иных условий, далеко выходящих за те пределы, в которых исходные экосистемы могут нормально функционировать (вершины африканских гор, крупные озёра, Паратетис, Арал, капская флора). Во всех рассмотренных случаях на некоей площади появляются неиспользуемые ресурсы (часто неправильно называемые пустыми нишами). Для использования таких ресурсов и образуются эндемичные для данной площади виды (симпатрично или аллопатрично). Это именно тот процесс, который M.L. Rosenzweig (1978, 1995) назвал «competitive speciation».

«Populations existing in centres of origin add to the general diversity through the production of species that are dominant in terms of their ability to spread over large parts of the world. It is proposed that such species are usually formed by sympatric speciation, a process that can be c. 20 times faster than species formation by allopatry» (Briggs, 2006: 1).

T.F. Stuessy и др. (1990) предложили процесс симпатрического видообразования назвать «cladogenesis» в том случае, когда исходный вид, дав пару (или более) симпатричных видов, вымер, и «anacladogenesis», если исходный вид сохранился вместе с производным(и) от него; преобразование исходного вида в новом для него месте в другой (без изменения числа видов) они назвали «anagenesis». Cladogenesis и anacladogenesis Е.Ф. Гурьянова называла «букетным видообразованием», в англоязычной литературе используют термин species flock. Один из первых описанных случаев букетного

видообразования — галапогосские вьюрки, описанные Дарвином. Симпатрическое (или парapatрическое) видообразование является образованием в результате дарвиновской эволюции, тогда как аллопатрическое видообразование является артефактом стохастических генетических процессов в изолированных популяциях.

Имеющиеся данные позволяют сформулировать гипотезу о том, что доля эндемиков тем выше, чем больше затруднения виды испытывают в проникновении в ареал формирующейся экосистемы. Затруднения эти вовсе не обязательно — физико-географические преграды. Значительные отличия условий в ареале новой экосистемы от условий в ареале экосистемы-донора столь же затрудняют проникновение видов в ареал формирующейся экосистемы. Центры видообразования, в том числе и

дающие новые эволюционные линии — частный случай такой ситуации: новые таксоны здесь образуются из-за отсутствия уже имеющихся таксонов, способных использовать новые ресурсы.

В процессе формирования новых экосистем в условиях малого начального таксономического разнообразия многие таксоны получают возможность освоить ресурсы, обычно им недоступные. При этом часто возникают таксоны, имитирующие таксоны, обычно потребляющие эти ресурсы (параллелизм в развитии), примеры которых имеются во всех учебниках по эволюции. Сходство таких таксонов тем больше, чем на более сходной генетической основе они возникают. Сама возможность имитации обусловлена сходством генотипов. Когда такой возможности нет, сходные функции в экосистеме выполняют совсем неродственные таксоны. Например, в Новой Зеландии сформировалась разнообразная фауна гигантских нелетающих кузнечиков (*weta*) — специализированных распространителей семян растений с сочными плодами (эту нишу обычно занимают млекопитающие, отсутствующие в Новой Зеландии). Кузнечики охотно поедают различные плоды, и часть семян при этом проходит через пищеварительный тракт неповреждёнными, их всхожесть даже немного улучшается (Duthie et al., 2006). В отдельных случаях для потребления новых для таксона ресурсов возникают весьма отклоняющиеся морфологически формы («запредельная специализация»). Некоторые примеры запредельной специализации приведены выше, дополнительные примеры можно найти у С.С. Шварца (1980).

Исследуя неравномерность эволюции в палеонтологической летописи, надо объяснить не только и даже не столько причины быстрой эволюции в отдельные периоды, сколько причину того, что обычно скорость эволюции гораздо меньше той, которая возможна. Поскольку большой разброс в скоростях видообразования характерен для самых различных таксономических групп, его невозможно объяснить неодинаковыми филогенетическими возможностями разных таксонов. Причину столь сильно отличающихся скоростей эволюции следует искать вне эволюционирующего объекта, в его окружении. Наиболее правдоподобным кажется объяснение, что скорость эволюции регулирует биотическое окружение, т. е. экосистема. Вид, входящий в экосистему, потребляет в ней некоторые ресурсы (занимает в ней определённую нишу) и, следовательно, находится под действием стабилизирующего отбора. Стабильность свойств вида, в свою очередь, повышает стабильность сообщества, в которое он входит — т. е. процесс имеет положительную обратную связь. Примеры же быстрой эволюции относятся к случаям ослабления или отсутствия такой регуляции, во всех разобранных случаях это происходило при формировании новых экосистем. По-видимому, в таких условиях скорость эволюции приближается к максимальному возможному. В.А. Красилов (1969, 1986) предложил назвать биотически регулирующую эволюцию **когерентной** (согласованной), а проходящую вне влияния окружающих экосистем — **некогерентной**.

Известно, что в истории Земли одни группы сменяют другие: двустворчатые моллюски сменили брахиопод, рептилии сменили земноводных, млекопитающие и птицы — динозавров. Часто подобные смены интерпретируют как конкурентное вытеснение одной группы другой. Однако детальный анализ показывает, что в большинстве случаев происходит не вытеснение одной группы другой, а сначала одна группа вымирает, освобождая место (т. е. ресурсы) другой, которая только после этого даёт вспышку таксонообразования. По-видимому, в результате вымирания некоторых таксонов снижается общая эффективность использования доступных ресурсов экосистемой, т. е. в ней появляются неиспользуемые ресурсы. Эволюция сохранившихся таксонов и происходит для их более эффективного использования (Рис. 1.33). При этом согласно данным палеонтологии после периодов вымирания, как минимум, восстанавливалось прежнее разнообразие, часто оно оказывалось значительно выше. Ускорение эволюции на ранних этапах истории таксона демонстрирует факт приблизительного совпадения возраста рода и многих его видов (Шварц, 1980). Почти на всех филогенетических схемах, построенных на основе богатого палеонтологического

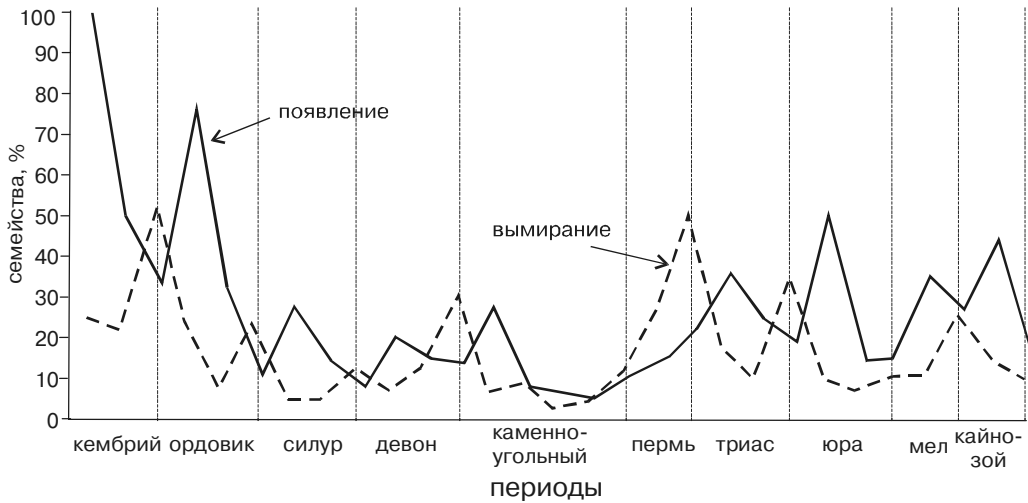


Рис. 1.33. Вымирание и появление новых семейств у животных. По Newell (1967) из Грант (1980).

ческого материала, от основания отходит много коротких ветвей. Виды и роды в это время могут различаться по признакам, позже характеризующим семейства и отряды (Мамкаев, 1968). Данный период сменяет другой, когда происходит гораздо более медленная эволюция немногих таксонов. Практически все ныне существующие типы животных возникли в кембрии и ранее. Тогда же возникло большое количество таксонов неясного положения, многие из которых, существуя они сегодня, рассматривали бы в качестве самостоятельных типов.

Сукцессионная система

Сукцессионная система — что это такое?

Итак, многочисленные примеры показывают, что в некоторых случаях быстро (иногда практически мгновенно) образуются эндемичные виды и экосистемы. Поскольку образование новых видов может происходить весьма быстро, кажется вероятным, что формирование специфических взаимодействий между видами может происходить по крайней мере столь же стремительно, а, вероятно, и ещё быстрее. Закономерности этого процесса, т. е. эволюция, возникновение и развитие экосистем, и составляют основное содержание концепции структурализма. Парадигма структурализма сравнительно малоизвестна. Её изложения нет ни в одном учебнике или монографии как в отечественных (если не считать фрагменты положений, встречающиеся в трудах континуалистов), так и, насколько мне известно, в иностранных. В то же время, по моему мнению, она адекватнее описывает структуру биосферы. Поэтому ниже, параллельно с обсуждением общих вопросов экологии, дано изложение этой парадигмы. Желющие более углублённо ознакомиться с теорией структурализма могут обратиться к сборникам трудов, изданных издательством КМК (Разумовский, 1999, 2012; Жерихин, 2003).

Размеры экосистем, возникающих в представленных выше примерах, гораздо больше размеров отдельных биоценозов и сообществ. Фактически многие из таких экосистем образованы целым комплексом сообществ. Поэтому для таких крупномасштабных экосистем F. Clements предложил термин **биом**. Однако за последнее время смысл термина «биом», особенно в русскоязычной литературе, становился всё более расплывчатым. При этом «биомы» выделяют по признакам, которые автор

считает существенными и у разных авторов эти признаки не совпадают. Не удивительно, что в результате у разных авторов не только смысл отдельных биомов, но и их число могут сильно различаться. В то же время о сукцессионных изменениях даже не упоминают. Поэтому С.М. Разумовским был предложен новый термин для того же явления — **ценогическая**, или **сукцессионная система** (Разумовский, 1969; Киселева, Разумовский Расницын, 1969; Киселева, Разумовский, 1971; и др.), в дальнейшем — СС, или ЦС*.

Новая ЦС формируется, когда возникает пространство:

— На котором не может эффективно функционировать ни одна из ЦС, могущих туда попасть.

— Достаточно большое для существования ЦС и с предсказуемыми условиями.

— Существующее на протяжении времени, достаточного для формирования ЦС.

Данные условия могут показаться неконкретными и слишком строгими, а соответствующие им площади — редко встречающимися в природе. В действительности это не так: подобные площади возникают постоянно и всегда мы наблюдаем возникновение ЦС и обычно сопровождающий их очаг эндемизма (видов, ареалы которых ограничены только данным районом). Очевидно, что примерами подобных площадей являются:

— некоторые крупные и не очень крупные озёра (Байкал, Ньяса и т. п.), а также острова;

— достаточно крупные горы или горные системы посреди равнин;

— ультраабиссальные желоба посреди абиссальных равнин;

— изолированные глубоководные котловины (Северный Ледовитый океан, Японское и Средиземное моря);

Сложнее заметить, что этим условиям полностью удовлетворяют:

— высокие широты, после произошедшего в олигоцене — миоцене увеличения температурного градиента между экватором и полюсом (относится в равной степени к территориям и акваториям): в конце палеоцена поверхностная температура воды в Антарктике достигала 18°C.

— приэкваториальные районы, после произошедшего в то же время повышения температуры выше экологической амплитуды существовавших в этих местах ранее субтропических СС.

— вертикальные зоны на суше и, особенно, в океане.

Ни в одном из приведённых выше примеров (а число их можно значительно увеличить) не возникла преграда. Ареал формирования новой ЦС всегда оставался связанным с ареалом материнских ЦС. В последних трёх случаях формирующиеся ЦС имели общие границы с ЦС-донорами на протяжении тысяч километров! Поэтому Рис. 1.16 не то чтобы не верен, но подчёркивает второстепенную, совершенно не обязательную причину видообразования — фрагментацию ранее единой биоты. При этом действительно важная причина, имеющая гораздо большее значение и распространение, — возникновение на обширных площадях условий, выходящих за пределы, в которых существующие ЦС способны нормально функционировать, — на нём никак не отражена. По-видимому, более правильной следует считать совершенно другие схемы возникновения биот и видов, изображённые на Рис. 1.34 и Рис. 1.35.

* Термины СС и ЦС близки, и во многих случаях — синонимы. Нюансы отличий этих терминов будут обсуждены позже.

А.Н. Миронов (Миронов, 1990, 1999, 2004) предложил близкий термин — **биотический комплекс**, под которым он понимает крупномасштабную экосистему, занимающую ареал биогеографического региона, выделяемого исключительно ареографическими методами (методы биотических разрезов и типизации ареалов — см. Главу 2). В состав биотического комплекса входит всё население биогеографического региона, независимо от роли, которую отдельные виды играют в этой экосистеме.

Наличие трудно преодолимых преград, обуславливающих границы между ЦС, которые обычно считают непременным условием существования биогеографических границ, в действительности — редчайшее исключение, по крайней мере в наземных и донных ЦС. Такие преграды обычны в пелагиали, но ситуация здесь принципиально иная (подробнее см. Главу 6). Пресноводные же ЦС обычно фрагментированы и фактически аналогичны изолированным островам. Но и здесь непреодолимые преграды полностью отсутствуют при формировании ЦС крупных озёр (подробнее см. Главу 4). Поэтому широко распространённое мнение, что эндемизм невозможен без изоляции неверно. Оно основано на некритической экстраполяции данных по островным ЦС на гораздо более распространённую ситуацию непрерывного распространения. Начало этим экстраполяциям было положено Эрнстом Майром, Ph.D. диссертация которого посвящена птицам островов Полинезии

При образовании ЦС вид должен встроиться в формирующиеся сообщества, а не приспособиться к некоей абстрактной неизменной внешней среде. Биологические свойства большинства видов (потенциальная ниша) позволяют им использовать в различных ассоциациях разные ресурсы. Если старые виды не способны эффективно использовать имеющиеся на территории данной ЦС ресурсы, образуются новые виды.

Итак, ЦС возникают на достаточно однородных площадях, где условия выходят за пределы экологических амплитуд ЦС, которые могут на эту площадь попасть. Существование какого-либо барьера при этом вовсе не обязательно, вероятно, его обычно и нет — ареал формирующейся ЦС остаётся широко сообщаемым с ареалами старых ЦС. Но, поскольку условия в ареале формирующейся ЦС существенно

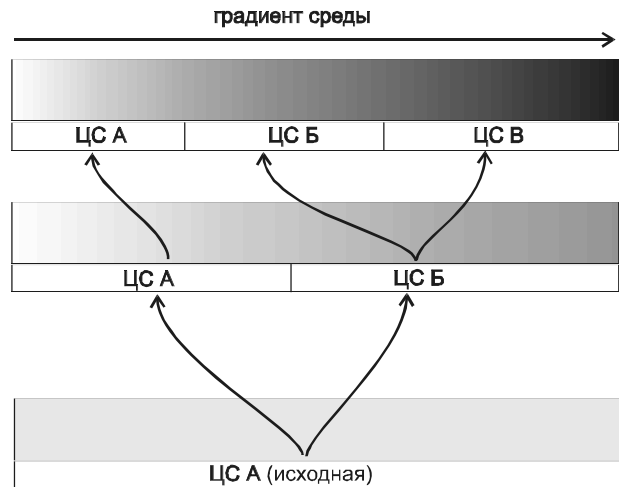


Рис. 1.34. Возникновение СС и биот с позиции структурализма.

Обратите внимание на то, что СС формируются на отрезках плавного градиента. В отличие от рис. 1.15, на схеме полностью отсутствуют какие-либо преграды между формирующимися сс. Нет даже областей увеличенных градиентов. Границы между СС тем не менее резкие. Дополнительные пояснения в тексте.

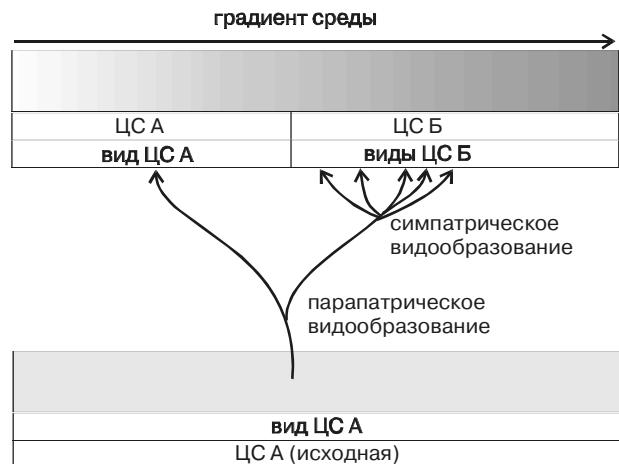


Рис. 1.35. Видообразование с позиции структурализма. Обратите внимание на то, что виды возникают сначала парапатрически на отрезках плавного градиента при возникновении двух биот. При формировании новой биоты происходит вспышка симпатрического видообразования. Дополнительные пояснения в тексте.

отличаются от условий в ареалах старых, между их ареалами существует градиент условий. Граница между ЦС устанавливается в области таких значений внешних факторов, при которых конкурентоспособность (способность занять и удерживать территорию) контактирующих ЦС равна.

Понятие ЦС позволяет достаточно чётко разграничить экологию и биогеографию. Границу между ними логично провести по уровню ЦС: объекты ранга ЦС и ниже — предмет экологии; распределение ЦС, их взаимодействие и эволюция, а также сравнение ЦС и их частей по разным показателям (т. е. изучение явлений в масштабе больше, чем ЦС) — предмет биогеографии.

Свойства конкретной ЦС не сводимы к сумме свойств видов, входящих в неё. ЦС — это другой уровень организации, и в этом смысле её можно назвать квазиорганизмом.

Биосфера поделена на сравнительно небольшое число ЦС. На суше — 174 ЦС (Разумовский, 1999), на морском дне по моим подсчётам — около 300, в открытых водах океана — около 60, что в сумме даёт около 600. Число ЦС в пресных водах из-за их сильной фрагментированности и сравнительно слабой оформленности оценить наиболее сложно. В качестве оценки можно принять число выделенных экорегионов (Abell et al., 2008) — 830. Число пресноводных ЦС, возможно, немного больше, поскольку в крупных озёрах, которые были приняты за один экорегион, ЦС несколько. Впрочем, возможно, что некоторые ЦС разделены на несколько экорегионов. Вероятное число пресноводных ЦС — 500–1000 — как минимум половина ЦС Земли, но структурно они развиты в наименьшей степени.

ЦС используют энергию, поступающую в их ареал. Низший трофический уровень существенного числа ЦС представлен гетеротрофами, потребляющими поступающее в ареал ЦС органическое вещество в форме детрита. Такие лишённые автотрофов ЦС занимают большую часть поверхности Земли — морское дно за пределами фитали и толщу воды глубже главного термоклина (1–1,5 км).

В.Д. Фёдоров и Т.Г. Гильманов (1980: 38) предлагают два критерия экосистем: отсутствие внутренних причин, ограничивающих (1) размеры и (2) время существования. Объекты, удовлетворяющие этим условиям, они считают экосистемами, не удовлетворяющие — их частями. Первое требование следует считать субъективным, а потому избыточным, вполне достаточно только второго: **экосистемами следует считать только сообщества, способные удерживать занятую ими территорию неограниченно долго**. Очевидно, что ему удовлетворяют только ЦС, и не удовлетворяют различные сообщества, обычно (в том числе и указанными авторами) рассматриваемые как экосистемы: березняки, сосняки, речушки и т. д. и т. п., поскольку время их существования ограничено скоростью прохождения сукцессий. Даже климатические ассоциации, взятые отдельно, нельзя считать экосистемами, хотя теоретически время их существования неограниченно. В реальности же рано или поздно экзогенное воздействие разрушит их, но их восстановление невозможно без прохождения сукцессий, т. е. возникновения в этом месте других сообществ. Необходимо рассматривать экосистемы не статично, а учитывая их динамику, не как фотографии, а как кино. Это как семейная жизнь: свадьба и шлепанцы — это лишь разные её временные состояния.

Возникновение ценотических (сукцессионных) систем

Рассмотрим в эволюционном масштабе времени процесс возникновения ЦС на ранее безжизненной площади. Еще раз можно вспомнить случай Арала, показывающий, что «эволюционный масштаб времени» может быть всего лишь парой десятилетий. Разберем крайний случай: виды, заселяющие обзриваемую площадь, не имеют никаких адаптаций ни друг к другу, ни к специфическим условиям новой площади. Очевидно, что при первом же взаимодействии видов выявятся их макрониши (одни — автотрофы, другие — консументы первого порядка, третьи — хищники и т. п.). В пределах макрониш одни виды станут более обильными и обычными либо случай-

но, либо из-за того, что они окажутся конкурентоспособнее, чем другие. Такие виды будут в той или иной степени формировать окружающую среду, снижая её изменчивость (хотя бы лишь фактом своего наличия). Это приведет к возникновению ассоциаций видов. При достаточно высоком разнообразии условий на рассматриваемой площади в других её частях будут иные условия, где доступные ресурсы станут более подходящими для других видов. Они будут формировать свои ассоциации. Например, одни ассоциации станут возникать на рыхлых грунтах, другие — на скалах. Одни на переувлажнённых почвах, другие — на песках или сухих известняках. Т. е. первоначально бесструктурная в биотическом отношении площадь будет становиться всё более структурированной по мере формирования ассоциаций.

В силу чисто случайных причин (большая распространённость на данной площади одних условий и меньшая — других) одни из ассоциаций окажутся распростра-

«По мере образования биоценозов с устойчивой структурой, растения более чётко распределяются по различным местообитаниям» (Толмачев, 1974: 212).

нённые других. Их влияние на окружающие ассоциации будет более сильным в силу того, что более распространены, т. е. являются предсказуемым элементом окружения. С другой стороны, более распространённые ассоциации имеют больше возможностей для более тонкой и совершенной коадаптации входящих в него видов. В результате они будут становиться всё более распространёнными и

оказывать всё более сильное влияние на остальные как всё более предсказуемый компонент среды. Процесс происходит, таким образом, с положительной обратной связью. В результате интеграция ЦС быстро растёт.

Ассоциации формирующейся ЦС, весьма вероятно, имеют несбалансированный обмен и их адаптации в первую очередь были направлены на выживание, а не на эффективность. Несбалансированность изменяет место, где находится сообщество (его биотоп): происходит накопление продуктов жизнедеятельности и/или перепотребление имевшихся изначально в данном месте ресурсов и т. д. Мидиевые банки заиляются из-за отложения фекалий и псевдофекалий. Озера мелеют из-за отложения ила и торфа. На бесплодных песках откладывается гумус. В результате ассоциация изменяет свой биотоп таким образом, что в данном месте более конкурентоспособной оказывается другая ассоциация, которая её сменяет. Эту смену ассоциаций под действием причин внутренних, появившихся в результате их функционирования, называют **экогенетической сукцессией**. Движущей силой экогенетической сукцессии, как и любой другой сукцессии, является некомпенсированность воздействия популяций друг на друга. Необходимо отметить, что такие изменённые биотопы могут существенно отличаться от имевшихся изначально на данной территории биотопов, т. е. функционирование биоты приводит к росту разнообразия условий. Это обеспечивает возможность роста биоразнообразия и тем больше, чем больше ассоциаций формируется.

Каждая ассоциация меняет свой биотоп одним единственным определённым образом (мидиевая банка заиляет грунт, а не откладывает гумус и не способствует зарастанию озера). Новому состоянию биотопа может более соответствовать другая ассоциация. Последовательность сменяющих друг друга во времени ассоциаций называют **сукцессионный ряд** (*sere*), а ассоциации, входящие в этот ряд, — **сериальные** (*serai*) ассоциации. Каждому достаточно отличному и распространённому исходному состоянию абиоты соответствует своя пионерная ассоциация и идущий от неё сукцессионный ряд. Сериальные ассоциации, подобно стадиям онтогенеза, неустойчивы во времени, поскольку являются лишь стадиями развития ЦС.

Примером сукцессионного ряда является зарастание некоторых низовых болот на территории Московского геоботанического района (Рис. 1. 36).

Ассоциации, входящие в ЦС, образуются не сразу и не одновременно. Анализ структуры изученных ЦС и их сукцессий показывает, что ранние стадии сукцессий часто образованы более древними эволюционно таксонами или же более древними

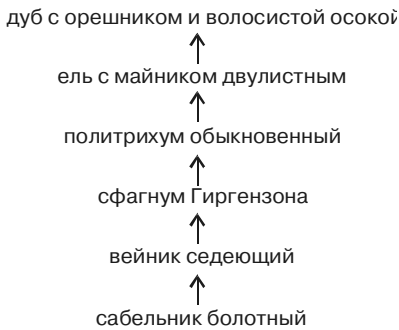


Рис. 1.36. Сукцессия зарастания низового болота в Московском ботанико-географическом районе. Ассоциации названы по доминанту. По С.М. Разумовскому (1981).

ассоциациями. Так, в гидросериях (сукцессионных рядах наземных ЦС, образованных на переувлажнённых субстратах) первые или одни из первых стадий образуют мхи. Ранние стадии восстановления современных рифов герматипных кораллов образованы водорослями — бурыми и красными известковыми. Развитие миоценовых коралловых рифов северо-восточной Атлантики, описанное в данной главе ниже, начинается с красных известковых водорослей. Палеонтологические данные показывают, что при формировании сообществ современных мелководных коралловых рифов геологически им предшествовали рифы красных известковых водорослей: хотя некоторые рода образующих их кораллов возникли в мелу, сами сообщества современных коралловых рифов возникли только в плиоцене—миоцене. Эта же закономерность

повторялась всегда при неоднократном возникновении сообществ мелководных рифов в палеозое и мезозое (подробнее см. Жирков, 2010). Возможно, мы имеем дело с неким аналогом известного принципа «онтогенез повторяет филогенез».

Сукцессионные ядры формируются только для достаточно распространённых стартовых условий абиоты. Редко встречающиеся сочетания факторов не имеют своих сукцессионных рядов, и такие местообитания осваивают ассоциации, сформировавшиеся в биотопах со сходными условиями. Если в ареале ЦС возникает достаточно обширная площадь с условиями ранее не встречавшимися или редкими, то вполне может возникнуть новый сукцессионный ряд или модифицироваться существующий. Иными словами, несмотря на существование жёсткой сукцессионной последовательности, ЦС не следует понимать как окостеневшую структуру, она способна меняться вслед за изменением условий её существования.

Выше рассмотрена идеализированная ситуация, в которой ЦС формируется из видов, не имеющих никаких адаптаций ни друг к другу, ни к специфическим условиям новой площади и в отсутствии преемственности с ЦС, существовавшей в этом месте ранее. В действительности такая ситуация невероятна. В формирующейся биоте обычно существуют виды, преадаптированные к биотопам новой площади, они выступают «ядрами конденсации» образующихся сообществ. Ещё эффективнее роль таких ядер будут выполнять группы коадаптированных видов. Весьма вероятно, что эффективность роли ядер растёт нелинейно с увеличением числа входящих в них видов. Поскольку, обычно одна ЦС образуется из другой, число таких ядер во вновь формирующихся ЦС должно быть велико.

Основное отличие формирования новой ЦС на основе уже существовавших (одной или нескольких) — наличие большого числа уже сложившихся и коадаптированных комплексов видов. Часто в состав формирующейся ЦС могут даже входить в почти неизменном виде ассоциации материнских ЦС. Эти «ядра конденсации» должны существенно ускорять формирование новых ЦС. В принципе, новая ЦС может целиком состоять из «старых» видов, но обычно часть видов специфична для неё, ей присуща та или иная степень эндемизма, впрочем, виды обычно эндемичны не отдельной ЦС, а группе близких.

В ходе сукцессии несбалансированность обмена ассоциаций уменьшается. Это связано с тем, что сменяющие друг друга в ходе сукцессии ассоциации занимают одно и то же место в пространстве, а количество поступающей на данное место энергии (света или детрита) постоянно. Всякая несбалансированность — это потери. Ассоциация, меньше теряющая энергию, оказывается в выигрыше. Также в результате сукцессии биотоп конкретной ассоциации видоизменяется таким образом, что отличия

его от других уменьшаются. В результате сукцессионные ряды, начавшиеся в разных условиях с различных пионерных ассоциаций, сливаются друг с другом, постепенно приходя к ассоциации, которая в данных абиотических условиях (климат, глубина, обеспеченность пищей, освещённость и т. д. и т. п.) практически сбалансирована. Такую ассоциацию называют **климаксной ассоциацией**, или просто **климаксом**. В климаксе воздействие каждой популяции компенсирует воздействие остальных популяций. Климаксная ассоциация находится в состоянии динамического равновесия со своим биотопом. В результате изменение биотопа если и происходит, то несущественно с точки зрения самой климаксной ассоциации. Например, климаксовый коралловый риф может сколь угодно расти в размерах, но как был климаксом, так климаксом и останется. Единственный признак климакса, по которому его можно отличить от других ассоциаций — отсутствие у него внутренних причин для изменения. Итак, ЦС — это совокупность сукцессионных рядов (серийных ассоциаций и климакса). Эта совокупность уникальна для каждой ЦС, хотя близкие ЦС могут иметь сходство.

В принципе нет ничего невероятного в том, что на территории одной сукцессионной системы сформируется сколько угодно климаксов. Весьма возможно, что при создании ЦС и начинает формироваться несколько климаксов. Несколько климаксов сосуществуют и при превращении субклимакса в климакс, и при удлинении сукцессионных рядов (см. ниже). Однако, поскольку каждый климакс и ведущие к нему сукцессионные ряды занимают определённую площадь, то между разными климаксами будет происходить конкурентная борьба за занимаемую площадь. Поэтому, для сосуществования нескольких климаксов в одной ЦС требуется или различие в требованиях к биотопу или в ходе сукцессий. Примером первого варианта могут служить климаксы в бентали на рыхлых жестких грунтах (см. Главу 5). Второго — безлесный и лесной климаксы (см. Главу 3).

При нарушении ассоциации внешними факторами возможны два варианта. Если вместе с ней нарушается и её биотоп, то сукцессия начинается с ассоциации, соответствующей новому состоянию биотопа.

Если нарушение затрагивает только ассоциацию, оставляя её биотоп нетронутым, происходит **демутационная сукцессия** — сравнительно быстрая последовательная смена нескольких недолговечных ассоциаций. Каждой достаточно продвинутой коренной ассоциации экогенетической сукцессии может соответствовать один или несколько демутационных сукцессионных рядов, состоящих из производных ассоциаций. Совокупность демутационных сукцессионных рядов и коренной ассоциации называют **демутационный комплекс**. Таким образом, экогенетическая сукцессия в действительности состоит не из последовательности ассоциаций, а последовательностей демутационных комплексов. Каждый демутационный комплекс, особенно в начале сукцессии, может состоять лишь из одной ассоциации. В качестве примера на Рис. 1.37 приведены демутационные сукцессии климакса Московского ботанико-географического района. Обратите внимание на то, что имеются две начальные стадии сукцессионных рядов. Один сукцессионный ряд начинается в том случае, если почвенный покров не поврежден (после верховых пожаров, вырубок, ветровалов и т. п.). Другой сукцессионный ряд начинается после повреждения почвенного покрова (после низовых пожаров, хищнических рубок с использованием тяжёлой техники и трелёвки бревен, в процессе которых почву часто сдирают до материнской породы). После прохождения нескольких стадий эти два сукцессионных ряда сливаются в один.

Ассоциация демутационного комплекса, «которая занимает местообитание при отсутствии нарушений, называется **коренной ассоциацией**, а остальные, служащие стадиями ее демутационных смен, — **производными ассоциациями**» (Разумовский, 1981: 12).

Коренная ассоциация одинаково хорошо возобновляется как на собственном фоне, так и на фоне одной или нескольких производных ассоциаций. Ассоциации же демутационного ряда не способны возобновляться на собственном фоне: после есте-

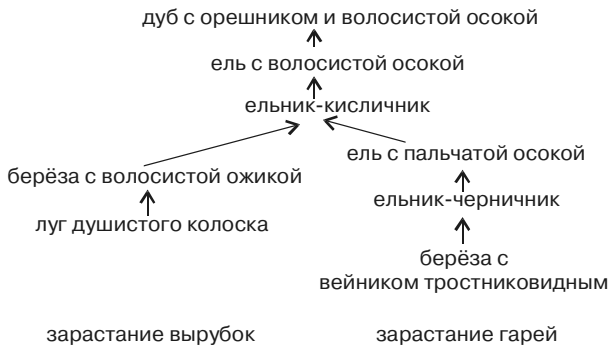


Рис. 1.37. Демутационные сукцессии климакса в Московском ботанико-географическом районе. По С.М. Разумовскому (1981).

ственного от возраста умирания их видов-эдификаторов одна ассоциация сменяет другую, а потому их существование ограничено продолжительностью жизни одного поколения видов-эдификаторов. Например, в демутационных ассоциациях с древесным ярусом отсутствует подрост соответствующих видов деревьев. Данное явление показано для всех изученных в этом отношении демутационных ассоциаций (Разумовский, 1981, 1999, 2012).

Широко известен феномен тропических лесов, в значительной степени обуславливающий их высокую мозаичность: под деревьями обычно отсутствует подрост того же вида. Для его объяснения было предложено несколько теорий, но ни одна из них не объясняет удовлетворительно все факты. Вполне вероятно, что тут имеют место демутационные сукцессии.

Ход сукцессий одновременно позволяет естественным образом разделить биоценоз и его биотоп. Под биоценозом следует понимать не только саму биоту, но и сумму всех отклоняющих воздействий, оказываемых ею на абиоту и бесследно исчезающих после устранения биоты. Например, малая скорость ветра в лесу или пониженная скорость течения в зарослях макрофитов является свойствами сообществ, а не их биотопов, поскольку обусловлены исключительно действием деревьев или макрофитов и исчезают, если убрать деревья или макрофиты.

В сообществах наземных растений сукцессии были детально рассмотрены С.М. Разумовским (1981). Он показал, что сукцессионные ряды различаются в зависимости от начальных условий, но все сукцессии приводят к климаксу, обычно одному в ЦС. Быстрее всего проходит демутационная сукцессия, но и её продолжительность не может быть меньше суммарной продолжительности жизни эдификаторов каждой стадии. Скорость прохождения сукцессий зависит как от видов, входящих в состав ассоциаций, так и от условий абиотической среды. Время существования различных ассоциаций может сильно различаться. Поскольку на суше эдификаторы всех сериальных ассоциаций, ведущих к лесному климаксу, за исключением нескольких пионерных, — деревья, то очевидно, что минимальное время даже демутационной сукцессии порядка 1000 лет. Время прохождения экогенетических сукцессий вероятно гораздо больше (тысячелетия, часто много тысячелетий), поскольку при их прохождении происходит не только смена доминантов, но и видоизменение биотопа. Как пример приведена сукцессионная система Московского геоботанического района (Рис. 1.38). В этой системе первые стадии зарастания песков (моховая и травяная) в сумме требуют полвека, а следующая стадия — сосняк с брусникой и ландышем — не менее 600 лет. Полное время прохождения сукцессии от пионерной стадии до климакса в Подмосковье составляет сотни, а в некоторых сукцессионных рядах, например, превращение озера или болота в лес, и тысячи лет. Очевидно, что время, прошедшее после разрушения человеком сообществ тундростепи (см. Главу 3), во многих случаях явно недостаточно для завершения экогенетических сукцессий. Интересующиеся детальным разбором приведённой схемы и аналогичных схем других районов могут обратиться к уже цитированным «Трудам...» С.М. Разумовского (2011).

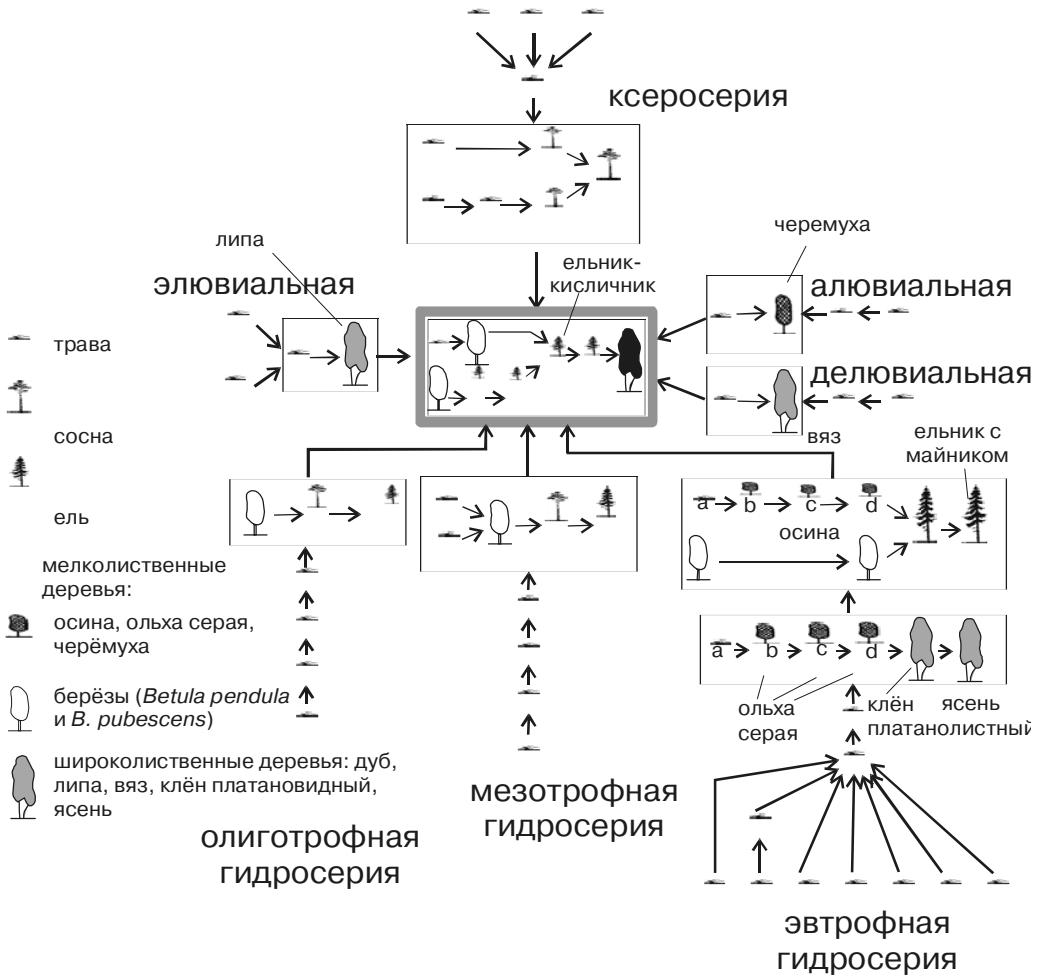


Рис. 1.38. Сукцессионная система Московского ботанико-географического района. По С.М. Разумовскому (1981).

Система имеет 7 основных экогенетических сукцессионных рядов, которые образованы 69 ассоциациями (показаны значками), 37 экогенетическими стадиями, из них 9 — демутационные комплексы (обведены рамками, в серой рамке — демутационный комплекс климакса). В случае двух демутационных рядов в одном демутационном комплексе верхний из них — вырубки, ветровалы, верховые пожары и другие воздействия, уничтожающие верхний ярус сообщества, но не затрагивающие подстилку, а нижний — с нарушением подстилки. Он часто возникает после низовых пожаров, но может быть вызван и любым другим воздействием, уничтожающим не только древостой, но и подстилку (трелевка с кронами, сбор подстилки населением, выпас в лесах, на крутых склонах и т. п.). Гидросерии — это зарастание верховых или низовых болот. Ксеросерия — зарастание песков. Аллювиальная мезосерия — зарастание речных отложений, делювиальная — отложений, смытых со склона, элювиальная — материнской породы, которая осталась вверху склона, после того, как с неё смыло почву. Эвтрофная гидросерия и демутации климакса рассмотрены также на Рис. 1.36 и Рис. 1.37. См. также Рис. 2.25 и 4.7.

Сходную картину показывает и изучение сукцессий в бентосе. Экспериментами по обрастанию пластин В.В. Ошурковым (2000) установлено, что на пластинах довольно быстро формируется ассоциация двустворчатого моллюска мидии *Mytilus edulis*. Если субстрат помещают в воду до или во время массового оседания спата (ли-

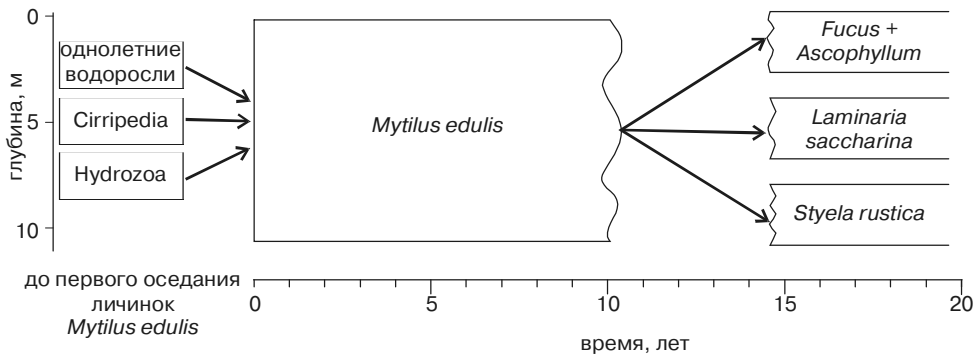


Рис. 1.39. Сукцессии эпифауны верхней сублиторали Белого моря. По данным В.В. Ошуркова (2000).

чинок мидий), на нём сразу формируется ассоциация мидий. Если позже, когда в планктоне нет личинок мидий, то образуются группировки гидроидов, усконогих раков или однолетних макрофитов (в зависимости от времени помещения субстрата, т. е. наличия в планктоне личинок соответствующих видов, и глубины), которые сменяет сообщество мидий, как только личинки мидий начинают оседать из планктона. Это именно группировки, а не ассоциации, поскольку их наличие для начала сукцессии необязательно. Исход сукцессии не зависит от того, были ли они на начальной стадии или нет. Стадия мидиевого сообщества длится много лет и заканчивается постепенным отмиранием мидий, достигших предельного возраста (в Белом море — 16 и более лет). На смену ассоциации мидий на глубинах 0–1 м приходят ассоциации фукоидов, 1–4 м — бурой водоросли *Laminaria saccharina*, через 2–3 года начинают появляться проростки *L. digitata*, но содоминантом ассоциации она становится лишь через 10–15 лет, когда большая часть её талломов достигнет размеров, сопоставимых с таковыми *L. saccharina*. Климаксовой стадией сукцессии можно считать бидоминантную ассоциацию *L. saccharina* — *L. digitata*. Трёхъярусная структура фитоценоза и характерный флористический состав сопутствующих видов формируются в течение 3–4 лет (Михайлова, 2006). Глубже 4 м климаксовой является ассоциация асцидии *Styela rustica* (Рис. 1.39).

Аналогичные данные были получены и при изучении обрастаний прикамчатских вод Тихого океана (Ошурков, 2000). Сравнение данных по обрастаниям с наблюдениями в природе позволило В.В. Ошуркову (2000) сделать вывод о принципиальном сходстве сукцессий обрастания и сукцессий эпифаунных сообществ твёрдых грунтов. Везде в высокобореальных и субарктических водах экогенетические сукцессии приводят к смене ассоциации мидий ассоциациями бурых водорослей. В свою очередь, морские ежи *Srongylocentrotus* эффективно снижают плотность бурых водорослей, временами они способны полностью их уничтожить. Это приводит к замене ассоциаций бурых водорослей ассоциациями инкрустирующих багрянок. Для развития полноценных ассоциаций инкрустирующих багрянок, судя по зарастанию лав от извержений известного возраста, требуется не менее нескольких десятков лет (Ошурков, 2000). Пресс хищников способен эффективно снизить плотность популяций морских ежей и эндогенно стабилизировать ассоциации бурых водорослей. Каланы способны регулировать плотность ежей на глубинах до 15–20 м. Аналогичные данные получены и для калифорнийских келпов (Halpern et al., 2006), где ассоциацию бурых водорослей стабилизируют лангуст *Panulirus interruptus* и брюхоногий моллюск *Kelletia kelletii* (Buccinidae). Возможно, впрочем, что такая стабилизация не абсолютна: густые заросли бурых водорослей существенно снижают гидродинамику, что приводит к росту площадей дна, покрытых илом и песком. Это в свою очередь препятст-

вует эффективному возобновлению зарослей, поскольку для прикрепления бурым водорослям необходимы твёрдые грунты (валуны, скалы). После исчезновения зарослей гидродинамика усиливается, и рыхлые грунты сменяют твёрдые. Другой возможный ход сукцессии — смена бурых водорослей зарослями морских трав.

Описана экогенетическая сукцессия миоценовых рифов северо-восточной Атлантики (Рис. 1.40). Ранние стадии аналогичной сукцессии описаны в прибрежных водах Сирии на глубинах 25–90 м. На илистых грунтах длинные, обильно ветвящиеся, стелющиеся по поверхности субстрата ризоиды и многочисленные ризоиды зелёных сифоновых водорослей *Caulerpa scalpelliformis* и *Udotea petiolata* образуют плёнку. Поверхность водорослей покрыта клейкой полисахаридной слизью.

На неё налипают членики мёртвых кораллиновых водорослей, кусочки раковин и панцирей бентосных животных, мелкие камешки и песчинки. На этих обломках поселяются корковые известковые (*Lithophyllum racemosum*, *Lithothamnion* sp., *Pseudolithophyllum expansum*, *Neogoniolithon* sp.) и мягкие водоросли (бурая *Zanardinia prototypus*, красные *Hildenbrandtia prototypus*, *Peyssonnelia* sp.), кустистая *Amphiroa rigida*, а также прикреплённые животные (мшанки, губки, гидроиды, асцидии, полихеты). Так формируется второй слой — прочная корка толщиной до 10 см. В результате формируются мостовые площадью в десятки квадратных километров (Maximova, Saker Fayes, 1999). В миоценовых рифах «на мобильном субстрате мелководий (до 35–40 м глубины) ядра из детрита обрастали *Lithophyllum*, создавая мелкие родолиты, на которых затем селились ветвистые *Lithothamnion*, а крупные родолиты могли покрываться листоватыми корками *Mesophyllum*» (Невесская, 1999: 292). Отдельные участки этой ассоциации могли разрастаться, образуя родолитовые мостовые. На таком известковом основании развивались рифы герматипных кораллов: сначала «возникли изолированные рифы, построенные *Porites*, на которых местами нарастали колонии *Platygyra*, а затем вся постройка покрывалась колониями *Tarbellastraea*. Кораллиновые водоросли, среди которых преобладали ветвистые *Lithophyllum*, росли вместе с кораллами только на первых стадиях формирования рифов, а во время господства *Tarbellastraea* исчезали. Эта сукцессия: кораллиновые водоросли *Porites* (*Platygyra*) *Tarbellastraea* могла повторяться несколько раз... *Tarbellastraea* могли селиться только на субстрате, уже занятом *Porites*. За гибелью *Tarbellastraea* из-за заноса осадком могло начаться вновь заселение субстрата представителями *Porites*. Каждый цикл длился несколько сотен лет» (Невесская, 1999: 292–293). Какие внешние воздействия приводили к заносу осадками рифа *Tarbellastraea*, возвращая сукцессию на уже прошедшие стадии, теперь уже вряд ли удастся установить.

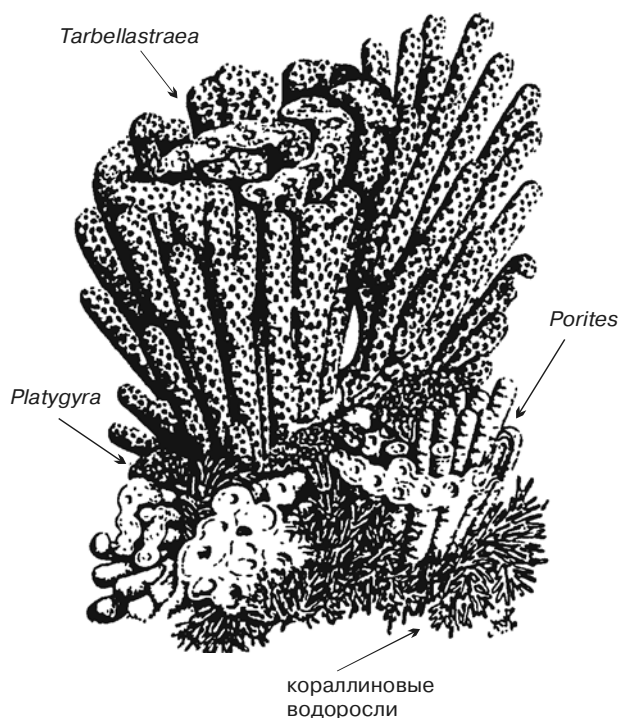


Рис. 1.40. Схема стадий роста рифа в тортонском море миоцена юго-восточной Испании. По Braga, Martin (1988).

Таким образом, на дне, как и на суше наблюдаемая мозаика сообществ есть отражение сукцессионной динамики, проходящей в гетерогенной среде при постоянных нарушениях. Как и в наземных ЦС, конечным результатом сукцессии в бентосе является формирование климаксного сообщества.

Хотя ассоциации обычно маркируют по крупным долгоживущим видам, которые часто являются эдификаторами, наличие таких видов вовсе не обязательно и сукцессия не сводится к смене таких видов. Другие компоненты сообщества, обладающие более короткой продолжительностью жизни, также сменяются. Смена одного вида другим может происходить только после смерти особей. Поэтому в реальности смена ассоциаций в процессе сукцессии происходит не дискретно-прерывисто, а плавно. Это — одна из причин делающих столь устойчивыми представления о существовании континуума.

Климакс — это ассоциация, наиболее приспособленная к существующим в конкретном месте условиям. На суше климакс обусловлен климатически (климатический климакс). Clements (1936) подчеркивал, что *climax* и *climate* имеют один греческий корень. Основной фактор, определяющий распределение наземных ЦС (климаксов) — температура (Разумовский, 1999). Основной фактор, по градиенту которого формируются ассоциации в пределах одной ЦС — влажность, причём влажность в значительной степени контролирует сама ЦС и тем в большей степени, чем ближе ассоциация в сукцессионном ряду к климаксу. Оба фактора варьируют на большей части поверхности суши сравнительно плавно, исключение составляют лишь крупные горные системы.

Самые ранние стадии формирования ЦС мы можем наблюдать на примере городских экосистем. Из-за слабой предсказуемости условий в городах до видообразования дело пока не доходит, дело ограничивается подбором видов, соответствующих доступным ресурсам. Например, в российских городах огромные площади заброшены и неухожены и заросли ценофобами. Одним из основных потребителей их семян являются воробьи. В Лондоне таких площадей почти нет (английские газоны!), соответственно воробьи полностью отсутствуют, как это ни удивительно. Одни и те же ресурсы в разных местах могут потреблять разные виды. В Лондоне, как и крупных российских городах есть ресурсы для крупного хищного млекопитающего, способного питаться падалью (отбросами). В Москве эти ресурсы потребляют бродячие собаки, берущие начало от брошенных собак. В Лондоне за судьбой домашних питомцев следит специальная служба. Естественно, нет и бродячих собак. Но ресурсы есть и их потребляют многочисленные дикие лисы. Освоение новой для вида среды обитания происходит не по всему ареалу, а локально. Популяции, освоившие городскую среду в дальнейшем расселяются по городам, часто не смешиваясь с обитающими в окрестной дикой природе. Так, обитатель глухих лесов вяхирь в Западной Европе перешёл к жизни в городах, вероятно, из-за полного уничтожения глухих лесов. Вяхири с изменённым поведением постепенно расселяются на восток, при этом вяхири в лесах остаются столь же пугливыми, как и ранее: это свидетельствует об отсутствии обменов между городской и природной популяциями. Эти две репродуктивно изолированные популяции, по-видимому, можно рассматривать как разные виды (о видах, причинах их образования и критериях см. ниже в этой Главе).

Ассоциация и биоценоз

Выше использованы два термина «ассоциация» и «биоценоз», вероятно, разумно обсудить их соответствие. В начале главы уже было сказано о неопределённости терминов «сообщество», «биоценоз», «биогеоценоз», «экосистема». Сообщество и биоценоз в русскоязычной литературе обычно рассматривают как синонимы. Экосистему в русскоязычной литературе понимают более широко, этот термин применяют и при рассмотрении явно искусственных единиц, для которых термины «сообщест-

во», «биоценоз» не используют. Биогеоценоз — это биоценоз + биотоп, т. е. с точки зрения биогеографии — это синонимы, ибо занимают одну территорию. Однако существование биоценоза как объекта, не имеющего биотопа невозможно, поэтому термин биогеоценоз явно избыточен.

В экологии существует две группы методов выделения биоценозов: по биоте и по биотопу.

Выделение биоценозов по биотопу наиболее просто, особенно широко его используют при выделении биоценозов, имеющих резкие отличия биотопа от окружения, например биоценоз озера посреди леса или острова в море. Такие методы широко используют при выделении биоценозов, образованных неподвижными или малоподвижными организмами. Выделение биоценозов ручьёв, родников или жёстких грунтов — широко распространённая практика экологических исследований пресных вод. В морской гидробиологии биоценозы выделяют по субстратам до сих пор, хотя и реже, чем ранее (Зернов, 1913; Дерюгин, 1915). В наземной экологии выделение биоценозов по биотопу уже почти не используют. Хотя в принципе нельзя отрицать возможность определения сообществ по биотопу, подобная диагностика тем точнее, чем лучше известно, какие характеристики биотопа наиболее значимы для сообществ. При решении этого вопроса имеет смысл особое внимание уделять тем характеристикам биотопа, которые меняет сукцессия. Очевидно, на современном уровне знаний возможна только очень грубая диагностика, гораздо менее точная, чем по видовому составу.

По биоте биоценозы (экосистемы, сообщества, биогеоценозы) на практике выделяют как некий результат математического анализа совокупности отобранных проб (пробных площадок и т.п.). При этом в анализе может быть использован только видовой состав или учитывают и обилие каждого вида. Выделение биоценозов на основе анализа видового состава практикуют в геоботанике, где оно восходит к Braun-Blanquet (1964). При анализе выделяют группы сопряжённых видов, диагностическим для выделения считают произвольно взятое число сопряжённых видов, чаще всего не менее 10. Выделение биоценозов с учётом обилия видов проводят в гидробиологии (Броцкая, Зенкевич, 1939; Шорьгин, 1955 и др.) и в геоботанике (Методические подходы..., 2010). При использовании количественных показателей встаёт вопрос о том, как оценивать доминирование. Проще всего использовать биомассу и численность. Эти показатели почти безраздельно доминируют в наземной экологии, где сообщества выделяют по доминирующим видам растительности. Нередко биомассу оценивают не в единицах массы, а в других величинах, например в проективном покрытии. Однако все эти показатели имеют недостатки. При выделении доминантов по биомассе таковыми становятся крупные, но медленно растущие виды. При использовании численности (этот показатель используют преимущественно в гидробиологии) в том же сообществе доминантом могут стать мелкие виды, имеющие низкую биомассу, но высокую численность. В геоботанике эти искажения отчасти нивелируют отдельным анализом разных ярусов растительности. Поскольку сообщество — функционирующий объект, правильнее для выделения доминирующих видов применить не структурные показатели (численность, биомассу), а функциональные. В качестве такого показателя в последнее время широко используют поток энергии через популяции видов. В наземной экологии этот показатель пока применяют мало, в первую очередь из-за методических трудностей, обусловленных очень крупными размерами деревьев. В гидробиологии, особенно морской, этот показатель, напротив, используют очень широко. Поток энергии можно считать пропорциональным интенсивности метаболизма популяции (трат на обмен). Интенсивность метаболизма популяции рассчитывают для животных по формуле:

$$R = c \cdot N \cdot W^d = c \cdot N^{1-d} \cdot B^d,$$

где W — средний индивидуальный сырой вес особи, N — численность и B — биомасса на 1 м^2 , d — аллометрический показатель, c — специфичный для таксона коэффициент удельной интенсивности метаболизма.

Если резко доминирующего вида нет, то используют разные методы многомерного анализа. В геоботанике для этих целей разработан математический аппарат и соответствующее программное обеспечение (обзор см. Методические подходы..., 2010). В гидробиологии используют стандартные методы многомерного анализа.

Все эти методы выделения сообществ основаны на группировке данных, собранных на разных станциях (пробах). При этом динамические аспекты (сукцессионная динамика) не учитывают, о них за редчайшим исключением даже не упоминают. Не удивительно, что выделенные группировки иногда удаётся интерпретировать биологически, иногда — нет. Впрочем, к тому, чтобы выделяемые биоценозы имели биологический смысл, не всегда и стремятся. Выделение сообществ на основе их физиономического сходства, кроме игнорирования сукцессионной динамики имеет и другой врождённый порок: физиономически сходные участки поверхности Земли, имеющие разную сукцессионную динамику, относят к одному сообществу, хотя такое сходство конвергентно.

Необходимо также отметить, что использование в качестве показателя роли вида в сообществе потока энергии, проходящего через его популяцию, основано на идее о существовании вида-доминанта-эдификатора. Эта идея, казалось бы многократно подтверждённая фактическими данными, не имеет теоретического обоснования.

Виды, определяющие структуру и функционирование данного сообщества (key-species), вовсе не обязаны доминировать в нём ни по численности, ни по биомассе, ни по любому другому аналогичному показателю. Более того, они вовсе могут не быть учтены при использовании стандартных методов выделения сообществ. Например, существенную роль в поддержании травянистых сообществ играют виды, потребляющие растения, однако стандартные геоботанические методы полностью игнорируют такие виды. Другой пример: структуру сообществ макробентоса в значительной степени определяют виды, потребляющие макробентос, часто это рыбы, которых стандартные орудия сбора (дночерпатель, трал) не облавливают. Очевидно, что в этих случаях, а, вероятно, и во многих других правильнее было бы выделять сообщества по таким видам, но универсальных методических приёмов этого не существует. Такие виды можно установить только после изучения структуры и функционирования конкретных сообществ. Это требует гораздо больше ресурсов (людских, временных и материальных), поэтому на современном этапе развития экологии такие работы практически никогда не проводят.

Отдельная проблема — изучение сукцессий. Непосредственное их наблюдение из-за их длительности обычно невозможно. Методы, применимые в геоботанике описаны С.М. Разумовским (2012), некоторые из них можно использовать и в анализе

бентосных проб. Например, раковины мёртвых моллюсков и остатки панцирей морских ежей обычно не перемещаются на значительные расстояния и по их составу можно было бы делать предположения о предшествующих ассоциациях и сукцессионной динамике. Методы изучения сукцессий на жёстких грунтах моря описаны В.В. Ошурковым (2000).

«Ассоциация объединяет участки растительного покрова с одними и теми же господствующими видами каждого яруса и одной и той же сукцессионной тенденцией... все её участки при отсутствии нарушений или существенных изменений внешней среды сменяются участками одной и той же другой ассоциации (в ходе демуляции) или одного и того же демуляционного комплекса (в эогенезе)... Окончательное установление ассоциаций — последняя стадия исследования района, к которой следует переходить, лишь выяснив его сукцессионные ряды» (Разумовский, 1981: 84).

Хотя разные геоботанические школы трактуют «ассоциацию» неодинаково, её можно определить как элементарную (т. е. не допускающую дальнейшего деления) (син)экологическую (сукцессионную) единицу. В таком значении этот термин использован и здесь. Виды, входящие в ассоциацию

взаимно адаптированы. В природе это проявляется как увеличение вероятности совместного нахождения. Выше на модели клеточных автоматов было показано, что только этого достаточно для образования участков с однородным населением даже в абсолютно однородной среде. Отдельные участки ассоциаций называют парцеллами. **Парцеллу** можно определить как элементарную территориальную единицу. Ассоциации сменяют друг друга в ходе сукцессии, обычно плавно.

Выделяемые сообщества могут совпадать, а могут и не совпадать с ассоциациями. Степень этого совпадения часто зависит от соотношения величины учётной площадки и парцеллы и от скорости сукцессии. Если площади, занятые отдельными парцеллами меньше учётной площадки, то при обработке собранного материала в одно сообщество неизбежно будут объединены разные ассоциации. Кроме того, в одной парцелле могут сосуществовать (и обычно сосуществуют) виды нескольких ассоциаций, сменяющих друг друга в ходе сукцессии. Такое сообщество нельзя считать элементарной единицей, поскольку оно состоит из различных ассоциаций. Поэтому, используя или встречая термины «сообщество», «экосистема» и т. п., необходимо понимать, к чему они относятся: к эволюционно сложившейся группе видов или к мозаике ассоциаций, объединённых в сообщество иногда только в результате несовершенства использованных методик сбора и обработки проб. В море такие комплексные сообщества, по-видимому, свойственны в первую очередь жёстким грунтам с их высокой мозаичностью. Например, как мозаику следует рассматривать заросли водорослей-макрофитов на жёстких грунтах и расположенные между ними на рыхлых грунтах ассоциации.

Мозаики, образованные одними и теми же ассоциациями, могут выглядеть как совершенно разные сообщества и при использовании стандартных методов даже не возникнут сомнения в этом. Пример такой ситуации приводит С.М. Разумовский (Рис. 1.41). Под Звенигородом «в сплошном массиве ельника... на повышениях располагались парцеллы ельника, а в понижениях — парцеллы двух стадий последней и предпоследней евтрофной гидросерии, лишённые древостоя из-за блокирующего действия ели. После первой вырубki... на парцеллах последней стадии гидросерии возобновилась осина, а парцеллы климакса и предпоследней стадии гидросерии оказались заблокированными. После второй вырубki..., напротив, предпоследняя стадия приобрела свойственный ей древостой из серой ольхи, заблокировавший климакс и последнюю стадию гидросерии» (Разумовский, 1981: 125). В результате, хотя мозаика ассоциаций не изменилась, стандартные геоботанические методы зарегистрировали смену сообществ. Однако эта смена — артефакт использования учётной площадки существенно превышающей размер элементов мозаики.

Хотя климакс — состояние ЦС, к которому она стремится, в реальных условиях из-за постоянно происходящих нарушений сукцессии никогда не приведут к климаксу на всей территории ЦС. Нормальным состоянием ЦС является мозаика ассоциаций разных сукцессионных рядов, находящихся на разных стадиях сукцессии. Более того, вообразим ситуацию, где климакс был бы достигнут на всей территории ЦС. Это означало бы не только установление климакса, но и исчезновение всех сериальных ассоциаций со всеми видами, входящими в их состав. И когда, рано или поздно, неизбежно произойдёт экзогенное нарушение климакса, восстанавливающие его сукцессии не смогут пойти, поскольку необходимые для этого виды вымерли. В результате климакс не сможет восстановиться. Поэтому установление климакса на всей территории ЦС неизбежно приведёт к её гибели.

Мозаичность ЦС создаётся не только экзогенными нарушениями, но и внутренними причинами. В ассоциациях с крупными и малоподвижными особями видов-эдификаторов, например, в лесных ассоциациях смерть каждого дерева приводит к существенному локальному изменению светового режима, часто нарушается и почвенный покров, появляется источник мёртвой органики и т. п. и т. д.* Поэтому реальный состав биоты на местности представляет собой динамически меняющуюся мозаику сукцессий восстановления. В геоботанике это нашло отражение в гар-кон-

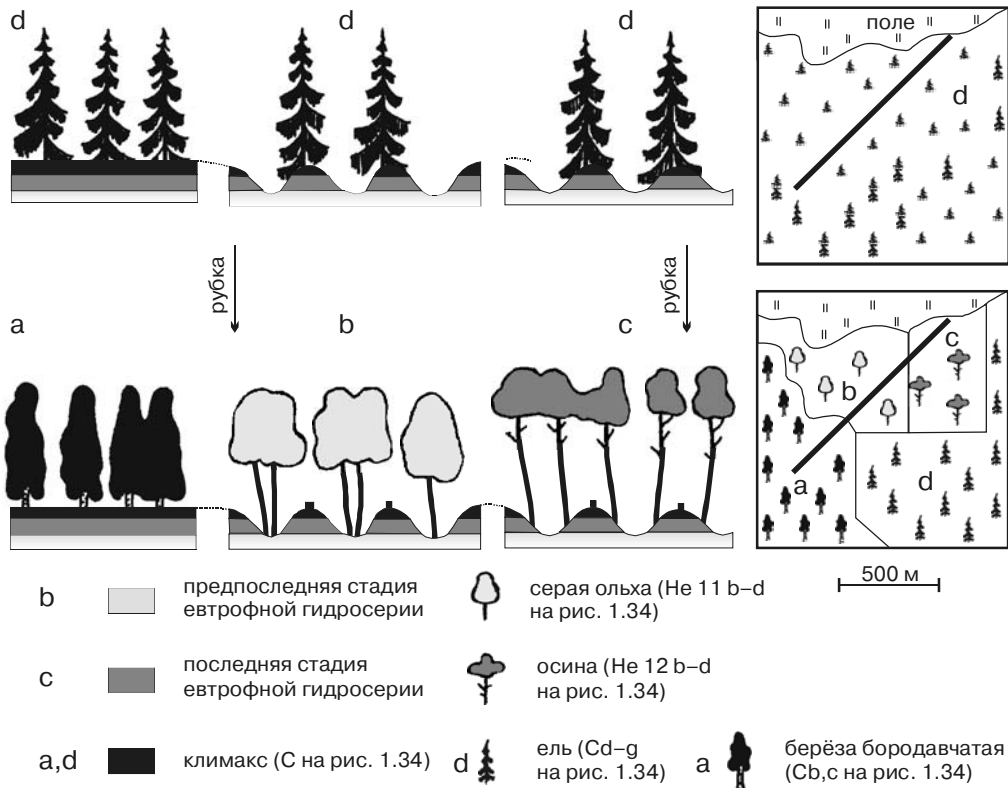


Рис. 1.41. Возникновение разных сообществ из одних и тех же парцелл. По Разумовскому (2011).

Сообщества обозначены разными буквенными индексами и силуэтами соответствующего цвета деревьев, парцеллы — различной заливкой на почвенных разрезах. Линией на правых рисунках показано положение разреза, изображённого на левых.

цепции, которая, однако, оперирует значительно более крупными, объектами, состоящими из мозаики парцелл разных ассоциаций.

Субклимаксы, экзогенная стабилизация ассоциаций

Любая ассоциация может быть стабилизирована внешним воздействием.

По механизмам возникновения С.М. Разумовский (1981) различал три типа субклимаксов: рецидивный, ретардационный и диаспорический.

Рецидивный субклимакс возникает при частом повторении одних и тех же нарушений, возвращающих ЦС в данном месте на уже пройденную сукцессионную стадию. При этом ни последовательность сериальных стадий, ни скорость протекания сукцессии не отличаются от нормальных, иными словами, рецидивный субклимакс лишен какой-либо качественной специфики. Это частный случай обычного явления «нарушение — восстановление», отличающийся лишь значительной частотой нару-

* Впрочем, Г. Вальтер указывает, что окна в пологе леса, на которых построена популярная ныне гар-парадигма, образуются только в результате падения перестойных деревьев, «если же они разрушаются изнутри термитами или грибами, то они разваливаются, не задевая окружающих деревьев» (1968: 104). Возможно, что роль окон вывала в поддержании мозаики высока лишь в одновозрастных промышленных древостоях, в которые превращены почти все леса Голарктики. В девственных же лесах дерева первого яруса разваливаются и в вертикальном положении, что я сам наблюдал в одном из наиболее нетронутых лесов Европы — Кологривском заповеднике.

шений. Частые нарушения создают лишь видимость стабильности, тогда как в действительности не происходит не только остановки, но даже замедления сукцессии.

Ретардационный субклимакс «возникает при крайнем замедлении смены под влиянием постоянно действующих факторов, не вызывающих нарушения ассоциации. Этот тип субклимакса известен лишь для экогенетических сукцессий и связан с внешним воздействием, замедляющими или останавливающим изменения биотопа, происходящее в результате экогенетической сукцессии. Например, тростниковые плавни в устьях наших рек неопределенно долго остаются на пионерной стадии евтрофной гидросерии, поскольку при достаточной скорости течения вода непрерывно уносит отлагаемый ими органический материал. При меньшей скорости течения торфообразование всё-таки происходит, но скорость смены в той или иной мере замедлена. В миниатюре эту же картину постепенного перехода от нормальной скорости смены до полной её остановки легко видеть на любой мелководной реке» (Разумовский, 1999: 281). Аналогичные процессы, по-видимому, имеют место в условиях повышенной гидродинамики в сообществах рыхлых грунтов. «Подобно рецидивному субклимаксу, ретардационный субклимакс не имеет качественной специфики, представляя собой доведённое до крайности весьма обычное явление замедления экогенетической сукцессии. Последовательность смены при этом остается нормальной, а уменьшение её скорости может иметь самую разнообразную величину» (Разумовский, 1999: 281).

Сходную картину могут дать и постоянные селективные внешние воздействия. Например, в березняках, выросших в результате демутиационной сукцессии (Рис. 1.37) возобновлению ели могут препятствовать рекреационная нагрузка или выпас скота, уничтожающего подрост ели.

Диаспорический субклимакс. В отличие от рецидивного и ретардационного субклимаксов здесь нет внешнего воздействия, препятствующего прохождению сукцессии. Этот тип субклимакса возникает, если виды следующей сериальной ассоциации по какой-либо причине не могут попасть в данное место, а, следовательно, не может сформироваться следующая сериальная ассоциация. С.М. Разумовский приводит пример диаспорического субклимакса на севере Смоленской области в верховьях Днепра. Эта «обширная территория, совершенно лишенная дуба и волосистой осоки (*Carex pilosa*). Отсутствие дуба вызвано там не деятельностью человека, а чрезмерной экологической однородностью территории. Плоская равнина, тянущаяся на десятки километров, сплошь занята сообществами евтрофной гидросерии, неприемлемыми для дуба. Небольшие участки этой равнины, на которых экогенез уже достиг стадии климакса, отделены от ближайших дубрав слишком большими заболоченными пространствами, преодолеть которые миграция дуба еще не смогла, хотя расселение орешника на новообразовавшиеся участки климакса уже происходит... В ельнике-кисличнике возникает полог орешника... После распада елового древостоя орешник быстро приобретает древовидную форму (за счет роста одного из побегов плейохазия и подавления остальных) и достигает высоты 10–12 м при диаметре на высоте груди 18–20 см. В образующемся орешниковом лесу с покровом кислицы обильно возобновляется ель. Как только новый еловый древостой перерастет по высоте древостой орешника, последний быстро выпадает, и сообщество снова превращается в ельник-кисличник, чтобы снова начать тот же цикл» (Разумовский, 1981: 38–39) (Рис. 1.42). Данный тип субклимаксов, по-видимому, обычный в наземных ЦС, в морских, если и наблюдают, то крайне редко из-за гораздо большей способности морских организмов к расселению.

К трём вышеперечисленным типам следует добавить ещё один, который наблюдают в тех случаях, когда условия на данной площади выходят за пределы экологической амплитуды данной ЦС, но нет других ЦС, что смогли бы заселить данный участок. Такого типа субклимаксные ассоциации характерны для распреснённых районов эстуариев. Поскольку климакс в данном случае не достигается из-за отли-

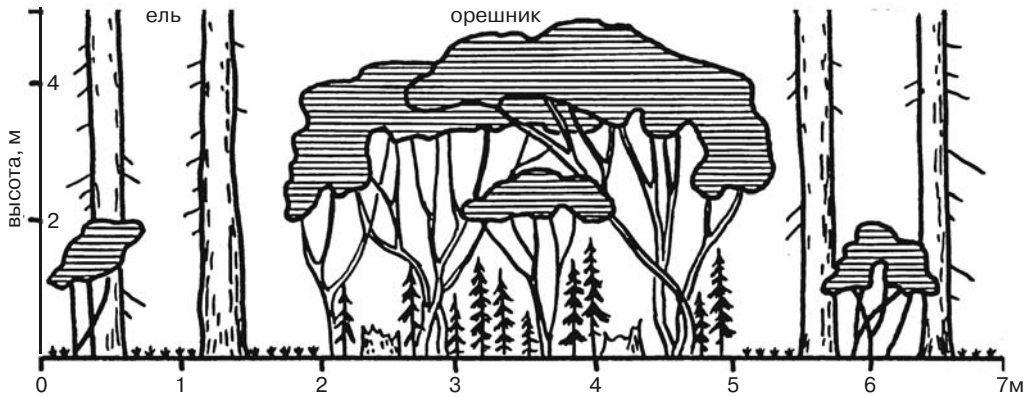


Рис. 1.42. Орешниково-еловый диаспорический субклимакс на севере Смоленской области. По Разумовскому (1981).

чий биотопа, которые не могут быть устранены действием ЦС, я предлагаю назвать такой **субклимакс биотопическим**.

Биотопическим субклимаксом можно считать ранние ксеросериальные стадии, широко распространившиеся на Земле в результате эрозии почв (пустыни, полупустыни, саванны и т. п., подробнее см. Главу 3). В девственных ЦС биогены хранились в деревьях (лесные ассоциации) или почве (безлесные ассоциации). Сведение лесов и эрозия почв приводит к утрате биогенов. Это препятствует прохождению сукцессий далее ранних ксеросериальных стадий. Повторное накопление биогенов, если и возможно, потребует многих тысячелетий.

Если причины, по которым возникают субклимаксы, обычны в течение столь длительного времени, что их можно рассматривать как фактор внешней среды, субклимаксные ассоциации постепенно эволюируют в климаксные, т. е. происходит формирование новой ЦС. Если же условия меняются непрерывно, то столь же непрерывно происходит и изменение сообществ, как это можно наблюдать в Аральском и Чёрном морях.

Отличие ценоотических и сукцессионных систем

Движущая сила любой сукцессии — нескомпенсированность воздействия популяций друг на друга. В результате происходит изменение биотопа. Однако в ЦС пелагиали Мирового океана невозможно существенное изменение биотопа, поэтому строго говоря о сукцессиях здесь говорить не следует. Происходящие в течение года изменения повторяются из года в год и их следует считать аналогом изменения аспектов в наземных ЦС. Похожие ситуации могут наблюдаться и в ЦС макробиотопов, которым обычно свойственно наличие сукцессий. Так, в некоторых районах среднего и южного Каспия после прохождения стад осетровых макробентос практически отсутствует и какого-либо изменения биотопа и его населения не происходит: ситуация повторяется из года в год; и здесь также правильнее говорить об аспектах, а не сукцессиях. Итак, наличие сукцессий не является обязательным свойством любой ценоотической системы. В некоторых ЦС сукцессии могут вовсе отсутствовать. Поэтому, хотя термины СС и ЦС близки по значениям и во многих случаях — это синонимы, не все ЦС — СС.

Ценофильные и ценофобные виды

Детальное изучение ЦС показало, что не все виды, встречающиеся в ареале ЦС, входят в состав её ассоциаций. С.М. Разумовский (1981, 1999) назвал виды, входящие

в состав ассоциаций данной ЦС, **ценофильными видами**, или **ценофилами**, не входящие — **ценофобными видами**, или **ценофобами**.

Основные черты ценофилов и ценофобов

Описанные выше смены (сукцессии) со всеми их особенностями происходят только в ассоциациях, которые по определению состоят из ценофильных видов. Кроме ассоциаций в местах экзогенных нарушений могут формироваться **группировки***, которые вполне соответствуют представлениям континуалистов о сообществах. Группировки довольно сходны с ассоциациями пионерных стадий сукцессии, которые тоже формируются в местах экзогенных нарушений. Сходны и аутоэкологические особенности ценофобов и видов пионерных стадий: и те, и другие ярко выраженные г-стратеги. Главное же отличие группировок и образующих их ценофобных видов от пионерных ассоциаций то, что группировки не являются необходимой стадией сукцессии, тогда как виды пионерных сообществ необходимы для её запуска. Например, в описанной выше сукцессии эпифауны верхней сублиторали Белого моря (Рис. 1.39) сообщества, предшествующие мидийному (гидроидов, баянусов и однолетних водорослей), существуют до первого массового оседания спата мидии, их присутствие для начала сукцессии необязательно. Поэтому такие сообщества следует считать группировками, а входящие в их состав виды — ценофобами. Ассоциации других стадий сукцессии легко отличимы от группировок ценофобных видов тем, что они приходят на смену определённым сериальным ассоциациям, а не поселяются на нарушенных площадях.

Так, *Laminaria saccharina* размножается осенью, поэтому, если субстрат внесли весной, то на нём быстро развивается и потом в течение одного—двух лет доминирует *Alaria esculenta*, осенью к ней присоединяется *Laminaria saccharina*, которая становится доминантом на третий—четвёртый год. Если же субстрат внесён осенью, то стадия алярии из сукцессии выпадает, а фаза *Laminaria saccharina* длится несколько лет (Михайлова, 2006). По-видимому, *Alaria esculenta* следует считать ценофобным видом.

Поскольку пионерная стадия сукцессии входит в сукцессионный ряд, она обычно сменяется одним строго определённым сообществом. В группировках ценофобных видов также могут происходить смены, но движущими силами этих смен, вероятно, являются изменения интенсивности экзогенных воздействий. В таких сменах нет климакса, и они всегда прекращаются при появлении пионерных видов (ценофильных видов первых, пионерных стадий сукцессии), после чего начинаются сукцессии, свойственные данной ЦС. Например, по наблюдениям С.М. Разумовского на своём огороде, на заброшенных участках (т. е. там, где естественная растительность была полностью уничтожена) происходит следующая смена ценофобов: лебеда → кипрей железистостебельный → мокрица → пырей → сныть. Далее уже могут восстанавливаться ассоциации сукцессионной системы. При этом на покрытой однородной растительностью площади (езде лебеда, езде сныть и т. д.) могут возникнуть разные ассоциации: где-то возникнет участок климакса, где-то последняя или предпоследняя стадии эвтрофной гидросерии и т. п. (Разумовский, 1999). Такая неоднозначная смена обусловлена неоднородностью обрабатываемого участка, изначально занятым парцеллами разных ассоциаций. Эти ассоциации и восстанавливаются после устранения экзогенного воздействия.

Станут виды ценофилами или нет определяется в процессе формирования и развития ЦС.

Часто в ассоциации имеется целый комплекс **дублирующих** друг друга ценофилов. В зависимости от условий более массовым становится то один, то другой. Ино-

* В этом смысле термин «группировки» использовал В.В. Алёхин (1944), подразделявший «сочетания растений» на группировки и фитоценозы (Алёхин, 1944: 167).

гда замена ценофила на дублирующий происходит при отсутствии в данном месте одного из них (и его личинок, семян).

Другим критерием, позволяющим отличить ценофобов от ценофилов, является то, что ценофобы обладают малой верностью, т. е. они не приурочены к какой-либо ассоциации. Ценофилы, напротив, в пределах данной ЦС приурочены к одной, реже нескольким ассоциациям.

Третья интересная особенность, очень важная для таксономистов-практиков: все ценофилы — «хорошие» (т. е. легко распознаваемые) виды. Среди ценофобов же много «плохих» видов: видов-двойников, полувидов и т. п. По-видимому, это связано с тем, что ценофилы занимают строго определённое место в ЦС. Как следствие, они находятся под жёстким прессом нормализирующего отбора. Ценофобы же свободны от такого пресса и поэтому могут обладать гораздо большей изменчивостью, а также могут образовывать в той или иной степени специализированные популяции, как бы «пробуя» себя на разные специальности. Пример наземных таксонов, почти сплошь состоящих из ценофобных видов — манжетки (*Alchemilla*) и ястребинки (*Hieracium*). Gottschlich (1985) и Gottschlich, Raabe (1991) выделяют 52 основных и 531 промежуточных видов и более 5300 подвидов ястребинок только для части Европы. Многие помнят с летних полевых практик, что определить манжетки и ястребинки практически невозможно. Чётко отграниченные виды этих родов всегда входят в ЦС (т. е. являются ценофилами). Среди морского бентоса выделение ценофилов и ценофобов только начинается. Но уже можно привести несколько примеров. Так, несомненными ценофобами являются многие полихеты Capitellidae, особенно так называемый комплекс видов *Capitella capitata*. Виды этого комплекса обитают почти исключительно в сильно нарушенных местообитаниях, особенно они характерны для сильно загрязнённых акваторий, где могут быть чуть ли не единственным видом макробентоса. В полном соответствии с вышеперечисленными свойствами ценофобов, виды такого комплекса практически неразличимы. Даже применение биохимических и генетических методов не прояснило ситуацию. Вероятно, многие виды, свойственные загрязнённым местообитаниями, — ценофобы.

Деление видов на ценофобов и ценофилов абсолютно только для данной ЦС. В другой ЦС ценофил может быть ценофобом. Теория предсказывает, что в этом случае должна резко возрасти его изменчивость, т. е. «хорошие» виды должны превращаться в «плохие». К сожалению, работ по изучению изменчивости видов в зависимости от роли, которую играет вид в сообществах, почти нет.

ЦС влияет не только на степень таксономической чёткости вида. Широко известен случай с каучуконосом гевеи. В пределах её естественного ареала в Амазонии все попытки создать плантации монокультуры оказались безуспешными, тогда как в Малайзии такие плантации многочисленны. По-видимому, это связано с тем, что гевея в принципе может существовать в монокультуре, но только как ценофоб. В пределах же её естественного ареала, где она, по-видимому, ценофил, ЦС не даёт реализоваться этому потенциалу.

Число ценофобных видов в разных таксонах наземных растений варьирует в широких пределах: от 0 до 100% (Разумовский, 1981, 2012). Доля ценофобов в ареалах конкретных ЦС варьирует в широких пределах: среди наземных растений их от 10–15% в Ханты-Мансийской и Северно-Зауральской ЦС, до более половины в Московской ЦС, а в южных аридных (Крым, Средняя Азия) к ценофобам относится подавляющее большинство обитающих там видов (Разумовский, 1981, 2012).

Из вышесказанного не следует делать вывод о том, что ценофобы — элемент чуждый ЦС. Напротив, они её обязательный компонент. Ценофобы — резерв, из которого ЦС черпает материал для своей эволюции (см. раздел «Эволюция сукцессионных систем»). В конечном счёте они делают ЦС более устойчивой, временно замещающая ценофилов в тех случаях, когда они не могут выполнять свои функции в системе по каким-либо причинам. Поэтому ценофобов следует специально изучать, но, естест-

венно, другими методами, нежели ценофилов. Возможно, здесь будут полезны некоторые из методов, разработанные континуалистами.

Деление всех видов, обитающих в ареале ЦС на две группы вызывает ассоциации и с другими, гораздо более известными классификациями жизненных стратегий видов (r-K и C-R-S) и эдификаторов-ассектаторов. Для того, чтобы лучше понять суть деления видов на ценофильные и ценофобные, целесообразно рассмотреть сходство и различие этих классификаций.

Стратегии жизненных циклов

Стремление обобщить накопленную информацию по аутоэкологии видов привело к возникновению концепций стратегий жизненных циклов (или просто жизненных стратегий), называемых также эколого-ценотическими стратегиями. В конечном итоге, во всех концепциях рассматривают распределение энергии между различными популяционными процессами (миграции, особенности размножения) и особенностями биологии отдельных особей (рост, размеры, продолжительность жизни и т. п.). Различные концепции рассматривают распределение аутоэкологических характеристик по различным осям, которые авторы данных концепций считают наиболее значимыми.

Классификация, рассматривающая две жизненные стратегии — r-K

Самая простая классификация жизненных стратегий выделяет два основных типа. Названия этих типов различны. В первом варианте (McLeod, 1884, цит. по: Миркин и др., 2002) их определили как «капиталисты» и «пролетарии», сейчас их называют K- и r-стратегиями (MacArthur, Wilson, 1967; Пианка, 1981; Ильяш и др., 2003) по коэффициентам логистического уравнения роста численности популяции r и K (Рис. 1.43). Согласно одной из теорий (весьма популярной в современной экологии) и отдельным подтверждающим её примерам, в сообществах с большим числом видов конкуренция — основной фактор отбора в условиях дефицита ресурсов, дефицит ресурсов же считают неперменным свойством природных сообществ. Иными словами, конкуренцию за ресурс, согласно таким представлениям, считают основным фактором взаимодействия видов. Для многих экосистем или гильдий (например, сосудистых растений в наземных экосистемах или фитопланктона) это вполне допустимое упрощение. Анализируя логистическую модель роста численности популяции, MacArthur и Wilson (1967) предположили, что в стабильных условиях конкуренция за ресурс приводит к отбору видов, у которых основной поток энергии через популяцию направлен на продуцирование более конкурентоспособных потомков (K-стратегия). Но большие затраты на производство отдельного потомка приводят к ограничению числа потомков, продуцируемых половозрелой особью. Это ведет к снижению максимальной скорости роста и снижению расселительных способностей вида. В экосистемах, где численность популяции ограничивают не лимитирующие факторы, за которые идет конкурентная борьба, а внешние воздействия (пресс хищников, постоянно действующие наруше-

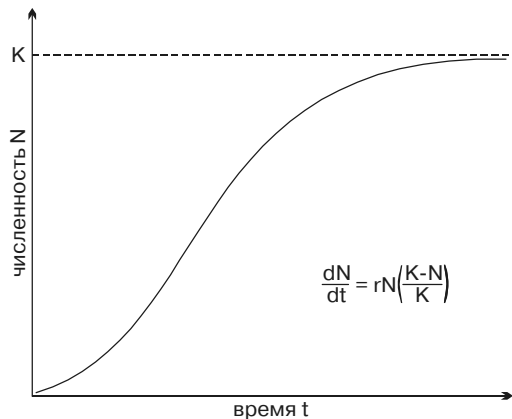


Рис. 1.43. Логистическая кривая роста численности популяции.

K — предельная численность вида, r — константа, отражающая максимально возможную скорость роста популяции.

ния и т. п.), преимущество получают виды с более высокой скоростью размножения (г-стратегии). Эти виды производят большое количество потомков, на производство каждого из которых затрачена гораздо меньшая энергия. Напряжённость межвидовой конкуренции и связанная с ней степень доступности лимитирующего ресурса определяют положение видов на оси г — и К-стратегий. К-виды направляют основной поток энергии на поддержание жизнедеятельности взрослых особей, при г-видах — на размножение.

Э. Пианка (1970, 1981) предположил, что в слабо нарушаемых сообществах преобладают К-виды, а в сильно нарушаемых — г-виды. С биологической точки зрения очень важна причина нарушений: являются ли они естественными, свойственными самим экосистемам, или их биотопам; или же это антропогенные воздействия. К естественным нарушениям, в отличие от антропогенных, виды эволюционно адаптированы. Однако, этот аспект теории Э. Пианка не затрагивает.

Р- и К-стратегии — крайние варианты, в реальных же условиях наблюдается континуум переходных форм.

На практике для определения положения видов на оси г-К используют различные показатели. Часто указывают, что для г-стратегов (их называют также оппортунистами) характерен короткий жизненный цикл с единственным периодом размножения в раннем возрасте и большой расход энергии на репродуктивные усилия. Их считают характерными для эфемерных биотопов. Наоборот, для К-стратегов считают характерной долгую жизнь, многократное размножение, начинающееся сравнительно поздно. Но при изучении характеристик реальных видов эти показатели нередко дают противоречивую картину. Так, для подавляющего большинства видов морского макробентоса, а также многих рыб и головоногих, на суше — для деревьев, характерны высокая плодовитость, большой расход энергии на репродуктивные усилия, нередко сочетающиеся с большой продолжительностью жизни, причём плодовитость растёт с возрастом и размером. Более того, известны случаи, когда разные популяции одного вида придерживаются различных стратегий или даже разные особи одного пола придерживаются неодинаковых стратегий размножения. Это показано, например, для головоногих моллюсков (Лаптиховский, 2006). Поэтому при попытках отнесения к г-К-стратегам не отдельных специально подобранных видов, а достаточно полного набора видов из одной экосистемы обычно приходится говорить о свойствах г-К-стратегов, при этом большую часть видов часто не удаётся отнести ни к тем, ни к другим. Тем не менее, г-К-классификация пользуется большой популярностью, в первую очередь в педагогике из-за кажущейся её простоты и логичности. Сомнения в её адекватности возникают только при переходе от рассмотрения идеальных ситуаций к реальным.

Классификации, рассматривающие три жизненные стратегии

Недостатки г-К-классификации пытаются устранить в других классификациях. Широкое распространение получили классификации жизненных стратегий видов, выделяющие три основных типа стратегий. Такие классификации обычно имеют не одно, а два логических основания. Первым такую классификацию предложил геоботаник Л.Г. Раменский (1938). Он назвал виды с тремя основными типами стратегий:

- **Виоленты** (от латинского *violentus* — слишком сильный), или «виды-львы», «виды-силовики» — «энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают её за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полной использованием ресурсов среды» (Раменский, 1938: 279).

- **Пациенты** (от латинского *patientis* — выносливый, терпеливый, способный переносить), или «виды-выносливцы» — «уподобляются верблюду... в борьбе за существование они берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайним, суровым условиям, постоянным или временным... В мезофильных местообитаниях они нередко прекрасно развиваются, но в природе заглушаются растениями первой группы (виолентами). Пациенты достигают господства в условиях

Табл. 1.7. C-S-R-стратегии по J.P. Grime.

конкурентоспособность, размеры	скорость роста	
	высокая	низкая
высокая, крупные	C — виоленты : высокая скорость роста, крупные размеры	
низкая, мелкие	R — эксплеренты или рудералы: мелкие, высокая скорость роста + «банк семян» для переживания нарушений	S — пациенты или стресс-толеранты: низкая скорость роста, небольшие размеры

крайних и для них же часто менее благоприятных, притом иногда чрезвычайно различных» (Раменский, 1938: 279–280).

- **Эксплеренты** (от латинского *expletum* — наполнять, заполнять), или выполняющие — «фигурально уподобляющиеся шакалам, имеют очень низкую конкурентную мощност, но зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они и вытесняются последними» (Раменский, 1938: 280).

Хотя в своей классификации Л.Г. Раменский прямо не выделял её логические основания, из приведённых цитат ясно, что это конкурентоспособность и устойчивость к неблагоприятным условиям.

Независимо от Л.Г. Раменского аналогичную классификацию предложил L. Van Valen (1971), идеи которого были развиты англичанином J.P. Grime (1974, 1977, 1979, 1982) применительно к наземным сосудистым растениям и американцем G.J. Vermeij (1978) применительно к морскому бентосу. Они предложили другие термины: *competitor*, или *biotically compitent species* (биотически успешные виды), *stress tolerant* (виды, устойчивые к стрессу) и *ruderal* (рудеральные, сорные виды), поэтому данную классификацию называют по первым буквам C-S-R.

J.P. Grime в качестве логических оснований в этой классификации использовал относительную скорость роста особи и морфологический индекс (развитие надземной части растения) (Табл. 1.7, Рис. 1.44). Сопоставляя свою классификацию с r-K, J.P. Grime считал, что C-виды = K-видам, R-виды = r-видам, а S-виды не имеют аналогов в r-K классификации.

Б.М. Миркин с соавторами (2002), характеризуя три типа стратегий, относит к виолентам «мощные растения», произрастающие в отсутствии нарушений. Это обычно — деревья, кустарники или высокие травы. Они «держат под контролем условия среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы таких местообитаний» (с. 42–43). Такие растения конкурентно подавляют остальные, но происходит это только при наличии значительных ресурсов. Авторы приводят пример с канареечником (*Phalaroides arundinacea*), виолентность которого можно обнаружить только при внесении большого количества минеральных удобрений. Фактически все виоленты, в их понимании — резко выраженные эдификаторы, а также, по-видимому, любые виды, способные образовывать густые одновидовые поселения, т. е. логическим основанием для их выделения являются не внешние условия, как у Л.Г. Раменского, а морфология взрослого растения, как у J.P. Grime, причём в отличие от последнего, конкурентоспособность видов Б.М. Миркин с соавторами вовсе во внимание не принимают. При ухудшении условий конкурентное преимущество

«Отечественный ученый Л.Г. Раменский предложил классифицировать предприятия и компании по четырем типам инновационного поведения: предприятия-виоленты (виолентное поведение); предприятия-пациенты (пациентное поведение); предприятия-эксплеренты (эксплерентное поведение); предприятия-коммутанты (коммутантное поведение). Аналогичная классификация предложена швейцарским экономистом Х.Фризвинкелем, который проводит аналогию инновационного поведения компаний с поведением в животном мире: виоленты — львы, слоны, бегемоты; пациенты — лисы; эксплеренты — ласточки; коммутанты — мыши» (Новиков, 2007: 53).



Рис. 1.44. Треугольник Грайма. С, R, S — основные типы жизненных стратегий, CR, CS, RS, CRS — переходные между ними типы жизненных стратегий. По Миркин и др. (2001).

получают виды, способные их переносить — пациенты. Среди пациентов авторы выделяют экотопические и фитоценотические. Экотопические пациенты произрастают в местах, где условия плохи сами по себе, а фитоценотические — в местах, где плохие условия создают эдификаторы-виоленты. В местах, где нарушения ухудшают условия, растительный покров образуют эксплеренты. Это однолетние (реже малолетние) растения с большой семенной продукцией. Их семена попадают в недавно нарушенные места благодаря высоким расселительным способностям, или же они уже были в почве в этом месте, дожидаясь подходящих условий. Кроме настоящих эксплерентов Б.М. Миркин с соавторами (2002) выделяет ложных эксплерентов, которые постоянно входят в состав растительных сообществ, образованных виолентами или пациен-

тами, но вегетируют в короткие периоды, когда имеющиеся ресурсы почему-либо недоступны доминантам. Сюда авторы относят растения, которые обычно называют эфемероидами и эфемерами: вегетирующие в листопадных лесах до распускания листвы, в пустынях в периоды дождей.

G.J. Vermeij (1978) считает, что логическими основаниями для выделения трёх типов стратегий являются особенности окружающей среды (судя по тексту — благоприятность условий, в частности, их стабильность) и то, как виды реагируют на них. Он полагает, что для видов с высокой скоростью роста популяции, которых он называет не эксплеренты, а оппортунисты (т. е. считает их синонимом г-стратегов), характерна высокая способность к колонизации эфемерных или часто нарушаемых биотопов благодаря высокой способности к расселению. Однако их конкурентоспособность низка, поэтому виды других групп вытесняют их. Для пациентов характерна способность длительно существовать в неблагоприятных условиях (выносить физиологический стресс). Их отличает низкая скорость роста и, независимо от условий их существования, невысокий репродуктивный потенциал. В результате при благоприятных условиях, они также растут очень медленно, поэтому их конкурентоспособность низка. В качестве примера таких видов он приводит виды супралиторали и верхних горизонтов литорали, абиссали и районов с пониженной солёностью. Многие черты К-стратегов возможно связаны не с их высокой конкурентоспособностью, а с устойчивостью особой таких видов, поэтому К-стратеги и пациенты могут иметь немало сходного в своей биологии. К третьей группе он относит биотически успешные виды, обитающие в условиях, близких к оптимальным. В эту группу попадают не только К-стратеги. Если К-стратеги по определению поддерживают плотность своих популяций на высоком уровне благодаря конкурентному превосходству во взаимодействии с другими видами, то биотическая успешность видов, по мнению G.J. Vermeij, может иметь и другие причины. Биотически успешные виды также имеют большую продолжительность жизни, сравнительно высокую скорость роста на ранних стадиях развития. В море, по его мнению, такие виды преобладают на наружной поверхности рифов, в верхних нескольких сантиметрах рыхлых грунтов мелководий, в нижней литорали.

Многие живые организмы имеют короткую продолжительность жизни и не имеют выраженного периода индивидуального роста или, по крайней мере, не имеют выраженной возрастной структуры популяции (простейшие, фитопланктон, многие виды зоопланктона, особенно пресноводного и др.), поэтому к ним не применимы логические основания классификаций, использованные Л.Г. Раменским, L. Van Valen, J.P. Grime и G.J. Vermeij.

Ю.Э. Романовский (1989а,б), изучавший пресноводный зоопланктон, обратил внимание на то, что в природе обычно ресурсы испытывают флуктуации и в качестве логического основания предложил использовать амплитуду и частоту колебания ресурса. По его мнению, при больших амплитудах колебания ресурса высокой численности популяции достигают г-стратегии (ярко выраженные эксплеренты), способные быстро увеличить численность. При низкой амплитуде высокой численности популяции достигают К-стратегии (крайние пациенты), которые не только сами устойчивы к минимальной концентрации ресурса, но и «поддерживают его количество на постоянном и низком уровне, недоступном для других видов» (1989а: 25). С другой стороны, продолжительные периоды дефицита ресурса также различна. Если период дефицита ресурса существенно превышает продолжительность жизни особей, то такие г-стратегии (эксплеренты) переживают этот период на латентной стадии (споры и семена некоторых растений, покоящиеся яйца беспозвоночных, а также особи, способные впасть в состояние анабиоза). Если период дефицита ресурса меньше продолжительности жизни особей, то такие г-стратегии (виоленты) переживают его на половозрелой стадии. Таким образом, С-S-R-стратегии — это адаптации к разным уровням колебания ресурсов независимо от природы таких колебаний, и положение вида в С-S-R-пространстве определяет распределение расхода энергии на различных стадиях онтогенеза (Рис. 1.45).

Л.В. Ильяш (Ильяш и др., 2003) на основе анализа популяционных стратегий фитопланктона в качестве логических оснований классификации стратегий предложила использовать способность вида конкурентно воздействовать на совместно обитающие с ним виды и чувствительность к такому воздействию со стороны других видов. При увеличении значений одного показателя уменьшается другой и наоборот. Эксплеренты (R-стратегия) и виоленты (С-стратегия) занимают при этом крайние положения, пациенты (S-стратегия) — среднее, одновременно только для них характерна высокая устойчивость к низкой концентрации ресурса (Рис. 1.46).

Сравнивая классификации разных авторов, можно отметить, что все выделяют три типа стратегий:

- **Опportunисты**, или **эксплеренты** — виды, которые быстрее остальных начинают потреблять новый ресурс (территорию, биогены и т. п.). Способы реализации этой стратегии весьма разнообразны. Одни виды имеют специальные стадии для переживания периодов, когда ресурс малодоступен. Другие, благодаря относительно короткому жизненному циклу (способности быстро увеличить свою численность) и высокой расселительной способности, дают вспышки численности в местах, где ресурс временно становится доступным. Особи третьих сами мигрируют между мес-



Рис. 1.45. С-S-R-стратегии у зоопланктона. По Ю.Э. Романовскому (1989).



Рис. 1.46. С-S-R-стратегии у фитопланктона. По Л.В. Ильяш и др. (2003).

тами с доступным ресурсом, потенциал размножения и расселения при этом могут быть и невысокими. Примером вида с такой стратегией Л.Г. Раменский считал шакала.

- **Пациенты** — виды, особи которых обитают в неблагоприятных условиях. Существует слишком большая субъективность в отнесении условий к благоприятным или нет и, соответственно, отнесения видов к виолентам или пациентам. Так, условия жизни в абиссали или в засушливых районах считаются неблагоприятными. Виды, которые там существуют относят к пациентам, поскольку они способны переносить эти неблагоприятные условия. Вместе с тем, наличие в таких условиях процветающих популяций пациентов позволяет интерпретировать данные условия как благоприятные для них. Правильнее было бы оценивать качество биотопа с точки зрения самого вида, а не наших представлений о том, что для него хорошо, а что плохо. Условия в пустыне неблагоприятны для зостеры, но благоприятны для кактуса, и наоборот, условия верхней сублиторали неблагоприятны для кактуса и благоприятны для зостеры. А для солероса (*Salicornia europaea*), растущего и там, и там, благоприятными, по-видимому, следует считать оба биотопа. Отсутствие каких-либо объективных критериев благоприятности-неблагоприятности видно из следующего примера. Л.Г. Раменский (1938), иллюстрируя жизненную стратегию пациентов, приводит всего два примера: сосну (*Pinus sylvestris*) и тростник (*Phragmites australis*). Характеризуя последний, он пишет: «Тростник — прямо специалист по разнообразным трудным условиям, настоящий земноводный верблюд» (стр. 280). Б.М. Миркин с соавторами (2002) приводит два примера виолентов (sic!): канареечника и того же тростника (Миркин и др., 2002: 42). Представленный выше пример канареечника также хорошо иллюстрирует субъективность критериев. «Виолентность» вида проявляется только при внесении минеральных удобрений, т. е. только при антропогенном воздействии.

«Эти добрые люди, — заговорил арестант и, торопливо прибавив: — игемон, — продолжал: — ничему не учились и все перепутали, что я говорил. Я вообще начинаю опасаться, что путаница эта будет продолжаться очень долгое время. И все из-за того, что он неверно записывает за мной» (Булгаков «Мастер и Маргарита»).

Следуя этой логике, к ярко выраженным виолентам следует отнести и все остальные культурные и декоративные растения, «виолентность» которых проявляется при других воздействиях человека (обработка гербицидами, регулярная вспашка и прополка и т. п.). С точки зрения Л.Г. Раменского, канареечник следовало бы считать типичным эксплерентом, поскольку ни о какой «высокой энергии жизнедеятельности» в его случае не приходится говорить, ибо «на контрольном участке, где удобрения не вносились... к шестому году.. канареечник был практически полностью вытеснен» (Миркин и др., 2002: 43). С другой стороны, латентные стадии оппортунистов не всегда легко (а то и невозможно)

отличить от особей пациентов.

- Все остальные виды относят к третьей группе, которую различные авторы называют по-разному. Наиболее нейтральным (а, следовательно, более универсальным) является термин **биотически успешные виды**.

При всём внешнем сходстве разные классификации, выделяющие три жизненные стратегии, неодинаковы, поскольку при их проведении данные авторы использовали различные логические основания. Причина этого состоит в том, что из множества вероятных логических оснований авторы классификаций выбирают те, которые считают наиболее существенными. Представление же о существенном неодинаково у различных исследователей, во-первых, потому, что на разных стадиях развития науки эти представления меняются. Во-вторых, каждый автор строит свою классификацию для изучения им групп: Л.Г. Раменский, L. Van Valen, J.P. Grime и Б.М. Миркин с соавторами — для наземных высших растений, G.J. Vermeij — для макробентоса, Ю.Э. Романовский — для пресноводного зоопланктона, Л.В. Ильяш — для фитопланктона. Очевидное несходство биологии данных групп приводит к сущест-

венным различиям в возможностях реализации жизненных стратегий. К тому же эти группы входят в состав разных экосистем, а особенности экосистем и биологии доминирующих в них групп в значительной степени взаимосвязаны. Например, на коралловом рифе или в лесу очень важна эдификаторная роль отдельных видов, тогда как в фитопланктоне этот эффект гораздо менее значим. Всё это делает неизбежным существование многочисленных классификаций жизненных стратегий, что мы и наблюдаем в реальности. Созданные каждая для конкретной ситуации, различные классификации хорошо их описывают. В то же время, одновременное существование разных классификаций делает каждую менее универсальной, а применимость конкретных классификаций в экосистемах другого типа часто сомнительна. Субъективность выбора логического основания для классификации может сопровождаться субъективностью оценки положения вида на градиенте факторов, по которым проводится классификация. Как показано выше на примере благоприятности-неблагоприятности, одни и те же условия (для одного и того же вида!) разные авторы могут трактовать диаметрально противоположно; это резко обесценивает такие классификации и снижает их общетеоретическую ценность.

Как и в случае г-К-стратегий, три стратегии рассматривают идеальные случаи. Реально же виды образуют континуум в С-S-R-пространстве. Также, как и в случае г-К-стратегий, подразделение видов, удобно с педагогической точки зрения (хотя, как показывает практика, и менее, чем г-К-стратегии). На практике в отношении каждого вида выполнимо с теми или иными оговорками.

Большое внимание, уделяемое обсуждению различных жизненных стратегий, связано со стремлением через жизненные стратегии видов объяснить поведение экосистем. Такое возможно только если в экосистемах преобладают неспецифические взаимодействия видов. Накопленные экологией данные свидетельствуют о том, что экосистемам присущи особенности, характерные только для них. Эти особенности возникают лишь в результате взаимодействия её частей (видов), специфических для каждой экосистемы. Такие особенности не могут быть отражены в классификациях жизненных стратегий видов. Например, во многих экосистемах велика роль «ключевых видов», но это — характеристика роли вида в экосистеме, а не его жизненной стратегии.

Сравнение классификаций жизненных стратегий с делением видов на ценофилов и ценофобов

Основное различие этих классификаций — логическое основание деления. Классификации жизненных стратегий имеют логическим основанием особенности их биологии (аутоэкологические = систематические). Аналогичные классификации видов: классификация жизненных форм, морфологические и таксономические классификации. Деление же на ценофобы и ценофилы проводят по их положению в ЦС (т. е. логическое основание классификации — синэкологическое): ценофилы включены в ЦС, ценофобы — нет.

Виды, не входящие в состав ЦС, могут поселяться только в местах, где эти ЦС были разрушены в силу каких-либо причин. На практике это означает, что данные виды должны быть ярко выраженными г-стратегами. Виды поздних стадий сукцессионных рядов и климакса некоторых (преимущественно — наземных) ЦС обычно обладают качествами К-стратегов. Поэтому может создаться впечатление, что г-стратегии — это ценофобы, а К-стратегии — это ценофилы. Однако такое соответствие вовсе необязательно. Виды ранних сукцессионных стадий также являются г-стратегами. В сообществах, где происходит изъятие существенной части биомассы и особой доминирующих видов, даже виды климакса обладают свойствами г-стратегов. Примерами таких сообществ являются сообщества степей (Мордкович, 1982) и бентоса южного и среднего Каспия (Карпинский, 2001). В степях климаксные виды способны к быстрому восстановлению после стравливания. Бентос Каспия способен восстанавливаться после почти полного выедания рыбами. Для многих беспозвоночных и рыб, а

также для деревьев характерно увеличение плодовитости с ростом размеров особи. Размер же особей увеличивается с возрастом, поэтому в данных группах долгоживущие виды (свойство К-стратегов) обладают высокой плодовитостью (свойство r-стратегов) и тем большей, чем больше продолжительность жизни, т. е. имеет место конфликт характеристик. Вообще, такие свойства r-стратегов, как высокая плодовитость и высокая способность к расселению, присущи большей части организмов макробентоса независимо от их конкурентоспособности и жизненной стратегии. Эти черты присущи практически всем видам, доминирующим в донных сообществах, в том числе таким видам-эдификаторам, которые по остальным показателям являются типичными К-стратегами, как многолетние макрофиты и герматипные кораллы.

Эдификаторы-ассектаторы и ценофильные-ценофобные виды

В отличие от аутоэкологических классификаций жизненных стратегий, деление видов на эдификаторы и ассектаторы основано на их месте в сообществах, т. е. эта классификация — синэкологическая. Различие классификаций «эдификаторы-ассектаторы» и «ценофильные-ценофобные» виды состоит в их логических основаниях. Деление видов на эдификаторы и ассектаторы, предложенное В.Н. Сукачевым, основано на степени их воздействия на окружающую среду: эдификаторы, в отличие от ассектаторов, модифицируют окружающую среду, создавая в изменённых ими биотопах специфические сообщества. Деление же на ценофилов и ценофобов основано на простой констатации факта вхождения вида в ассоциацию. Ясно, что это — перекрывающиеся, но совсем не идентичные понятия, в противоположность мнению А.И. Кафанова (2004). Другое различие классификаций связано с разным пониманием сообщества. С позиций парадигмы структурализма (деление видов на ценофилов и ценофобов является её составной частью) сообщество — это пространственно-временная стадия существования ЦС. При делении видов на эдификаторов и ассектаторов смысл понятия «сообщество» специально не анализируют, обычно он вполне соответствует общепринятому (рассмотренному выше, т. е. весьма неопределённому). Таким образом, несмотря на то, что классификация «эдификаторы-ассектаторы» тоже была предложена как синэкологическая, это принципиально неодинаковые классификации, различны и их результаты. Да, многие из ценофилов — эдификаторы, иные ценофилы того же сообщества могут быть ассектаторами. Но эдификаторами могут быть и ценофобы: в густых зарослях борщевика Сосновского или гидроидов почти нет других видов, так что формально это — эдификаторы, хотя никаких ассоциаций и не возникает, есть лишь группировки. Другие ценофобные виды могут быть ассектаторами.

Ценотическая система и географическая изменчивость ценофильных видов

Может показаться маловероятным, что при отсутствии барьеров ЦС способны сохранить свою целостность. Рассмотрим эту проблему на примере анализа географического распространения близких таксонов (внутривидовых форм или близких видов).

Итак, в ЦС ценофильный вид находится под мощным прессом стабилизирующего отбора в соответствии со своей нишей. Один и тот же вид может входить в состав нескольких ЦС, более того, он обычно входит. Но в разных ЦС вид имеет разные ниши (поскольку ассоциации, в которые он входит, другие). Это объясняет широко известный феномен географической изменчивости. Часто географическая изменчивость носит не плавный (клинальный) характер, а вид можно разбить на некоторое число подвидовых таксонов с узкой зоной интерградации. Клинальный, а не дискретный характер изменчивости может быть артефактом из-за того, что при отборе и анализе изменчивости изначально предполагают клинальный её характер. Границы же ЦС во внимание не берут, и клину получают как результат формальной ин-

терполяции. Часто один вид сменяет в пространстве близкий к нему (викарирующий). Обычно дискретность того или иного таксономического ранга интерпретируют как результат следующих событий: — превращение единого ареала вида в несколько изолированных участков (причиной этого в средних широтах полагают оледенение);

- аллопатрическое возникновение в изолятах в той или иной степени обособленных таксонов (вид, подвид);

- восстановление непрерывности ареала после устранения причины фрагментации;

- гибридизация (в случае подвидов) или конкурентное исключение (в случае видов) в зоне контакта.

Ширину зоны гибридизации рассматривают как функцию незавершённости процессов видообразования, её отсутствие (конкурентное исключение) — завершённым видообразованием.

Такую последовательность событий предполагают из-за широко распространённого представления о том, что при свободном генетическом обмене в зоне контакта должен установиться плавный градиент характеристик вида. Это представление кажется настолько очевидным, что его обоснование полагают излишним. Проанализируем данное представление на простейшей модели (Грабовский, 1995). В модели можно устанавливать размер поля, радиус расселения, радиус поиска полового партнёра, плодовитость и влияние на спаривание «процента крови» одного или другого таксона, жизнеспособность гибридов. Модель можно запустить в двух вариантах: (1) один вид полностью конкурентно исключает другой (в каждой клетке поля может быть только один вид) и (2) виды не конкурируют друг с другом (в каждой клетке поля может быть как один вид, так и оба сразу).

При отсутствии спаривания в случае полного конкурентного исключения между видами устанавливается узкая зона перекрытия (ширина положительно зависит от радиуса расселения). В отсутствие конкуренции ширина зоны перекрытия линейно увеличивается, пока каждый вид не займёт всё поле (Рис. 1.47). И тот, и другой результаты ожидаемы.

Если особи разных таксонов свободно спариваются, и их потомство сохраняет полностью жизнеспособность, то в случае конкурентного исключения между ними устанавливается узкая зона перекрытия, ширина которой зависит от радиуса расселения (Рис. 1.48). Даже в случае отсутствия конкурентного исключения между таксонами устанавливается узкая зона гибридизации, ни о каком плавном градиенте не может идти и речи.

Снижение жизнеспособности гибридов приводит к сужению зоны перекрытия, т. е. посткопуляционные механизмы эффективно препятствуют генетическому обмену. С уменьшением случайности спаривания (особи вида предпочтительно выбирают особей того же вида) ширина зоны перекрытия ареалов, наоборот, возрастает, что приводит к увеличению генетического обмена, если предпочтение в спаривании не абсолютно. Выше были рассмотрены случаи, в которых эффективные прекопуляционные механизмы отсутствовали. Эффективные же посткопуляционные механизмы имеются у всех ценофильных видов — таков мощный пресс стабилизирующего отбора: гибридам места в ЦС нет. Это объясняет, как при отсутствии механизмов, предотвращающих гибридизацию, один и тот же вид может занимать различные экологические ниши в разных ЦС, как может вообще сформироваться новая ЦС в отсутствии изоляции.

При разрушении ЦС (например, в антропогенных биотопах) посткопуляционные механизмы не действуют, что увеличивает зону перекрытия.

Рассмотрим также случай отсутствия конкуренции и прекопуляционных механизмов (свободного скрещивания), но низкой жизнеспособности гибридов. При низкой плодовитости между таксонами устанавливается узкая зона, ширина которой пропорциональна радиусу поиска полового партнёра. С увеличением плодовитости

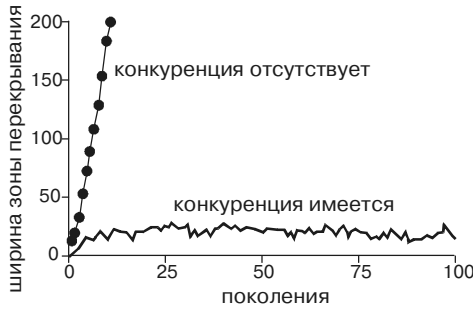


Рис. 1.47. Динамика ширины зоны перекрывания ареалов в отсутствие гибридизации.

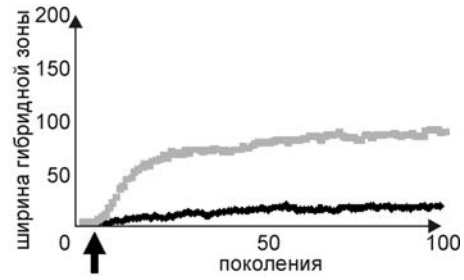


Рис. 1.48. Динамика ширины гибридной зоны при беспрепятственной гибридизации и конкурентном исключении в зависимости от радиуса расселения.

Стрелкой отмечен момент контакта, серая линия — больший радиус, чёрная — меньший.

и/или радиуса поиска полового партнёра зона перекрывания быстро расширяется, и при достаточно высокой плодовитости, даже при 100% смертности гибридов, ареалы видов быстро полностью перекрываются (Рис. 1.49) (при тех же параметрах, что и на Рис. 1.47, но плодовитости не 4, а 100 — за 12 поколений).

Перейдём к примерам из природы. Ограничимся наиболее широко известными, хрестоматийными случаями: кольцевой ареал большой синицы *Parus major* (Рис. 1.50) и серой *Corvus cornix* и чёрной *C. corone* ворон (Рис. 1.51). Оба случая рассматривают авторы практически всех учебников по теории эволюции как примеры аллопатрического видообразования и зон вторичного контакта.

Парадигма структурализма позволяет иначе трактовать эти случаи. *Parus major major* — европейский подвид, естественный ареал которого ограничен преимущественно буковыми лесами. Экспансия подвида на восток связана с освоением им антропогенных ландшафтов, в первую очередь населённых пунктов. *Parus major minor* — восточноазиатский подвид, экспансия которого на север также связана с освоением им тех же антропогенных ландшафтов. Очевидно, что в обоих случаях при расширении естественного ареала подвида и вселении в антропогенные ландшафты и тот и другой виды вышли из-под контроля родных для них ЦС и вошли в состав формирующихся синантропных ЦС, сохраняющих ещё многие свойства группировок. Как чистым подвидам, так и их гибридам есть в них место, поэтому между подвидами в узкой полосе происходит гибридизация.

Серая ворона в естественных сообществах — вид свойственный преимущественно приречным районам, чёрная — вид, более свойственный лесам. Оба вида давно стали (каждый в пределах своего естественного ареала) одними из обычных

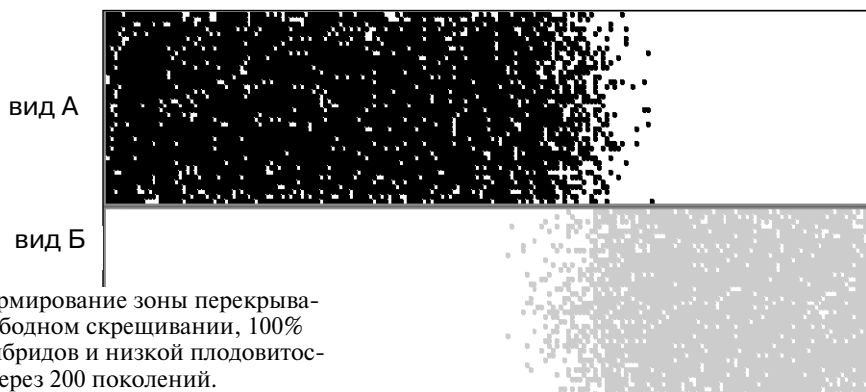


Рис. 1.49. Формирование зоны перекрывания при свободном скрещивании, 100% смертности гибридов и низкой плодовитости через 200 поколений.

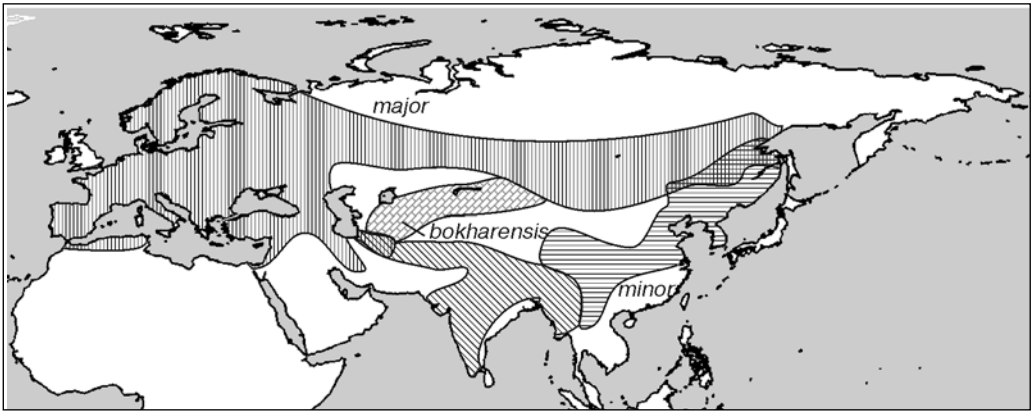


Рис. 1.50. Кольцевой ареал большой синицы *Parus major*. По Кейн (1968), из А.С. Северцова (2005, упрощено).

Надписаны названия подвидов.

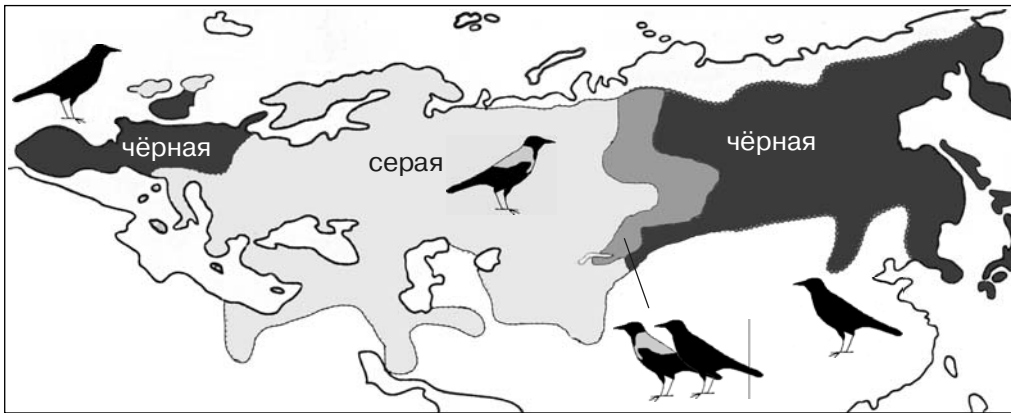


Рис. 1.51. Гнездовые ареалы и зоны гибридизации чёрной и серой ворон. По Блинову (1998), из А.С. Северцова (2005).

синантропных видов. Как и в случае с большой синицей, гибридизация происходит вне природных ЦС. Ширина зоны гибридизации в полном соответствии с моделью определяет подвижность особей: в Западной Европе виды более осёдлы, и зона гибридизации существенно уже.

В обоих вышеописанных случаях таксоны аллопатричны, т. е. замещают друг друга в пространстве (викарируют). Рассмотрим теперь случай симпатричных видов. Все представители семейства Fagaceae (буковые) являются ценофилами. Многие виды — эдификаторы различных ассоциаций, в том числе и климатских, как в Северном, так и в Южном полушарии, как в Старом Свете, так и в Новом. В Северном полушарии широко распространён род дуб *Quercus*. Дуб обыкновенный, или черешчатый *Q. robur* является эдификатором климатса Восточно-Европейской ботанико-географической провинции (север Восточной Европы, на восток почти до Урала). В Западно-Европейской ботанико-географической провинции (территория Западной Европы, а также на юге Восточной Европы и Кавказа до Ленкорани включительно) эдификатором климатса является скальный дуб *Q. petraea*, отличающийся почти сидячими желудями и формой листьев. Эти два вида близки друг к другу, ареал *Q. petraea* почти целиком расположен в пределах ареала *Q. robur* (Рис. 1.52): оба вида, например, растут на всей территории Британских островов, так что в Шервудском

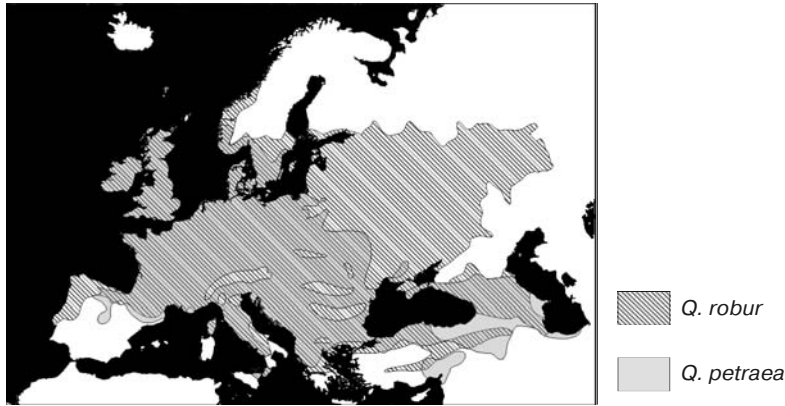


Рис. 1.52. Современные ареалы *Quercus robur* и *Q. petraea*. По Borch3kawki из pl.wikipedia.org. Граница ареала *Q. robur* в Восточной Европе в значительной степени антропогенная (см. Главы 2 и 3).

лесу Робина Гуда были оба вида. Там, где их ареалы перекрываются, данные два вида не просто симпатричны, а сменяют друг друга в ходе сукцессии: *Q. robur* становится эдификатором предшествующих климаксу сериальных ассоциаций, где эдификатором является *Q. petraea*. На всём протяжении их ареалов это — «хорошие» виды. Согласно палеонтологическим данным, оба вида существуют, как минимум, на протяжении последних 10 млн. лет (с миоцена), и всё время их ареалы перекрывались на площадях в сотни тысяч квадратных километров, и никаких сомнений в их самостоятельности не возникало. Но выяснилось, что в искусственных насаждениях (т. е. вне природных ЦС, ценофилами которых они являются) эти два вида неограниченно скрещиваются, давая вполне плодовитое потомство (White, 1981). После обнаружения данного факта начали говорить о том, что они — «полуви́ды». Применение этого термина ничего в действительности не объясняет, т. е. не разъясняет того, почему *Q. robur* и *Q. petraea* сосуществовали миллионы лет на одной территории и были вполне различимы, сохраняя свою самостоятельность. С позиций структурализма ситуация с этими двумя видами настолько классически ясная и понятная, что так и просится в учебник: виды разделены в естественных сообществах, пока (и поскольку) были ценофилами. В искусственных посадках обычно ни о каких естественных ассоциациях говорить не приходится, это типичные группировки, т. е. они выходят из-под контроля ценозов и из ценофилов становятся ценофобами (поскольку ценофилов в группировках нет по определению). Скрещивание, по-видимому, имеет место и в природе, но там нет ниши для гибридов, а есть лишь ниши *Q. petraea* и *Q. robur*, поэтому гибридные особи не выживают. В группировках же чётко очерченных ниш нет, что позволяет существовать как *Q. petraea* и *Q. robur*, так и их гибридам. Данный пример также показывает, что «хорошие» виды (а это — всегда ценофилы) могут существовать симпатрично, не обладая репродуктивной изоляцией. Их самостоятельность поддерживает их ценофильность.

Аналогичная ситуация описана и для австралийских *Eucalyptus*, для многих из которых известны межвидовые гибриды, которые «как правило отсутствуют в старых насаждениях. Чаше они наблюдаются на площадях, изменённых деятельностью человека» (Вальтер, 1975: 179).

Ценоотические системы пастбищного и консортного типов

Всё многообразие ЦС можно расположить на оси. Крайние варианты получат название ЦС консортного типа и пастбищного типа.

В сообществах ЦС консортного типа (например, леса, коралловые рифы), есть структурообразующие виды-эдификаторы. Продолжительность их жизни сущест-

венно превышает кратковременные колебания внешних условий. Они имеют крупные размеры, создавая явный запас биомассы (в лесах — деревья). Отношение продукции к биомассе (P/V-коэффициент) гораздо меньше единицы. Эдификаторное действие доминантов обеспечивает постоянство ассоциаций. Смена доминирующих видов приводит к смене ассоциаций, поэтому для ЦС консортного типа характерны развитые экогенетические и демутационные сукцессионные ряды. Устранение видов, определяющих структуру ассоциаций, приводит к их принципиальной перестройке и существенной смене видового состава, сопровождающейся более или менее массовым вымиранием. Для ассоциаций таких ЦС характерно наличие большого числа специализированных консументов первого порядка, особенно для ассоциаций, близких климаксовой.

ЦС пастбищного типа (степи, средний и южный Каспий, районы со средиземноморским климатом) организованы по блочному типу, блоки сравнительно независимы друг от друга. В каждый блок входят виды со сходными нишами, например, блок фильтраторов эпифауны, собирающих детритофагов, наземных травоядных позвоночных и т. п. Они фактически являются гильдиями. Блоки-гильдии могут быть объединены в блоки более высоких порядков. Например, блоки фильтраторов эпифауны и инфавны — в блок фильтраторов. Блоки фильтраторов, собирающих детритофагов и грунтоедов — в блок бентосных консументов низшего трофического уровня. Блоки травоядных насекомых и травоядных позвоночных — в блок травоядных и т. п.

Блоки притираются друг к другу. Эта притирка обычно происходит на уровне притирки межвидовых взаимоотношений внутри блока. Развитие специализированных взаимоотношений видов, входящих в разные блоки, наблюдается редко. В частности, специализированные консументы первого порядка для таких ассоциаций не являются характерными, если же специализация и наблюдается, то гораздо менее жёсткая. Травоядные легко переключаются с потребления одного вида растений на потребление другого, в зависимости от того, какой сейчас более доступен. Фильтраторы потребляют фитопланктон, ориентируясь больше на его размеры и наличие твёрдой наружной оболочки, нежели на видовой состав. Детритофаги собирают детрит независимо от видовой принадлежности его источника. Бентосоядные рыбы переключаются, например, с потребления полихет на потребление ракообразных и т. д. Поэтому возможна замена блоков целиком без существенных изменений в остальных блоках. Так, для существования ЦС травяных биомов (степи, саванны и др.) необходимо наличие блока крупных травоядных животных. В южнорусских степях это были лошади, зубры, антилопы и др. В настоящее время степной биом может поддерживать выпасом скота. Однако, такое «протезирование» несовершенно, о чём говорит широкое распространение эффектов опустынивания.

Другой пример несовершенства «протезирования» даёт Австралия (Кабаков, 2006). В сформировавшихся там безлесных ассоциациях блок крупных травоядных был представлен сумчатыми, самые крупные представители которых были уничтожены ещё аборигенами. Европейцы ввезли в Австралию плацентарных травоядных млекопитающих, в первую очередь овец, а также крупный рогатый скот, лошадей, верблюдов и кроликов. Как всякие травоядные, они продуцировали большое количество навоза. Австралийские навозники, адаптированные к питанию навозом сумчатых, оказались не в состоянии справиться с навозом плацентарных. Он скапливался и засыхал в виде сплошной корки на поверхности почв, что привело к ухудшению травостоя и в то же время массовому размножению пастбищных мух, нападающих на человека и животных. С 1967 г. в Австралию начали интродуцировать 55 видов *Scarabaeinae* из Африки и Южной Азии. Из них наиболее успешно акклиматизировались *Digitonthophagus gazella*, *Onthophagus binodis*, *Euoniticellus intermedius* и *Onitis alexis*. Эти жуки стали интенсивно размножаться, и таким образом проблема утилизации навоза на пастбищах Австралии постепенно решается. Любопытно, что некоторые из

акклиматизированных родов (например, *Onthophagus*, обитающий и в средней полосе России) — обитали в Австралии и ранее, и имели в составе её фауны эндемиков.

В районах со средиземноморским климатом значительную роль в ксеросериях местных ЦС играют частые пожары. Предотвращение пожаров при этом парадоксальным образом ведёт не к сохранению ксеросерий ЦС, а, наоборот, к их разрушению, что в первую очередь выражается в падении биоразнообразия.

Для ЦС пастбищного типа в целом характерен очень высокий Р/В коэффициент первого трофического уровня (фототрофов в степях, консументов первого порядка в зообентосе). Выраженного запаса биомассы нет, она может потребляться почти целиком (или сторгать, как в ксеросериях субтропиков и тропиков). Продукция надземной массы в травяных сообществах превышает её максимальную биомассу в 1,5–2,7 раза (Базилевич, Титлянова, 1978). В степях потребляется до 30–60% первичной продукции (Абатуров, 1980): учитывая то, что большая часть растений степи не имеет многолетних надземных частей, это составляет до половины биомассы. В Северном и Южном Каспии осетровые могут выесть бентос полностью: в пробах после прохождения нагульных стад осетровых бентос иногда вовсе не удаётся обнаружить, сообщество в данном месте восстанавливается за счёт приноса личинок из соседних районов (Карпинский, 2002). Колебания биомассы и численности бентосных сообществ широко распространены в сообществах рыхлых грунтов, т. е. являются для них обычными, нормальными. Стабильность сообществ пастбищного типа обеспечивает меняющееся относительное обилие видов в зависимости от существующих в данный момент (в данном конкретном месте) условий, в целом же видовой состав постоянен, демутационные сукцессии не выражены.

С.М. Разумовский полагал такие биомы, как биом степей, экзогенно (зоогенно) стабилизированными ретардационными субклимаксами. С моей точки зрения, рассматривать воздействие блока фитофагов на блок первичных продуцентов той же ЦС как экзогенное воздействие неправильно, поскольку травоядные являются такой же неотъемлемой частью ЦС, как и растения. Ассоциации степей и бентоса Среднего и Южного Каспия не имеют внутренних причин для изменений и поэтому являются климаксными. В противоположность мнению С.М. Разумовского, зарастание степей лесом происходит только в результате экзогенного воздействия на ЦС — устранения одного из компонентов ЦС — мегафауны (подробнее см. Главу 3).

Другое существенное отличие ЦС пастбищного и консортного типа — длина сукцессионных рядов, приводящих к климаксу. В ЦС консортного типа экогенетические сукцессионные ряды состоят из многих сериальных ассоциаций, из них близкие к климаксу коренные ассоциации имеют свои демутационные сукцессионные ряды, один или даже несколько. В ЦС пастбищного типа сукцессионные ряды могут вовсе отсутствовать, как это наблюдается, например, в Среднем и Южном Каспии, где сообщество сразу восстанавливается в климаксное. Формирование климакса в геологическом масштабе времени здесь происходит в результате коэволюции блоков, включая подбор и коэволюцию видов внутри каждого блока и всей ЦС в целом. Каждый блок внутри себя сравнительно слабо интегрирован. Иными словами, хотя связи внутри блока развиты слабо, но сам набор видов является продуктом эволюции ЦС: виды взаимно дополняют друг друга, обеспечивая достаточно эффективное потребление поступающей в ассоциацию энергии (света, пищи и т. д.) в любых достаточно часто встречающихся условиях, независимо от амплитуды их колебаний, в пределах условий, к которым адаптирована данная ЦС.

ЦС консортного типа до некоторой степени контролируют состояние своего биотопа. Например, заросли макрофитов или рифы достаточно эффективно контролируют скорость течения воды. Благодаря этому ассоциация способна в определённой степени компенсировать неизбежные временные колебания (межгодовые, сезонные и т. п.) разных факторов (поток энергии, климат и т. п.). Эффектным примером такой стабилизации является наращивание мелководного рифа в высоту, компенсирующее увеличение глубины над его основанием. В результате такой компен-

сация образуются постройки высотой до 2 км и более (при том, что сам риф может существовать на глубинах не более первых десятков метров). Стабилизацию ЦС консортного типа обеспечивает создание запаса биомассы, поэтому в их ассоциациях доминируют виды, имеющие многие признаки К-стратегов (большая продолжительность жизни, высокая конкурентоспособность и т. п.). В случае ЦС пастбищного типа и то, и другое невозможно, поскольку большая часть продукции и биомассы изымается. Поэтому сукцессионные ряды в них развиты слабо или даже вовсе отсутствуют. Неизбежные колебания абиотических условий от места к месту и во времени компенсирует изменение состава сообщества (доминируют то одни, то другие виды). В результате, несмотря на изменяющиеся в пространстве и времени численные соотношения видов и, до некоторой степени, видовой состав, ЦС в целом весьма стабильны. Такой характер изменений обеспечивает создание примерно одинаковой продукции самым низшим трофическим уровнем экосистем на фоне флуктуаций внешней среды. Надо подчеркнуть, что о видовом составе сообществ мы судим по нашим сборам, поэтому виды с низкой в данный момент численностью легко могут быть пропущены. Это может создать обманчивое впечатление изменения ареалов при незначительных флуктуациях климата.

Выше описаны идеализированные ситуации. В реальных ЦС наблюдается сочетание свойств обоих типов ассоциаций. Так, в наиболее изученных лесных ЦС блок продуцентов устроен по консортному типу. Блок консументов первого порядка сочетает черты обоих. На более высоких уровнях усиливаются черты пастбищных сообществ. По консортному типу организованы те трофические уровни, которые не способны повлиять на свой источник энергии, но только в том случае, если виды-эдификаторы принадлежат к данному трофическому уровню. Сколько бы растений не выросло, они не способны повлиять на величину солнечной радиации, поступающей на единицу площади сообщества. Количество навозников не способно повлиять на продукцию навоза. Плотность детритофагов и фильтраторов не влияет на величину поступления в сообщество детрита и планктона. Поэтому внутри таких уровней и гильдий преобладает конкуренция за поступающую энергию (в виде света или детрита).

Принципиально иная ситуация наблюдается на более высоких трофических уровнях и во всех случаях, когда плотность организмов этих уровней способна повлиять на поток поступающей на него энергии. Размножаясь неограниченно, они способны подорвать свой пищевой ресурс. Фитофаги могут съесть все растения, хищники — всех своих жертв. Данные блоки функционируют по пастбищному типу. Если виды этих трофических уровней являются видами-эдификаторами (степи, Средний и Южный Каспий), то и вся ЦС самоорганизуется по пастбищному типу.

Один блок высших трофических уровней может входить сразу в несколько ЦС. Возможно, вероятность перехода блока к внутриценотическим взаимоотношениям пастбищного типа растёт с ростом абсолютной индивидуальной подвижности особей видов, входящих в блок. Абсолютная подвижность в каждом конкретном таксоне животных крупного ранга обычно растёт с увеличением размеров особей. Виды — компоненты ЦС пастбищного типа обеспечивают себе более стабильное поступление ресурсов на фоне колебаний абиотических условий и продуктивности связанных с ним видов. По-видимому, этим до некоторой степени можно объяснить наблюдаемую (или наблюдавшуюся ранее) внутри практически всех классов позвоночных, моллюсков, членистоногих тенденцию к увеличению размеров. Следует подчеркнуть, что все выгоды пастбищных связей реализуются только при неизменности блоков консортного типа, входящих в данную ЦС. При их перестройке связанные с ними пастбищные блоки претерпевают кардинальные изменения. Так, смена таксонов фитопланктона в море привела к замене брахиопод двустворчатыми моллюсками. Изменения среди пастбищных блоков, наоборот, мало влияют на блоки, организованные по консортному типу. Даже в тех случаях, когда пастбищный блок является эдификатором, его полное устранение приводит к перестройке ЦС, но вовсе не к глобально-

му вымиранию входивших в прежние ЦС видов, хотя некоторое вымирание и может иметь место. Примером является исчезновение тундростепи: кроме крупных травоядных, истреблённых человеком, вымерли почти исключительно виды, тесно связанные с ними (их консорты): хищники, стервятники, навозники и паразиты.

Сравнительно слабая связь блоков, организованных по пастбищному типу, с остальной ЦС делает их эволюцию менее когерентной. Именно этим объясняется высокая скорость эволюции наземных позвоночных, которые из общих соображений, казалось бы, должны были эволюционировать медленнее остальных: они обладают малым числом потомков, большой продолжительностью жизни, поздним половым созреванием, высокой способностью к расселению.

Формирование ЦС пастбищного типа проходит, по-видимому, несколько иначе, чем консортного. В этом случае происходит подбор и коадаптация видов, способных обеспечить максимальное потребление поступающей энергии в изменяющемся предсказуемым образом окружении. Одновременно происходит подгонка блоков друг к другу. В качестве примера формирования таких сообществ (вероятно, весьма широко распространённых в морском бентосе) в Главе 3 рассмотрено формирование травяных климаксных ассоциаций.

Разрушение ЦС пастбищного и консортного типов также происходит по-разному и имеет различные последствия. Разрушение консортных ЦС, как это видно из примеров рифов и тропических лесов, приводит к вымиранию существенной части входящих в них видов. Разрушение пастбищных ЦС, как видно из примера разрушения тундростепи, приводит к вымиранию только видов-эдификаторов и их ближайших консортов.

Деление ЦС на пастбищные и консортные сходно с известным делением сообществ на регулируемые сверху (up-down) и снизу (down-up) (см. обзор: Бизина, 1997). Разница этих классификаций в том, что они относятся к разным уровням: первая — к уровню ЦС, вторая — к уровню составляющих их сообществ.

Эволюция сукцессионных систем

Причины эндогенного развития сукцессионных систем

Выше мы рассмотрели процесс образования новой ЦС. Её целостность во времени поддерживается постоянством набора ниш и постоянством видового состава. И то, и другое достаточно эффективно регулирует ЦС. Таким образом, ЦС сама по себе, казалось бы, не имеет внутренних причин для развития после того, как она сформировалась. С.М. Разумовский даже считал, что ЦС «или исчезает, или остаётся в неизменном виде. О плавном эволюционировании... не может быть и речи» (Разумовский, 1999: 156). Тем не менее, на протяжении истории Земли одни ЦС сменяли другие, на их смену, в свою очередь, приходили третьи... Основная причина этого, конечно, не в непрерывной бомбардировке поверхности Земли метеоритами. Однако, ни в учебниках экологии, ни в учебниках теории эволюции причины эволюции экосистем обычно вовсе не рассматривают, или ограничиваются общими словами о росте приспособленности видов, полагая, что эволюция экосистем сводится к эволюции входящих в них видов.

Достаточно ясна лишь стадия формирования ЦС. ЦС формируется для более эффективного использования имеющихся ресурсов. Пока находятся неиспользуемые ресурсы, происходит видообразование. При формировании ЦС происходит прогрессивная специализация ассоциаций, сукцессионных рядов и т. д. Это означает рост числа ниш (видов, ассоциаций, сукцессионных рядов и т. п.), плотности их упаковки и уровня коадаптации. Соответственно, при формировании ЦС уменьшается объём ниш видов и сообществ и степень их перекрывания. Однако данный процесс не может продолжаться бесконечно: ни объём используемого ресурса, ни численность популяции, ни площадь, занимаемая ассоциациями, не могут стать сколь угодно

но малыми. Это объясняет причину резкого замедления темпов эволюции ЦС (и видов) после некоторого этапа формирования, но не помогает понять причину последующих изменений ЦС.

Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиан (1993а,б), анализируя юрский экологический кризис блока наземных тетрапод, выдвинули гипотезу (Рис. 1.53), согласно которой причина эндогенного развития ЦС заключается в следующем. Пока ЦС формируется, направление эволюции видов, входящих в её состав (филогенез), и самой системы (филоценогенез) совпадают. Направление филогенеза — прогрессивная специализация видов. Рост специализации приводит не только к увеличению эффективности потребления видом ресурса, но и к уменьшению потока энергии через популяцию данного вида и к уменьшению его численности, накоплению в системе неиспользуемых ресурсов, а также к росту чувствительности к колебаниям условий его жизни. Поскольку вероятность вымирания любого вида отлична от нуля, рост специализации приводит к увеличению этой вероятности. По достижении некоторого порога степени дробления для сообщества становится невыгодным дальнейшая специализация его членов. Вид же в силу особенностей процесса эволюции стремится к дальнейшей специализации и не может деспециализироваться. В результате дальнейшей специализации видов появляются неиспользуемые ресурсы, которые авторы теории называли «межнишевые лакуны». Отдельных ресурсов недостаточно для поддержания популяции специалиста, но суммарно разные ресурсы достаточны для поддержания популяции генералиста (неспециализированного вида). Источником генералистов выступают экотоны. Появление в сообществе таких генералистов представляет определённую опасность для сохранения прежней структуры системы. Если структурирующие возможности системы достаточно велики, то на базе этих генералистов возникает новая формация специалистов, в общих чертах воспроизводящая организацию прежней, и устойчивость системы восстанавливается. По мере роста числа специалистов второй формации насыщенность сообщества нишами увеличивается, со временем вновь переходит оптимальный уровень, и цикл повторяется. Модель описывает сообщество, состоящее исключительно из специалистов, причём уровень их специализации примерно одинаков и постоянно растёт. Такое сообщество, если и возможно, отнюдь не является типичным. В сообществах в норме сосуществуют специалисты и генералисты, а уровень специализации видов различен и не может расти бесконечно.

Эту же проблему изучал В.И. Грабовский (2005) на модели, построенной на основе идеологии клеточных автоматов (Рис. 1.54).

В модели рассмотрен простейший случай сообщества, состоящего из одного трофического уровня, виды которого могут специализироваться, и десяти видов ресурсов, пополняемых с постоянной скоростью, т. е. моделировалось сообщество, аналогичное рассмотренному Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом (1993а,б). Изучение модели показало, что с увеличением потока энергии через сообщество (в природе это происходит при росте продуктивности и/или площади, занятой сообществом), стабильность сообщества растёт. При снижении потока энергии в системе постепенно накапливаются неиспользованные ресурсы. В модели Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана неиспользуемые ресурсы появлялись в результате сужения ниш видов из-за прогрессивно увеличивающейся их специализации. Согласно их модели, специализация является как бы самоцелью (направление филогенеза — прогрессивная специализация видов). В результате роста специализации входящих в сообщество видов, эффективность использования всем сообществом имеющихся ресурсов снижается, что эквивалентно утверждению о снижении эффективности (полноты) использования имеющихся ресурсов (т. е., в конечном счете, приспособленности) каждым из видов сообщества. Существование такого процесса специализации, который имел бы результатом снижение эффективности использования видом имеющихся ресурсов представляется весьма сомнительным. В модели же В.И. Грабовского накопление ресурсов происходит в результате недостаточно эффективной специализации. Специа-

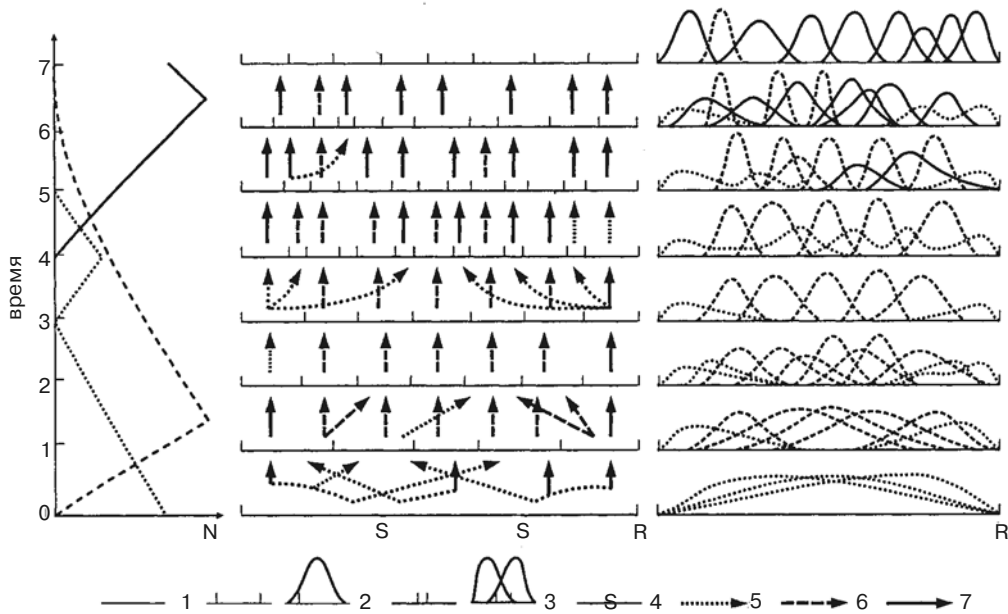


Рис. 1.53. Схема сопряжённой эволюции сообщества и биоты, её таксономического и экологического разнообразия.

Типичная последовательность фаз филогенеза показана на схеме тремя разными способами в виде: динамики таксономического разнообразия (левая часть схемы); разделения лицензионного пространства и характера преемственности (стрелки) между адаптивными зонами (средняя часть схемы); плотности их упаковки (правая часть схемы). Лицензионное пространство сообщества (1); адаптивные зоны показаны двумя способами: отрезками (средняя часть схемы) или в виде распределений (правая часть схемы) в лицензионном пространстве (2); интерзональные экологические лакуны показаны промежутками между адаптивными зонами (3), нечётко выраженная граница адаптивных зон (4), слабо специализированные таксоны показаны пунктирными линиями и стрелками (5); специализированные таксоны 1-й формации — прерывистыми линиями и стрелками (6), 2-й формации — сплошными линиями и стрелками (7); мера таксономического разнообразия (N); последовательность моментов (T_1 – T_8) геологического времени (7). По Каландадзе, Раутиану (1993а).

лизация при этом, в противоположность модели Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1993а,б) растёт не безгранично, а только до тех пор, пока растёт эффективность использования ресурсов. Базовые условия модели В.И. Грабовского гораздо больше подходят на правду, поскольку специализация, с одной стороны, не может расти неограниченно (как предполагают Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиан), а с другой — всегда недостаточно эффективна. Это происходит из-за того, что (1) непрерывно меняющиеся условия изменяют вектор эволюции и (2) ни одна из ЦС не состоит на 100% из эндемиков, какая-то часть видов, зачастую существенная, входит в состав других ЦС. Направление специализации в разных ЦС неизбежно различается, что снижает эффективность использования ресурсов в каждой из ЦС, в которую входит такой вид.

Как только объём неиспользованных ресурсов превысит некоторый порог, сообщество, моделируемое В.И. Грабовским, становится неустойчивым. В нём происходит деспециализация видов на протяжении времени, незначительного по сравнению с периодом стабильного развития. На стадии максимальной деспециализации происходит изменение моды специализации и возникают потребители неиспользованного ресурса. Последние быстро специализируются на потребление неиспользованных ресурсов. Их неограниченное размножение на данном этапе приводит к взрывообразной вспышке численности (этот феномен трудно, если вообще возможно, проследить на палеонтологическом материале). Восстановление баланса производства — потребления приводит в крайних случаях либо к вымиранию новых спе-

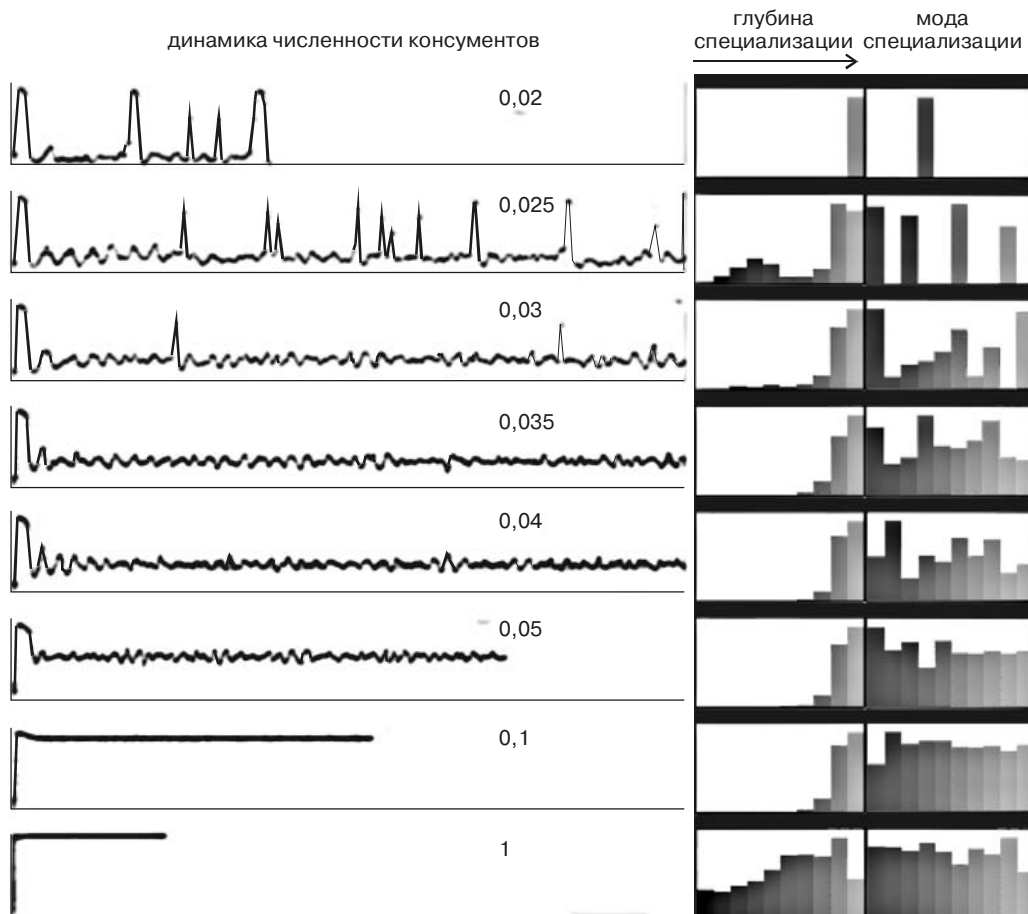


Рис. 1.54. Динамика численности консументов в зависимости от продуктивности. Цифры — поток энергии через сообщество. Справа: типичные «портреты сообществ». Глубина специализации имеет 10 градаций; мода специализации отражает потребление 10 различных ресурсов. По Грабовскому (2005).

циалистов, потреблявших ранее непотребляемые ресурсы, и восстановлению старой структуры, либо к установлению нового сообщества со своим характерным заполнением ниш, своеобразным «портретом сообщества». Обычно, по-видимому, наблюдается промежуточная ситуация. В периоды перестройки эволюция некогерентна, в периоды между перестройками — когерентна. Источником новых специалистов, согласно модели В.И. Грабовского, могут являться деспециализировавшиеся специалисты (в отличие от модели Н.Н. Каландадзе и С.А. Раутиана, где деспециализация считается невозможной). Поэтому перестройка сообщества может происходить только за счёт внутренних ресурсов, использование обитателей экотонов и других сообществ также возможно, но не обязательно даже их наличие. Вероятность деспециализации вовсе не противоречит известному положению о необратимости эволюции, поскольку обратимость эволюции и деспециализация — «две большие разницы». В возможности деспециализации и последующей специализации к новой нише каждый может легко убедиться, выглянув в окно: большинство синантропных видов прошли именно этот путь.

В модели В.И. Грабовского также представлено, что в устойчивом сообществе одновременно могут существовать и специалисты, и генералисты (на Рис. 1.54 при продуктивности 0,025 и 1) — ситуация, свойственная и природным сообществам.

Данная модель подтверждает, что причины видообразования — экологические.

Пути преобразования сукцессионных систем

Сукцессионная система в стабильном окружении

В таком простейшем случае соблюдаются следующие условия:

- поток энергии, усваиваемый ЦС, неизменен;
- колебания абиотических факторов малы, т. е. не влияют на функционирование ЦС;
- не происходит обмена видами с другими ЦС;
- положение и площадь аква(терри)тории, занятой ЦС, неизменны;
- не происходят катастрофы столь сильные, что затрудняют и нарушают протекание сукцессий (охватывающие огромные площади, большое количество видов и т. п.);
- антропогенное воздействие не влияет на функционирование ЦС.

Иными словами, все изменения, происходящие с ЦС, вызваны только и исключительно внутренними причинами. Эти изменения и их движущие силы были рассмотрены выше на примере сообществ наземных тетрапод и модели клеточных автоматов. В обоих случаях показано, что находящаяся в стабильных условиях ЦС может время от времени проходить через периоды перестроек, причины которых исключительно внутренние. Необходимо подчеркнуть, что нишевая структура, судя по результатам модели клеточных автоматов и наблюдениям в природе, обладает определённым консерватизмом. Это означает, что после таких перестроек таксономический состав может измениться незначительно, например: виды сменяют другие виды того же рода, поскольку обычно виды одного рода имеют более близкую биологию, чем виды разных родов.

Сукцессионная система в изменчивом окружении — происходит изменение климата и сопряжённая миграция сукцессионной системы

В простейшем и весьма распространённом случае изменение климата приводит к изменению положения ЦС. Во время оледенений бореальные ЦС сдвигались на юг, в межледниковые периоды — на север. Скорость миграции ЦС лимитирует скорость экогенетических сукцессий. Если эта скорость недостаточна, а также, если виды и их ассоциации обитают только в редко встречающихся условиях, часть видов и их ассоциаций может оказаться не в состоянии заселить новые участки ареала ЦС, и соответствующие ниши опустеют. Данное явление редко наблюдается в море, но, вероятно, достаточно широко распространено в пресноводных и наземных ЦС. Опустевшие ниши заполняют виды, образовавшиеся от видов, обитающих в ареале данной ЦС (ценофильных или ценофобных), или инвазионные, при этом общая структура ЦС остаётся неизменной.

Направление передвижения ЦС часто можно определить по тому, что из-за неоднородности абиоты за задним фронтомдвигающейся ЦС остаются эксклавы-рефугиумы в местах, где она по-прежнему более конкурентоспособна, чем следующая за ней. Аналогично у переднего фронта остаются эксклавы-рефугиумы предшествующей ЦС.

Сукцессионная система в изменчивом окружении — происходит изменение климата и вызванное им изменение сукцессионной системы

Если ЦС не может мигрировать, чтобы сохранить неизменными условия своего существования, она вынуждена меняться. Изменения эти выражаются прежде всего в выпадении видов. Выпавшие виды могут различаться своей ролью в ЦС. Очевидно, что выпадение эдификатора имеет более существенные последствия, чем другого ценофила, выпадение же ценофобов для ЦС безразлично. Последствия зависят также

от распространённости ассоциаций, в которые входят выпавшие виды. Поэтому виды могут выпадать из-за изменения не абиоты, а биотического окружения. Чем более существенна перестройка, тем большее количество видов исчезает в её ходе, тем более существенно меняется структура ЦС в целом.

Совокупность уцелевших в результате перестройки немногочисленных видов потребляет доступные ресурсы менее эффективно, чем существовавшая здесь ранее ЦС. Происходит накопление неиспользуемых ресурсов. Для их более эффективного потребления образуются новые виды, специализирующиеся на потреблении разных ресурсов, т. е. происходит вспышка видообразования. Этот феномен Е.Ф. Гурьянова и называла «букетное видообразование».

Совершенно тот же эффект даст и образование новых ЦС из ограниченного числа исходных видов. Число исходных видов может быть снижено как в результате изоляции (формирования ЦС в изолированных водоёмах или на островах), так и существенного различия в экологических амплитудах донорской и новой ЦС.

Степень дивергенции исходных форм (число новообразовавшихся таксонов) зависит, в первую очередь, от потока энергии через новую ЦС (см. ниже).

Простое сравнение списков видов разных ЦС может отражать их генетические взаимоотношения только в случае плавных и постепенных изменений. В случае же ЦС, образованных в результате существенных перестроек (слабой преемственности), чем бы они ни были вызваны, степень различия ЦС будет пропорциональна различию условий и числу исходных для новой ЦС видов. В общем же случае простое сравнение списков может отражать, а может и не отражать действительные генетические взаимоотношения ЦС. Следовательно, результаты такого сравнения невозможно интерпретировать без дополнительного фило(цено)генетического анализа, а полученные численные значения коэффициентов общности/различия сами по себе не могут являться критерием для установления генетической связи ЦС.

Сукцессионная система в изменчивом окружении — меняется поток энергии через сукцессионную систему

Движущая сила сукцессий — несбалансированность обмена ассоциаций. Но эта несбалансированность приводит к потерям, она становится платой за достижение климакса. Длину сукцессионного ряда определяет количество ресурсов, которые ЦС может потерять. Количество энергии через ЦС есть функция среднего потока энергии через единицу площади, площади ареала ЦС и эффективности усвоения этой энергии самой ЦС.

В простейшем случае уменьшение потока энергии может произойти из-за:

- уменьшения потока энергии (детрита, света) через ареал ЦС;
- снижения эффективности усвоения энергии, например, уменьшения поступления биогенов, или из-за того, что биогены будут поступать в периоды низкой освещенности и температуры (водоёмы умеренных и высоких широт), или благоприятная высокая температура и освещенность будут приходиться на периоды недостаточного увлажнения (степи, пустыни, ЦС районов со средиземноморским климатом);
- общего уменьшения площади, занятой ЦС.

Поскольку движущая сила сукцессии — дисбаланс сериальных ассоциаций, при уменьшении потока энергии сукцессия будет замедляться. Это приведёт ко всё большему распространению предшествующих климаксу ассоциаций. Нарушения, происходящие часто, способны стабилизировать эндогенно неустойчивые ассоциации (т. е. будет наблюдаться ретардационный субклимакс). В силу своей распространённости эти ассоциации неизбежно станут всё более предсказуемым элементом ЦС. С течением времени такие ассоциации будут приобретать эндогенную устойчивость. Результатом данного процесса станет превращение одной из сериальных ассоциаций в климакс. В конечном счете, всё решает баланс между скоростью нарушений и скоростью сукцессий.

При достаточно сильном уменьшении потока энергии, её не хватит для прохождения всей сукцессии и произойдёт её усечение: климаксной станет одна из предшествующих ассоциаций.

Возможно также, что некоторые или многие (в зависимости от степени уменьшения потока энергии) ассоциации и сукцессионные ряды не смогут получить количество энергии, достаточное для их поддержания, и они прекратят своё существование. Это снизит общее разнообразие ЦС и может привести к приобретению ЦС пастбищных черт и даже пастбищной структуры.

В случае увеличения потока энергии через ЦС станут вероятными противоположные явления:

- могут возникнуть дополнительные ассоциации и дополнительные сукцессионные ряды;
- остаточной несбалансированности климакса может оказаться достаточно для продолжения сукцессии, произойдёт удлинение сукцессионного ряда, климаксом станет новая ассоциация.

Всё вышеперечисленное приведёт к росту биоразнообразия, т.е. эффекту хорошо известному и многократно описанному.

По-видимому, тропические дождевые леса возникли именно таким образом — надстраиванием сукцессионных рядов субтропических ЦС в улучшившихся для растений условиях (увеличение температуры при достаточном увлажнении).

Возможно, что и неоднократное возникновение рифовых сообществ в истории Земли связано со становлением симбиотрофных взаимоотношений рифообразователей (специфичных в каждый период) и водорослей, а исчезновение рифов — с разрушением этого симбиоза по неясной причине. Возникшие симбиотрофные взаимоотношения имели следствием резкое возрастание потока энергии через формирующуюся ЦС: процесс развивается таким образом с положительной обратной связью. Ограничение распространения симбиотрофных рифов тропическими районами, вероятно, связано с особенностями самого симбиоза, о которых мы пока знаем очень мало.

Очень большой поток энергии, доступной для ЦС, может превысить её адаптационные способности, в результате чего эту энергию она усвоить будет не в состоянии, что приведёт к падению разнообразия. Обычно такое состояние сопровождается накоплением непереработанной органики. Примерами таких ситуаций могут служить эвтрофные водоёмы и донные сообщества шельфов районов с высокой продукцией фитопланктона или притоком аллохтонной органики (апвеллинги, приустьевые районы).

Весьма существенным представляется то, что время существования ЦС само по себе не является значимым фактором, определяющим её сложность. Важна лишь величина потока энергии через ЦС. Впечатление о значимости времени создаётся при изучении тропических ЦС, которым приписывают длительное время существования. В действительности же для объяснения их большего разнообразия достаточно высокого потока энергии через ЦС. Как показано выше, весьма разнообразные и специфичные ЦС могут возникать в геологическом времени практически мгновенно. С другой стороны, длительно существующие ассоциации имеют больше возможностей для роста их разнообразия, но этот потенциал реализуется при огромном потоке энергии через них.

Увеличение потока энергии через площадь, занятую ЦС, приводит к тому, что она может тратить часть её на усложнение, обеспечивающее относительную независимость ЦС. Например, на накопление, удержание и ускорение круговорота биогенов в её пределах. Наиболее продуктивные и очень богатые видами ЦС существуют в, казалось бы, весьма малопродуктивных местах. Фотосинтез на коралловых рифах происходит при концентрации азота и фосфора в воде на уровне лимитирования роста фитопланктона. Богатые тропические леса развиваются на крайне бедных почвах. Меньшая зависимость функционирования ассоциации от уровня лимитирующих

факторов, в свою очередь, увеличивает усвояемость солнечной радиации, т. е. увеличивает поток энергии через ЦС, что позволяет ей ещё больше увеличить своё разнообразие. Процесс развивается с положительной обратной связью, что в значительной степени объясняет видовое богатство таких ЦС.

Внедрение видов

Проблема инвазий в последнее время приобретает всё возрастающее значение из-за антропогенного воздействия на биосферу. Данной теме посвящено большое число работ (см. обзор: Биологические инвазии..., 2004). В рассмотренных выше случаях распад сообществ был вызван внедрением в ареал ЦС инвазионных видов. Однако внедрение обычно происходит не так успешно.

Согласно континуалистской концепции: (1) вид заселяет все доступные ему местообитания (подходящие ему по абиотическим факторам), (2) более конкурентоспособные виды вытесняют менее конкурентоспособные и занимают их ниши. Однако изучение реальных событий в природе показывает, что всё не так просто.

Биота Новой Зеландии длительное время развивалась в условиях изоляции. Оледенение плейстоцена привело к вымиранию большого числа видов (Mildenhall, 1980). Казалось бы, эти факторы должны были привести к малой конкурентоспособности новозеландской наземной биоты. Поэтому, следуя континуалистской концепции, следовало ожидать значительного проникновения интродуцентов в естественные новозеландские сообщества и вытеснения аборигенных видов. Такой эффект должен быть хорошо выражен, поскольку число ввезённых видов исключительно велико: иммигранты старались создать среду, напоминавшую им о старой доброй Англии. Однако в действительности этих случаев совсем немного, гораздо меньше, чем можно было бы ожидать. Так из примерно 130 видов ввезённых птиц прижилось только 24, и лишь европейский чёрный дрозд и зяблик встречаются в естественных лесах (Лэк, 1957). В.В. Жерихин (1987, 2003: 310) пишет, что из «190 новозеландских видов дождевых червей почти каждый десятый вид завозной, но все интродуценты обитают исключительно в антропогенных ландшафтах, не проникая в естественные (Stout, 1973). Сходная ситуация наблюдается среди насекомых (Watt, 1977), мокриц (Stout, 1973), пауков (Forster, 1975), слизней (Barker, 1979). Из сотен интродуцированных видов насекомых, многие из которых растительноядны, только один серьёзно повреждает местный вид растений — австралийский червец *Eriococcus orariensis* на аборигенном новозеландском кустарнике *Leptospermum scoparium*. Это невозможно связывать с какими-то особыми свойствами местной флоры, поскольку в других районах ввезённые из Новой Зеландии растения подвергаются нападению местных фитофагов. Так, южный бук [эдификатор климакса в Новой Зеландии — И.Ж.] при выращивании в Англии охотно заселяется многими видами местных цикадок и в этом отношении заметно превосходит многие местные виды деревьев (Claridge, Wilson, 1981)».

Из 53 видов птиц, завезённых на Гавайи, почти все обитают в антропогенно модифицированных сообществах (Fisher, 1948).

«В Австралии в пригородах Мельбурна из восьми видов мух рода *Drosophila* пять — завезённые в Австралию космополиты, а ещё два в природе встречаются только в других районах Австралии и, по-видимому, также завезены в Мельбурн; в число доминантов входят только космополитические виды. В то же время в естественных лесах окрестностей Мельбурна обитает 11 местных видов и ни одного интродуцированного (Parsons, 1978). Завозные виды дождевых червей в Австралии также заселяют лишь нарушенные участки (Wood, 1974)» (Жерихин, 1987, 2003: 310).

Число видов птиц, ввезённых в Северную Америку за последние несколько веков, должно существенно превышать сотню, но широко распространились почти исключительно виды, приспособившиеся к антропогенно модифицированным сообществам (Peterson, 1948).

Надо также отметить, что отнюдь не все виды островных ЦС малоконкурентоспособны. Так, завезённая в середине прошлого века на север Ирландии новозеландская турбеллярия *Artioposthia triangulata*, длиной до 15 см, в отдельных районах опустошительно сократила популяции дождевых червей, которыми она в основном питается.

Всё же изучение естественных наземных ЦС и ЦС морского и пресноводного бентоса показывает, что во многих случаях происходят инвазии. Чем беднее ЦС, тем с большей лёгкостью в неё внедряются виды из ЦС с большим видовым богатством. Такие виды могут становиться руководящими или характерными видами сообществ, что делает необходимым вывод о том, что они становятся ценофильными. Даже весьма разнообразная ЦС в отдельных своих изолированных частях (на которые и разбиты в настоящее время ЦС большей части поверхности суши) может не содержать необходимый для прохождения сукцессии набор видов. Неиспользуемые ресурсы в этом случае могут потреблять не дериваты местных видов, а пришельцы.

Ещё легче внедрение видов в местные ЦС будет происходить в районах, где ЦС функционирует за пределами своей экологической амплитуды, т. е. там, где состав сообществ сильно обеднён и не только отсутствуют некоторые или многие виды, но и целиком ассоциации. Примером такого внедрения является вселение индо-малайских тропических (*Anadara inequivalvis* = *Cunearca cornea*), бореальных атлантических (*Mya arenaria*) и тихоокеанских (*Rapana thomasi* = *R. venosa* и *Crassostrea gigas*) видов в Чёрное море. Весьма примечательно, что данные виды не вошли в состав ЦС самого Средиземного моря. Большая часть их там вовсе не обнаружена, остальные найдены в таких маргинальных биотопах, как распресснённые лагуны северной Адриатики.

Другой возможный случай — внедрение видов в ЦС с редуцированным набором ассоциаций, т. е. неэффективным потреблением имеющихся ресурсов. Причины малого числа ассоциаций в ЦС связаны с тем, что виды, которые могли бы образовать эти ассоциации, или не смогли попасть в ареал ЦС (острова, озёра), или вымерли там в процессе формирования ЦС (подробнее см. Главу 5).

В бентосе преобладающая часть успешно внедрившихся видов относится к эпи-фаунным обрастателям, т. е. это виды ранних стадий сукцессий или ценофобы. В общем, препятствий для внедрения в ареал ЦС ценофобных видов гораздо меньше, чем для ценофильных. Хороший пример — огромный (до 3 и более метров высотой) борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* (сок его разрушает меланин кожи, что приводит к сильным солнечным ожогам), весьма обычный в средней полосе Европейской части России вид. Его ареал в настоящее время быстро растёт, но встречается он только в нарушенных местообитаниях (вдоль дорог, на заброшенных сельскохозяйственных угодьях и т. п.).

В случае диаспорического субклимакса ценофобы могут даже временно входить в состав ЦС.

К районам с разной степенью антропогенно нарушенными ЦС следует отнести почти все наземные ценозы.

К районам с обеднённым видовым составом относятся островные и другие длительно развивавшиеся в условиях изоляции ЦС (например, каспийская), участки ЦС, функционирующие в условиях, далеких от оптимальных (например, черноморские), а также пресноводные, формирующиеся в условиях высоко и малопредсказуемо меняющейся среды.

Что касается пастбищных ЦС и блоков, то их изучение показало, что уменьшение роли внутриблочных коадаптаций, неизбежное при очень сильном изъятии продукции и биомассы, приводит к увеличению проницаемости биоты для других видов. Возможно, это происходит из-за сравнительно меньшей специализации видов, входящих в такие ЦС. Хорошей иллюстрацией является судьба вселенцев в Каспийском море (см. Главу 5).

Особи многих успешно внедрившихся видов имеют сравнительно крупные размеры. Например, из млекопитающих внедряются виды отряда хищных (американская норка). Нет сомнений, что с эпохи Великих Географических открытий мышевидных грызунов неоднократно завозили с других материков в Евразию, Северную Америку и Австралию, но случаи успешной акклиматизации относятся только к антропогенно модифицированным биотопам. Единственное исключение — ондатра, которая существенно превосходит по размерам остальных мышевидных грызунов и к тому же внедрилась в ассоциации ранних стадий гидросерий, где она стала использовать недоиспользуемые ресурсы. Среди бентоса также известны примеры успешных акклиматизаций крупных беспозвоночных и рыб. По-видимому, такие виды входят в блоки, организованные по пастбищному типу. Возможно, что индивидуальный участок особей некоторых из таких видов захватывает несколько сообществ и даже ЦС, что делает данные виды менее связанными с одной ЦС.

Таким образом, анализ успешных и безуспешных инвазий показывает, что результаты интродукции зависят не столько от систематических особенностей видов (жизненной стратегии, конкурентоспособности, особенностей биологии и т. п.), сколько от особенностей существующей в данном месте ЦС: наличия недоиспользуемых ресурсов и её типа (консортная или пастбищная). Аборигенные ЦС способны весьма эффективно препятствовать проникновению в них инвазионных видов, по крайней мере, в той её части, которая организована по консортному типу. Это убедительно свидетельствует о высокой целостности ЦС. С.М. Разумовский (1982, 1999) вообще полагал, что ЦС в нормальном состоянии непроницаема для внедрения в неё чуждых видов. Существуют три источника внедрения видов в существующие ассоциации: (1) постоянно существующий в данном месте пул ценофобов, (2) виды соседних биот и (3) ценофильные виды других ассоциаций данной ЦС.

Взаимодействие биот, приводящие к инвазиям, рассмотрено в этой главе ниже.

Смена одной сукцессионной системы другой

ЦС обычно состоит из сукцессионных рядов. Сукцессионные ряды состоят из демулационных комплексов. Демулационные комплексы состоят из ассоциаций. Т. е. ЦС имеют иерархическую (или, как сейчас модно говорить, — фрактальную) структуру*.

Связи внутри единицы каждого уровня, естественно, более скоординированы, чем связи между ними (например, между видами одной ассоциации связи более скоординированы, чем между видами разных ассоциаций). Поэтому развитие каждой из единиц на каждом из иерархических уровней происходит сравнительно независимо (ассоциация мидиевой банки до некоторой степени эволюирует независимо от ассоциации ламинарий, несмотря на то, что это последовательные стадии одного сукцессионного ряда). Описанные выше циклы происходят внутри каждой единицы также сравнительно независимо. Судьба остальных ассоциаций данного сукцессионного ряда зависит от степени изменения данной ассоциации: ЦС способна компенсировать изменения только, если они не превышают некую величину. При этом компенсация происходит в пределах единицы более высокого уровня. Так, если распадается ассоциация, то дальнейший распад может быть остановлен только структурирующим действием демулационного комплекса, в который такая ассоциация входит. Если происходит распад демулационного комплекса — то структурирующим действием сукцессионного ряда и т. д. Сам распад ведёт к образованию сравнительно независи-

* Это замечание следует понимать не как утверждение, что иерархическая и фрактальная структуры идентичны, а как замечание о моде на интерпретацию фактических данных. Как говорится в русской поговорке: «Если у тебя есть новый молоток, то всё выглядит похожим на гвоздь». Вчера везде находили иерархию, сегодня — фракталы, завтра — ещё что-нибудь: меняется интерпретация, но не суть явления. Для дальнейшего неважно, что это иерархия или фракталы, а может что-то иное.

мых консорций и группировок, которые стремятся стать центрами формирования новых ассоциаций.

Таким образом, в геологическом масштабе времени не только отдельные ассоциации, но и ЦС в целом время от времени проходят стадии распада (обычно частичного) и последующего восстановления. Внешне это проявляется в колебании многих показателей ЦС, прежде всего видового состава. В результате таких колебаний происходит изменение числа и состава ценофильных видов.

Если в результате распада ассоциации или иной причине на её месте образуется существенно новая, то все последующие сериальные ассоциации данного сукцессионного ряда, как бы они ни были внутренне устойчивы, с высокой вероятностью исчезнут. Это произойдет потому, что любая ассоциация, за исключением пионерной, может занять только биотоп, подготовленный предшествующей ассоциацией. Если таких биотопов не будет, то не возникнут и новые участки ассоциации, а старые части ассоциации сменятся другими, следующими за ними в сукцессионном ряду. Участки климакса рано или поздно будут нарушены, но восстановиться уже не смогут. Рассмотрим примеры таких событий.

Гавайские острова

В конце XIX в. на Гавайи с Канарских, Азорских островов и острова Мадейра португальцами был интродуцирован макаронезийский кустарник *Myrica faya*. Он поселяется на открытых местах, на бедных вулканических почвах, занимая поврежденные при извержениях участки сезонно-влажных горных и дождевых лесов, но не проникает в ненарушенные сообщества. Кустарник быстро образует участки одновидового сообщества, под пологом которого не происходит возобновление местного дерева *Metrosideros*, поскольку, помимо прочего, опад *M. faya* подавляет прорастание семян *Metrosideros*. Более того, уничтожение *M. faya* не приводит к возобновлению местной растительности, ибо на почве, преобразованной *M. faya*, более конкурентоспособными являются интродуцированные злаки (Vitousek, Walker, 1989 и др., цит. по: Шварц, 2004).

Этот пример показывает, что наименее устойчивыми, а, следовательно, самыми уязвимыми, являются пионерные ассоциации.

Захват суши покрытосеменными

В среднем мелу на первые роли в наземных экосистемах начали выходить покрытосеменные. Причина среднемировой биоценологической реорганизации является предметом спекуляций. Не существует свидетельств каких-либо необычных климатических или иных абиотических изменений в это время. В.В. Жерихин в 1976 г. выдвинул гипотезу, согласно которой среднемиловые события можно интерпретировать как эндогенную перестройку сообществ. Doyle, Hickey (1976) доказывали, что ранние цветковые обитали в естественно нарушенных местообитаниях, позже в пользу этой точки зрения были приведены дополнительные аргументы (Жерихин, 1978). В таких местообитаниях сейчас поселяются два экологически отличных типа растений: (1) пионерные ценофильные и (2) ценофобные виды. Логично предположить, что те же типы существовали и ранее. Пионерные виды детерминируют дальнейший ход сукцессии. Они в норме вытесняют ценофобные. Древнейшие покрытосеменные возникли, по-видимому, в начале мела или в самом конце юры в Центральной Азии. Возможно, предки цветковых возникли как ценофобные растения, поселявшиеся на береговых оползнях, речных наносах и тому подобных участках, на которых отсутствовала ценофильная растительность. Как ценофобы они были распространены пятнисто: места с обильным их развитием разделяли гораздо более обширные площади, где их не было. Выживание покрытосеменных обеспечивала, главным образом, их способность к быстрому распространению. Следовательно, существовал сильный отбор в пользу развития репродуктивных адаптаций. На беннеттитах (и, возможно, иных мезозойских голосеменных) тогда уже существовала богатая фауна опылите-

лей, поскольку некоторые высокоспециализированные антофильные насекомые найдены в юре. Однако действенность опыления насекомыми у энтомофильных мезозойских голосеменных кажется довольно низкой. Появление более эффективной энтомофилии у покрытосеменных должно было радикально изменить сравнительную конкурентоспособность различных таксонов растений.

Внедрение покрытосеменных вначале происходило медленно, изменения накапливались постепенно, но затем приобрели огромный размах и резко ускорились. По-видимому, это произошло, как только их конкурентоспособность стала сравнимой с пионерными видами древних ЦС. Возможно, на относительную конкурентоспособность повлияло то, что покрытосеменные могут образовывать травянистые формы (своеобразная неотения), тогда как голосеменным они свойственны гораздо меньше. Трава, судя по современным видам, способна к размножению на первом, реже втором году жизни, часто образует плотные дерновины, мешающие прорастанию каких-либо других растений. В изученных современных ЦС первые стадии всегда образованы травой, лишь на переувлажнённых субстратах трава уступает первенство мохообразным, также способным образовывать плотные дерновины, но всё же не голосеменным. Из-за лучшей способности к расселению покрытосеменные быстрее захватывали нарушенные участки и, благодаря возросшей конкурентоспособности, не уступали их пионерным видам мезофитных ЦС. Тем самым последующие стадии прежних сукцессий были блокированы. Их восстановление на участках с экзогенно нарушенной растительностью стало невозможным, что привело к постепенному необратимому сокращению занимаемых ими площадей.

Палеонтологические данные подтверждают подобный ход событий. Первые несомненные остатки покрытосеменных (однообразные мелкие простые листья с неправильным жилкованием и столь же однообразная пыльца) относятся к раннему мелу (130–112 млн. лет назад). В аптском веке (112–106 млн. лет назад) покрытосеменные становятся более многочисленными и разнообразными. В альбе (106–100 млн. лет назад) разнообразие морфологических типов листьев и пыльцы быстро растёт. В частности, появляются листья со сложным жилкованием, несомненно, принадлежащие крупным деревьям. В связи с этим хочется напомнить, что все ранние стадии экогенетических сукцессий в изученных современных сукцессионных системах никогда не содержат деревьев, которые появляются лишь на более поздних стадиях. В течение раннего мела содержание пыльцы (отражающее усреднённый состав растительности довольно обширных территорий) покрытосеменных растёт, но остаётся невысоким. Напротив, в листовых захоронениях (отражающих почти исключительно состав приводных сообществ) покрытосеменные то редки или отсутствуют, то доминируют или субдоминируют. В конце среднего — начале позднего альба остатки покрытосеменных находят уже во всех регионах, включая Австралию и арктические области. В сеномане (начало позднего мела, 100–94 млн. лет назад) покрытосеменные почти постоянно присутствуют в захоронениях, а их разнообразие ещё больше увеличивается. И позднее их разнообразие и доминирование продолжает прогрессивно расти. В связи с этим, в палеонтологии растений границу мезофита и кайнофита (аналогичную границе мезозоя и кайнозоя в палеонтологии животных) проводят по границе между альбом и сеноманом (100 млн. лет назад, т. е. на 35 млн. лет раньше) — времени наиболее резкого качественного скачка в таксономическом составе флоры и характере наземной растительности.

Таким образом, конкурентно вытеснив пионерные стадии характерные для мезофита ЦС, покрытосеменные тем самым вытеснили сами эти ЦС. Взамен они создали свои сукцессионные ряды, сначала в долинах рек и связанных с ними местобитаниях (которые в основном и отражаются в палеонтологической летописи). В состав новых ЦС входили покрытосеменные, новые группы хвойных и потомки части флоры мезофита. Какое-то время на одной территории сосуществовали две ЦС, сходные по требованиям к абиоте. Данные В.А. Самылиной (1974) свидетельствуют о существовании мозаики мезофитных и кайнофитных, а не смешанных мезо-кайо-

нофитных сообществ. Сравнительно длительное их сосуществование было возможным, вероятно, из-за того, что в сухих местообитаниях сукцессионные ряды ещё долго принадлежали мезофитным ЦС. Такая неустойчивая ситуация не могла продолжаться бесконечно: и самые сухие нарушенные местообитания из-за изменений гидрологии и рельефа могли стать увлажнёнными. Да и сами покрытосеменные со временем должны были создать менее требовательные к влаге виды, не уступавшие захваченных площадей пионерным видам мезофитных ЦС и в сухих нарушенных обитаниях. В результате, по мере расселения покрытосеменных и освоения ими всё более разнообразных местообитаний, мезофитные ЦС были вытеснены повсеместно. Процесс, судя по палеонтологическим данным, занял, по меньшей мере, значительную часть позднего мела.

Смена растительности неизбежно повлекла за собой кризис всей ЦС. Вымерли многие группы животных, прямо или косвенно связанные со старыми ЦС. Покрытосеменные создали основу новых сообществ, первоначально ненасыщенных и потому нестабильных. Основные преобразования экосистем происходили в конце раннего — начале позднего мела. Их сопровождало быстрое вымирание многих групп (этот процесс наиболее детально прослежен на насекомых). Первоначально вымирание не компенсировало формирование новых таксонов, однако в течение позднего мела создавшийся «вакуум» заполняли вновь возникающие таксоны в начале быстро, затем, по мере формирования ЦС, всё медленнее, пока не восстановился «нормальный» когерентный ход эволюции. Сложившиеся в результате новые ЦС сохранили свои основные черты до сих пор, хотя медленные изменения, связанные с более совершенной «подгонкой» друг к другу их членов и описанными выше изменениями ЦС, происходили и позже.

Последствия установления господства на суше покрытосеменных не ограничились прямым вытеснением значительной части прежних растений и сопряжённым вымиранием связанных с ними животных. Обладая отличным от доминировавших ранее групп метаболизмом, покрытосеменные должны были изменить химический состав среды своего обитания и сделать её непригодной для жизни многих организмов, с которыми они прямо не взаимодействовали. Рост поступления быстро разлагающихся мягких тканей покрытосеменных повлиял также на водные экосистемы, вызвав эвтрофикацию водоёмов. Это привело к существенной перестройке пресноводных экосистем и связанному с ней массовому вымиранию озёрной фауны.

Как сами покрытосеменные, так и продукты их распада биохимически отличаются от голосеменных и продуктов их распада, причём распад этот происходит гораздо быстрее и с участием бактерий, поскольку ткани покрытосеменных. В отличие от тканей голосеменных не обладают бактерицидной активностью. Результатом смены покрытосеменными голосеменных в позднем мелу — раннем палеогене было сильное экзогенное эвтрофирование водоёмов, резкое падение в них концентрации кислорода, особенно в придонных слоях, увечившее частоту заморов. Оксифильная фауна мезофита большей частью вымерла, частью отступила в реки. Озёрные отложения верхнего мела содержат много органики при практически полном отсутствии остатков пресноводных животных.

Лишь во второй половине палеогена произошло формирование сообществ погруженных макрофитов, по-видимому стабилизировавших кислородные условия в озёрах. В это время в озёра возвращаются из рек оксифильные формы. Параллельно возникают новые пресноводные группы, среди которых значительно большую роль играют насекомые, получающие кислород из воздуха, а не из воды: жуки-водолубы и плавунцы, комары, клопы, разнокрылые стрекозы. В кайнозойских озёрах основную продукцию создают макрофиты-покрытосеменные, а не фитопланктон, как в морях и в мезофитных озёрах.

Интересно, что в море сообщества макрофитов-покрытосеменных сформировались уже в мелу (Phillips, Menez, 1988).

Гипотеза В.В. Жерихина позволяет понять, почему ограниченное число ранних таксонов цветковых смогло вытеснить по существу всю флору мезофита — ситуация, на первый взгляд кажущаяся невозможной.

Дополнительные замечания

О сукцессиях

«Есть ещё один ряд сукцессионных изменений. Озёра, расположенные в рифтовых долинах с течением времени... могут превратиться в океаны» (Старобогатов, 2007: 34).

Существование термина оправданно только в том случае, когда он становится ярлыком для какого-либо явления. Термин «сукцессия» в последнее время используют применительно к любым изменениям: от изменения размерной структуры популяции до изменений, происходящих в геологическом времени, например, при превращении рифтовых озёр в океаны (Старобогатов, 2007). При таком расширенном понимании термина «сукцессия» он становится синонимом слов «изменение» и «смена» для придания тексту наукообразности, т. е. само существование термина теряет какой-либо смысл. Поэтому необходимо кратко рассмотреть разнообразные явления, к которым применяли этот термин, и попытаться понять, какие из них достаточно специфичны, чтобы имело смысл использовать термин. Т. е. в каком случае термин «сукцессия» не может быть заменён более широко распространённым словом без ущерба для смысла. В том числе попытаться разобраться и в значениях различных прилагательных, используемых в сочетании с этим термином.

Очевидно, что при описании изменений размерной структуры популяции или изменений, происходящих в геологическом времени, вполне можно обойтись словом «изменение». Вряд ли следует называть сукцессией и циклические сезонные процессы. Например, ранней весной в лесах до распускания листвы и в степях появляются многочисленные растения-эфмероиды, быстро заканчивающие жизненный цикл, после чего их надземные части отмирают и остаются лишь подземные покоящиеся стадии (клубни, луковицы и т. п.). Примером таких эфмероидов являются тюльпаны и нарциссы. Говорить о сукцессии здесь нельзя, поскольку из года в год наблюдаются одни и те же события, и каких-либо направленных изменений не происходит. В ботанике для таких явлений есть термин **сезонный аспект**, который и следует использовать в данном случае.

Особый случай представляют смены сообществ, образованных видами с жизненным циклом существенно меньше года. При этом происходят закономерные, повторяющиеся из года в год смены ассоциаций в результате их жизнедеятельности. Такие смены происходят в микробентосе (Бурковский, 2006) и фитопланктоне (Ильяш, Житина, Фёдоров, 2003). В масштабе данных ассоциаций подобные смены можно считать сукцессиями. Но если рассматривать всю ЦС в целом, т. е. сменить масштаб рассмотрения и учитывать не только микробентос, а весь бентос, не только фитопланктон, а пелагическую ЦС в целом, то такие смены следует интерпретировать как смены сезонных аспектов одного и того же не меняющегося, а лишь «колеблющегося» в эволюционно заданных пределах набора ассоциаций. Т. е. целесообразность применения термина «сукцессия» в данном случае зависит от масштаба рассмотрения.

Наиболее часто термин «сукцессия» используют для смен, происходящих в сообществах. Чтобы разобраться в многообразии возможных смен предложено много классификаций на разных логических основаниях (см., например, Миркин и др., 2002): по масштабу времени (быстрые, средние, медленные, очень медленные), по обратимости (обратимые и необратимые), по степени постоянства процесса (постоянные и непостоянные), по происхождению (первичные и вторичные), по тенденциям изменения продуктивности (прогрессивные и регрессивные), по тенденции изме-

нения видového богатства (прогрессивные и регрессивные), по антропогенности (антропогенные и природные), по характеру происходящих во время сукцессии изменений (автотрофные и гетеротрофные). По мнению А.П. Шенникова (1964: 319), подобные классификации — это «классификации смен по их причинам». В действительности, как указывает С.М. Разумовский (1999: 345), это классификации причин, но не смен, поскольку одно дело причина, вызвавшая процесс, а совсем другое — сам процесс. Связь тут далека от однозначной функциональной. Нередко такие классификации делают на основе произвольно выбранных показателей, которые могут меняться во время сукцессии.

Рассмотрим в качестве примера подразделение сукцессий на первичные и вторичные, введённое F. Clements (1916). Под первичными понимают сукцессии, начинающиеся с момента образования биотопа (например, после выкапывания пруда), под вторичными — сукцессии в местах, где уже было сообщество (например, после заливания ранее осушённого пруда или на вырубках). Первичные сукцессии — это всегда сукцессии экогенетические. Что же касается вторичных сукцессий, то тут возможны два варианта:

- если в результате воздействия были разрушены и сообщество, и его биотоп, то вторичная сукцессия — это экогенетическая сукцессия, начинающаяся с той точки, которой соответствует степень разрушения биотопа (лес может быть только вырублен или на его месте выкопан пруд), т. е. отличаться от первичной только точкой начала, положение которой определяет степень внешнего воздействия.

- если внешнее воздействие привело к разрушению только сообщества, оставив нетронутыми сделанные им преобразования биотопа (лес вырублен без нарушения почвенного покрова), то в таком случае вторичная сукцессия — это демутиационная сукцессия.

Очевидно, что вторичные сукцессии в представленных двух вариантах будут разными, и тем более чем более развиты демутиационные сукцессионные ряды в ареале данной ЦС. С другой стороны, в первом варианте первичные и вторичные сукцессии — синонимы. Иными словами, процессы, отнесённые по данной классификации к различным категориям (первичные или вторичные сукцессии), в действительности могут быть как разными, так и идентичными, что говорит о том, что деление сукцессий на первичные и вторичные не выявляет их биологической специфики, является биологически неинформативным. Это, впрочем, и неудивительно, поскольку логическим основанием для деления здесь является не свойства изучаемого процесса, а интенсивность внешнего воздействия, причём такая интенсивность оценивается не по реакции изучаемого объекта на воздействие, а из априорно заданных представлений.

Другой пример: подразделение сукцессий на автотрофные и гетеротрофные. Подобное подразделение имеет в своём основании идею о том, что отношение первичной продукции (P) к дыханию (R) в ходе сукцессии «приближается к единице (равновесию)» (Одум, 1986: 167). Автотрофные сукцессии — это сукцессии, начинающиеся с сообществ, у которых $P/R > 1$, гетеротрофные — $P/R < 1$, при том в гетеротрофной сукцессии «стационарного состояния достичь невозможно» (Одум, 1986: 167).

Представление о том, что $P/R = 1$ — это состояние равновесия, является экстраполяцией представлений экологов, изучавших некоторые наземные экосистемы, на всю биосферу. Каждое сообщество при этом отождествляют с закрытой системой, основным, если не единственным, источником энергии в котором является фотосинтез входящих в состав сообщества растений. Между тем любое сообщество — открытое, что особенно относится к водным сообществам, где доля аллохтонного органического вещества, энергию которого использует сообщество, достигает 100%. У водных сообществ за пределами фитали (за исключением сообществ хемобиоса) вообще нет первичной продукции. Нередко и в пределах фитали первичная продукция очень незначительна, например, во многих сообществах рыхлых грунтов. Однако это не

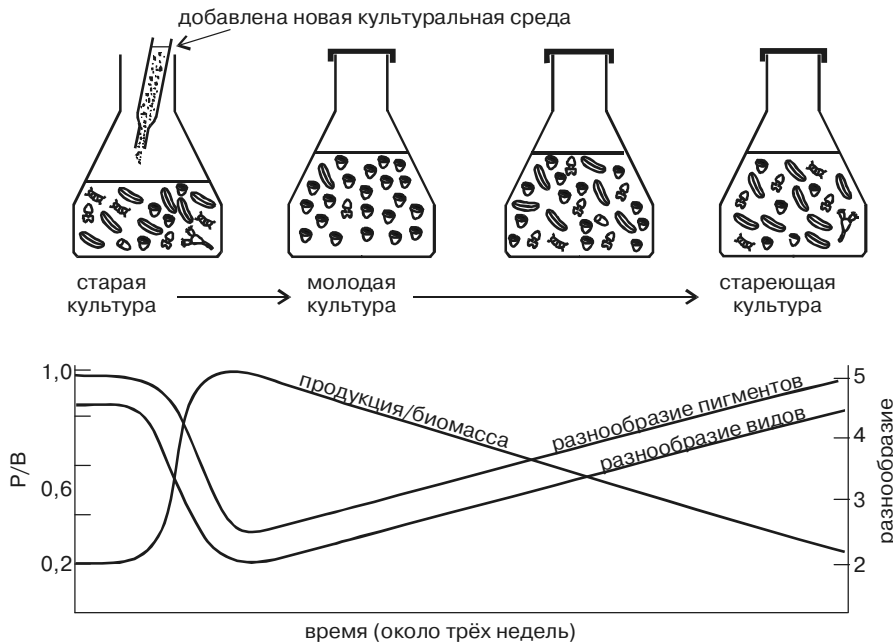


Рис. 1.55. Модель сукцессии. По Одуму (1968) из Нинбурга (2005).

мешает им находиться в состоянии равновесия миллионы лет. Поэтому соотношение первичной продукции и дыхания как показатель устойчивости применительно к ним оказывается совершенно неинформативным. Теория, применимая лишь к ограниченному числу объектов, не может претендовать на роль общей. Чтобы не менять теорию, такие сообщества часто объявляют неполноценными. С моей точки зрения, странно считать сообщества, населяющие больше половины поверхности Земли, неполноценными. Логичнее неполноценной назвать теорию. Если же придерживаться представлений, описанных Одумом, то к первичным продуцентам следует отнести любой низший трофический уровень, поставляющий энергию в ЦС, в том числе и потребителей детрита, хотя это и кажется непривычным. Более того, если начать копать глубже, то принятая в настоящее время практика не вполне последовательна. Сейчас к первичным продуцентам относят «автотрофные организмы, в основном зелёные растения, которые могут производить пищу из простых неорганических веществ» (Одум, 1986: 29), т. е. получающие энергию для жизнедеятельности и синтеза нового органического вещества за счёт любых источников, кроме окисления другого органического вещества. При таком определении вестиментиферы чёрных курильщиков, использующие энергию окисления восстановленных соединений металлов, являются автотрофами (хемоавтотрофами). Тот же вид, живущий на трупе кита или затопленном сухогрузе, использующий энергию окисления органического вещества, становится уже гетеротрофом. В любом случае отношение P/R и деление сукцессий на автотрофные и гетеротрофные имеют ограниченное применение. Классический пример гетеротрофной сукцессии — динамика простейших в сенном настое (Woodroff, 1912) — в действительности является нормальным процессом потребления органики редуцентами, который можно отождествлять с сукцессиями в природных сообществах разве что в программе средней школы.

Некоторые из предложенных классификаций основаны на изменении свойств сообществ (продуктивности, видового богатства и др.), действительно наблюдавшихся в ходе отдельных сукцессий. Эти изменения бесосновательно сочли универсаль-

Табл. 1.8. Модель экологической сукцессии. Тенденции, которых следует ожидать в развитии экосистем. По Одуму (1975: 325).

Признаки экосистемы		Развивающиеся стадии	Зрелые стадии
Энергетика сообщества			
1	Отношение P/R (отношение валовой продукции к дыханию)	>1<	~1
2	Отношение P/B (отношение валовой продукции к урожаю на корню)	Высокое	Низкое
3	Отношение В/Е (биомасса, поддерживаемая единицей потока энергии)	Низкое	Высокое
4	Урожай (чистая продукция сообщества)	Высокий	Низкий
5	Пищевые цепи	Линейные, преимущественно пастбищные	Ветвящиеся, (пищевые сети) преимущественно детритные
Структура сообщества			
6	Общее органическое вещество	Мало	Много
7	Неорганические биогенные вещества	Экстрабиотические	Интрабиотические
8	Видовое разнообразие — компонент многообразия	Мало	Велико
9	Видовое разнообразие — компонент выравненности	Мало	Велико
10	Биохимическое разнообразие	Мало	Велико
11	Ярусность и пространственная гетерогенность (структурное разнообразие)	Слабо организованы	Хорошо организованы
Жизненный цикл			
12	Специализация по нишам	Широкая	Узкая
13	Размеры организма	Небольшие	Крупные
14	Жизненные циклы сложные	Короткие и простые	Длинные и
Круговороты биогенных веществ			
15	Круговороты минеральных веществ	Открытые	Замкнутые
16	Скорость обмена биогенных веществ между организмами и средой	Высокая	Низкая
17	Роль детрита в регенерации биогенных веществ	Незначительная	Значительная
Давление отбора			
18	Характер роста	На быстрый рост («г-отбор»)	На регуляцию обратной связью («К-отбор»)
19	Продукция	Количество	Качество
Всеобщий гомеостаз			
20	Внутренний симбиоз	Не развит	Развит
21	Сохранение биогенных веществ	С потерями	Полное
22	Стабильность (устойчивость к внешним возмущениям)	Низкая	Высокая
23	Энтропия	Высокая	Низкая
24	Информация	Мало	Много

ными, несмотря на то, что в ходе других сукцессий те же свойства менялись иначе, порой диаметрально противоположным образом.

Поэтому множественность классификаций сукцессий, проводимых практически по любому из мыслимых логических оснований, оправдана только с точки зрения континуалистов, считающих сукцессии стохастическим процессом конкурентного взаимодействия отдельных случайно обитающих вместе видов, происходящим под действием разнообразных внешних факторов. Очевидно, что, в зависимости от целей исследователя, подобные классификации можно строить на любом основании, а число их можно увеличивать до бесконечности. Так, П.Д. Ярошенко (1950: 57) вполне логично указывал на необходимость разделения антропогенных смен на:

- смены в социалистических странах;
- смены в капиталистических странах.

В то же время очевидно, что подобные классификации мало дают для понимания эндогенной динамики сообществ.

С точки зрения изучения динамики естественных сообществ, имеет смысл разделить смены на экзогенные и эндогенные. Движущей силой эндогенных смен является функционирование ассоциаций. Движущей силой экзогенных смен может быть что угодно, кроме функционирования ассоциаций. Термин «сукцессия» целесообразно применять только к эндогенным сменам, экзогенные же смены следует называть просто «сменами». Необходимо подчеркнуть, что большая часть внешних воздействий своим результатом имеет ситуацию сходную с той, что встречается или уже встречалась в пределах ареала ЦС. Т. е. экзогенные воздействия искусственно приводят к смене существовавшего в данном месте сообщества другим сообществом этой же ЦС. После прекращения внешнего воздействия начинается эндогенная сукцессия, ничем не отличающаяся от обычной. Так, рубка леса с точки зрения ЦС (судя по её реакции) эквивалентна верховому пожару или ветровалу; хищническая рубка, проводимая с применением тяжёлой техники, с разрушением почвенного покрова — низовому пожару. Экзогенное воздействие может даже совпадать с сукцессией. Так, в сукцессии березняк → ельник выборочная рубка берёзы только ускорит прохождение сукцессии.

Следует также разделять сукцессии в ЦС и смены в группировках видов, в том числе — антропогенных. В ЦС сукцессии — исторически сложившийся жёстко детерминированный процесс. Смены же в группировках — стохастический процесс преобразования одной случайной группировки в другую. Одна из основных ошибок континуалистов состоит в смешивании этих двух принципиально разных процессов и перенесение закономерностей, выявленных на случайных группировках (которые легко воспроизвести в лабораторных условиях), на ЦС (Рис. 1.54). Впрочем, некоторые, а иногда и многие процессы сукцессий в ЦС и группировках могут совпадать. В то же время между ними имеются и большие принципиальные различия. Возможно, правильнее было бы признать существование двух разделов экологии: экологии природных естественных ЦС и экологии антропогенно модифицированных, созданных или поддерживаемых человеком группировок видов. Необходимо, конечно, помнить, что идеальная ЦС — это предел, к которому стремится биота. Реальные ЦС обладают в той или иной степени чертами группировок и могут возникать в результате эволюционного преобразования группировок и входящих в них ценофобных видов.

«Антропогенные смены растительного покрова в условиях нашего социалистического общества несут принципиально отличный характер от смен растительного покрова в условиях капитализма» (Ярошенко, 1953: 126).

«Любой район содержит много вариантов климаксовых сообществ, формирующих мозаику, которая соответствует мозаике местообитаний так же, как и различные серийные сообщества» (Уиттекер, 1980: 190).

«Ненарушенные сообщества обычно переходят одно в другое по градиентам местообитаний. Климаксовая растительность, таким образом, не состоит из какого-то определённого числа чётко отличимых типов климакса. Мы можем рассматривать третью точку зрения на климаксовую растительность как концепцию климакса-континуума. Климакс — это сообщество в устойчивом состоянии, признаки которого определяются свойствами его местообитания, или биотопа. Развивающиеся в этих условиях местообитания и сообщества переходят в другие, образуя экоклинны» (Уиттекер, 1980: 190). Уиттекер, таким образом, отрицает преобразование биотопа в результате функционирования биоты.

Olga Hartman (1969), найдя новый вид полихет, без какой-либо аргументации изменила диагноз рода *Melinnopsis* McIntosh, 1885 так, чтобы новый вид не входил в него. Это позволило ей описать новый род *Amelinna* Hartman, 1969 с диагнозом, полностью идентичным диагнозу *Melinnopsis*, предложенному McIntosh ещё в 1885.

О свойствах климакса

С позиций структурализма для того, чтобы сообщество счесть климаксным, единственным и достаточным является отсутствие в нём внутренних причин для изменения. Разные авторы называют ряд дополнительных свойств и признаков климаксного сообщества. Набор их варьирует, а критерии отбора этих признаков неясны. Создаётся впечатление, что их подбирают в соответствии с осознанной или неосознанной идеей о том, что в процессе сукцессии возрастает совершенство ассоциации. Под совершенством же сообщества обычно понимают усложнение его структуры. Эти признаки часто считают столь же неотъемлемыми признаками климаксной ассоциации как и единственный действительно существенный. Более того, об отсутствии внутренних причин для изменения нередко не вспоминают, а соответствие изучаемого сообщества климаксу проверяют не единственно возможным способом — на основе изучения динамики развития сообществ, а по соответствию свойств изучаемого сообщества умозрительному набору необязательных свойств климакса. Их набор варьирует от автора к автору, возьмём как пример список Ю. Одума (1975: 325) (Табл. 1.8). Приведённые в таблице свойства до некоторой степени дублируют друг друга. Большая часть свойств, приписываемых развивающимся стадиям, характерны и для климаксных сообществ пастбищных ЦС. Можно сделать некоторые замечания об отдельных рассмотренных Ю. Одумом признаках экосистемы.

2. Отношение Р/В (отношение валовой продукции к урожаю на корню). В климаксных ассоциациях пастбищного типа оно весьма высоко (Каспий, степи). Да и в сообществах консортного типа — лесах — «нет оснований считать, что производительность растёт в ходе сукцессии» (Разумовский, 1999: 304–305).

5. Пищевые цепи. Форма пищевых цепей определяется не стадией сукцессии, а типом ассоциаций. В море за пределами фитали и сообществ хемобиоса, а в значительной степени и в них, пищевые цепи детритные во всех сообществах. Но это не причина и даже не повод считать все их зрелыми (климаксными).

6. Общее органическое вещество. Запас органического вещества в сообществе определяется его типом, а не стадией сукцессии.

8. Видовое разнообразие — компонент многообразия. «Во всех известных нам районах крупные участки коренной ассоциации климакса производят странное и, пожалуй, удручающее впечатление своей флористической бедностью и монотонностью» (Разумовский, 1999: 303), т. е. факты говорят, по крайней мере, о существовании и обратного явления — падении видового разнообразия в ходе сукцессии и малом видовом разнообразии климакса.

11. Ярусность и пространственная гетерогенность (структурное разнообразие). В пределах ЦС пространственная гетерогенность обусловлена только существованием разных сукцессионных стадий, т. е. является не свойством данной стадии, а отражением завершённости сукцессионного процесса. Что касается ярусности, то в климаксной ассоциации она может полностью отсутствовать. С.М. Разумовский, анализируя ярусность сообществ Подмосковья, заключает, что «усложнение структуры... нельзя считать обязательным правилом» (Разумовский, 1999: 303).

13. Размеры организма. Как и пункты 5 и 6, зависит скорее от типа ассоциации. Попробуйте с позиций теории структурализма проанализировать остальные признаки.

О поликлимаксе и климакс-континууме

Как сказано выше, ассоциация является климаксной не по наличию каких-либо признаков, которые кто-то считает отличительными признаками климакса, в частности длительность существования. Единственным признаком климакса является отсутствие внутренних причин для его изменения. Об этом писал ещё F. Clements в своих трудах. С.М. Разумовский (1981: 59) указывал на «четыре основных момента, красной нитью проходящих через них.

1. Климатическое сообщество знаменует собой состояние равновесия между сообществом и средой.

2. Длительность существования никоим образом не может служить признаком, отличающим климатическое сообщество от прочих сообществ.

3. Установить, что данное сообщество является климатическим, можно лишь одним путём: многократно прослеживая весь ход сукцессий не только в данной местности, но и на более обширных территориях, где вообще встречаются это сообщество и составляющие его виды.

4. Климатическое сообщество стабильно лишь в стабильных условиях среды: оно может быть разрушено любыми внешними агентами (что снова вызовет восстанавливающую его сукцессию); при достаточном изменении климата оно вообще уступит место иному климатическому».

Конечно, сообщество, не имеющее внутренних причин для изменений, может существовать очень длительное время, но время существования — лишь необязательное следствие его свойств. Продолжительность существования сообщества вообще не является сколько-нибудь значимой в данном вопросе. Ассоциации бентоса Среднего и Южного Каспия местами существуют не более года, и всё же они — климатические. Тем не менее, многие авторы по непонятным причинам стали считать время существования сообщества основным критерием для отнесения его к климатическому. В результате, содержание понятия климатическое сообщество было принципиально изменено и применено к сообществам, которые структуралисты никогда не назвали бы климатическим. Сначала к климатическому отнесли сообщество, предшествующие ему, просто на том основании, что они существуют достаточно долго (например 100–200 лет), но всё же гораздо меньше, чем продолжительность жизни видов-эдификаторов этих сообществ. Такие сообщества назвали **эдафические климатические сообщества**. Удивительно, но на таком основании концепция климатического сообщества модифицировали в концепцию **поликлиматического сообщества** (Tansley, 1935; Одум, 1986). Одновременно выдвинули предположение, что и климатическое сообщество «может содержать зародыши собственной гибели». Затем, считая существующие в природе градиенты абиотических факторов неизменными и не зависящими от функционирования сообществ (признавая при этом наличие сукцессий и изменение биотопов в их ходе), климатическими стали считать всё расширяющийся круг сообществ, вплоть до пионерных стадий и антропогенных группировок. В результате возникла новая концепция — **климатическое сообщество-континуум** (Whittaker, 1953; Уиттекер, 1980). Очевидно, что гипотезы поликлиматического сообщества и климатического сообщества никоим образом не являются развитием теории климатического сообщества, как её понимают структуралисты. Их возникновение связано с принципиально иным взглядом на сущность теории климатического сообщества. В результате в один и тот же термин сторонники разных парадигм вкладывают совершенно различные смыслы, что не способствует ясности дискуссии. Сторонникам парадигмы континуализма следовало бы не запутывать дискуссию, меняя смысл предложенного структуралистами термина до неузнаваемости, а предложить свой.

Необходимо подчеркнуть, что теория климатического сообщества вовсе не требует, чтобы в каждой ЦС был только один климатический, как это часто по непонятной причине утверждают. Следует также напомнить, о том, что в случае ретардационного субклиматического сообщества время прохождения экогенетической сукцессии может быть сопоставимо со временем существования самой ЦС, т. е. реально в каких-то участках ареала ЦС климатическое сообщество никогда не будет достигнуто. Однако, поскольку эти участки заняты одним из серийных сообществ, которое, при устранении воздействий сменялось бы следующим серийным, такие участки следует считать частями данной ЦС.

Об экологической нише

Выше много раз был использован термин «ниша» («экологическая ниша»), но не было дано его определение. Термин этот столь широко и давно используют в экологии, да и биологии в целом, что в большинстве случаев смысл его интуитивно ясен.

К тому же данное понятие обсуждают во всех учебниках экологии, есть даже посвященные этому книги, например, обзор П. Джиллера (1988) «Структура сообществ и экологическая ниша». И всё же, в связи с изложением основ парадигмы структурализма, необходимо остановиться на некоторых аспектах этого понятия и обсудить различия в понимании экологической ниши континуалистами и структуралистами.

Существуют две альтернативных точки зрения на сущность экологической ниши, которые, впрочем, часто пытаются совместить (см. например, Левченко, Старобогатов, 1990), хотя это и принципиально невозможно. Согласно одной, ниша является свойством вида (нишу создаёт вид, её занимающий) и не зависит от того, в какое сообщество вид входит; более того, вид может вовсе не входить ни в какое сообщество, но его ниша остаётся неизменной, т. е. ниша — понятие аутоэкологическое. Такое представление о нише вполне соответствует концепции континуализма. Поскольку в реальной природе вид занимает не всю нишу, были предложены термины «**фундаментальная**» и «**реализованная**» ниши (Hutchinson, 1957). Фундаментальную нишу называют также «**потенциальная**», или «**виртуальная**».

Согласно альтернативной точке зрения ниша есть свойство экосистемы и вне её не имеет смысла, т. е. ниша — понятие синэкологическое. Такое представление о нише не согласуется с концепцией континуализма (отрицающей реальность ассоциаций), поскольку получается, что ниша есть свойство того, что не существует. В то же время оно соответствует концепции структурализма. Согласно последней, ниши образуются в момент формирования ассоциаций и ЦС. Один и тот же вид в различных ассоциациях занимает разные ниши. Поэтому в любом сообществе всякая ниша остаётся реализованной и другой быть не может. В пределах ЦС один вид может входить в состав разных сообществ, т. е. занимать несколько ниш. Например, сосна, багульник и голубика на северном Зауралье обитают на песках и на олиготрофных болотах (Разумовский, 1968, 2010). Один из обычных видов на литорали северных морей — солерос (*Salicornia europaea*, сем. маревые), — половину жизни (во время приливов) проводит под водой. Тот же самый вид обитает и в пустынях Средней Азии. Хотя в обоих случаях местообитания объединяет их сухость (физическая в случае песков и физиологическая в случае олиготрофных болот и литорали), считать, что в этих столь разных биотопах сосна и солерос занимают одну нишу, было бы весьма большой натяжкой.

С точки зрения структурализма, в случае ценофильных видов понятие фундаментальной, или потенциальной ниши относится к аутоэкологии и описывает спектр условий, в которых мог бы обитать вид вне ассоциаций (фундаментальная ниша). Реализованная же ниша — это условия, в которых он действительно обитает. В случае ценофобных видов разница потенциальной и реализованной ниш в том, что реализоваться потенциальная ниша может только в нарушенных местообитаниях, а спектр условий в нарушенных местообитаниях меньше спектра условий, в которых может существовать вид. То, как виды распределяются по нишам, определяется в процессе формирования ЦС и её развития. Все остальные характеристики ниши, в частности положение вида по отношению к градиенту абиотических факторов среды, не являются определяющими и могут быть лишь использованы для описания места вида в данной ЦС. Вне данной ЦС, ниша ценофильного вида или отсутствует, или качественно меняется, даже если вид входит в сходные ассоциации. Например, по моим наблюдениям в Newcastle (Великобритания) серебристые чайки *Larus argentatus* добывают корм на газонах, часто перебирая ногами, создавая вибрации почвы. Через некоторое время дождевые черви выползают на поверхность и чайки их склёвывают. Такое поведение присуще даже молодым особям, ещё не приобретшим окраску взрослых птиц. Согласно аутоэкологическому представлению о нише, добывание дождевых червей отбиванием чечётки на английских газонах входит в потенциальную нишу чайки и реализуется в Newcastle. С точки зрения структурализма газоны Newcastle обладают неиспользуемыми ресурсами (дождевые черви), которые и потребляет чайка.

Коль скоро ЦС занимает определённое место на поверхности Земли, пространственная (географическая) составляющая есть такое же измерение ниши, как и, например, отношение вида к температуре или место в пищевой цепи.

Широко используют также термины «вакантная ниша», «пустая ниша», «свободная ниша», «лицензия» (Левченко, 1984; Старобогатов, 1984; Левченко, Старобогатов, 1986а,б, 1990). С точки зрения структурализма, о вакантных, пустых нишах можно

«Понятия свободная и незаполненная ниша лишены экологического смысла» (Левченко, Старобогатов, 1990: 625).

говорить только при исчезновении одного или нескольких видов из уже существующей ассоциации в силу каких-либо причин, поэтому, если уж предлагать для такой ниши специальный термин, то её правильнее называть не «пустой», а «опустевшей». Ниш же пустых изначально быть не может, поскольку распределение доступных ресурсов по нишам происходит в

процессе формирования ЦС. Поскольку невозможно представить, что при формировании сообщества, когда происходит специализация видов (разделение ниш), в ЦС будут резервироваться «пустые ниши» под неизвестные виды, то смысла в этих терминах нет никакого. В то же время, поскольку полное использование доступных ресурсов теоретически нереально, в ЦС всегда есть используемые не полностью ресурсы. Будет ли этих ресурсов достаточно для формирования ниши — дело случая.

Виды, их критерии и причины видообразования

Критерии вида

Понятие вида — одно из основных понятий биологии. Однако, хотя люди с совершенно различной подготовкой выделяют одни и те же виды, не существует простого операционного определения вида. Теоретико-философские концепции вида многочисленны, вероятно, их почти столько же, сколько желающих потеоретизировать на эту тему. Однако их значение для практической таксономии весьма невелико, в значительной степени эти теории являются «вещью в себе» и не предназначены для практического применения, поскольку они обычно не доведены до возможности их проверки на соответствие реальности. Ниже обсуждены операционные критерии вида, теория же затронута лишь в той степени, в которой она необходима для решения проблемы распознавания видов в природе.

Под видом обычно понимают «кирпичики» из которых состоит биосфера (популяционно-видовой уровень организации биосферы). Длительное время выделение видов основывалось почти исключительно на изучении морфологии. При этом вид понимали как совокупность морфологически сходных особей. Такие совокупности полагали однородными внутри себя, сходно обособленными и стабильными, а задачей таксономии считали выявление таких дискретных совокупностей. Особей изучаемых выборок относили к разным видам, если обнаруживали существенные различия в их морфологии. Практическое применение этой концепции вида столкнулось с двумя проблемами: (1) изменчивостью и (2) тем, что отнюдь не всегда анализируемые совокупности особей можно было разбить на дискретные виды.

(1) Первоначальные интуитивные представления о виде как совокупности морфологически сходных особей с развитием генетики постепенно превратилось в требование панмиксии. Изменчивость стали признавать только географическую и индивидуальную, групповую изменчивость (кроме половой) считают в норме отсутствующей. Нарушение панмиксии считают единственно возможной причиной видообразования (аллопатрическое видообразование, видообразование в результате полиплоидии и т.п.). Симпатрическое существование или возникновение видов, не изолированных репродуктивно считают невозможным.

(2) Многие виды вполне дискретны и имеют ясные морфологические отличия («хорошие виды»), но имеют в той или иной степени различающиеся морфотипы.

Это ставит перед исследователем проблему: какую единицу из числа распознаваемых можно назвать видом. Также были обнаружены дискретные по тем или иным признакам совокупности, различия некоторых были незначительны или почти отсутствовали. Такие виды были названы Э. Майром *sibling species* (виды-двойники).

Обнаружение плохо различающихся видов привело к поиску дискретности в других признаках, помимо морфологических. Наиболее часто использовали элементы полового поведения: песни птиц, стрекотание прямокрылых, вспышки светлячков и т.п. Использовали также данные электрофореза белков, кариологии, цитологии, иммунологии и т. д. и т. п. Основная парадигма была лишь слегка модифицирована. Термин «вид» был дополнен терминами, которые были применимы к случаям плохо различимых видов: кроме термина «виды-двойники» появились термины «полувид», «надвид» и т. п.

Развитие молекулярной биологии и генетики казалось бы позволяет решить проблему критерия вида. В основу генетической концепции положена та же идея о существовании обособленных стабильных видов, но критерием вида в этой концепции стали отличия геномов. Под видом стали понимать группу панмиктических особей, генетически изолированную от других таких групп. Разные особи одного вида при таком понимании вида имеют сходные ДНК, отличные от ДНК других видов. Сравнивая ДНК разных особей, можно оценить их сходство. В качестве критерия вида сторонники генетической концепции вида предлагают использовать генетическую дистанцию, измеряемую в процентах различия между парами гомологичных последовательностей ДНК. Проблема в том, что не только виды отличаются последовательностями ДНК, но и особи и популяции. Фактически изучение последовательностей ДНК даёт лишь информацию о степени сходства, но не ответ на вопрос о том, принадлежат сравниваемые особи к разным видам или к одному. Наиболее «экстремистски» настроенные сторонники генетической концепции вида считают возможным принять стандартное значение, превышение которого автоматически означает, что сравниваемые особи принадлежат к разным видам.

Генетическая концепция вида основана на теоретических представлениях, из которых наиболее очевидные следующие:

- генетическая дистанция между популяциями пропорциональна таксономическому рангу;

- избранные для сравнения гены изменяются с постоянной скоростью;

Практика применения в качестве критерия генетической дистанции показала, что:

- разные популяции одного вида могут различаться больше, чем хорошо различимые виды;

- один и тот же ген может эволюционировать с разной скоростью даже у близкородственных таксонов.

Примером несоответствия результатов генетической и морфологической концепций видов может служить исследование бурых *Ursus arctos* и белых *U. maritimus* медведей (Ceiridwen et al., 2011) показало, что, хотя белые медведи хорошо отличимы от бурых морфологией, биологией, а современные — и ядерными геновыми маркерами, по мтДНК белые медведи образуют одну кладу с некоторыми популяциями бурых. Нет между этими видами и репродукционной изоляции: они способны скрещиваться, а их потомство плодовито (O'Narra, 2010). С последовательно генетических позиций правильно таксономически отразить эту ситуацию можно только разделив вид медведь бурый *U. arctos* на несколько, равноценных белому медведю. Такое решение очевидно неправильно.

Потомство многих видов в искусственных условиях (т. е. вне ЦС) вполне жизнеспособно, что показывает отсутствие у них действенной репродуктивной изоляции на уровне видов. Например, гибриды соболя (*Martes zibellina*) и куницы (*M. martes*) — кидусы — вполне плодовиты, что многократно проверено в пушном разведении. Ареалы соболя и куницы широко перекрываются (куница доходит на восток до Оби,

а соболь на запад до Печоры), но самостоятельность их несомненна. Примеров видов, свободно скрещивающихся в неволе, но длительно сосуществующих в природе (т. е. в ЦС), очень много: все утки (Anatidae) и полорогие Bovidae, многие олени, их потомство вполне жизнеспособно, в случае уток это даже создаёт определённую проблему в зоопарках. Дополнительные примеры по позвоночным можно найти у С.С. Шварца (1980) и Е.Н. Панова (1989).

Весьма любопытная система, состоящая из трёх видов, один из которых — съедобная лягушка (*Rana esculenta*) — гибрид двух других: озёрной (*R. ridibunda*) и прудовой (*R. lessonae*) (Шабанов, Литвинчук, 2010). Виды этой системы свободно обмениваются генетической информацией и имеют различающиеся ареалы, в частности гибридный вид может обитать там, где нет одного или даже обоих родительских. Существование гибридного вида даёт возможность переноса через него генетической информации от одного родительского вида к другому и обратно. В результате, у большинства озёрных лягушек Западной Европы митохондриальная ДНК замещена митохондриальной ДНК прудовой. Т. е., если опираться лишь на митохондриальную ДНК, то пришлось бы признать, что *R. ridibunda* и *R. lessonae* — один вид.

Разнообразие механизмов таксонообразования у сосудистых растений значительно выше, чем у животных (Камелин, 2009). У растений широко распространены различные формы полиплоидии и создания видов в результате гибридизации ранее существовавших видов. Причём гибридизирующиеся виды могут принадлежать различным родам, и даже семействам. Обмен генетической информацией у них не ограничен половым процессом мужских и женских особей одного вида. Среди растений широко распространены и хорошо изучены генетиками межвидовые комплексы, объединяющие целые роды или большое количество видов в многовидовых родах. Виды таких комплексов потенциально геном-совместимы. В природе виды этих комплексов могут быть как вполне чёткими, так и плохо различимыми. Комплексы плохо различимых видов известны и среди животных, но они мало изучены генетиками.

Кроме сомнительности представлений, положенных в основу генетического критерия вида, гораздо более важно, что вся эта теория применима только к видам с регулярным половым размножением. Однако виды, у которых половое размножение неизвестно с точки зрения таксономиста не отличаются от видов, размножающихся половым путём: у них сходны внутривидовые морфологическая изменчивость и уровень межвидовых различий (Fontaneto et al., 2007). Генетики решают эту проблему просто, рассматривая только виды, имеющие половое размножение, не замечая, что объяснение природы вида хотя и во многих, но отнюдь не во всех случаях делает теорию из общей — частной. Вопрос же о природе вида оставляют при этом открытым и подменяют другими. В генетическом критерии нет указания на то, почему в природе возникают виды. Генетика способна объяснить лишь механизмы видообразования, но не причины. Поэтому вопрос о причинах всячески стараются затушевать. Основной способ этого — объявить основной причиной видообразования изоляцию, а поддержание видами самостоятельности объяснять существованием изолирующих механизмов.

Многочисленные примеры отсутствия репродуктивной изоляции симпатричных длительно сосуществующих видов показывают, что широко распространённое мнение о её необходимости неверно. Несомненно, репродуктивная изоляция уменьшает потери популяции на неэффективное размножение. Многие исследователи из этого делают вывод, что виды не могут пойти на столь неэффективные потери. Однако было бы самонадеянным полагать, что мы лучше знаем, что выгодно, а что не выгодно видам. Если во многих случаях репродуктивная изоляция была показана, это вовсе не означает, что она должна быть ВСЕГДА. Более того, по крайней мере, в отдельных, но отнюдь не единичных случаях показано отсутствие репродуктивной изоляции. Если виды с этим мирятся, значит, с их точки зрения, потери невелики. Поэтому уже сейчас можно однозначно утверждать, что сама отсутствие репродуктивной изоляции не является критерием того, что данные дискретные совокупности

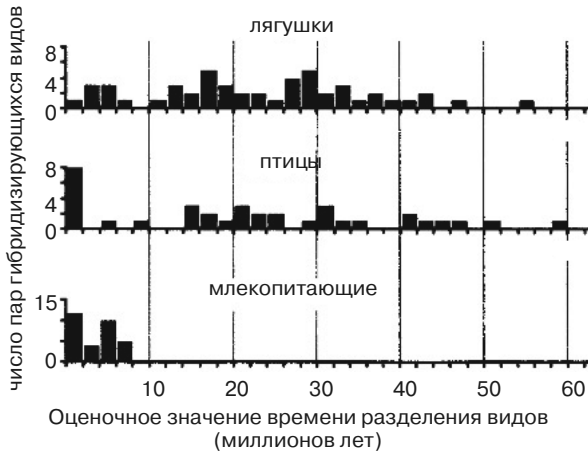


Рис. 1.56. Способность видов разных таксонов к гибридизации. При построении диаграммы учитывались только виды, способные к межвидовой гибридизации. По Zeh, Zeh (2000).

скопления случайных различий генофондов, делающих их несовместимыми), а сколько способа размножения, т. е. способности видов переносить потери в результате межвидовых скрещиваний.

Резюмируя можно сказать, что пытаться понять, что такое вид с помощью априорно выбранных критериев — бесперспективное занятие. Это можно сделать только поняв причины возникновения видов.

Причины видообразования

При рассмотрении регионов повышенного эндемизма было показано, что причина возникновения видов — функционирование ЦС. Виды, населяющие данную ЦС, стремятся использовать доступные ресурсы максимально эффективно. Если доступные ресурсы не могут быть эффективно усвоены мономорфным видом, растёт индивидуальная изменчивость, если это не помогает, возникает полиморфизм. Разделение вида на два или более — крайний случай полиморфизма (Рис. 1.57). Т. е. вектора, создающего полиморфизм достаточно для разделения вида на несколько. Отсутствие репродуктивной изоляции между образующимися видами создаёт вектор, противодействующий видообразованию. Результат (образуются новые виды или нет) зависит от соотношения этих векторов и платы, которые образующиеся виды готовы заплатить за их разделение.

«Чёткость», обособленность вида тем больше, чем чётче определена его роль в ЦС. Поскольку появление видов обусловлено функционированием ЦС, воздействия ЦС достаточно для поддержания его самостоятельности. Это означает также, что при уменьшении воздействия ЦС (обычно из-за их разрушения), обособленность видов может снижаться вплоть до их полного слияния и примеры тому известны в хорошо изученных группах, таких как птицы (примеры см. Майр, 1971), выше приведены примеры дубов и эвкалиптов. Подобные случаи принято интерпретировать как случаи незавершённого видообразования, произвольно задавая вектор эволюционных преобразований от одного вида к двум (нескольким), хотя факты говорят об обратном направлении вектора: до тех пор, пока ЦС не были разрушены, виды были вполне самостоятельными, т. е. их образование было вполне завершено. Слияние видов происходит не из-за незавершенности процесса видообразования, а из-за устранения причин, вызвавших появление видов (разрушения ЦС, в которые они входили). Во-

особей не являются самостоятельными видами.

Не может служить критерием вида и наличие репродуктивной изоляции: виды могут образовывать симпатрические, но репродуктивно изолированные группы. Примером такого вида может служить ивовый листоед *Lochamaea capreae* (Северцов, 2008).

Показано, что у лягушек и птиц потомство межвидовых скрещиваний жизнеспособно даже у видов, разделившихся в самом начале кайнозоя, почти 60 млн. лет назад (Рис. 1.56). Из рисунка также видно, что возникновение репродуктивной изоляции является функцией не столько времени (на-

общее, надо отметить, что весьма часто направление вектора эволюционных преобразований является продуктом чистого разума, а не фактов.

Аналогичное явление можно наблюдать и в искусственном отборе. Например, зоологи считают всех собак или отдельным видом *Canis familiaris*, или подвидом волка *Canis lupus familiaris*. Однако поведение разных пород собаки при контактах показывает, что между ними существуют вполне отчетливые репродуктивные поведенческие механизмы репродуктивной изоляции. Наблюдения показывают, что, например, борзые считают мелких собак разновидностью зайцев, а не особями того же вида, причём ориентируются они на внешний облик: русская псовая борзая может признать за родственника грейхаунда, в крайнем случае уипета, но не среднеазиатскую овчарку или, тем более, таксу. Т. е. с формальной точки зрения их можно было бы считать отдельными видами, но более правильно использовать термин «вид» только для природных ситуаций, поскольку самостоятельность пород поддерживает человек. Если воздействие человека исчезает, то виды-породы легко сливаются в один вид (если они сохранили способность к скрещиванию с образованием репродуктивно полноценных потомков), точно так же, как это происходит в природе при исчезновении воздействия экосистемы.

Во многих случаях образовавшиеся виды вырабатывают собственные механизмы поддержания своей обособленности, эти механизмы получили название изолирующих. Природа изолирующих механизмов может быть самой разной. В отсутствие изолирующих механизмов происходит непрерывное появление гибридов. Гибриды выполняют функции родительских видов в ЦС менее эффективно (иначе бы родительские виды не возникли). Это приводит к их непрерывной элиминации, поэтому обилие таких гибридов относительно численности родительских видов невелико. Очевидно также, что часть репродуктивных усилий родительских видов, приводящая к образованию гибридов, является чистой потерей для обоих родительских видов. Значимость этих потерь для разных видов различна, она определяет вероятность возникновения изолирующих механизмов и их эффективность.

«Для дивергенции необходим интенсивный дизруптивный отбор, сопровождающийся высокой платой за отбор, которая может оказаться непосильной» (Грант, 1991: 268)

У видов с большой плодовитостью значимость этих потерь, по-видимому, ниже. Это, вероятно, объясняет значительно более широкую распространённость симпатрических полиморфных внутривидовых и многовидовых комплексов у растений, нежели у животных, а у рыб — более широкую, чем у птиц, у птиц — более широкую, чем у млекопитающих.

Поскольку ресурсы в ареале каждой ЦС различны, в каждой из них на виды действуют свои векторы, изменяющие населяющие ЦС виды. В большинстве случаев это находит отражение в той или иной степени выраженной географической изменчивости. В тех случаях, когда ЦС или их группа существенно отличаются от соседних происходит образование эндемичных для них форм, отличия которых могут достигать уровня видовых или даже таксонов более высокого ранга.

Поскольку виды образуются для более эффективного потребления ресурсов, число образовавшихся видов не может быть меньше минимально необходимого для нормального функционирования ЦС. Максимальное число видов определяет количество доступных ресурсов: на каждый вид должно приходиться их количество, достаточное для поддержания его существования. Реальное число видов в ЦС определяют и другие факторы. Существенным является число таксонов, участвующих в об-

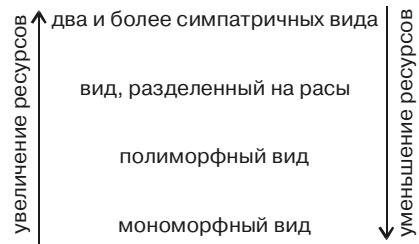


Рис. 1.57. Таксономические изменения в зависимости от доступных ресурсов.

разовании ЦС. Если это число мало, то происходит букетное видообразование и попытки освоения таксонами новых адаптивных пространств (ароморфозы). Если отличия новых ЦС не слишком велики, а поток энергии через ареал ЦС мал (видовое разнообразие мало), вместо образования новых видов, может возрастать изменчивость тех немногих видов, которые смогли войти в состав новой ЦС. Примеры этого приводит Ю.И. Чернов (2008) для ЦС севера Евразии.

Если число таксонов, принимающих участие в создании новой ЦС велико, то каждый из них может войти в состав новой ЦС или изменяясь в той или иной степени (географическая изменчивость), или создавая эндемичные для новой ЦС вид(ы). При этом разные таксоны могут создать виды, потребляющих сходные или даже идентичные ресурсы (занимающих сходные или идентичные экологические ниши).

Примеры, подтверждающие справедливость высказанного выше утверждения многочисленны и относятся практически ко всем экосистемам. Приведу лишь некоторые:

— экосистемы рыхлых грунтов океанического ложа (абиссали). В их состав входит большое число видов, потребляющих детрит. Специализация происходит только по месту локализации детрита: из толщи воды, с поверхности или из толщи осадка. Количество видов при этом исчисляется тысячами. Формирование биоты океанического ложа произошло в середине кайнозоя (см. Главу 5). В формировании биоты океанического ложа могли принять участие фактически все таксоны океанической фауны. Большинство из них этой возможностью воспользовались, создав виды новых формирующихся ЦС для потребления одних и тех же ресурсов.

— фитопланктон. В его состав входит большое число видов, сосуществующих в простой среде, где, по-видимому, мало возможностей для разделения ниш. Специализация среди них происходит преимущественно по жизненным стратегиям, но не по потребляемым ресурсам (Ильяш и др., 2003). Существуют биогеографические различия, но многие виды распространены крайне широко. Формирование современного видового состава фитопланктона произошло в кайнозое, в его состав вошли представители самых разных таксонов растений, а также сине-зелёные бактерии. Каждый из них создавал виды новых формирующихся ЦС для потребления одних и тех же ресурсов. Общее число видов океанического фитопланктона — около 37 000 (Graham, Wilcox, 2000). Одновременное сосуществование многочисленных видов с весьма сходными нишами, противоречит распространённому мнению («закону» отца Горио, или пауков в банке, известный также как закон конкурентного исключения, или Гаузе—Лотки—Вольгерра), поэтому для этого явления был даже предложен термин, не требовавший пересмотра сомнительного «закона», а объявлявший этот факт исключением («**планктонный парадокс**» Хатчинсона).

— тропические дождевые леса. Даже сейчас, когда больше половины тропических лесов уничтожена, а сохранившиеся подверглись тому или иному антропогенному воздействию, в них обитает более половины видов животных и растений Земли. Возникли тропические дождевые леса в середине кайнозоя после повышения температуры в низких широтах в результате возрастания температурного градиента «экватор—полюс». В формировании их биоты могли принять участие все таксоны субтропической биоты. Большинство из них этой возможностью воспользовались, создав виды новых формирующихся ЦС для потребления одних и тех же ресурсов.

Ранг таксона

Ранг таксона объясняют не генетические, а экологические причины. Он функция не времени, а различиям в ресурсах, потребляемым исходным и образовавшимися таксонами. Несколько примеров.

«Чем выше таксономический ранг, тем более длительный промежуток требуется для его появления» (Зенкевич, 1971, цит. по 1977: 227).

Байкальские голомянки образовали отдельное семейство потому, что им пришлось освоить совершенно новые ресурсы — ресурсы пелагиали. Байкальские бычки, биологически оставшиеся связанными с дном, создали таксоны более низкого ранга. Крайне маловероятно, что это различие в рангах связано с принципиальными различиями генотипа или различиями во времени изоляции.

«Обособление таксонов разного ранга... требует тем больше времени, чем выше ранг таксона» (Беляев, 1977: 211).

Абиссаль Мирового океана освоили многие группы, но в то время как одни представлены там эндемичными таксонами высокого ранга, другие образовали таксоны ранга вида или максимум рода. «К группам с отчетливо обособленной таксономически фауной принадлежат рыбы, головоногие моллюски, морские звезды (частично), десятиногие ракообразные (частично), Leptostraca, мизиды, пелагические Amphipoda. К группам со слабо выраженной таксономической обособленностью глубоководной фауны относятся радиолярии, сипункулиды, донные Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea, Pantopoda, Chaetognatha» (Бирштейн, Виноградов, 1966: 43). Авторы объясняют это тем, что представители второй группы практически не меняли свой образ жизни, тогда как представители первой группы существенно его изменили: «взамен активной охоты хищники выработали тонкие приспособления к пассивной ловле добычи при минимальном расходе энергии — различные способы приманивания жертв, длинные конечности, образующие ловчий аппарат типа капкана, и т. д.... Морские звезды перешли от хищничества к потреблению грунта, многие пелагические гаммариды — от широкого ассортимента пищи к полупаразитическому существованию на кишечнополостных, тонкопанцирные — от фильтрации к высасыванию икринок других животных» (Бирштейн, Виноградов, 1966: 44).

Существенное время необходимо только для образования принципиально новых свойств и структур, характерных для таксонов высшего ранга.

Резюме

Вид и эволюция — не генетические, а экологические понятия. Виды возникают для более эффективного использования ресурсов данной ЦС. Чем разнообразнее ресурсы, используемые видом, тем более он полиморфен. Крайней степенью полиморфизма является разделение вида на несколько. Очевидными следствиями этого являются:

1. Термин «вид» применяют к самым разным комплексам организмов. Под видами следует понимать дискретные совокупности особей. При симпатрии отнесение таких совокупностей к морфам одного вида или к разным видам требует глубокого анализа популяционной структуры, что возможно не всегда, и поэтому часто субъективно. При аллопатрии приходится опираться на эстраполяцию данных по различиями симпатрических видов. Т. е. во всех случаях вид — обычно субъективная категория.

2. Критерием вида не может являться репродуктивная изоляция. Виды могут образовываться как при полной её отсутствии, так и у видов с изначально отсутствующим половым процессом, когда невозможно говорить не только о репродуктивной изоляции, но и о генетических процессах.

Хороший вид — это то, что хороший таксономист считает таковым.

Общезвестное правило

Следствия Азовского:

Хороший род — это то, что по крайней мере два хороших таксономиста считают таковым. Для существования семейства необходимо согласие по крайней мере трех таксономистов.

Число полезных высших таксонов всегда ограничено.

3. «Хорошие» виды, которые обычно имеют в виду при обсуждении концепции видов — ценофильные виды.

Ценофобные виды обладают повышенной внутривидовой изменчивостью, обычно это — «плохие» виды. Часто они образуют сложные внутри- и межвидовые комплексы, не позволяющие выделять столь же чёткие виды, как в случае ценофильных видов. Ценофобные виды, хотя и не являются членами ЦС, тем не менее, тоже находятся под их влиянием. Поэтому широко распространённые ценофобные виды на территории ЦС с низким таксо-

номическим разнообразием имеют более широкий диапазон изменчивости, чем на территории ЦС с высоким таксономическим разнообразием.

4. При увеличении ресурсов (причина этого не важна, важно лишь время) сначала возрастает изменчивость ценофильных видов, затем возникает внутривидовой полиморфизм и все завершается видообразованием. Процесс может доходить до любой стадии и там останавливаться в зависимости от величины доступных ресурсов. Этот процесс может происходить во времени и/или в пространстве. Последнее находит своё отражение в изменении внутривидовой изменчивости одного и того же вида в разных ЦС. При уменьшении ресурсов процесс идет в обратном направлении, уже образовавшиеся виды или частично вымирают или сливаются в зависимости от эффективности репродуктивной изоляции между ними.

Границы и экотоны

Экотоны

Термин «экотон» был предложен для участков, в пределах которых одно сообщество переходит в другое (Clements, Shelford, 1939), и так его понимают и последующие авторы (Реймерс, Яблоков, 1982; Миркин, Розенберг, 1983; Миркин и др., 1989 и др.). Вместе с тем, поскольку континуалисты и структуралисты подразумевают под сообществами разные явления, экотон они неизбежно трактуют неодинаково.

С позиций континуализма, считающего сообщество лишь артефактом, экотон — это область более резких градиентов смены биоты. Иными словами, различия между экотонами и сообществами лишь количественные, но не качественные. Нет принципиальных различий и между экотонами, разделяющими сообщества и биогеографические регионы.

С позиций структурализма экотон — это граница между ассоциациями. Хрестоматийный пример экотона — опушка. В естественных условиях опушка обычно является подвижной линией между лесными и безлесными сериальными ассоциациями одного сукцессионного ряда. Вполне применимо понятие экотон и для смешанных лесов, поскольку это фактически переходная стадия между разными ассоциациями с лиственными и хвойными доминантами верхнего яруса. Границы между сообществами разных сукцессионных рядов вряд ли могут быть названы экотонами, поскольку перехода между сообществами тут нет, а есть лишь граница. Примеры таких границ рассмотрены К.В. Киселёвой и др. (1969) и С.М. Разумовским (1981, 1999, 2012). Термин экотон используют и в зоогеографии для характеристики границы между ЦС (биогеографической границы) (Бобров, Неронов, 1993) и даже для границ между более крупными регионами. Так, К.В. Беклемишев (1969) считает что «с экологической точки зрения, неритические зоны представляют собой экотоны между пелагическими и донными биоценозами». Использование во всех случаях одного

термина «экотон» создаёт обманчивое впечатление идентичности этих явлений. Рассмотрим различные границы более подробно.

Границы между сообществами и сукцессионными системами

Выше было показано, что ЦС состоит из отдельных ассоциаций. Вопрос о степени резкости границ между этими ассоциациями (обособленности отдельных ассоциаций), о выраженности экотона важен как теоретически, так и практически. В связи с чем необходимо отметить, что границы между ассоциациями одной ЦС могут быть трёх типов:

- границы между ассоциациями одного демутиационного комплекса,
- границы между разными демутиационными комплексами, принадлежащими к одному сукцессионному ряду,
- границы между разными сукцессионными рядами.

Очевидно, что резкость этих границ различна. Демутиационная сукцессия происходит очень быстро, время существования отдельного сообщества не превышает продолжительность жизни особей видов-эдификаторов. Поэтому на местности мы будем наблюдать разные стадии смены одного сообщества другим, а границы между ассоциациями обычно будут очень размыты.

Экогенетическая сукцессия протекает гораздо медленнее, поэтому на местности будут существовать достаточно большие площади, занятые отдельными демутиационными комплексами (могут состоять из единственной сериальной ассоциации). Тем не менее, поскольку демутиационные комплексы одного сукцессионного ряда всё-таки рано или поздно сменяют друг друга, всегда будут существовать площади, на которых этот переход происходит в настоящее время, хотя доля таких площадей существенно меньше, чем в случае демутиационных сукцессий.

С.М. Разумовский (1981) описывает пример экотона между коренным майниковым ельником (последняя стадия евтрофной гидросерии) и ельником-кисличником (предпоследняя стадия демутиационной сукцессии климакса) (Рис. 1.38). В кисличнике, как и в других демутиационных сукцессиях под своим пологом возобновляется только деревья следующей стадии (в данном случае — дуб), ельник-кисличник — предпоследняя стадия демутиационной сукцессии климакса, он должен сменяться дубравой, поэтому возобновление ели в нём происходит не может. Напротив, майниковый ельник — последняя стадия демутиационной сукцессии в предпоследнего демутиационного комплекса экогенетической сукцессии, поэтому ель тут нормально возобновляется. Между ельником-кисличником и майниковым расположен экотон шириной в несколько десятков метров, где смена майника кислицей только что закончилась. В этой полосе весь еловый подрост (неотличимый по величине, количеству и возрасту от подростка на фоне майника) находился в различных фазах отмирания. Большая часть его уже засохла (Рис.1.58).

Разные сукцессионные ряды сходятся только в климаксе, поэтому границы между ассоциациями различных сукцессионных рядов будут более резкими. Нерезки лишь границы между последними сериальными ассоциациями разных сукцессионных рядов и климаксом.

Доля площадей, где в настоящее время происходит смена ассоциаций (= резкость границ), различна в трёх рассмотренных случаях, но во всех имеются такие участки, где резкие границы отсутствуют. Выделение сообществ, производимое без учёта сукцессионной динамики, обычно даёт довольно пёструю более или менее континуальную картину. Именно поэтому ассоциации следует выделять только после изучения сукцессий как итог, а не как начальную стадию изучения ЦС. Итак, в норме между ассоциациями одной ЦС могут и часто бывают переходы. Наблюдается это в тех случаях, когда ассоциации сменяют друг друга в ходе сукцессии, эти ассоциации — стадии развития одной ЦС и границы между данными ассоциациями во времени эндогенно исчезают и смещаются в пространстве. Поэтому границы между ас-



Рис. 1.58. Пример экотона: экогенетическая смена майникового ельника ельником-кисличником.

1 — майник, 2 — кислица. По Разумовскому (1981).

социациями — стадиями сукцессии — *должны* быть размыты, что никоим образом не может служить причиной отрицания наличия самих стадий. Аналогично в эмбриологии выделяют стадии бластулы и гастролы, хотя эти стадии и связаны плавным переходом.

Кроме границ между ассоциациями одной ЦС (= биогеографического района), существуют границы иного характера: границы между различными ЦС. Хотя на всех границах происходит изменение видового состава, есть несколько принципиальных различий границ между сообществами (экологическими границами) и ЦС (биогеографическими границами).

1. Разные сообщества одной ЦС входят в состав одной биоты, в ходе сукцессий в данном месте происходит изменение видового состава. В любой точке в ареале ЦС набор видов, входящих в состав ЦС определяют внешние условия и стадия сукцессии, причем теоретически возможно нахождение любого вида в любой точке в пределах ареала ЦС. Поскольку ЦС отличаются своим видовым составом, на границе между ними происходит изменение состава биоты. **Границы между сообществами одной ЦС — границы кружева ареала, границы между ЦС — границы ареалов** (см. Главу 2).

2. **Постоянство.** Границы между сообществами в пределах ареала ЦС непрерывно меняются во времени и пространстве как результат функционирования самой ЦС в соответствии с ходом сукцессий. Границы между ЦС — это границы разных биот и их изменение возможно только в результате существенных внешних воздействий (климатических изменений, изменений уровня моря и т. п.).

Широко распространено мнение о нерезкости биогеографических границ. В связи с этим необходимо подчеркнуть, что зону контакта разных ЦС (биогеографическую границу) непосредственно на местности почти никогда не изучали. Многочис-

«Участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах района соответствовать одни и те же комбинации видов, иными словами, каждая данная ассоциация будет характеризоваться в нем постоянством своего флористического состава, причем правило это будет повторяться во всех встречающихся в районе ассоциациях. Таким образом, флористические различия между отдельными участками района будут представлять непосредственное отражение особенностей данной стадии, в то время как в районах, отличающихся друг от друга в строгом смысле флористически, мы можем встретиться с различными комбинациями видов при полном совпадении местных условий» (Толмачев, 1986: 9).

ленные высказывания, встречающиеся в литературе по данной теме, не подкреплены фактическим материалом и представляют собой исключительно мнения авторов, а не факты. Мне известна только одно исследование границы между биогеографическими регионами (Дыбская, Разумовский, 1978). Было установлено, что ширина границы составляет «несколько десятков метров, а иногда и несколько метров» (Дыбская, Разумовский, 1978: 35).

В простейшем и наиболее распространенном случае ЦС обладают уникальными экологическими амплитудами. Поэтому граница между ЦС устанавливается как линия, по обе стороны которой конкурентным преимуществом обладает одна из этих ЦС. Положение данной линии определяет градиент абиотических факторов. При отсутствии барьеров в большинстве случаев положение границы ЦС обуславливает то, что условия за этой границей (1) делают данную ЦС менее конкурентоспособной, нежели граничащую с ней, или же (2) выходят за экологическую амплитуду ЦС, т. е. в любом случае имеется существенное с точки зрения системы изменение абиоты. Обычно (но отнюдь не всегда) изменение это происходит не плавно, а сравнительно однородные области чередуются с областями, где абиотические условия меняются гораздо быстрее. Именно поэтому биогеографическая граница обычно приурочена к барьерам или областям явственных градиентов, настолько обычно, что наличие барьера или градиента стали считать необходимым и достаточным условием существования биогеографической границы. Но действительно ли это так? Действительно ли распространение видов по поверхности Земли непосредственно определяет абиота или же абиота определяет распространение ЦС, а они, в свою очередь, — распространение видов, входящих в их состав (ценофильных видов)? Сам факт совпадения биогеографических границ с областями повышенных градиентов не может являться подтверждением этого.

Как будет показано в следующей главе при рассмотрении методов выделения ЦС (методов биогеографии), чёткость границы очень сильно зависит от применяемых методов. При использовании адекватных методов выявляемые границы между ЦС весьма резки. Возможно, резкость границы больше у ЦС консортного типа. Наши данные по бентосу рыхлых грунтов нижней сублиторали Баренцева моря, сообщества которого являются в значительной степени пастбищными, показывают, что и в этом случае они могут быть очень резкими (Жирков, 2004, 2010, 2013).

Широко распространено мнение о невозможности существования биогеографических границ, обусловленных только биотическими взаимодействиями (в отсутствие градиента абиоты). Действительно, анализ положения биогеографических границ показывает, что большая их часть проходит в местах резких градиентов абиотических факторов. Примерами таких мест на шельфе являются юго-западная часть Баренцева моря, Фареро-Исландский порог, Ньюфаундленская банка. В бентали фаунистические границы обычно приурочены к району резкого изменения геоморфологии: кромке шельфа, подножию материкового склона и верхней части глубоководных желобов. Совпадение границ ареалов и градиентов абиотических факторов создало устойчивое и распространенное мнение о том, что распространение видов определяют исключительно абиотические факторы. На суше граница между биотическими регионами иногда также приурочена к таким районам, например, граница между Голарктикой и Палеотропиком проходит через пояс пустынь и горы.

На самом деле, хотя границы создаваемые резкими градиентами абиотических факторов действительно есть (например, между морем и сушей, морем и пресными водами), положение подавляющего большинства границ обусловлено биотическими взаимоотношениями. В.В. Станчинский (1922) назвал такие границы **ривалитатными**. Ривалитатные границы проходят не только там, где отсутствуют какие-либо градиенты абиотических факторов, как, например, граница между глубоководными норвежско-морским и высокоарктическим районами (см. Главу 5). Любое совпадение границ с областью резких градиентов не служит доказательством того, что вид не может пересечь её из-за неподходящих абиотических условий. Обычно в таких

случаях детальный анализ показывает, что в других частях ареала этого же вида, такие значения подобных факторов для него вполне подходящи. С.М. Разумовский указывает еще на одно свойство чисто ривалитатных границ (положение которых обусловлено только историческими причинами, а не существованием градиента факторов): «Если по обе стороны такой границы целиком уничтожен растительный покров, то при последующем восстановлении его (заселении с краев территории) положение границы может измениться. Оно будет определяться скоростью заселения, к которой окажутся способными обе конкурирующие флоры» (Разумовский, 1971: 45).

Примеры контакта различных биот

Взаимодействие ранее разделённых биот — один из наиболее интересных процессов. Таким взаимодействиям посвящено множество работ. В большинстве случаев отмечают асимметричность миграции в результате контакта ранее разделённых биот. Обычно как наиболее вероятную главную причину такой асимметрии указывают различие в видовом богатстве фаун, участвовавших в обмене. Часто видовое богатство связывают с площадью, на которой оно существует (т. е. с потоком энергии через её ареал), или со временем существования биоты. Однако, как справедливо указывает С.Ж. Вермеј (1991), в большинстве работ рассматривают только виды, вовлечённые в процесс, тогда как понимание взаимодействия биот невозможно без рассмотрения взаимодействующих биот в целом, включая и виды, не принимавшие участие в обмене.

Нас же интересуют не результаты обмена, а установившиеся границы. Особенно интересны границы между ЦС, сформировавшимися в сходных условиях (= имеющие сходные экологические амплитуды), но до того развивавшиеся в изоляции. Ниже разобраны некоторые случаи таких контактов.

Морские бореальные биоты Атлантики и Пацифики

Российским морским биологам наиболее известен контакт аркто-атлантической и тихоокеанской умеренных биот. На протяжении длительного периода Северный Ледовитый океан был связан с Атлантикой сначала через Тургайский пролив, а затем, после соединения Европы с Азией и отделения Европы от Америки, через пролив между Гренландией и Европой. Шельфы Северной Атлантики и Северного Ледовитого океана, с одной стороны, и Северной Пацифики, с другой, располагались в примерно одних климатических условиях. Поэтому логично предположить, что в этих двух акваториях сформировался сходный по экологическим амплитудам набор ЦС.

Северо-пацифическая и аркто-атлантическая биоты имеют примерно одинаковый возраст, занимали до обмена сходную площадь, но северо-пацифическая была примерно вдвое богаче (подробнее см. Главу 5). G.J. Vermeij (1991), как и многие другие, полагает, что при взаимодействии разных биот с различным видовым богатством, обмен должен быть пропорционален соотношению числа видов этих биот. В случае северо-атлантической и северо-пацифической биот асимметрия обмена существенно превосходит исходные различия этих биот. Поэтому он считает, что асимметрия обмена должна иметь другое объяснение.

Поскольку атлантико-арктическая и северо-тихоокеанская биоты произошли от разных биот, они были образованы каждая своими эндемичными таксонами, несмотря на сходные абиотические условия.

Берингов пролив открылся 5,32 млн. лет назад (Gladenkov et. al., 2002), впервые за 60 млн. лет, и аркто-атлантическая и северо-тихоокеанская биоты вступили в контакт. Тогда пролив был узким и мелководным и, возможно, что широкого обмена биотами в то время и не произошло. Вскоре пролив закрылся и вторично открылся примерно 3,5 млн. лет назад. Условия в Северном Ледовитом океане тогда были сходны с существующими сейчас в Северной Атлантике и Северной Пацифике. Тем не ме-

нее, в результате контакта не образовалась единая северная биота (как произошло бы, если согласиться с идеями континуалистов), напротив, каждая из биот сохранила свою самостоятельность.

Всё же некоторый обмен видами между двумя биотами произошёл, хотя и неравноценный. Шельфовые биоты Арктики и Северной Атлантики включают много видов с тихоокеанскими корнями (Андрияшев, 1939; Гладенков, 1978; Голиков, 1980; Гурьянова, 1951; Дьяконов, 1945; Кафанов, 1978, 1982, 1999, 2006; Кусакин, 1979; Несис, 1961; Briggs, 1974, 1984, 2003; Durham, MacNeil, 1967; Vermeij, 1991). Практически среди всех таксонов крупного ранга, по которым имеются данные, преобладала миграция из Тихого океана. Так, по данным G.J. Vermeij (1991), из 295 видов моллюсков, участвовавших в обмене или непосредственно произошедших от таких видов, 261 вид имел тихоокеанское происхождение, аркто-атлантическое — только 34. Доля тихоокеанских видов в Атлантической биоте явно завышена, поскольку к видам, мигрировавшим в Атлантику из Пацифики через Арктику (или произошедшим от таких видов) G.J. Vermeij отнёс и большое количество видов, в действительности не выходящих за пределы Арктики. Тем не менее, тенденция им подмечена верно. Другие группы дают сходные результаты: миграция преимущественно со стороны Пацифики наблюдалась среди десятиногих ракообразных (*Spirontocaris* и *Crangon* — рода безусловно тихоокеанского происхождения в Северной Пацифике 71 вид *Spirontocaris* и 14 видов *Crangon*, в Северной Атлантике соответственно — 4 и 2, общих обоим регионам — 9 и 1) и иглокожих (Дьяконов, 1945). Из рыб морские окуни, несомненно, вселились в Атлантику из Пацифики, тресковые и сельдь *Clupea* же, наоборот — из Атлантики в Пацифику. Из водных млекопитающих тихоокеанское происхождение имеют отряд сирен, ушастые морские тюлени и морские выдры, но настоящие тюлени и моржи — атлантического происхождения. Среди красных водорослей (Перестенко, 1994) из 9 арктическо-бореальных родов 8 — тихоокеанского происхождения и лишь один — атлантического, морские травы (*Zostera* и *Phyllospadix*) и ламинариевые водоросли — тихоокеанского происхождения.

Возможное объяснение G.J. Vermeij (1991) ищет в детальном анализе западно- и восточноатлантических биот. Количество видов, проникших в Атлантику из Тихого океана в западную и восточную Атлантику примерно равно. В то же время на жестких грунтах доля вселенцев существенно выше, чем на рыхлых (Табл. 1.9). При этом число видов на рыхлых и жестких грунтах примерно равно. В то же время в исходной тихоокеанской фауне число видов, вселившихся в атлантические сообщества жестких грунтов, примерно равно числу видов, вселившихся в атлантические сообщества рыхлых грунтов. Единственно возможное объяснение этому феномену — вымирание аборигенных атлантических видов непосредственно перед установлением контакта или в процессе него. Поскольку доля вселенцев выше в западной Атлантике, чем в восточной, причины, прежде всего, надо искать в отличиях восточной и западной Атлантики. Вдоль американских берегов южнее Новой Англии практически отсутствуют жесткие грунты, вдоль Европейского побережья такие грунты нередки, скалистые берега широко распространены. Поэтому по время оледенений, вызывавших сдвиги широтных зон к экватору, виды, входящие только в сообщества жестких грунтов американского побережья в значительной степени вымерли, тогда как аналогичные сообщества европейского побережья пережили оледенения почти без потери входивших в них видов. В результате массовых вымираний многие ресурсы жестких грунтов на американском побережье недоиспользовались, что сделало возможным инвазию многочисленных тихоокеанских видов. Фактически жесткие грунты амери-

Табл. 1.9. Вклад вселенцев из Тихого океана в сообщества рыхлых и жестких грунтов Северной Атлантики. По G.J. Vermeij (1991).

грунты	число видов		%
	общее	тихоокеанского происхождения	
Северо-западная Атлантика			
жесткие	12	10	83
рыхлые	15	5	33
Северо-восточная Атлантика			
жесткие	20	8	40
рыхлые	19	4	21

канского побережья были заселены малоизменившимися сообществами жёстких грунтов Тихого океана. Не удивительно, что примерно половина видов (17 видов), проникших в Атлантику из Тихого океана и ныне обитающие только в её западной части, осталась без изменений. В восточной части Атлантики ситуация была другой. Многочисленные сохранившиеся аборигенные виды затрудняли миграцию тихоокеанских вселенцев. Те же тихоокеанские виды, которые смогли вселиться в восточную Атлантику, были вынуждены встраиваться в уже существовавшие сообщества. Поэтому большинство видов, проникших в Атлантику из Тихого океана и ныне обитающих только в её восточной части образовали там производный вид.

Биоты тихоокеанского и атлантического шельфа юга Южной Америки

В плейстоцене ледники выходили на шельф юга Южной Америки на расстояние как минимум 150 км от современной береговой линии (Heusser, 2003). По-видимому, они лежали на дне, подобно тому, как это сейчас наблюдается в Антарктиде. Учитывая узость шельфа в данном районе, ледники неизбежно стали барьером, разделившим единую ранее умеренную южноамериканскую шельфовую биоту на тихоокеанскую и атлантическую. Особенно это отразилось на тех её компонентах, которые не были способны обходить этот барьер по материковому склону, в частности на верхнесублиторальных видах. Разделение привело к формированию двух комплексов умеренных ЦС. Разрушение ледника устранило барьер, разделявший эти биоты. Поскольку вступившие в контакт наиболее южные атлантическая и тихоокеанская шельфовые биоты сформировались в весьма сходных условиях, по континуалистской парадигме следовало бы ожидать широкого их обмена, результатом которого было бы образование единой южной умеренной биоты. Вероятно поэтому все авторы, занимавшиеся биогеографией данного района (Ekman, 1935, 1953; Гурьянова,

1964; Briggs, 1995 и многие другие, обзор см. Семёнов, 1982), на своих схемах показывают единую южноамериканскую умеренную (нотальную) область. В.Н. Семёнов (1982), детально изучив распространение свыше полутора тысяч видов южноамериканского бентоса, показал, что такое представление весьма далеко от реальности.



Рис. 1.59. Районирование южноамериканского шельфа по степени значимости зоогеографических границ. По В.Н. Семёнову (1982). Подобласти: 1 — Перуано-Чилийская; 2 — Южночилийская; 3 — Южнобразильско-Уругвайская; 4 — Аргентинская. Пунктиром показаны границы провинций, тонкая линия — изобата 200 м.

Районирование вдоль тихоокеанского берега подтверждено данными по распространению 504 видов полихет (Hernandez et al., 2005), причём работы В.Н. Семёнова (1982) в списке литературы к статье нет. В.Н. Семёнов (1982) использовал данные по распространению 333 видов полихет, его данные были гораздо менее полными.

В действительности, несмотря на то, что ледниковый барьер исчез, атлантическая и тихоокеанская биоты по-прежнему весьма различны, что заставляет рассматривать их ареалы как отдельные области (Рис. 1.59). Этот необъяснимый и неожиданный с позиций континуализма эффект вполне тривиален с позиций структурализма.

Восточная и западная североамериканские флоры

В верхнем мелу на территории Северной Америки было два материка: Кордильерский и Лаврентийский. И тот, и другой имели, естественно, свою флору. На каждом материке сформировались собственные ЦС, сменяющие друг друга в широтном направлении. В начале кайнозоя материк соединились и ЦС пришли в соприкосновение. По мере осушения занятых ранее морем территорий их захватывали существующие наземные ЦС. Это произошло на высохшем дне разделявшего материк пролива. В результате контакта не произошло полного смешения флор, а между ними установилась отчётливая граница (Рис. 1. 60, Рис. 1.61). Причём это была не просто граница двух ЦС, а двух флорогенетических областей — Кордильерской и Лаврентийской. И та, и другая ныне включают тёмнохвойные, летнезелёные и субтропические провинции. Каждый участок этой границы разделяет провинции, принадлежащие к одной зоне, но к разным областям, т. е. сходные по экологическим амплитудам и физиономически, но резко различающиеся своей флорой. Это субтропические Флоридская и Сонорская, провинции летнезелёных лесов Алгонкинская, Кордильерская и Колорадская, тёмнохвойные Южноканадская и Верхне-Юконская. Некоторое смешение флор всё же произошло из-за того, что в силу разных причин (слабой расселительной способности, отсутствия подходящих стадий) из состава движущихся ЦС выпадали отдельные виды. Опустевшие ниши были заполнены видами другой флоры после того, как движущиеся навстречу друг другу ЦС пришли в соприкосновение.

Соединение материков происходило одновременно с похолоданием их северных частей, приведших к образованию тайги из летнезелёных лесов. В южнотаёжной зоне сформировались две самостоятельные провинции: Южноканадская с эдификатором климакса бальзамической пихтой *Abies balsamea* и Верхне-Юконская с эдификатором климакса пихтой *Abies lasiocarpa*. Иная ситуация наблюдается севернее: в обеих областях эдификатором коренной ассоциации северотаёжного климакса стала лаврентийская ель *Picea glauca*. В результате образовалась единая Североканадская

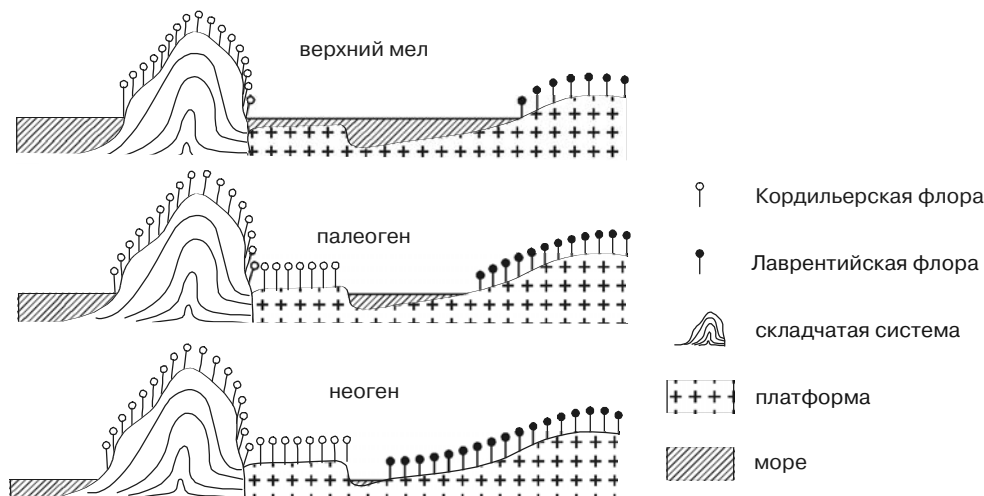


Рис. 1.60. Контакт Кордильерской (западной) и Лаврентийской (восточной) североамериканских флор при регрессии моря на 40° с.ш.. По С.М. Разумовскому (1977).

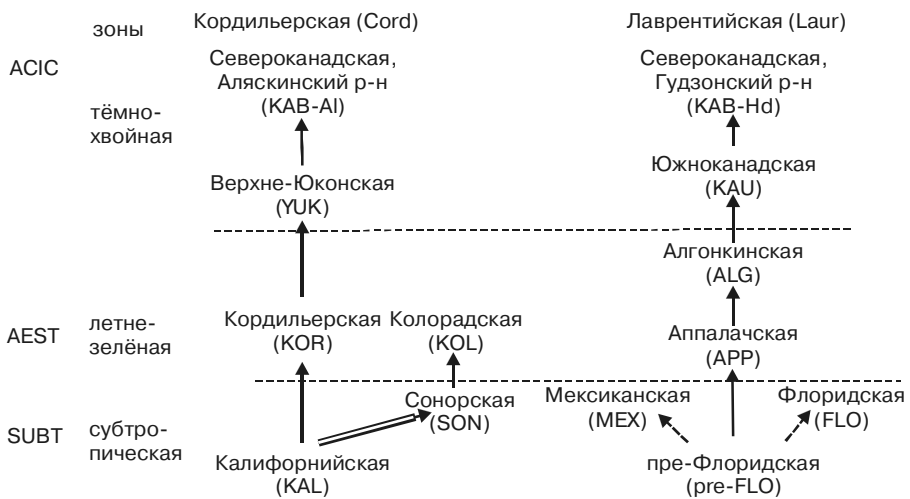
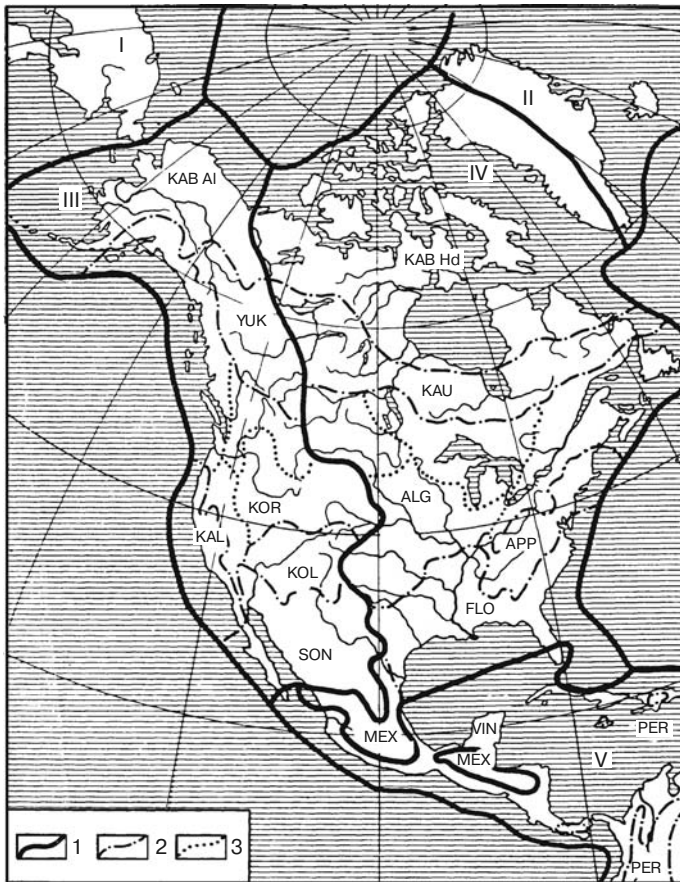


Рис. 1.61. Ботанико-географическое деление Северной Америки и прилежащих районов, схема флорогенеза.

Границы: 1 — флорогенетических областей (I — Анадырская, II — Европейская, III — Кордильерская, IV — Лаврентийская, V — Карибская); 2 — ботанико-географических провинций (расшифровка названий дана на схеме); 3 — ботанико-географических районов. По С.М. Разумовскому (1977).

провинция, состоящая из двух флорогенетически неродственных частей — Аляскинского района, принадлежащего к Кордильерской флорогенетической области, и Гудзонского, относящегося к Лаврентийской области. При образовании Аляскинского района в его состав вошли и другие виды Лаврентийской области, а также виды Анадырской области (Берингов пролив в это время отсутствовал) (Разумовский, 1977).

Неморские биоты Северной и Южной Америк

Южная Америка отделилась от Гондваны примерно 160 млн. лет назад (что соответствует второй половине юры) и с тех пор оставалась островом, более изолированным, чем ныне Австралия. Эта изоляция была нарушена лишь примерно 3,5 млн. лет назад образованием Панамского перешейка. В зависимости от способности группы к распространению, степень такой изоляции для разных групп оставалась различной. Наиболее сильной изоляция была для пресноводных рыб, амфибий и млекопитающих (кроме рукокрылых), хотя время от времени через барьер прорывались представители отдельных групп мелких млекопитающих (грызуны, приматы), по-видимому, в результате миграций с одного острова на другой. Гораздо слабее изоляция, казалось бы, должна быть для таких хорошо летающих групп, как птицы и рукокрылые, тем не менее до начала обмена 99% североамериканских и 97% южноамериканских родов птиц было эндемиками. Несомненно, что ЦС Америк развивались в значительной степени независимо друг от друга. Южноамериканские биоты обладали многими весьма специфическими особенностями. В частности, здесь гораздо раньше, чем в остальном мире, сформировались бескрылые ЦС, а у эндемичных копытных редукция пальцев (адаптация к быстрому бегу) зашла дальше, чем у современных лошадей — у них остался только один палец, а не три. Другой интересной особенностью южноамериканских биот был дефицит хищных, сумчатые смогли создать лишь одно хищное семейство — *Vorgienidae*, представители которого имели сходство с австралийским сумчатым волком. Дефицит был заполнен крупными сухопутными крокодилами и птицами (Рис. 1.62). Подобные хищные птицы существовали и в Европе, но только до возникновения отряда хищных млекопитающих. Северная Америка, в отличие от Южной, не была островом, а соединялась сухопутным мостом с Азией через Берингов пролив. Мост этот разрушился примерно в то же время, когда возник Панамский перешеек, хотя в плейстоцене возникал вновь. По числу крупных таксонов (ранга отряда) фауна млекопитающих Северной Америки была значительно разнообразнее фауны Южной Америки. В неё входили отсутствовавшие в Южной Америке парнокопытные (включая верблюдов) и непарнокопытные, хоботные, хищники, насекомоядные. Для Южной Америки

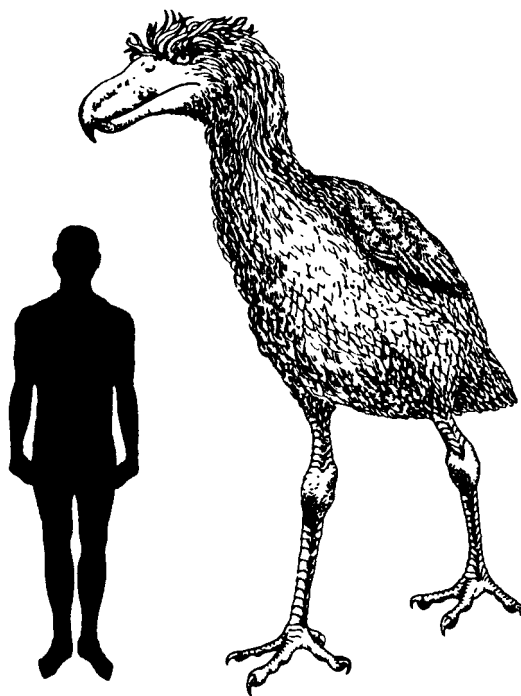


Рис. 1.62. Бескрылая нелетающая южноамериканская птица *Titanis*.

Рядом для масштаба дан силуэт человека, *Titanis* широко распространился в Северной Америке, где, по-видимому, был истреблен уже человеком. По Marshall (1988) из Briggs (1995).

специфичными были сумчатые, неполнозубые и несколько отрядов копытных (*Corydylarthra*, *Xenangulata*, *Lepidopterna*, *Astrapotheria*). В результате адаптивной радиации эти группы дали на обоих материках примерно одинаковое число семейств (без учёта летучих мышей и водных млекопитающих): 32 в Северной Америке и 30 в Южной (Дарлингтон, 1966).

На границе плейстоцена и плиоцена (3,5 млн. лет назад) в результате образования Панамского перешейка началась эпоха миграций. В современной биоте в Южной Америке 16 семейств млекопитающих проникших сюда из Северной Америки, тогда как в Северной Америке только 8 семейств, проникших сюда из Южной. Половина (257) видов современной фауны млекопитающих Южной Америки принадлежит к таксонам, отсутствовавшим в Южной Америке до начала обмена (Дарлингтон, 1966). Однако эти цифры характеризуют не результат обмена, а современное состояние фаун материков, которое весьма сильно изменено воздействием человека (см. Главу 3).

Если оценивать не обмен между фаунами материков (материк — не биологическое понятие), а между ЦС, и учитывать истреблённые человеком таксоны то картина получается существенно иной. Из проникших в Южную Америку из Северной таксонов до настоящего времени не дожили лишь хоботные (которые не уцелели и в Северной), тогда как, хотя число ныне живущих видов фауны Северной Америки, происходящих от южноамериканских предков значительно меньше — всего 2 (дикобраз и виргинский опоссум *Didelphis virginiana*, эндемичный для Северной Америки), до истребления человеком здесь обитали и другие виды южноамериканского происхождения: две ветви глиптодонтов, две ветви броненосцев и три семейства гигантских ленивцев (по меньшей мере, четыре разные ветви), различные таксоны южноамериканских копытных и грызунов. Проникновение этих таксонов в Северную Америку вовсе не ограничивалось её южной частью: гигантские наземные ленивцы обитали даже на Аляске, где были истреблены уже человеком.

Степень проникновения североамериканских видов в разные ЦС Южной Америки разная: инвазия шла преимущественно в ЦС, сходные с североамериканскими. При этом два семейства млекопитающих с наибольшей скоростью видообразования — быки *Vovidae* и мыши *Muridae*, так и не смогли проникнуть в Южную Америку (любопытно, что треть видов млекопитающих Австралии относится к *Muridae*). В то же время в такую специфическую южноамериканскую ЦС, как тропический дождевой лес, североамериканских видов проникло удивительно мало: только хищные. Парно- и непарнокопытные, хоботные, зайцеобразные в тропический дождевой лес фактически не проникли, хотя все они (включая *Vovidae* и *Muridae*) представлены в тропических лесах Старого Света многочисленными таксонами.

Для Южной Америки характерно большое видовое разнообразие кавиморфных грызунов (дикобраз, морская свинка и др.), неполнозубых, сумчатых и отсутствие насекомоядных (Дарлингтон, 1966; Симпсон, 1983). Это часто объясняют тем, что, например, насекомоядные не смогли проникнуть в Южную Америку (только один вид землеройки дошёл до Гватемалы), поскольку местные сумчатые оказались более конкурентоспособными. Неясно при том, почему южноамериканские сумчатые не вытеснили насекомоядных в Северной Америке, раз уж они более конкурентоспособны. Гораздо логичнее другое объяснение: насекомоядные не смогли проникнуть в Южную Америку, поскольку их адаптивная зона в южноамериканских ЦС была занята сумчатыми. И наоборот. Иными словами, конкурентоспособность — не такое же свойство вида, как размер или цвет. Понятие конкурентоспособности имеет мало смысла за пределами той ЦС, в которой её определяют. В этом понятие конкурентоспособности сходно с понятием экологической ниши.

В других таксонах, помимо млекопитающих, результаты обмена были иными, в некоторых случаях прямо противоположными. Обмен в авиафауне был примерно эквивалентным, и это при том, что орнитофауна Южной Америки оставалась гораздо

разнообразнее, нежели Северной, даже сейчас там живёт около трети всех известных на Земле видов птиц. Объяснение — примерно то же, что и в случае с млекопитающими — наиболее разнообразны птицы ЦС, аналогов которых нет в Северной Америке — тропических дождевых лесов. Обмен амфибиями шёл преимущественно с юга: среди бесхвостых амфибий Южной Америки только один вид, возможно, имеет североамериканское происхождение, тогда как в североамериканской фауне три семейства (*Ascaphidae*, *Pelobatidae* и *Ranidae*) имеют северное происхождение (Северная Америка или Старый Свет), а четыре (*Bufo* spp., *Hylidae*, *Leptodactylidae* и *Microhylidae*) — южноамериканское, в то же время саламандры, изначально отсутствовавшие в Южной Америке, проникнуть туда так и не смогли. Аналогично среди рептилий два крупных семейства ящериц (*Iguanidae* и *Teiidae*) и большинство змей имеют южноамериканское происхождение (Дарлингтон, 1966). Среди веснянок только один род смог проникнуть в Южную Америку, тогда как из Южной в Северную проникло не менее 21 рода, причём 6 дошло до Канады и это при том, что в Северной Америке обитает 650 видов, а в Южной — всего 378 (Fochetti, de Figueroa, 2008). Сходная картина и среди клопов (Кириченко, 1951): фауна полужесткокрылых большей части Северной Америки значительно ближе к южноамериканской, нежели к Азиатской, даже в умеренной зоне Канады южноамериканские роды представлены в значительном количестве. Роды клопов, общие с Азией, преобладают только в Канаде и на Аляске, т. е. на территориях, заселённых только в последние 10–15 тысяч лет назад, после того, как растаял покрывавший их ледник. Что касается Южной Америки, то для неё эндемичны или представлены большинством родов и видов многие семейства, подсемейства и трибы, наряду с полным или почти полным отсутствием характерных палеотропических семейств.

Итак, каждая из фаун сохранила своеобразие.

Наземные азиатская и австралийская биоты

Надо отметить, что отнюдь не любая граница между ЦС является одновременно и зоной их контакта. Так, например, широко известная граница между наземными биотами Азии и Австралии в районе Зондского архипелага не является зоной контакта этих биот, поскольку нет и не было их непосредственного контакта: в районе границы расположен архипелаг, некоторые морские проливы никогда не исчезали. Состав биот отдельных островов определяли возможности разных таксонов попасть на конкретный остров (расселительные способности видов и время появления таксонов) и соответствие условий на острове СС, заселявших данный остров, и биологии таксона. Кроме того, состав биот отдельных островов отражает и особенности формирования островных биот (об особенностях островных биот см. Главу 2). Острова этой зоны служат прекрасным объектом для изучения того, как из доступных таксонов образуются весьма своеобразные ЦС, но даже сообщества птиц почти не изучены (Кист, 1988). Таким образом, распределение видов и ЦС между Азией и Австралией является результатом самых разных процессов. Поскольку не очень понятно, как отделить эффект непосредственного взаимодействия разных биот от других эффектов, этот район мало что даёт для изучения процессов, происходящих в результате контакта различных биот. Подробнее биогеографическое районирование сухопутных и пресноводных биот этого района рассмотрено в соответствующих главах.

Резюме

В стабильных или предсказуемо меняющихся условиях, существующих на достаточно больших площадях, часть обитающих здесь видов самоорганизуется в сукцессионные системы (ЦС). ЦС — минимальная структурно-функциональная самовоспроизводящаяся единица биосферы. ЦС имеет операционное определение, позволяющее объективно выделять ЦС на местности с высокой (километры и даже сотни метров) точностью. Ширина границ между ЦС пренебрежимо мала по сравнению

«Это действительно заманчиво — найти в природе такую ячейку, в которой были бы слиты, очерчивались бы единой границей самые разнообразные формы организации растительного или вообще органического мира — типологические, регионально-индивидуальные, динамические, функциональные, флористические, синэкологические и т. д.» (Чернов, 1984: 746).

«Ideally, the effective management of any ecosystem should be based upon a full understanding of ecological processes. At a minimum, management requires maps: maps that delineate regions for use from regions of conservation, and maps that assign authority for regulation» (Carney, 2005: 212).

с размерами самих ЦС, составляя 0,1–0,0001% от протяжённости самого биогеографического выдела. Границы достаточно стабильны во времени и устанавливаются как линии, по разные стороны которых конкурентное преимущество имеют различные ЦС. Градиенты абиотических факторов не являются причиной появления границ, но при их возникновении границы сдвигаются в места наиболее резких градиентов.

Этим биогеография и экология структурализма отличается от географической биогеографии и биогеографии и экологии континуализма, которые используют выделы, не имеющие операционных определений и, как следствие не имеющие ни чётких границ, ни объективного (с биологической точки зрения) содержания: ландшафты, природные комплексы, биомы*, биоценозы, экосистемы и т. п.

Термины «биоценоз» и «экосистема» применяются к объектам, у которых в теории признают динамические процессы, но на практике их игнорируют. Это оправдывают тем, что рассмотрение экосистем происходит в столь малых масштабах пространства и времени, что одним из них можно пренебречь: динамикой во времени (сукцессиями) при рассмотре-

нии биоценозов и пространственной протяжённостью при рассмотрении сукцессионных процессов.

В отличие от них ЦС изначально по определению, является не произвольно выделенным объектом, а объектом, имеющим границы, объективно проводимые на местности (подробнее способы проведения границ разобраны в следующей главе). ЦС — динамическая структура, способная изменяться во времени и имеющая существенную протяжённость в пространстве. Каждая ЦС состоит из сообществ, принадлежащих к ассоциациям, образующих сукцессионные ряды. Последовательность сериальных ассоциаций в сукцессионном ряду (сукцессии) однонаправлена и жёстко детерминирована. Начальной стадией сукцессии являются сообщества пионерных ассоциаций, специфичные для каждого достаточно распространённого в ареале ЦС сочетания абиотических факторов, а конечной — один (или немного) климаксов. Единственное отличие сообществ климаксовых ассоциаций от других — отсутствие у них внутренних причин для изменений. Наблюдающаяся в каждый конкретный момент на территории ЦС мозаика сообществ обусловлена (1) асинхронностью в разных местах сукцессий восстановления после разнообразных экзогенных нарушений и (2) изначальной гетерогенностью среды, которая приводит к тому, что в различных местах ареала ЦС идут сукцессии разных сукцессионных рядов.

Можно провести несколько аналогий, иллюстрирующих различия этих двух подходов: фотография и кино, свадьба и повседневная жизнь со шлепанцами и варением борща. И пространство, и время влияют на состоянии экосистемы в данный

* Необходимо ещё раз подчеркнуть, что в изначальном смысле «term biome has been applied only to those communities in which studies have established something of the processes of development and the character of the final stage or climax» (Clements, Shelford, 1939: v–vi). Однако позднее динамические аспекты были выхолены в большинстве публикаций и biome стал фактически синонимом термина «ландшафт». Поэтому во избежание недоразумений использован как замещающий термин его младший синоним, предложенный С.М. Разумовским — «ценотическая система».

момент и их игнорирование приводит к искаженной интерпретации данных, порой существенной.

Стандартные методы (использование площадок априорно заданного размера, несоотносящегося с наблюдаемой в природе мозаичностью) позволяют выявлять сообщества (экосистемы, биоценозы и т. п.) — участки, выделяемые по тем или иным показателям биологическим (обычно видам, доминирующим по биомассе, численности, потоку энергии) или нет (грунтам, почвам, межеванию). Такие «сообщества» могут состоять из одной ассоциации, но обычно включают в себя несколько или ни одной (образованы группировками). Использование неадекватных изучаемому объекту методов, игнорирование временной динамики ассоциаций, изучение сильно экзогенно нарушенных площадей — всё это привело к появлению теории континуализма.

Образующие ЦС сообщества разных ассоциации есть лишь разные пространственно-временные стадии одной ЦС. Ассоциации можно сравнить с делениями на линейке. И точно также как эти деления позволяют охарактеризовать размеры, ассоциации дают нам реперные отметки хода сукцессий. Но в отличие от делений линейки взаимодействие ассоциаций задаёт вектор сукцессии, позволяя делать научный прогноз.

Ассоциации можно установить, выявляя пространственно сопряжённые группы видов. Это требует длительной предварительной работы по определению адекватных размеров пробных площадок, методик сбора и обработки материала с обязательным изучением хода сукцессий. То есть установление ассоциаций — это заключительный, а не начальный этап исследования. Методы изучения распределения отдельных видов и их групп в пространстве факторов принципиально непригодны для выявления ассоциаций.

Свойства ЦС не сводимы к сумме свойств составляющих её ассоциаций. ЦС обладает своей собственной историей, судьбой, эволюцией.

В масштабах геологического времени ЦС устойчивее, чем образующие их ассоциации: в процессе эволюции ЦС может происходить замена одних ассоциаций на другие и смена видового состава при сохранении ЦС. Аналогом ДНК в ЦС, обеспечивающим их постоянство во времени, является набор видов, входящих в ЦС. Этот набор, как и генетическая информация может меняться, обеспечивая эволюцию ЦС.

При сравнении ассоциаций разных ЦС следует иметь в виду, что они всего лишь пространственно-временные состояния разных ЦС. В принципе нет никаких препятствий для вхождения неразличимых физиономически ассоциаций в разные ЦС, но, поскольку они входят в различные ЦС — это разные ассоциации, сколь сходны бы они не были. Для выявления глобальных закономерностей в большинстве случаев гораздо информативнее сравнение ЦС в целом.

Континуализм фактически признаёт существование только двух уровней организации жизни: организм (вид, популяция) и биосфера, — и отрицает наличие каких-либо самоорганизующихся биологических структур уровня, промежуточного между видом и биосферой. Континуализм также подразумевает, что ответ биоты всегда одинаков на одинаковые изменения абиотических условий. В реальности же этот ответ часто зависит от сукцессионных процессов, различных в разных ЦС, т. е. может быть весьма неодинаковым.

ЦС различаются по сложности сукцессионных рядов и числу входящих в них ассоциаций — от единиц до нескольких десятков. Сложность ЦС определяют многие причины. Сукцессионные ряды формируются только тогда, когда сообщества способны модифицировать свой биотоп. Это характерно для наземных сообществ (Глава 3) и сообщества дна океана (Глава 5). В этих случаях синоним ЦС — сукцессионная система. Если же свойства биотопа мало зависят от деятельности сообществ, формируются короткие сукцессионные ряды или они вовсе отсутствуют (например, в пелагиали Мирового океана — Глава 6).

«Абсурд. Утверждение или мнение, явно противоречащее тому, что думаем на этот счёт мы сами» (Бирс, 1966: 275).

«Все, чего я хотел, — это согласия с моими желаниями после конструктивной дискуссии»
Уинстон Черчилль

«Все наши споры и есть, в сущности, вопрос о точке зрения на очевидные факты — в этом залог полной бессмысленности всякой полемики, но только бессмысленное и интересно. Любопытно, что выводы, к которым приходят спорящие, часто одинаковы, но это почему-то их не примиряет» (Быков, 2003: 660).

«Правда — это устраивающая версия... В дальнейшем все уже зависит от того, какой совокупный вес тех, кого устраивает одна версия, а каков совокупный вес тех, кого устраивает другая» (Белковский, 2014).

«Научная теория становится общепризнанной не потому, что удастся переубедить её противников, а вследствие их постепенного вымирания»
Макс Планк.

На сложность ЦС влияет и распространённость нарушений. Если нарушения столь часты, что биотоп меняется не столько в результате деятельности сообществ, сколько вследствие этих нарушений, структура ЦС формируется слабо. Такая ситуация характерна для континентальных водоёмов (Глава 4)

У меня сложилось впечатление, что экологи, изучающие взаимодействие видов, особенно комплексы видов в зрелых ЦС, анализируя свой материал, приходят к выводу о неслучайном подборе совместно встречающихся видов. Те же, кто, используя парадигму континуализма, пытаются выделить сообщества в материале, собранном методами континуализма, или же изучают взаимодействие видов в ЦС, по той или иной причине незрелых (например, существенно антропогенно изменённых или пресноводных), имеющих многие черты группировок, приходят к выводу о наличии континуума.

На сложность ЦС влияет и положение видов-эдификаторов в трофической цепи или, что то же самое, степень конкуренции за ресурс на первом трофическом уровне. Если виды-эдификаторы принадлежат к низшему трофическому уровню, свойства этого уровня определяет конкуренция за доступ к внешнему по отношению к сообществу источнику энергии (свету, потоку детрита, неокисленных органических или неорганических соединений и т. п.), в таком случае ЦС обычно организуется по консортному типу. Число входящих в неё ассоциаций может быть сравнительно велико, и они образуют сукцессионные экогенетические и демулационные ряды. Колебания абиотических факторов и количества поступающей в ЦС энергии компенсирует создание запаса биомассы долгоживущих видов-эдификаторов. Если виды-эдификаторы принадлежат к более высокому трофическому уровню или ассоциации стабилизируются экзогенно, например, частыми пожарами,

штормами (на рыхлых грунтах), малым и постоянным потоком энергии (в абиссали), то ЦС организуется по пастбищному типу. Число входящих в неё ассоциаций (но не видов!) невелико, сукцессионные ряды не развиты. Колебания абиотических факторов и количества поступающей в ЦС энергии компенсирует изменение численных соотношений видов.

Консортный и пастбищный типы организации ЦС не альтернативны. У большей части ЦС в той или иной степени сочетаются признаки обоих. В границах всей ЦС и отдельных ассоциаций черты пастбищного типа организации усиливаются на более высоких трофических уровнях. Пастбищные черты усиливаются и с увеличением индивидуальной подвижности видов. Блоки, состоящие из высокоподвижных видов (в море — нектон, на суше — мегафауна), способны одновременно входить в состав нескольких ассоциаций и даже ЦС.

Степень уникальности видового состава ЦС (эндемизма) и таксономический ранг эндемичных таксонов не могут служить показателями возраста данной ЦС. Отличие/сходство таксономического состава разных ЦС (= степень эндемизма) зависит прежде всего от отличий условий в ареале данной ЦС от условий в ареалах материнских, от её типа (консортная или пастбищная) и степени фрагментарности её

ареала. свидетельствует не только об их генетическом родстве, но и о том, насколько различны экологические амплитуды ЦС-доноров и реципиентов, а в случае формирования ЦС на изолированных площадях (озёра, острова) — и о количестве видов, сумевших попасть на площадь, где формируется новая ЦС.

На площадях, которые не могут быть заняты существующими ЦС и на которых невозможно формирование собственной ЦС из-за постоянно происходящих разнотипных непредсказуемых нарушений, образуются стохастические группировки видов, чьи свойства соответствуют представлениям континуалистов о сообществах. Изучение антропогенно модифицированных сообществ (а в некоторых случаях — таких антропогенно поддерживаемых, как, например, пойменные луга), обильно засорённых видами, чуждыми естественным сообществам, т. е. сообществ в разной степени далёких (очень вероятно, что по большей части — весьма далёких) от своего естественного состояния, повсеместно распространённых на поверхности суши, и привело к возникновению идеи континуума.

В реальной природе наблюдается более или менее непрерывный ряд между случайными континуальными группировками видов и полностью коадаптированными ассоциациями видов, образующими полностью сформированные ЦС. В достаточно стабильных условиях любой самый случайный набор видов эволюирует в сторону формирования ЦС. Самые ранние стадии формирования ЦС мы можем наблюдать в антропогенных биотопах, например, в городах, на сельскохозяйственных землях и т. п. Их изучение показывает, что в них быстро начинают формироваться ЦС: разбиваются разнообразные межвидовые отношения, виды меняют особенности своей биологии и т. п.

«Антропогенные преобразования приблизили их [сообщества — И.Ж.] к группировкам, и современные оценки уровня континуальности живого покрова относятся именно к этой, по существу аномальной в истории биосферы ситуации» (Жерихин, 2003: 458).

Таким образом, можно утверждать, что в отсутствие нарушений, «по умолчанию», формируются дискретные ЦС и в этом смысле *ценотические системы следует считать нормальным состоянием биоты*. Парадигма структурализма описывает состояние, к которому стремятся все экосистемы и которого они достигают тем полнее, чем более предсказуемо их окружение и чем сильнее влияние биоты на её биотоп.

Биосфера поделена на сравнительно небольшое число ЦС. На суше (Глава 3) — 174 СС (Разумовский, 1999), на морском дне (Глава 5) по моим подсчётам — около 300, в открытых водах океана (Глава 6) — около

60, что в сумме даёт около 600. Число ЦС в пресных водах из-за их сильной фрагментированности и сравнительно слабой оформленности оценить сложно. В качестве оценки можно принять число выделенных экорегионов (Abell et al., 2008) — 830. Число пресноводных ЦС, возможно, немного больше, поскольку в крупных озёрах, которые были приняты за один экорегион, ЦС несколько. Впрочем, возможно, что некоторые ЦС разделены на несколько экорегионов. Вероятное число пресноводных ЦС — 500–1000 — как минимум половина ЦС Земли, но структурно они развиты в наименьшей степени.

Кроме ценофильных видов, образующих ЦС, на занятой ею территории обитают ценофобные виды, не входящие ни в одну из ассоциаций данной ЦС. Хотя их наличие необязательно для функционирования ЦС, они являются непременным компонентом биоты. Ценофильные виды в каждой ЦС занимают фиксированные ниши, они находятся под действием мощного нормализующего отбора, поэтому эти виды обычно обладают набором чётких диагностических признаков и хорошо отличимы от других, имеют короткий список синонимов, их таксономический объём постоянен («хорошие» виды). Роль ценофобных видов в ЦС не детерминирована, поэтому для них часто характерна повышенная изменчивость, наличие большого количества с трудом диагностируемых видов-двойников, запутанная синонимия и неопределённый объём, меняющийся от ревизии к ревизии («плохие» виды).

Контакты биот приводят к их взаимному обогащению. Интенсивность миграции через биогеографическую границу пропорциональна таксономическому разнообразию биот: основной путь миграции — из более богатой видами биоты в менее богатую. Из менее таксономически разнообразной ЦС также происходит миграция, но в меньших масштабах. По-видимому, в результате миграций происходит уплотнение упаковки ниш для более эффективного потребления доступных ресурсов. Возможно, нормально функционирующая зрелая ЦС практически непроницаема для инвазивных видов, а инвазии происходят преимущественно в периоды перестроек. Инвазии характерны для участков поверхности Земли, населённых (1) экзогенно разрушенными ЦС; (2) ЦС, функционирующими за пределами их экологических амплитуд; (3) слаборазвитыми ЦС, имеющими многие черты случайных группировок; (4) ЦС, образованными немногими исходными видами, давшими впоследствии адаптивную радиацию. Несмотря на происходящий обмен, каждая из биот сохраняет свою самостоятельность. Даже в случае установления контакта ЦС, имеющих сходные или даже идентичные экологические амплитуды, не происходит их объединения. Отчётливая граница между ними продолжает существовать исключительно из-за биотических взаимодействий даже при отсутствии каких-либо различий в абиоте. Об интеграции биот в единое целое, как должно было бы быть при справедливости концепции континуалистов, не может быть и речи.

Концепция структурализма позволяет нам понять, в каких случаях, на какой площади и как могут быть экстраполированы результаты экспериментов и наблюдений в природе.

Глава 2. Общая биогеография

Сущность биогеографического региона

Из специфики ценотических систем (ЦС) следует разделение биогеографии на четыре частные: суши, континентальных водоёмов, бентали и пелагиали. Конечно, ЦС суши, пресных вод, бентали и пелагиали тесно связаны, более того, некоторые ассоциации одновременно входят в несколько. Например, ранними стадиями гидросерий ЦС суши заканчиваются сукцессионные ряды малых пресных водоёмов (речушек, озёр и т.п.).

Нередко некоторые из этих частных биогеографий пытаются рассматривать вместе, особенно часто допускают смешение биогеографии суши и континентальных водоёмов. Результаты, однако, вряд ли можно признать удовлетворительными.

Существует также разделение биографии на частные в соответствии с таксономической принадлежностью исследуемых объектов: на фито- и зоогеографию, а их, в свою очередь, на разные таксоногеографии. Впрочем, фактически такое разделение проводят только в пределах биогеографии суши, в остальных частных биогеографиях, хотя и проводят анализ распространения отдельных таксонов, тем не менее, и не пытаются придать результатам анализа статуса самостоятельных наук. В рамках континуалистской парадигмы возникает и разделение биогеографии на биотическую, изучающую распространение отдельных таксонов, и биоценотическую, изучающую распространение экосистем (биоценозов).

В значительной степени противопоставление биотической и биоценотической биогеографий возникло из-за игнорирования сукцессионной динамики наблюдаемой картины и преувеличением значения физиономического сходства. Сообщества, выделяемые как статистические артефакты, рассматривают как постоянную характеристику данного места и объединяют на основе произвольно выбранных критериев сходства. В рамках же структурализма не только противопоставление, но даже и разделение биогеографии биот и экосистем бессмысленно, поскольку это — синонимы, ибо виды распространяются не сами по себе, а как компоненты ЦС (ценофильные виды), или, по крайней мере, на их распространение существенно влияют цс (ценофобные виды). Изучать распространение отдельных таксонов можно и нужно, но, на мой взгляд, подобные исследования являются частью систематики.

Из-за существенной разницы биогеографии континуалистов и структуралистов, нелишне напомнить их различия применительно к биогеографии.

С точки зрения континуалистов, весь живой покров Земли представляет собой континуум. Континуалисты ищут области резких смен биот. Некоторые даже предпочитают говорить не о биогеографических регионах, а о биотах (фаунах, флорах), полагая, что они связаны в пространстве плавными

«Although many <biogeographical> hypotheses have been formulated... there are few data to test them directly. Biogeographers are often not particularly interested in doing this type of field work; they often leave it to ecologists» (Hengeveld, 1992: 2).

переходами — **эоклинами**, или **ценоклинами** (эквивалент экотона в биогеографическом масштабе). Биогеографическую дискретность континуалисты интерпретируют как артефакт или как задаваемую влиянием абиоты непосредственно на распространение отдельных таксонов. Границы между биогеографическими регионами, с точки зрения континуалистов, являются результатом условного, договорного разделения биосферы. Фактически это означает, что континуалисты признают только две основные структурно-функциональные категории биосферы: особь (вид, популяция) и биосфера. Поскольку континуалисты отрицают наличие самоорганизующихся структур, с их позиции правомочно разделение биогеографии на биогеографию, изучающую распространение видов (фаунистическую, флористическую, биотическую), и

биоценотическую, изучающую распространение экосистем (биоценозов, сообществ и т. п.) — случайных сочетаний видов.

С точки зрения структуралистов, биосферу можно разделить на конечное число ЦС. Структуралисты выявляют ЦС и затем определяют их ареалы. Каждая ЦС занимает некое пространство — биотоп ЦС, или, что

«Зоогеографические царства не представляют ничего, кроме больших массивов суши с границами, которые соответствуют физико-географическим барьерам. Между такими понятиями, как «голарктическая фауна» и «голарктическая область», если подходить с точки зрения философии, существует огромная разница. В первом случае мы говорим о зоологических проблемах, исходя из зоологии, во втором — о географических проблемах, исходя из мифологии» (Dana, 1922, цит. по Дарлингтон, 1966: 351).

— Ты что-нибудь понимаешь?
— Я тебе сейчас объясню...
— Стоп! Объяснить я и сам могу. Ты что-нибудь понимаешь?
Научный фольклор

то же самое, — биогеографический район, который и является минимальным биогеографическим выделом. Кроме упомянутых в Главе 1 F. Clements и С.М. Разумовского, сходных взглядов на природу биогеографических выделов придерживались Толмачев (1931, 1962, 1974, 1982, 1986), Dice (1943), Goodman, Moore (1945), Liversidge (1962).

Континуализм способен объяснить наблюдаемую картину, но у него нет объединяющей концепции, которая обладала бы прогностическими свойствами. Поэтому биогеография континуалистов фактически представляет собой слабо связанные ветви: не дерево познания, а куст. Это отражается и в структуре руководств по биогеографии: общие вопросы в них занимают весьма незначительную часть и часто сведены к простому перечислению различных положений и многочисленным примерам. Пожалуй, лишь Е.С. Pielou честно написала, что её книгу «можно рассматривать как серию эссе» (Pielou, 1979: VI). Наличие стержневой идеи у структуралистов

— признание способности видов к самоорганизации в ЦС — не только создаёт стройное дерево концепции структуралистской биогеографии, но и позволяет предсказать динамику и состояние биосферы на необследованных участках в условиях, отличных от изученных.

С точки зрения структуралистов, зоны повышенных градиентов абиотических факторов являются не причиной появления границ, а их аттракторами. Если границат ЦС со сходными экологическими амплитудами и примерно равной конкурентоспособностью, то положение границы между ними после того, как они вступили в контакт, вообще не зависит от абиоты, а соответствует линии, на которой эти ЦС встретились. Примеры таких контактов рассмотрены в предыдущей главе. При уничтожении ЦС на каком-либо участке у такой границы он будет занят ЦС с большей скоростью расселения.

В предыдущей главе было проведено разграничение экологии и биогеографии по уровню ЦС: объекты ранга ЦС и ниже — предмет экологии; распределение ЦС, их взаимодействие и эволюция, а также сравнение ЦС и их частей по разным показателям (т. е. изучение явлений в масштабе большем, чем ЦС) — предмет биогеографии.

В том редком случае, когда условия на каком-нибудь участке выходят за пределы экологической амплитуды данной ЦС, а другие не могут туда попасть, то такой участок заселяет данная ЦС. Если участок существует достаточно долго и достаточно велик, а факторы среды предсказуемы, то в нём формируется собственная ЦС. Если же нет, то формируются отличающиеся ассоциации. Их отличия тем больше, чем больше условия этого участка выходят за пределы экологической амплитуды ЦС. Такие отличия легче всего обнаружить по видовому составу, но они захватывают и другие аспекты (структуру ассоциаций, сукцессии и т. д.). Примером ассоциаций, сформированных за пределами экологических амплитуд ЦС, являются сообщества мористых районов эстуариев, сообщества таких морей как Балтийское, Чёрное и Азов-

ское, глубоководных котловин шельфовых морей, например, наибольших глубин Норвежского желоба Северного моря.

Изменение абиотических условий в конкретной точке может привести к перемещению границы между ЦС. Короткопериодические (продолжительностью меньше продолжительности жизни видов-эдикаторов) колебания абиотических условий не приводят к каким-либо изменениям. К ним приводят лишь изменения климата, т. е. долговременные изменения абиотических условий.

Флористический состав наземных биогеографических районов в точности соответствует предложенному А.И. Толмачевым (1931, 1986) понятию конкретная, или элементарная флора. Он определил их как «весьма реальную совокупность видов, действительно обитающих в одном определённом районе, в пределах которого эти виды комбинируются лишь в зависимости от внешних условий, причём совместное (или почти совместное) нахождение любых из этих видов не является в принципе исключённым. Такие совокупности видов, представляющие конкретные, действительно существующие комплексы их, а не умозрительные объединения, мы обозначаем, в противовес **сводным флорам**, как **конкретные**, или **элементарные флоры**» (Толмачев, 1986: 8)*. С.М. Разумовский (1999: 446) предложил разграничить термины «конкретная» и «элементарная» флора. Термин «элементарная» флора он предложил применять к флоре наименьшего биогеографического выдела, конкретная — биогеографического выдела любого ранга. Если биогеографический регион естественный, то конкретная флора является суммой элементарных флор, входящих в него.

Биоту минимального биогеографического выдела (ареала ЦС) логично назвать по аналогии **конкретной (элементарной) биотой**, а соответствующую фауну — конкретная (элементарная) фауна.

Ю.И. Чернов ввёл термин «**конкретная фауна**». Однако он считал «конкретной фауной» «список видов относительно небольшого района, включающего наиболее характерные элементы ландшафта данной зоны» (1975: 42), т. е. «конкретная фауна» в его понимании это вовсе не аналог «конкретной» флоры А.И. Толмачева. Это может привести к недоразумениям, поэтому лучше или не применять данный термин, или использовать аналогично А.И. Толмачеву, как это делает А.И. Кафанов (1991: 24), предложивший использовать данный термин независимо от Ю.И. Чернова.

В.А. Кривохатский и А.Ф. Емельянов (2000) полагают, что понятие «**элементарная фауна**» образовано от английского термина faunal element (Holloway, 1974; Dennis et al., 1998) и означает «набор видов изучаемого таксона, распространённый на территории, выделяемой с помощью нумерической классификации, и отличающийся от

«Территорию (акваторию), занимаемую конкретной флорой (фауной, биотой), можно принимать за наименьшую единицу биотического районирования (элементарный биотический комплекс)» (Кафанов, 2005: 64).

Мионов (1987, 1990, 1999) предполагает «существование крупных экосистем (биогеокомплексов), территориально соответствующих биотическим комплексам» (Мионов, 2004: 77).

«Фаунистические области *не* (курсив Ф. Дарлингтона — *И.Ж.*) соответствуют точно материкам... Единой системы преград нет» (Дарлингтон, 1966: 351).

* Приведя последнее предложение этого определения, один из активных сторонников континуализма — Б.М. Миркин — непостижимым образом делает вывод: «Таким образом, конкретная флора — это совокупность видов экологически однородного физико-географического района (один тип климата, один тип геоморфологического строения поверхности, один тип преобладающей растительности)» (Миркин и др., 2002: 184). На самом деле А.И. Толмачев не только ничего подобного не утверждал, наоборот, и в указанной работе, и в других сводными называл именно флоры районов, выделенных по физико-географическим критериям, перечисленным Б.М. Миркиным с соавторами. Именно их, вместе с флорами административных районов, он противопоставлял как искусственные «умозрительные объединения» естественным, выделенным только по признакам флоры.

набора видов всех соседних территорий полностью или частично». В таком определении, во-первых, термин очень близок к понятию элементарная флора, что говорит скорее о его отечественных корнях. Во-вторых, требование использовать исключительно нумерическую классификацию непонятно и слишком сильно ограничивает поле использования термина.

Сам факт совпадения границ ареалов разных видов из совершенно различных неродственных таксонов, без очевидных биотических связей и с неодинаковой биологией свидетельствует о наличии интегрированной системы. Этой интегрированной системой, ограничивающей распространение входящих в неё видов, и является ЦС — минимальный биогеографический выдел = ареал ЦС. Биогеографические регионы разделяют линии резкой смены видового состава. Если рассматривать биогеографические регионы именно так, мы получаем не только объективный критерий для их выделения, но становится ясной ещё одна причина возникновения континуализма. Очевидно, что большинство изученных до сих пор сообществ являлось только частью реальных ЦС и обычно весьма небольшой частью. Распределение видов внутри биогеографического региона гомогенно настолько, насколько это позволяют абиота и распределение ассоциаций, находящихся на разных стадиях сукцессий. Разновременность прохождения различных сукцессионных стадий в разных местах и действительно существующие переходы между последовательными сукцессионными стадиями ведут к тому, что обычно существуют места, где одна ассоциация переходит

в другую, т. е. на местности можно обнаружить пространственный континуум, являющийся отражением континуума временного (сукцессии) (подробнее см. предыдущую главу).

Иными словами, в пределах биогеографического региона с точки зрения ЦС (= конкретной биоты) среда однородна, поскольку весь регион занимает одна ЦС. Любые наблюдаемые в пределах минимального биогеографического выдела (ареала ЦС) неоднородности биоты с точки зрения биогеографии (т. е. в биогеографическом масштабе) несущественны, поскольку являются лишь следствием того, что в разных местах ЦС находится на разных стадиях своего развития.

Две парадигмы биогеографии до деталей сходны с двумя парадигмами таксономии: одни авторы считают вид реальным, другие считают его абстракцией, придуманной для удобства, и признают лишь реальность особей. Судя по длительной истории сосуществования двух концепций в таксономии, биогеографию также ждёт весьма длительный период сосуществования двух парадигм. Эти концепции являются принципиально несовместимыми, как несовместимы ламаркизм и дарвинизм. Виды или существуют, или нет. ЦС или существуют, или нет. В данном споре, возможно, окажется полезной идея Н.И. Вавилова (1931) о том, что доказательством реальности вида должна служить не его элементарность, а участие в процессах, протекающих в биосфере. Парадигма конти-

«Все эти классификации, из которых многие так удачно придуманы натуралистами, как и их отделы и подотделы, — чисто искусственные способы. Ничего подобного, повторяю, нет в природе, несмотря на то, что некоторые с виду обособленные участки в ряду живых тел как бы дают основание для таких делений. Равным образом можно утверждать, что в действительности природа не образовывала среди своих произведений ни конкретных классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни видов, но отдельных особей, последовательно сменяющих друг друга и сходных с породившими их» (Ж.Б. Ламарк, «Философия зоологии», цит. по: Северцов, 1987: 156).

«Природа производит особей и ничего более... виды в природе реально не существуют. Они являются умозрительными понятиями и ничем более... виды были изобретены, чтобы мы могли рассматривать совокупно большие количества особей» (Bessey, 1908, цит. по: Майр, 1971: 39).

«Трудно отрицать наличие полной взаимозависимости отдельных видов... последней основной классификационной единицей растительных сообществ являются не ассоциации, а виды» (Вальтер, 1968: 12–13).

Табл. 2.1. Основные черты парадигм биогеографии

характеристика	парадигмы	
	структурализм	континуализм
Сущность биогеографического региона (БР)	БР — объективно существующая структурно-функциональная ячейка биосферы — биотоп СС	БР — субъективно выделенная более или менее однородная часть биосферы.
Наименьшая единица классификации	Объективна — ареал СС	Субъективна, определяется масштабом рассмотрения. Число БР зависит от избранного масштаба
Классификация БР отражает	Внутреннюю структурную иерархию биосферы	Существующую в данный момент мозаику биосферы и использованные методы
Основной фактор организации БР	Взаимодействие видов	Абиотические условия, определяющие мозаику дифференцированных по нишам видов.
Связь СС и её биотопа	Жёсткая. Биотоп каждой СС уникален и соответствует условиям, при которых она имеет конкурентные преимущества перед соседними	Стохастическая. Биотопы разных СС могут перекрываться в разной степени
Сущность биогеографических границ	Границы БР = границы ареала СС. Чёткие (ширина границы пренебрежимо мала по сравнению с площадью БР). Места увеличенных градиентов абиотических факторов — аттракторы границ, а не причина их появления	Границы нечёткие — области более резких смен биоты в местах увеличенных градиентов абиотических факторов. Ширина границы меньше, равна или больше площади БР, это зависит от резкости градиентов абиоты
Сукцессия	Жёстко детерминированный однонаправленный процесс смены ассоциаций, соответствующих дискретным фазам сукцессии. Движущая сила сукцессий — некомпенсированность взаимодействия видов. Каждый сукцессионный ряд ведёт к климаксу, в котором воздействие видов друг на друга компенсировано	Стохастический (вплоть до марковской цепи*) процесс смены случайных сочетаний видов с возможными инверсиями последовательности. Движущий фактор сукцессий — различия стратегий видов. Отношения видов в сукцессионных последовательностях могут носить характер благоприятствования, ингибирования (часто компенсируемого толерантностью) или нейтральности
Климакс	В каждом БР один или немного	Климаксы связаны переходами в климакс-континуум, число климаксов зависит от масштаба рассмотрения
Возникновение СС	Происходит геологически мгновенно при появлении пространства, которое не может быть населено другими СС	Сеткообразный процесс дифференциации и упаковки экологических ниш в гиперпространстве ресурсов, ценотических отношений и физического пространства
Разделение видов с точки зрения выделения биогеографических регионов	Виды, входящие в СС (ценофилы) информативны, ценофобы — шум	Все виды равноценны
Ареал вида в момент возникновения и его динамика	Ценофильных — сразу на всей площади БР, затем может распространяться на другие БР, но тоже на всю их площадь. Ценофобных — определяется их биологией, а не ареалом СС, постепенно растёт	В маленькой области, откуда происходит постепенное распространение — $age \& area$
Скорость эволюции	Мгновенная коадаптация ценофильных видов в процессе формирования СС, затем в значительной степени блокируется. Ценофобных — идёт постоянно	Идёт постоянно с неизменной скоростью

* последовательность случайных событий в которой будущее независимо от прошлого и настоящего

нуализма достаточно адекватно описывает распределение биоты в антропогенно созданных сообществах. В настоящее время такие сообщества занимают большую часть поверхности суши. Леса повсеместно уже превращены в промышленные древостой или вырублены, безлесные части ЦС превращены в сельхозугодья (пашни, выпасы) или пустыни. Но и в этом случае имеется тенденция формирования ЦС. По мере формирования ЦС континуализм всё менее адекватно описывает пространственное распределение биоты и её функционирование.

Впрочем, надо подчеркнуть, что многие экологи в силу привычки к небольшим объектам и масштабам не рассматривают экосистемы размера ЦС. Да и трудно ожидать от человека, десятилетиями занимавшегося, например, изучением популяций планктонных ракообразных небольшого лесного озера, понимания того, что всё изучавшееся озеро в целом есть лишь очень незначительная часть ЦС, подобно тому, как особь — незначительная часть вида, ведь, изучая физиологию особи, трудно догадаться о существовании эволюции. Критика структуралистов континуалистами никогда не рассматривает биогеографический масштаб. Не то, чтобы работ по такому масштабу не было, но задачу определения структуры биосферы в таком масштабе континуалисты не ставят. Они просто экстраполируют данные, полученные ими в масштабе мелких сообществ и их интерпретацию, на биогеографический масштаб. И даже когда они изучают, например, изменение биоразнообразия в масштабах всей Земли, делают это так же, как и при изучении мелкомасштабных изменений. В частности, используют чисто умозрительную идею о плавности изменений. Между тем, это принципиально разные масштабы изучения биосферы, на которых протекают различные биологические процессы. Именно в биогеографическом масштабе проявляются основные различия континуализма и структурализма. Реальность и чёткость биогеографических границ многократно и независимо подтверждались и подтверждаются исследователями, выделяющими разными методами на основе изучения распространения самых разных таксонов одни и те же границы.

Основные отличия парадигм суммированы в Табл. 2.1. Часть приведённых в таблице отличий уже рассмотрены выше, остальные разобраны ниже. Черты парадигмы континуализма взяты преимущественно из работ Б.М. Миркина (Миркин, 1984; Миркин, Наумова, 1998, 2000) по возможности с сохранением языка и стиля.

«Ареал — это площадь (область) обитания вида» (Алехин и др., 1961).

«Ареал. Определённая территория, населённая группой животных» (Дарлингтон, 1966: 30).

«Ареал — часть земной поверхности (акватории или территории), на которой распространён данный таксон... или какой-либо тип сообщества» (Кафанов, Кудряшов, 2000: 12–14).

«Ареал — это часть земной поверхности или акватории, в пределах которой встречается данный вид организма» (Петров, 2001: 45).

«Географические ареалы — как тени в китайском театре теней, образуемые разными таксонами на экранах континентов: так же можно измерять, взвешивать и изучать поведение привидений» (Rapport, 1982, цит. по: Gaston, Blackburn, 2000: 99).

Ареал

Область распространения таксонов (преимущественно видов) и их комплексов (экосистем, биомов, ЦС и т. п.) по поверхности Земли называют ареал (от лат. *area* — площадь, пространство). Понятие ареала остается одним из основных понятий биогеографии. Со времён ботаника Alphonse Louis Pierre Pyramus de Candolle (1806–1893), после выхода в 1855 г. его классического труда «География растений» (русский перевод 1856) тщательное вычерчивание и изучение ареалов видов является первой стадией биогеографического исследования. Для части биогеографии, занимающейся изучением ареалов (не только видов и других таксонов, но и экосистем и т. п.), даже предложен особый термин — **хорология**. Рисование карт ареалов такой же инструмент для биогеографа, как микроскоп для морфолога. Только детально изучив и сравнив ареалы отдельных видов, можно приступать к установлению би-

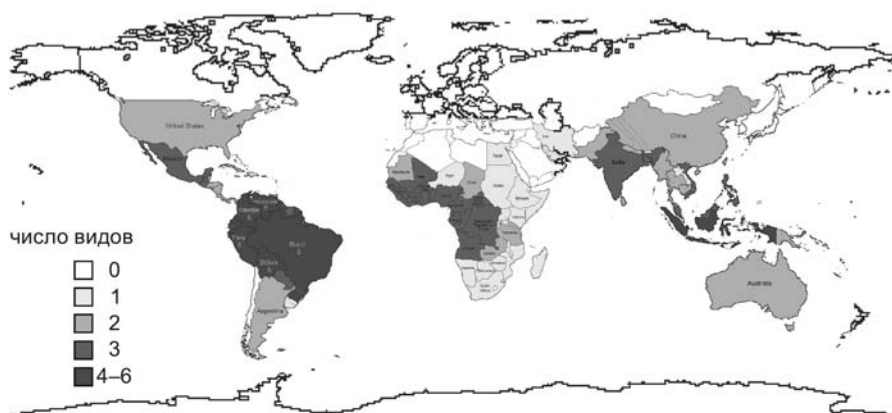


Рис. 2.1. Картограмма, показывающее число видов крокодилов в разных странах.

огеографических выделов, и тем более к решению сложных проблем генезиса конкретных и элементарных биот. Важность карт обусловлена тем, что теоретически карта — это обобщение, объективно отражающее накопленный массив данных по распространению на поверхности Земли тех или иных явлений и лишённое субъективных интерпретаций. В рамках биогеографии основной объект, изображаемый на картах — ареалы.

Методы изображения ареалов и проведения их границ

Многие определители, монографии по отдельным таксонам или обзоры, равно как и книги и учебники по биогеографии содержат карты ареалов (range maps). Эти карты выглядят столь наглядно и понятно, что кажется странным желание остановиться на методике их построения. Попробуем всё же разобраться в том, как строят карты ареалов, и что в действительности на них изображено. Попутно будет дано несколько советов по методике построения карт, но желающие строить действительно понятные и наглядные карты должны обратиться к руководствами по картографии.

Самое беглое сравнение карт показывает, что они бывают разных типов, которые целесообразно рассмотреть отдельно. Для простоты изложения речь пойдет о картах видовых ареалов: черты карт ареалов таксонов более высокого ранга сходны, поэтому отдельно о них будет сказано только в особых случаях.

Картограмма — самый простой тип карты. На ней показано обитание вида (или количество таксонов) по отдельным районам, как правило никакого отношения к биологии не имеющих, например по странам. Для наглядности каждую территориальную единицу раскрашивают или штрихуют в соответствии числом таксонов так, чтобы сила расцветки или штриховки отражала эту интенсивность. С точки зрения биологической биогеографии — это самый неудачный способ изображения ареала, дающий самые большие искажения. Так, глядя на Рис. 2.1 создаётся впечатление что, например, в Амуре или Великих Американских озёрах водятся крокодилы, в действительности же их там нет. Такое впечатление создаётся из-за того, что в Китае и США крокодилы действительно водятся, но на юге этих стран, а отнюдь не по всей их территории.

Точечные карты (Рис. 2.2, 2.3, 2.8–2.10 и другие). Наглядный способ, показывающий отдельные находения видов. На картах массовых видов условные значки часто сливаются. Поэтому целесообразно использовать на картах в качестве самых простых геометрических фигуры (круг, хуже квадрат, ромб или треугольник). Для лучшей читаемости карты следует использовать залитые значки. Часто данные, проверенные и

В действительности всё оказывается иначе, чем на самом деле. Научный фольклор

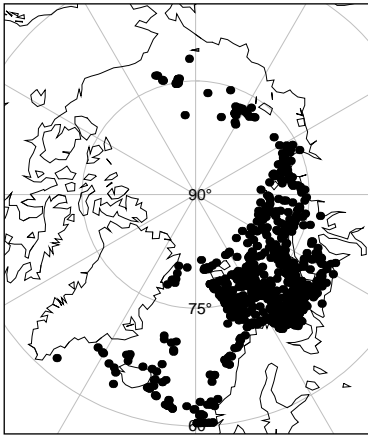


Рис. 2.2. Точечная карта ареала полихеты *Nothria hyperborea* в Северном Ледовитом океане. По И.А. Жиркову (2001).

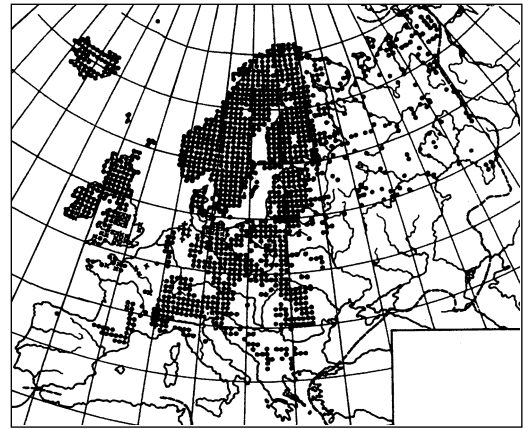


Рис. 2.3. Точечная карта ареала плауна баранца *Lycopodium selago*. По А.И. Толмачеву (1974).

непроверенные авторами карт, показывают значками одной формы, но различной заливки: залитые и незалитые. Поскольку залитые лучше видны, их лучше использовать для просмотренных данных, нагляднее показывая весомый вклад автора. Легче всего читаются карты, на которые нанесены данные только по одному виду. Плохо читаются карты, где авторы стремятся на одной карте дать слишком много информации, например по находкам слишком большого числа видов (Рис. 2.4).

Казалось бы, точечный способ идеален для картирования ареала, даже, несмотря на то, что многие виды могут быть встречены далеко за пределами области их нормального обитания, что создаёт впечатление о том, что ареал значительно шире, чем в действительности. Вероятно, это случается просто для того, чтобы, как заметил Longhurst (1998), запутать биогеографов. Но этот способ имеет существенные недостатки, которые суть продолжение его достоинств. Точечные карты дают наглядное представление о действительном ареале вида только при большом количестве данных, равномерно распределённых по анализируемой площади, чего на практике никогда не бывает. В реальности, поскольку каждая точка соответствует находке вида,

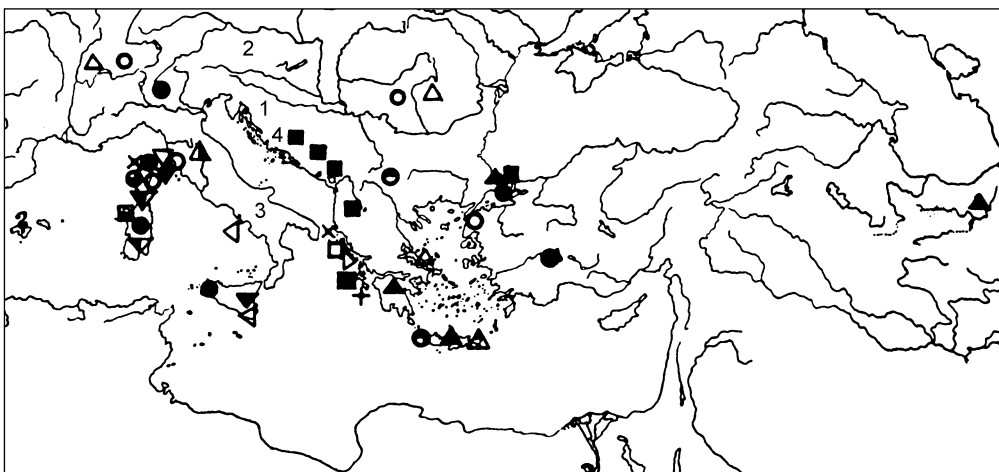


Рис. 2.4. Пример плохо читающейся точечной карты ареалов.

На карте использовано 16 различных значков, четыре цифры и знак вопроса. В результате понять что-либо практически невозможно. По Codreanu (1961) из Udvardy (1969).

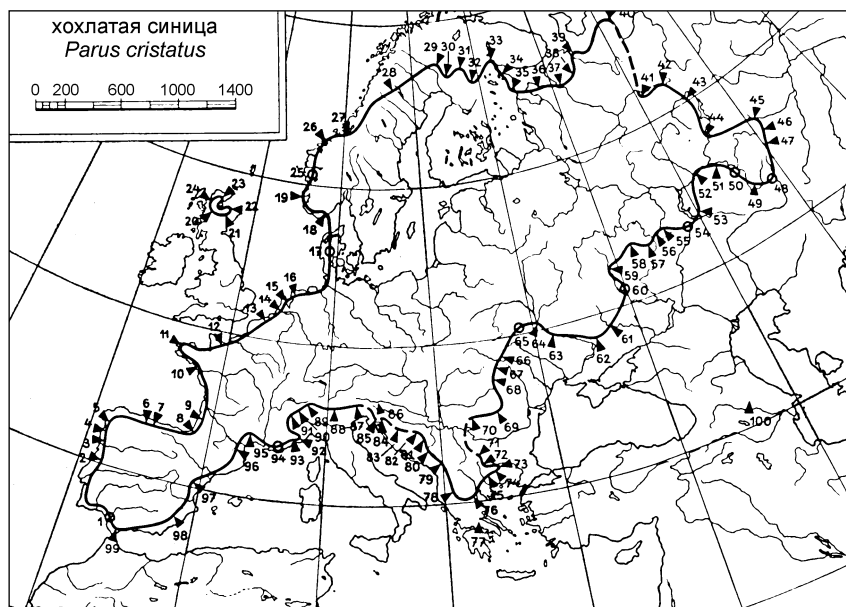


Рис. 2.5. Пример хорошо документированной контурной карты ареала.

Каждая обозначенная цифрой точка на границе ареала является документированной и критически оцененной. Кругами обозначены большие участки на границе с документированным размножением. По Stresemann et al. (1967) из Udvardy (1969).

густота точек на карте отражает различия интенсивности исследований в разных частях ареала вида, а не действительное распределения вида, как это кажется. На Рис. 2.2 Баренцево море практически залито, тогда как в сибирских морях точки расположены редко, что связано с малочисленностью данных, а не редкостью вида. На Рис. 2.3 показано не только распространение вида, но и хорошо видна граница СССР, поскольку данных по территории СССР гораздо меньше. Такой недостаток, казалось бы, можно было бы исправить, нанеся другими значками на карту данные по тем местам, где вид не обнаружен. На самом деле этого делать нельзя, поскольку, если обнаружение вида достоверно свидетельствует о том, что он встречается в данном месте, то необнаружение не свидетельствует о том, что вида там нет, а лишь о том, что его не нашли.

От точечного способа, показывающего отдельные находения, можно перейти к площади ареала, увеличивая размер точек, пока они не сольются. Существуют различные способы вычисления оптимального радиуса значков. Однако они не учитывают реальных свойств собранных данных (разная интенсивность сбора, кружево ареала и т.п.). Использование их может только придать наукообразность, не более.

Контурные карты (outline maps). На карте проводят границу ареала, включающую все известные находки (Рис. 1.50 и 1.51). На более корректном варианте контурных карт наносят хотя бы точки, на основе которых проведены границы ареала (Рис. 2.5), но обычно этого не делают. Контурные карты лишены недостатков точечных карт, связанных с неравномерным распределением данных по ареалу вида, но они имеют свои. Основной их недостаток обусловлен тем, что карта утверждает, что вид встречается на оконтуренной площади и отсутствует за её пределами. Однако точное положение границы определяют на местности лишь в исключительных случаях. Ареал, граница которого проведена путём соединения крайних точек нахождения, всегда меньше действительного. Практически всегда положение границы на карте основано на экстра- и интерполяциях, и контурные карты ареалов в сущности представляют собой по образному выражению А.И. Толмачева «произвольные кар-

«Специальных научных или технических приёмов проведения границ ареалов нет. Делается это или формально соединением крайних точек... или проводится экстраполяция» (Тупикова, Комарова, 1979: 154).

«Проведение экстраполяции очень редко опирается на объективные критерии и в значительной степени остаётся интуитивной, если не сказать произвольной» (Тупикова, Комарова, 1979: 142).

тинки» (Толмачев, 1962: 20, 1974: 30). Степень такого произвола ограничивают только представления автора, поскольку не существует никаких объективных методов проведения границ ареалов. Между правомочными и правдоподобными экстраполяциями лежит дистанция огромного размера. Ареал, изображённый точечным методом, является представлением имеющихся данных на карте. Любая биологическая интерпретация точечного ареала — это анализ причин наблюдаемого ареала, основанный на каких-то теоретических представлениях. Экстраполяция требует предварительного выявления индикаторов, по которым больше данных,

чем по распространению вида, и с которыми это распространение связано. В одних случаях такие индикаторы обнаружить легко, тогда как в других случаях (большинстве) их не удаётся найти и после самых тщательных исследований. Кроме того, необходимо помнить, что на географических картах достаточно точно нанесены только горизонталы. Все остальные показатели, в том числе и используемые как индикаторы для экстра- и интерполяций при проведении границ ареалов (например, данные по температурам и течениям), тоже наносят с той или иной долей экстра- и интерполяции, иногда очень значительной, а также генерализации. Это существенно увеличивает погрешность в проведении границ ареалов даже в том весьма редком случае, когда выявлены действительные факторы, определяющие распространение вида.

При проведении границы ареала на контурных картах очень редко вспоминают о существовании стерильных областей выселения, в пределах которых вид, хотя и обнаруживают, но которые не следует включать в ареал вида (см. ниже). Карта на Рис. 2.5 — редкое исключение. Отдельную проблему представляет кружево ареала и рефугиумы (см. ниже).

«Так как идея эволюции фаун была в общем чужда натуралистам первой половины XIX в., все различия в распределении отдельных видов, фаун и флор объяснялись исключительно влиянием климатических и географических факторов» (Пузанов, 1938: 12).

«Возникновение вида происходит в одном месте, откуда он начинает завоёвывать пространство... Это положение является ключевым для понимания истории формирования ареала» (Петров, 2001: 47).

«Как кенгуру доскакали с Арарата до Австралии?.. Путь от Арарата в Австралию занял не одно поколение... Можно только прославить Премудрость Творца, Который, видя слабую конкурентоспособность сумчатых, провел их на особый материк и поселил там, закрыв за ними сухопутный мост» (Священник Тимофей, 2012: 141).

Следует различать фактический ареал вида и потенциальный. Это различие соответствует понятиям фундаментальной и реализованной ниши. Фактический ареал вида обычно значительно меньше потенциального. Здесь опять надо отдельно рассмотреть взгляды континуалистов и структуралистов, поскольку их представления о формировании и структуре ареала сильно различаются.

Кроме точечных и контурных карт (и их комбинаций), на которых изображают только ареал вида, существуют карты, показывающие размещение различных характеристик вида внутри ареала. Для качественного построения таких карт советую обратиться к учебникам или пособиям по картографии. Необходимо лишь помнить, что большинство показателей при картировании требуют экстра- и интерполяций, результаты которых зависят от представлений исследователя об ареале вида и неодинаковы у континуалистов и структуралистов. Рассмотрим эти различия.

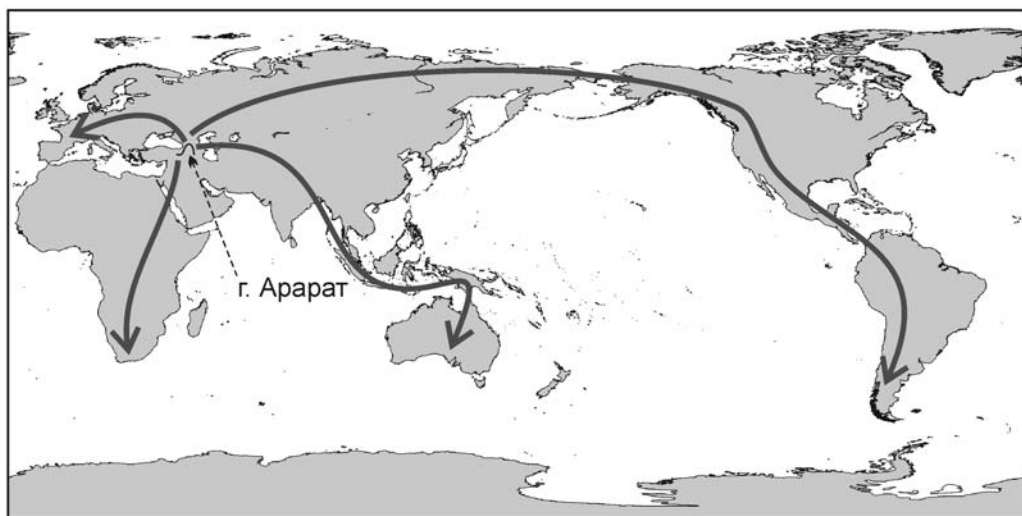


Рис. 2.6. Динамика ареала с точки зрения континуализма (первоначальный вариант).

Представления континуалистов и структуралистов об ареале

Представления континуалистов об ареале

Согласно континуалистам, ареал вида определяют только аутоэкологические свойства самого вида. Вид возникает в каком-либо месте, откуда со временем распространяется на всю площадь, где абиотические условия позволяют ему существовать, или пока не встретит непреодолимую для него физическую преграду (барьер — см. Старобогатов, 1982), т. е. в момент возникновения вид имеет очень маленький ареал. Поскольку сторонники христианской традиции ранее считали (а некоторые и продолжают считать), что все виды животных и растений (по крайней мере наземных) распространились из одной точки — г. Арарат (Рис. 2.6), поэтому эту концепцию по приоритету следует называть араратской. По мере накопления фактов, одна точка расселения для всей наземной биоты была заменена на несколько (но для каждого конкретного вида точка возникновения-расселения по-прежнему предполагалась одна). Такое представление о динамике ареала нашло своё выражение в формуле age&agea: «чем старше таксон, тем шире его ареал» (Willis, 1922). Исходя из этих представлений, если ареал какого-то вида мал, то он или ещё не успел расселиться (**неоэндем**), или ещё не успел вымереть (**палеоэндем**). Я.И. Старобогатов (1970) даже пытался использовать дисперсионный и корреляционный анализ для оценки роли исторических факторов в размерах площади ареалов видов. Такая попытка является малообоснованной и наивной, поскольку связь возраста таксона и размера его ареала далека от функциональной, если вообще существует.

Наилучшим подтверждением араратской теории были бы палеонтологические данные, но их по отдельным видам практически нет. Поэтому, несмотря на большую популярность араратской теории, весьма трудно, если вообще возможно, привести пример нового вида, только что возникшего и увеличивающего площадь своего ареала. Многочисленные примеры увеличения ареала относятся к (1) видам, которым человек помог преодолеть существующие крупномасштабные барьеры (например, океаны) или к (2) ценофобам, расселяющимся по сообществам, модифицированным человеком в той или иной степени. Часто вид принадлежит к обоим группам одновременно (Рис. 2.7).

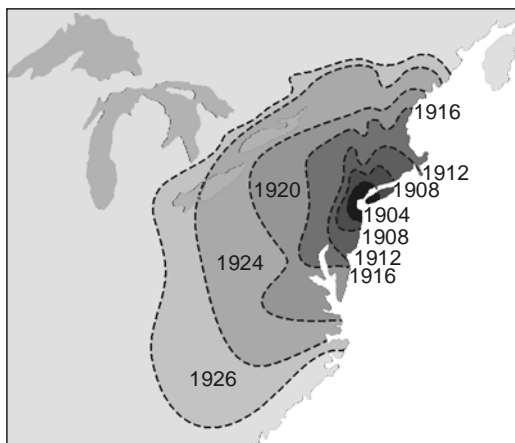


Рис. 2.7. Динамика ареала гнездования европейского скворца *Sturnus vulgaris* в Северной Америке в 1904–1926 гг. (по Cooke из Леме, 1976).

араратскую теорию на видовых ареалах, являются многочисленные случаи, показывающие уменьшение плотности вида по направлению к краям его ареала. Их интерпретируют как свидетельство существования оптимума ареала вида, где он заселяет наибольший спектр местообитаний, где постоянно или периодически наблюдают максимальную для вида плотность поселений. По направлению от оптимума к периферии ареала его обилие падает, что интерпретируют как непрерывно происходящий процесс расселения вида из оптимума его ареала до достижения видом условий,

выходящих за рамки его экологической амплитуды, где он перестаёт размножаться и образует стерильные или зависимые поселения.

«На крайнем северном пределе своего распространения полёвка-экономка нередко достигает плотности поселения, которая характерна для лесостепных популяций (экологический оптимум вида) в период пика численности» (Шварц, 1980: 219).

Такие данные обычно получают на основе континуалистской парадигмы: путём подсчёта некоего показателя (например, частоты встречаемости) на каких-либо априорно выделенных площадях (например, квадратах фиксированного размера) без учёта изменения доли площадей, занятых ассоциациями, в которые входит данный вид, и тем более без учёта границ ЦС. Такой под-

ход в значительной степени предопределяет и результат. Иными словами: изменение обилия вида от центра его ареала к периферии в значительной степени может быть артефактом применённых методик сбора и обработки материала, а не отражением реальной ситуации. И в первую очередь это касается ценофильных видов.

Кроме того, на границе ареала вида в анализируемые площади неизбежно попадают участки за пределами ареала вида. Усреднение таких данных даст снижение всех показателей по краям ареала.

Таким образом, изначальный выбор подхода, как это часто бывает, предопределяет ответ, не выявляя действительную картину распределения вида по ареалу.

Проверка представления об уменьшении плотности поселений вида к границам ареала на некоторых массовых видах полихет Северного Ледовитого океана показала, что ни в одном из случаев справедливость такого мнения достоверно не подтверждается. Более того, в некоторых случаях это мнение совершенно несправедливо. Так, один из наиболее обычных и массовых видов полихет Северного Ледовитого океана, широко распространённый также и в Пацифике (от Берингова пролива до

Сведения же по более крупным таксонам весьма противоречивы. Наряду с большим количеством данных, подтверждающих араратскую теорию, имеются и данные, противоречащие ей. Так, А.Н. Миронов, исследуя распространение морских ежей в Мировом океане, обнаружил, что «в семействах Pourtalesiidae и Urechinidae чем позднее возник род, тем более широким географическим и вертикальным распространением он характеризуется» (Миронов, 1982: 489).

Но всё же сведения по надвидовым таксонам не вполне подходят для изучения динамики ареала отдельных видов, поэтому были предприняты усилия по сбору информации, подтверждающей временную динамику видовых ареалов. Одним из типов данных, вроде бы подтверждающих

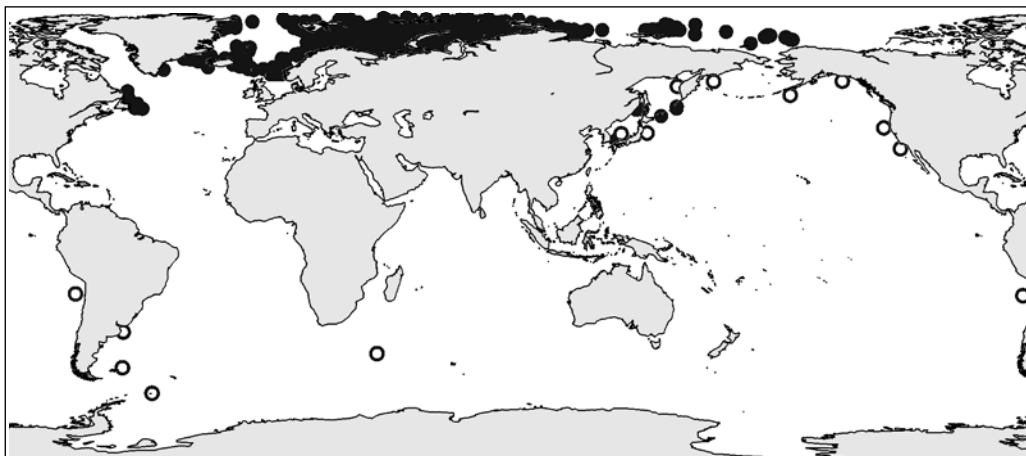


Рис. 2.8. Ареал полихеты *Nothria hyperborea*.

Светлые кружки по Н.В. Кучеруку (1985, в оригинале на рисунке вид по вине редакторов ошибочно назван *Nothria solenotecton*), тёмные кружки — по нашим данным.

Фолклендов и Японии) — *Nothria hyperborea* — является массовым видом в Норвежском море вплоть до самых границ своего ареала (Рис. 2.2, 2.8), где резко исчезает на очень короткой дистанции (судя по имеющейся довольно редкой сетке станций — не более первых десятков километров).

Аналогичные примеры известны и из других таксонов. Так, ель *Picea abies* у самой южной границы своего ареала в Московской области около устья Лопасни образует обширные ельники (Алехин, 1947), в чём каждый легко может убедиться. О каком-либо угнетении отдельных деревьев, как должно бы быть по араратской теории, не может быть и речи.

Далее континуалисты полагают, что в пределе вид увеличивает свой ареал до тех пор, пока не встретит условия, при которых он существовать не может. Сторонники такой весьма популярной точки зрения даже не допускают ситуации, в которой вид не встречается в данном регионе, хотя и может туда попасть, и имел достаточно для этого времени, а абиотические условия являются для него подходящими. Так А.Г. Воронов (1963) и А.Ф. Алимов с соавторами (2004), упрощая классификацию границ В.В. Станчинского (1922) с 4 типов до 2, отбрасывают ривалитатные (зависящие от биотических причин) границы, которые сам В.В. Станчинский считал столь же значимыми, как и границы, обусловленные действием абиотических факторов (с точки зрения структурализма неривалитатных границ вовсе нет), с чем были согласны даже географы (например, Л.С. Берг).

Значения абиотических условий, ограничивающих распространение вида, естественно, различны для разных видов, поэтому границы потенциальных ареалов отдельных видов могут совпадать только случайно. Если бы градиент абиотических условий на поверхности Земли был бы постоянен, то границы ареалов видов распределялись бы случайно. В действительности наблюдается чередование областей с резкими и слабыми градиентами. Области резких градиентов являются аттракторами границ (см. предыдущую главу), поэтому на поверхности Земли чередуются области сгущения и разрежения границ ареалов. Это чередование можно обнаружить статистическими методами.

Я.И. Старобогатов писал: «Фактические ареалы будут тем меньше потенциальных, чем большее значение в распространении данного вида играют исторические факторы» (Старобогатов, 1970: 91), — под которыми он понимает процесс расселения вида из места его возникновения. «Районирование, построенное на легко рассеяющихся организмах, будет менее дробным, чем построенное на организмах, обла-

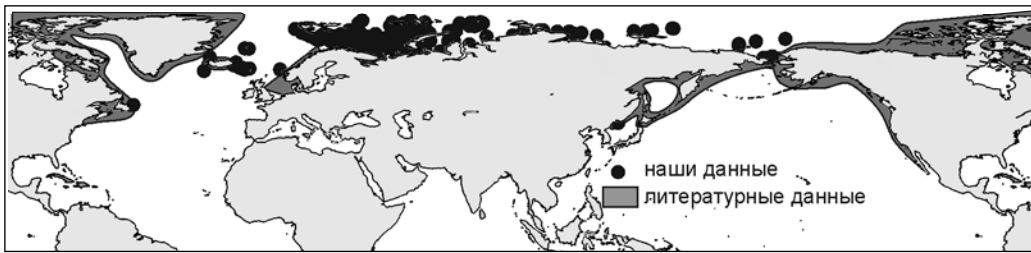


Рис. 2.9. Ареал *Ampharete finmarchica* — вид без пелагической личинки.

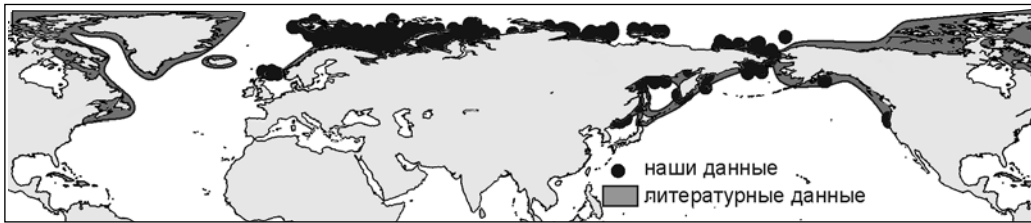


Рис. 2.10. Ареал *Pectinaria hyperborea* — вид с пелагической личинкой.

дающих малыми способностями к расселению» (Старобогатов, 1982: 16). Эта умозрительная гипотеза основана на предположении о наличии прямой связи размера ареала с лёгкостью расселения, что отнюдь не подтверждают фактические данные. Это предположение основано на смешении двух совершенно разных явлений: способности к расселению самой по себе и способности к преодолению преград. В качестве примера рассмотрим распространение полихет *Ampharete finmarchica* (Рис. 2.9) и *Pectinaria hyperborea* (Рис. 2.10). Все виды семейства, в которое входит первый вид не имеют плавающих личинок, у многие молодые черви появляются внутри трубки. Все виды семейства, в которое входит второй вид имеют питающиеся плавающие долгоживущие в планктоне личинки. Тем не менее, ареалы обоих видов, простирающиеся на десятки тысяч километров, сходны, ареал вида без пелагической личинки (с гораздо меньшими способностями к расселению) даже несколько больше. Вероятно, это можно объяснить тем, что за время своего существования любой вид со сколь угодно малыми способностями к расселению способен расселиться по любой площади. Другое дело, если вид в своём распространении встречает преграды. В подобном случае способность к их преодолению действительно зависит от способности вида к расселению. Многочисленные примеры данной связи можно найти в ареалах пресноводных беспозвоночных и биогеографии островов. Хотя и в этих случаях не всё так просто: существует ряд весьма древних (известных, например, с мезозоя и ранее) семейств пресноводных животных, ареал которых всегда был маленькими (см. Главу 4).

Для подтверждения того, что границы ареалов видов определяют абиотические факторы, приводят карты ареалов, на которые нанесены изолинии абиотических факторов (климатологии), более или менее совпадающие с границей ареалов. Это совпадение трактуют как причинно-следственные отношения. Примером такой карты является карта из книги Г. Вальтера (1982, воспроизведена также: Абдурахманов и др., 2003: 151) (Рис. 2.11). На мой же взгляд, самое поразительное на ней то, что даже столь квалифицированный учёный, как Г. Вальтер, не смог подобрать и трёх видов, распространение которых подтверждало бы справедливость его мнения. В самом деле, если совпадение границ ареалов дуба и ели с климатологиями можно считать хорошим (по крайней мере на изображённых на карте отрезках границ), то совпадение границы бука — весьма сомнительно. Реально с климатологией совпадают только незначительные участки в Крыму и Румынии, а расхождение на Украине достигает не-

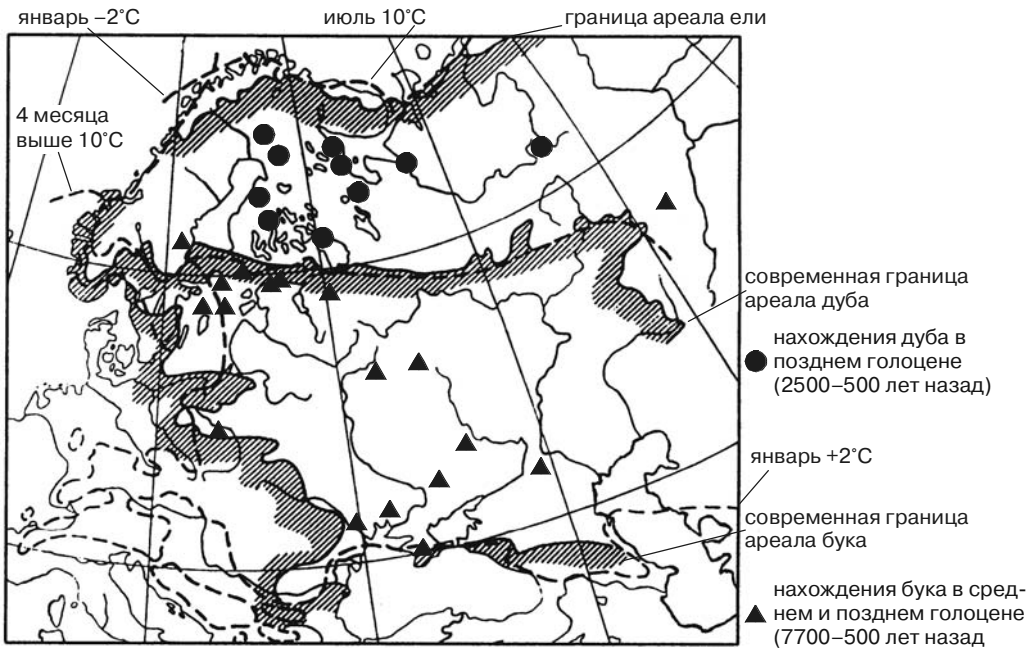


Рис. 2.11. Северные границы ареалов ели *Picea abies* и дуба *Quercus robur* и восточная — бука *Fagus sylvatica* в сопоставлении с климатическими линиями (прерывистые линии). По Вальтеру (1982).
Нахождения дуба и бука по Турубановой (2000) и Смирновой и Турубановой (2004).

скольких сотен километров. При этом находения бука и дуба в среднем и позднем голоцене в сходных климатических условиях вообще никак с климатическими линиями не согласуются (границы ареалов этих, как и многих других видов наземных СС, по-видимому, имеют антропогенную, а не климатическую природу, см. также ниже в этой Главе и Главу 3).

Справедливости ради следует признать, что подобный подход даёт более или менее убедительные картинки в умеренных районах, где температура переходит через 0°C . Разные виды обладают разной морозостойкостью, отражением морозостойкости и являются подобными картами.

Неудивительно, что легко можно подобрать и противоположные примеры, когда вид прекрасно себя чувствует далеко за пределами своего ареала. С позиции континуализма совершенно необъяснимо, почему он там не встречался ранее. На Рис. 2.12 приведён современный ареал конского каштана. Вполне вероятно, что можно подобрать какой-либо показатель абиоты, изолинии которого совпадут с границами его естественного ареала. Однако достаточно взглянуть в окно Биологического факультета МГУ, или пройтись по улицам украинских и русских городов, чтобы убедиться, что даже в средней полосе (т. е. далеко за границами своего ареала) этот вид прекрасно себя чувствует и возобновляется. В Москве высота деревь-



Рис. 2.12. Современный ареал конского каштана *Aesculus hippocastanum*. По Шаферу (1956).

«Рассматривая современное распространение серии близкородственных клёнов ряда *Picta*, в частности встречающихся и в СССР: *Acer laetum* (Кавказ, горы северного Ирана и северо-востока Малой Азии), *A. turkestanicum* (горы Средней Азии), *A. mono* (Приамурье, Северо-Восточный Китай, Корея) и *A. pictum* (Сахалин, Япония), мы едва ли можем себе представить эти виды иначе, как занимающими весь современный ареал каждого из них с самого начала географической дифференциации когда-то широко распространённого исходного типа «*laetum-pictum*». Более того, принимая во внимание дизъюнктивный характер современного распространения этой группы видов, скорее можно предполагать, что ареал каждого из них во время их становления мог быть даже несколько шире современного» (Толмачев, 1974: 47).

«В природных условиях лишь немногие виды можно рассматривать как изолированные популяции, потому что отдельные виды в большинстве случаев представляют собой взаимодействующие части многовидовых систем» (Джиллер, 1988: 9).

«Экология может в принципе ответить на вопрос, что обусловило то или иное географическое распространение вида. Но она обычно не может ответить на вопрос, почему вида нет там, где для этого действительно имеются все необходимые условия» (Беклемишев, 1982: 10).

ния вид уже может иметь ареал, существенно отличный от точки. Динамику ареала ценофильных и ценофобных видов определяют разные факторы.

Ценофильные виды. Потенциальные ареалы ценофильных видов с одинаковыми ареалами могут совпадать, а могут не только не совпадать, но даже весьма сильно отличаться от границ их фактических ареалов. Ареал вида в момент возникновения совпадает с ареалом формирующейся ЦС = биогеографическому региону. Расширение ареала ценофильного вида происходит следующим образом:

1. В норме расселение ценофильных видов происходит не самостоятельно, а постольку, поскольку расселяется вся ЦС. К совершенно аналогичному выводу пришел на основании изучения ареалов А.И. Толмачев, полагавший, что происходит «сопряжённое расселение целых серий таких ценотически взаимосвязанных видов, образующих на новом субстрате «привычные» биоценотические сочетания» (Толмачев, 1974: 211).

2. При включении ценофильного вида в другую ЦС он увеличивает свой ареал на ареал этой ЦС.

ев достигает 20 м и более без каких-либо признаков угнетения, под деревьями формируется обильный подрост (т. е. вид эффективно размножается). Многочисленные аналогичные примеры даёт практика ботанических садов мира. Невозможно с позиций континуализма объяснить и многие из примеров, приведённых в разделе «Внедрение видов».

Число подобных примеров легко можно увеличить. Особенно показательны ареалы морских животных и растений, поскольку их распространение антропогенно модифицировано в несравненно меньшей степени. Например, ареал полихеты *Nothria hyperborea* (Рис. 2.2, 2.8). Этот вид в массе встречается на шельфе и склоне Тихого и Северного Ледовитого океанов и северо-западной Атлантики (местами он даже является руководящим видом сообществ), но далее на юг в Атлантике не идёт. Легко можно подобрать изолинию какого-либо абиотического фактора, которая объясняла бы такое положение южной границы его ареала, например, температуры. Но только в Атлантике. Распространение же вида в Пацифике никак не будет соотноситься с аналогичной изолинией, что свидетельствует о том, что и в Атлантике это совпадение случайно. Аналогичные типы ареалов приведены в Главе 5 при обсуждении симметрии бентали.

Представления структуралистов об ареале

Согласно точке зрения структуралистов, ареал вида определяют свойства ЦС, в которые он входит. В момент возникнове-

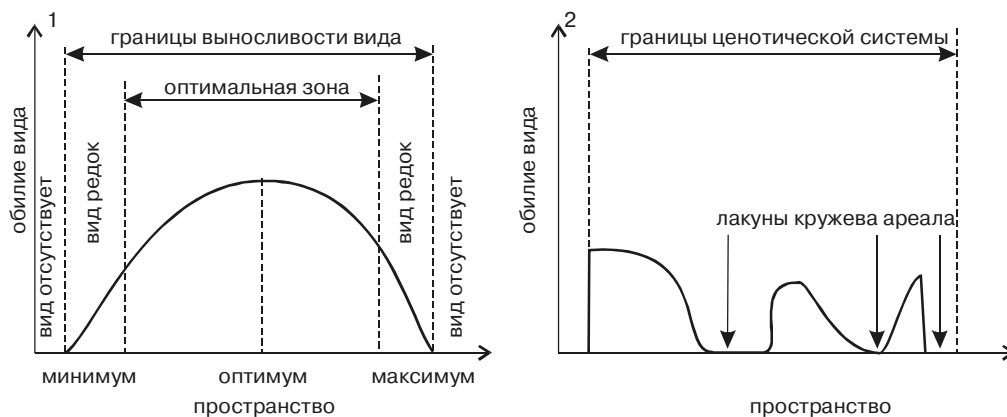


Рис. 2.13. Распределение обилия вида в пределах его ареала.

1 — с точки зрения континуалистов; 2 — ценофильного вида с точки зрения структуралистов (для простоты рассмотрен вид, эндемичный одной ЦС).

Таким образом ареал ценофильного вида равен сумме ареалов ЦС, в которые он входит. Говоря об ограничении распространения ценофильных видов границами ЦС, куда они входят, я не имею в виду невозможность нахождения ценофильного вида за пределами его ареала. Расселение вида возможно, более того часто происходит, но вероятность того, что он закрепится за пределами ареала, низка, об этом свидетельствует сам факт совпадения границ ареалов ценофильных видов друг с другом и с границей ЦС, куда они входят.

Фактически парадигма структурализма даёт биогеографу очень мощный способ экстра- и интерполяции при установлении ареала вида. Поскольку распространение любого ценофильного вида определяется распространением ЦС, частью которой он является, то индикатором при экстраполяции может служить любой другой ценофильный вид. Ещё лучшим индикатором является достаточно большая выборка ценофильных видов, поскольку её распространение известно лучше, чем любого из них в отдельности.

Ценофобные виды. Их ареал точно соотносится с представлениями о том континуалистов, поскольку его определяет только фундаментальная ниша вида. Однако, это соответствие касается только границ ареала, а не распределения вида внутри ареала. Оно может соответствовать, а может и резко отличаться от представлений континуалистов. Примером такого принципиально иного распределения является расположение некоторых пограничных видов (Семёнов, 1982), которых находят только вблизи границ ЦС (см. ниже).

Вид остается ценофобным или ценофильным только в пределах конкретной ЦС. Известны случаи, когда вид является ценофильным в одной ЦС и ценофобным — в другой. Ареалы таких видов совмещают свойства ценофильных и ценофобных (в разных своих частях).

При вселении ценофильного вида в ареал другой ЦС как ценофобного, вид постепенно увеличивает свой ареал до достижения пределов его потенциального ареала, т. е. границы ареала определяет фундаментальная ниша вида или, проще говоря, его биология.

Схематически точки зрения континуалистов и структуралистов изображены на Рис. 2.13 и суммированы в Табл. 2.2. Обратите внимание на то, что, в отличие от предыдущей главы (Рис. 1.6 и 1.7), по оси абсцисс в обоих случаях отложено пространство.

Безусловно, в каждом конкретном случае можно подобрать «объясняющую» *post factum* причину — экологический фактор, значения которого ограничивают распространение вида, но прогностическая ценность такого объяснения невелика: та-

Табл. 2.2. Различие представлений об ареале в двух парадигмах.

континуализм	структурализм
границу ареалов видов определяет их способность к выживанию	ареал ценофильных видов — сумма ареалов СС, в состав которых он входит
Поэтому:	
резкость биогеографических границ пропорциональна резкости градиента абиотических факторов: в местах резких градиентов границы резки, при плавном градиенте биота меняется плавно	резкость биогеографических границ не зависит от резкости градиента абиотических факторов: она всегда весьма резка
обилие вида падает к периферии ареала	обилие вида не падает к периферии ареала
границы ареала проводят соединением крайних точек находок с экстраполяцией по абиоте	ареал определяют как сумму ареалов СС, в состав которых он входит
не существует методов проверки правильности проведения границы ареала	виды специфичные для соседних СС имеют на границе этих СС комплементарные ареалы
принципиальных различий между границами ареала и границами лакун кружева ареала нет, можно пытаться различать по размерам	границы лакун кружева ареала у разных видов одной СС разные и при проведении границы ареала по границам СС автоматически исчезнут

«О Я.И. Френкеле рассказывают, что якобы в ФТИ в 30-е годы его изловил в коридоре некий экспериментатор и показал полученную на опыте кривую. Подумав минуту, Я.И. дал объяснение хода этой кривой. Однако выяснилось, что кривая случайно была перевернута вверх ногами. Кривую водворили на место и, немного поразмыслив, Я.И. объяснил и это поведение кривой» (Березинский, 1993: 16).

кой фактор и его значения обычно приходится подбирать не только для каждого вида, но и для разных отрезков границы ареала одного и того же вида. С другой стороны, факт весьма точного совпадения в пространстве границ ареалов видов с самой разной биологией и не связанных явными биотическими взаимоотношениями свидетельствует о наличии структуры, организующей распределение видов по поверхности Земли — ЦС, которая в первую очередь и контролирует распространение видов в географическом пространстве. Выявив границы ЦС, мы с высокой точностью сможем провести границы

ареалов ценофильных видов, входящих в эти ЦС.

Некоторые примеры распределения видов в пространстве, соответствующие представлениям структуралистов, приведены ранее. Дополнительные примеры любой может получить, глядя в окно поезда дальнего следования.

Структура ареала вида

Изменение биологии видов в разных частях ареала

Возможно О. Drude (1876) первый заметил, что, хотя экологические потребности вида примерно постоянны по всему ареалу, положение станций с подходящими условиями меняется. Данная закономерность была затем описана в наземной экологии виде многочисленных правил, или законов: правило предварения (Буш, 1917/1918; Алёхин, 1926, 1936), Raplaceability of Ecological Valence (Warnecke, 1936), Relative Habitata Constancy (Walter, Walter, 1953), правило смены ярусов (Гиляров, 1959), правило смены местообитаний (Бей-Биенко, 1966, 1971). Все эти закономерности, законы и правила описывают происходящее изменение распределения видов и сообществ по станциям с изменением абиотических условий в биогеографическом масштабе. Некоторые из подобных закономерностей стали предметом изучения макроэкологии. С точки зрения структурализма, эти правила являются следствием того, что один и тот же вид или сходные физиономически ассоциации и сообщества входят в разные ЦС, и поэтому занимают разные экологические ниши.

В гидробиологии также были предложены частные варианты этой закономерности. Один из них касается размножения гидробионтов. Размножение вида происходит при примерно одинаковой температуре воды. У широко распространённых видов, обитающих в местах с большой годовой амплитудой температуры (прибрежная водная масса и поверхностный слой) необходимая температура бывает в разные периоды года. Поэтому у видов, нерест которых происходит в период прогрева водоёма, в более тёплых частях ареала размножение происходит в более холодное время и наоборот. Было даже предложено правило — правило *Ортона* (J.H. Orton), согласно которому минимальная температура размножения определяет северную границу ареала, а максимальная температура размножения — южную границу ареала. Для красоты данное правило было дополнено также температурой выживания — правило *Хатчинса* (L.W. Hutchins): минимальная температура выживания определяет северную границу ареала, максимальная температура выживания — южную границу ареала (Рис. 2.14). Необходимо отметить, что сезонные колебания температуры характерны почти исключительно для малых глубин, данные по распространению в северо-европейских морях видов полихет (наши данные), ракообразных и иглокожих (Blaker, 1984), обитающих в более глубоких водах, где температура воды постоянна в течение года, не подтверждают правило Хатчинса.

Частое отсутствие связи распространения видов с температурой обусловлено, по-видимому, тем, что температура влияет опосредованно. При значениях температуры, выходящих за рамки экологической амплитуды ЦС, в которую входит вид, одну ЦС обычно сменяет другая. Если вид не входит в эту другую ЦС, то скорее всего он не будет найден в её ареале, хотя температурные условия для него могут быть вполне приемлемыми. Например, условия в глубоководной части Северного моря соответствуют условиям склона Северной Атлантики, однако обитающая там ЦС не может попасть в глубоководную часть Северного моря, поскольку они разделены обширными мелководьями. Две ЦС могли бы заселить глубоководную часть Северного моря: шельфа Северного моря, но для неё глубина слишком велика, и глубоководная арктическая, но для неё слишком высока температура. В результате глубоководная часть Северного моря заселена модифицированной ЦС шельфа Северного моря, в которую вошли некоторые виды глубоководной арктической (*Maldane arctica*, *Amage auricula*), обитающие здесь при температуре, постоянно гораздо более высокой, чем в других частях ареала этих видов.

Относительно же первой части правила данных очень мало, и сказать, действительно ли это правило или отдельные факты, нельзя, тем более, что есть и прямо противоположные факты. Так, имеются виды, размножающиеся в период охлаждения воды, у них зависимость сроков размножения от времени года является обратной: в более тёплых районах нерест начинается позже, в более холодных — раньше. Среди рыб к первой группе относятся весенненерестующая сельдь, треска, сардины, анчоус, ставриды, камбала Атлантики и Пацифики, скумбрия, мерлина, золотистый окунь Атлантики. Ко второй группе — салака, осенненерестующая сельдь, треска Атлантики (Беренбойм, 1980; Марти, 1980). Существуют также виды, у которых есть оба типа размножения. У таких видов на тепловодной и холодноводной границах ареалов наблюдается смыкание сроков нереста двух рас. У промысловых рыб это было показано у сельдей в Ла-Манше (южная граница), салаки Ботнического залива и трески залива Св. Лаврентия (северная граница) (Беренбойм, 1980).

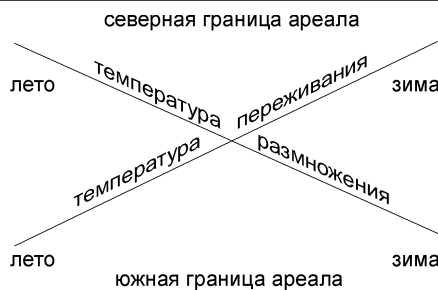


Рис. 2.14. Правила Ортона и Хатчинса. По А.Н. Голикову, О.А. Скарлато (1972).

Изменение температуры воды может происходить не только по оси север — юг, но и запад — восток, а также по глубине. Поэтому в более тёплых районах виды часто обитают глубже, это явление получило название **субмергенция**.

Другая группа правил: Бергманна (изменение размеров тела), Аллена (изменение пропорций тела), Глогера (изменение окраски покровов) описывают изменение характеристик таксонов в биогеографическом масштабе и справедливы только для отдельных таксонов (например, для млекопитающих). Поэтому обсуждение их в книгах, посвящённых общим вопросам, нецелесообразно.

Кружево ареала

В каждом конкретном месте исследователь никогда не находит все виды, которые там должны были обитать, судя по картам их ареалов. Ни один вид не обитает во всех биотопах и стадиях. Потому существует очевидное различие между ареалом (*species range, area of occurrence*) и местами, где вид действительно обитает (*area of occupancy*). Континуалисты объясняют распределение вида внутри ареала через его биологию, обычно не обращая внимание на его роль в ассоциациях. С позиций структурализма, фактическое распределение вида в пределах ЦС определяет существующая мозаика ассоциаций. Мозаика ассоциаций, в свою очередь, зависит от (1) исходной мозаики абиоты, определяющей размещение сукцессионных рядов и (2) стадии сукцессии в каждом конкретном месте. Поскольку различные ценофильные виды входят в разные ассоциации, в пределах ЦС местами вид отсутствует, местами редок, а местами обилен. Поэтому размещение на местности разных видов, входящих в одну ЦС, неодинаково. Виды пионерных стадий сукцессий обычно не входят в климаксовые ассоциации (если и входят, то изменив нишу; например, нитчатки становятся эпифитами макрофитов). В различных ЦС вид занимает разные ниши. Это ещё больше увеличивает неоднородность его распределения в ареале. Мозаичность расположения ценофобных видов обусловлена тем, что они встречаются исключительно в местах, где естественные ассоциации были разрушены внешними воздействиями. В результате вид в момент сбора проб в одних местах обнаруживают, а в других — нет (Рис. 2.13). Такое явление называют **кружево ареала** (Промптов, 1934), **топография ареала** (Гептнер, 1936), **сеть ареала** (Городков, 1986). Термины **фактический** и **потенциальный ареалы** и кружево ареала применяют к явлениям разного масштаба. Причины появления лагун в ареале двойки. Во-первых, лагуны соответствуют ассоциациям, в которые данный вид не входит (иные стадии сукцессий или другие сукцессионные ряды). Во-вторых, обилие вида может не быть постоянной величиной. Мас-

С.М. Разумовский, сравнивая биологию почвенных жуков-стафилинид двух смежных биогеографических районов, обнаружил, что «для ряда видов характерно сужение или, напротив, расширение экологического спектра... Весьма характерно изменение относительной численности, так что фоновые в одном районе виды вообще не встречаются при учётах в другом. Это не связано с различием ареалов, которые для всех перечисленных видов охватывают оба района» (Разумовский и др., 1984: 119).

совые виды обнаруживает любое обследование, тогда как редкие могут быть столь редки даже в пределах своей ассоциации, что при обследовании они могут быть пропущены и данная часть ареала становится лагуной по результатам данного обследования. Обилие вида может меняться в соседних ЦС. Однако теоретически в результате прохождения сукцессий и экзогенных нарушений и изменения обилия вид может быть встречен в любом месте в пределах данной ЦС. Поэтому лагуны кружева ареала вида следует включать в фактический ареал вида, а не в потенциальный, хотя и в настоящее время вида в лагунах не

найти.

Термины фактический и потенциальный ареалы используют, когда хотят подчеркнуть, что, хотя по своей аутоэкологии вид мог бы обитать за пределами фактического ареала, он там не обитает.

Вместе с тем не очень ясны критерии, с помощью которых можно различить границы кружева ареала и границы самого ареала до того, как будут выяснены ареалы ЦС. В рамках теории континуализма полагают, что мозаичность кружева ареала, гораздо мельче сложного рисунка границ самого ареала или её вовсе игнорируют. Однако легко можно представить лакуны очень большого размера. Также совершенно необязательно, чтобы все лакуны кружева ареала находились внутри него. Несомненно, что часть из них находится на его краю и, таким образом, граница лакуны кружева становится как бы границей ареала. Как на практике отличить границы кружева ареала от границ ареала зависит от априорных представлений исследователя и в рамках континуализма проблема решения не имеет. Континуалисты, отрицая реальность ЦС, лишаются тем самым логического обоснования, почему граница кружева ареала — принципиально иное явление, нежели граница ареала, почему лакуны кружева ареала не следует учитывать при работе с ареалами (их типизации и т. п.). Отсутствие кружева ареала на картах континуалистов обусловлено их генерализацией. Отсутствие объективных способов генерализации привносит дополнительную субъективность в такие карты.

Вполне вероятно и ситуация, когда лакуны кружева ареала сливаются, и ареал становится состоящим из разрозненных участков (разорванный ареал). Хотя такая ситуация, по-видимому, редка у морских видов (за исключением сублиторальных, особенно верхнесублиторальных), но весьма обычна у наземных, а у пресноводных видов ареалы только такими и бывают. В подобных случаях ареал можно считать сплошным только, если игнорировать его реальную форму, заменяя разорванные ареалы некоей абстракцией, включающей в ареал, кроме участков реального обитания вида (разделённые сотнями и тысячами километров) и участки, где вид никогда не обитал, не обитает и не будет обитать (при отсутствии существенных климатических изменений). Кроме реальных границ ареала появляются воображаемые, что существенно снижает разрешающую способность (см., например, Миронов, 2013).

Те же соображения справедливы и для рефугиумов.

Возможные способы разрешения дилеммы «граница ареала — граница кружева ареала» с позиций структурализма на практике рассмотрены в разделе «Методы биогеографии».

Структуру ареала и изменения морфологии видов в разных частях ареала обсуждали многие (см., например, Беклемишев, 1969; Udvardy, 1969; Городков, 1986), однако при этом не различали ценофильные и ценофобные виды. Между тем структура их ареалов, как показано выше, принципиально разная. Разумовский (1999) отмечал резкое возрастание изменчивости ценофильных видов на территории ЦС, членами которых они не являются, когда они становятся ценофобными (за пределами ЦС, в которые они входят).

Подразделения ареала

Выше уже была рассмотрена целесообразность выделения частей ареала с различной плотностью вида. Но область, где был зарегистрирован вид, можно подразделить и на других логических основаниях:

1. **Основа ареала** — скорость размножения вида компенсирует его естественную убыль. У ценофильного вида основа ареала состоит из ареалов ЦС, частью которых он является.

2. Области, где вид регулярно встречается, хотя и никогда не размножается. Примеры таких областей: места нагула рыб и беспозвоночных, места зимовок птиц и т. п. Эти области отличаются от стерильных областей выселения тем, что особи вида перемещаются в них по собственной инициативе и по собственной же инициативе

могут их покидать, возвращаясь в область размножения. Очевидно, что ареалы с такими частями могут быть только у видов, способных к самостоятельным передвижениям на большое расстояние. Вероятно также, что, по крайней мере, большая часть таких видов во всех частях своего ареала является компонентом местных ЦС. Несомненно, эти области следует включать в ареал.

3. **Нестерильная область выселения** — часть ареала, где вид способен нормально размножаться, но скорость размножения не компенсирует его естественную убыль. Это происходит из-за выноса части популяции течениями и/или недостаточной скорости размножения. Популяции области размножения называют зависимыми популяциями. Основа ареала и нестерильная область выселения образуют **область размножения** (термин S. Ekman (1953)). У ценофильного вида область размножения находится вне ареалов ЦС, частью которых он является.

4. **Область стерильного выселения** (термин S. Ekman (1953)). Область, где вид не способен нормально размножаться. Наличие вида в этой области обеспечивает непрерывный занос из других районов. В стерильной области выселения вид встречается часто или даже регулярно, но не по собственной инициативе, из неё особи этого вида самостоятельно не способны возвратиться в область размножения. Примеры областей стерильного выселения: зоны оседания личинок, где из них не вырастают размножающиеся особи, области, в которые мигрируют лемминги и саранча при вспышках плотности. Часто в качестве основной характерной черты таких участков называют неспособность вида достигнуть половозрелости или осуществить полноценное размножение. Необходимо подчеркнуть, что эта неспособность может быть обусловлена и биотическим окружением. Так, личинки полихеты *Micronephthys minuta* в Белом море оседают и на глубине нескольких метров, где абиотические условия вполне подходящи для этого вида, по крайней мере, в примерно таких же условиях существуют его популяции в приустьевых районах сибирских рек (Обь, Енисей) (Dnestrovskaja, Jirkov, 2012). Тем не менее, взрослые особи на мелководьях Белого моря отсутствуют. Хотя теоретически стерильную область не следует включать в ареал вида, на практике отличить стерильную область выселения от собственно ареала вида можно только после проведения специальных исследований. Такие исследования для подавляющего большинства видов никогда не будут сделаны. В то же время требовать, чтобы стерильную область выделяли только после проведения исследований столь же неразумно, как и требовать, чтобы область размножения выделяли после таких же исследований. У ценофильного вида область размножения находится вне ареалов ЦС, частью которых он является.

5. Области, где особи высокоподвижного вида встречаются эпизодически: места залёта птиц (например, колибри на Чукотку) или миграций крупных организмов (например, рассмотренный в Главе 5 случай с крабом-стригуном *Chionoecetes opilio*). Такие области не следует включать в ареал вида, но следует учитывать при оценке расселительных способностей вида и при составлении региональных определителей. У ценофильного вида такие области находятся вне ареалов ЦС, частью которых он является.

6. **Область выноса остатков** (трупов, скелетов и т.п.). Области, где вид никогда не обитал даже спорадически, но где можно найти остатки его особей. Например, у подножия материкового склона можно найти раковины моллюсков, снесённые туда с шельфа. Такие области не следует включать в ареал вида, но их надо учитывать как источник возможных ошибок.

С точки зрения биогеографии и таксономии основной интерес представляют первые две зоны, реже область размножения. Четвертую и пятую зоны используют совсем редко, для объяснения прохорезов и генетических контактов между популяциями и видами, эти зоны могут соединять разрозненные части основ ареала.

Методы районирования

Картирование ареалов не ставит задачу выделения биогеографических районов и анализа их взаимоотношения. Это — задача районирования.

«The biogeographic method does not exist, or there are as many methods as biogeographers» (Dunbar, 1979, цит. по: Longhurst, 1998: 31).

Значение методологии биогеографических исследований едва ли кто-то недооценивает, но к её освещению и разработке проявляется очевидное пренебрежение. Результатом такого отношения является отсутствие в настоящее время общепринятой методики проведения биогеографического членения Земли. Разные авторы

делают свои биогеографические построения по-разному, иногда — принципиально различно. К сожалению, при этом по большей части совершенно невозможно понять, как получены предлагаемые схемы, поскольку авторы обычно обходят данный вопрос в статьях, монографиях и учебниках. Такой естественный для научных публикаций раздел как «методы» в них обычно отсутствует или изложен неконструктивно (т. е. недостаточно подробно для повторения другим исследователем). Не так уж редко автор пишет, что он использует один метод, тогда как из дальнейшего текста явствует, что в действительности декларируемым методом он не пользовался или пользовался, но не во всех случаях. Иногда с удивлением понимаешь, что разные части карты построены неодинаковыми методами, иногда в одной книге приведены две совершенно разные схемы без каких-либо разъяснений (Рис. 2.15 6 и 7). Не удивительно, что предлагаемые различными авторами схемы биогеографического районирования порой существенно отличаются. Понятно, что продуктивное сопоставление многочисленных карт, построенных плохо или вовсе никак не описанными методами, по крайней мере, весьма затруднено. Разделы по истории биогеографии содержат много информации о том, кто какие регионы выделял и очень мало о том, какие критерии для этого использовали.

Рис. 2.15 и 2.16. иллюстрируют, насколько картина удручающая в региональном масштабе. На первом изображено районирование наземной растительности Южной Африки, на втором — районирование Баренцева моря.

В последующих главах приведены разные схемы биогеографического районирования. Их сравнение показывает, сколь велико может быть расхождение даже в схемах построенных на одних и тех же данных, но разными методами. Особенно показательны схемы биогеографического районирования суши (Рис. 2.29–2.31 и схемы Главы 3).

В целом для биогеографической литературы характерно отсутствие продуктивного сравнительного анализа разных биогеографических схем, недаром Р.Дж. Дарлингтон (1957) считает биогеографические схемы результатом не исследований, не уточнения методов, которыми строят эти схемы, а консенсуса, т. е. постепенного сближения субъективных позиций разных биогеографов. Поскольку различные схемы обычно строят на основе изучения распространения разных таксонов, имеется тенденция все обнаруживаемые при сравнении различия объяснять спецификой таксонов (возрастом, местом возникновения и т. п.), а не различиями в методах районирования. Высказывания с крайне высокой степенью субъективности встречаются даже в работах весьма квалифицированных биогеографов. Так, при обсуждении фаунистических областей Р.Дж. Дарлингтона, один из крупнейших современных биогеографов, пишет: «Heilprin (1887) объединил две северные области, Палеарктику и Неарктику, в Голарктическую область. Здесь они

«В сущности, А.Л. Тахтаджян первоначально произвольно выделил свои фитохории, основываясь на традиции и интуитивных представлениях, а затем как мог сообщил число эндемичных таксонов, попавших на территории этих субъективных единиц. Это избавляет нас от необходимости подробно рассматривать фактические ошибки его схемы» (Разумовский, 1999: 31).

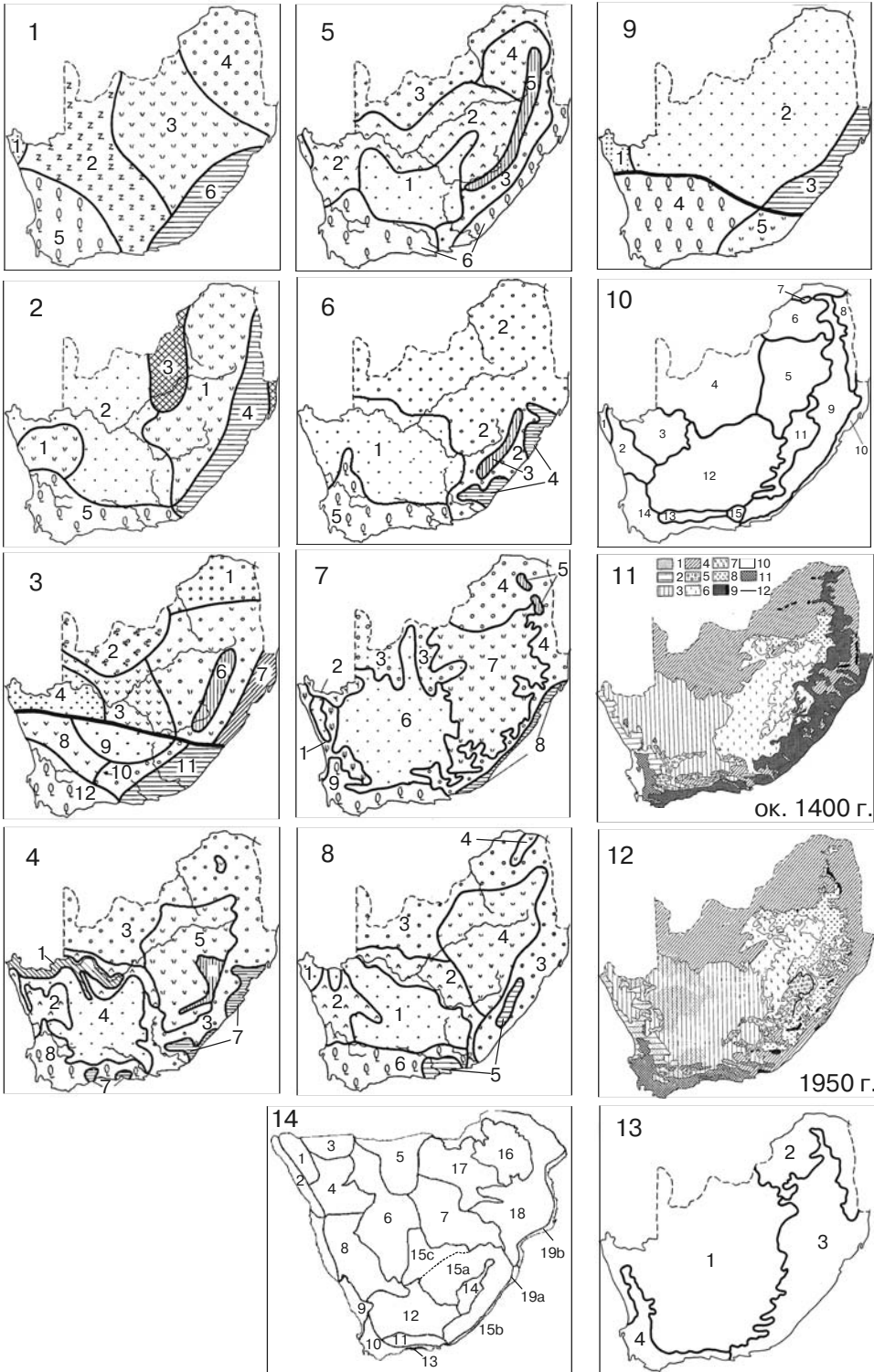
не объединены» (Darlington, 1957, цит. по русскому переводу 1966: 354). Больше к этому вопросу в 518-страничной монографии (в русском переводе) P.J. Darlington не возвращается и свою точку зрения никак не обосновывает. Как результат, подобное приводит к росту субъективности схем, появлению их огромного количества (фактически каждый автор предлагает свою схему, более того, часто даже один и тот же автор предлагает отличающиеся между собой схемы в разных публикациях), при этом обсуждение их отличий в лучшем случае сводится к высказыванию мнений, а то и вовсе отсутствует.

Ниже подробно обсуждены методы биогеографического районирования (или, что то же самое, выделения на местности ЦС и анализ их взаимоотношений). Я на-

Рис. 2.15. Районирование Южной Африки по растительности.

1 — классы формаций в Южной Африке (Dansereau, 1957), 2 — растительные зоны Южной Африки, по И. Гофману (Lesnický..., 1955), 3 — географические зоны Южной Африки (Страны..., 1973), 4 — растительность Южной Африки, по В.В. Алекину, Л. В. Кудряшову и В. С. Говорухину (1957), 5 — растительность Южной Африки, по В.С. Говорухину (1950), 6 — природные зоны Южной Африки, по карте «Природные зоны мира» (1976), 7 — растительность Южной Африки, по А.И. Зубову (Страны..., 1973), 8 — растительность Южной Африки, по Т.В. Власовой (Физическая..., 1966), 9 — основные зональные типы растительности Южной Африки, по Т.В. Власовой (Физическая..., 1966), 10 — флористические районы Южной Африки, по Эвансу; 11, 12 — растительности до начала колонизации и после, по Аоксу из Вальтера (1974); 13 — по С.М. Разумовскому (1999, 2011) методом выделения ЦС; 14 — по Hutchinson (1946). Обратите внимание, что рис. 6 и 7 взяты из одной книги.

1: 1 — сухая пустыня; 2 — колючие леса и кустарники; 3 — степь и полупустыня; 4 — саванна; 5 — вечнозеленый лиственный лес; 6 — субтропический дождевой лес. **2:** 1 — степи; 2 — пустыни; 3 — муссонные леса; 4 — лавровые леса; 5 — жестколиственные леса. **3:** тропический пояс: 1 — зона саванн, редколесий и кустарников (подзона саванн); 2 — зона саванн, редколесий и кустарников (подзона редколесий и кустарников); 3 — зона полупустынь; 4 — зона пустынь; 5 — редколесно-степной тип высотной поясности; 6 — лесо-луговой тип высотной поясности; 7 — зона тропических лесов (подзона сезонно-влажных лесов); субтропический пояс: 8 — зона полупустынь и пустынь (без расчленения); 9 — зона пустынь; 10 — зона прерий, саванн и кустарников (подзона саванн и кустарников); 11 — зона муссонных смешанных лесов; 12 — зона средиземноморских сухих лесов и кустарников. **4:** 1 — леса тропиков и субтропиков, безлистные в сухое время года; 2 — полупустыни и сухие степи; 3 — саванны, редкостойные и саванновые леса тропиков и субтропиков; 4 — пустыни; 5 — степи, прерии, пампа и близкая степям растительность с преобладанием злаков; 6 — растительность высоких плато (горные степи, полупустыни, пустыни и пуны); 7 — вечнозеленые дождевые леса субтропиков, гор тропиков и умеренно теплых областей; 8 — жестколистные вечнозеленые леса и кустарники субтропиков и тропиков. **5:** 1 — пустыни; 2 — полупустыни; 3 — саванны; 4 — степи; 5 — растительность гор тропической и субтропической Африки; 6 — вечнозеленые субтропические леса и кустарники. **6:** 1 — полупустыни и пустыни умеренной, субтропической и тропической зон; 2 — саванны и саванновые леса; 3 — горные области; 4 — влажные субтропики; 5 — сухие субтропики. **7:** 1 — суккулентные пустыни Карру; 2 — суккулентные пустыни Намиб; 3 — опустыненная саванна; 4 — парковая саванна с преобладанием *Colophospermum mopane*; 5 — высокогорная растительность; 6 — кустарниковые пустыни Карру; 7 — степи Высокого Вельда; 8 — субтропические леса Южной Африки; 9 — вечнозеленые леса и кустарники Калекоей области. **8:** 1 — пустыни; 2 — сухие степи и полупустыни; 3 — саванны и редкостойные леса и кустарники тропической и субтропической зон; 4 — степи; 5 — влажные вечнозеленые леса субтропической зоны и гор тропиков; 6 — жестколистные вечнозеленые леса и кустарники субтропической зоны и гор тропиков. **9:** 1 — тропические береговые пустыни; 2 — тропические внутриматериковые пустыни и полупустыни; 3 — влажные тропические леса; 4 — жестколистные вечнозеленые леса и кустарники; 5 — субтропические степи, полупустыни и пустыни. **10:** 1 — Намиб; 2 — Намакваленд; 3 — Бушменленд; 4 — Калахари; 5 — Высокий Вельд; 6 — Бушвельд; 7 — Мопане-Буш; 8 — Низкий Вельд; 9 — Восточный район; 10 — Восточное побережье; 11 — Субальпийский район; 12 — Большое Карру; 13 — Малое Карру; 14 — Капский район; 15 — Адло-Буш. **11, 12:** 1 — пустыня; 2 — собственно Карру с суккулентами; 3 — собственно Карру и карруподобный кустарник; 4 — кустарники бушвелд; 5 — кустарники бушвелд и злаковники; в — низкотравные злаковники; 7 — смешанные злаковники; 8 — высокотравные злаковники; 9 — вечнозеленый дождевой лес; 10 — открытый маквис; 11 — истинный маквис (финбош); 12 — граница аридного Карру. **13:** 1 — Калахарская; 2 — Ангольская; 3 — Натальская; 4 — Капская. 14: 1 — Каоковельд, 2 — пустыня Намиб, 3 — Овамболэнд, 4 — Дамаралэнд, 5 — Нгамилэнд, 6 — Сандвельд Калахари, 7 — Торнвельд Калахари, 8 — Большой Намакулэнд, 9 — Малый Намакулэнд, 10 — Южный и Юго-западный Кейп, 11 — Малый Кару, 12 — Кару, 13 — Южный вечнозеленый лес, 14 — горы Дракенсберг, 15a — Высокий грассвельд, 15b — Грассвельд, 15c — Грассвельд Бечуалэнд, 16 — Южное Родезийское плато, 17 — Южный Родезийский вуллэнд, 18 — Восточный Лоулэнд, 19 — литораль (а — восточная, б — восточная тропическая).



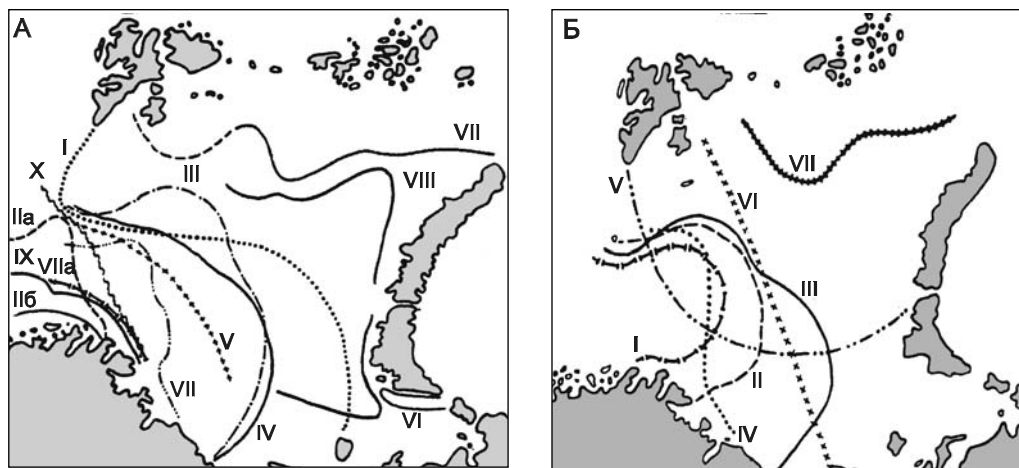


Рис. 2.16. Немногие примеры районирования Баренцева моря по бентосу. По В.Н. Семёнову (1986). Реальное количество границ, проводимых в Баренцевом море на порядок больше.

А: I — границы Арктического и Атлантического бореального субрегионов (подобластей) А. Ortmann (1896); IIa — граница арктической подобласти по Г. Броху, для планктона, IIб — для бентоса, III — граница между арктическим и субарктическим бентосом по К.М. Дерюгину, IV — граница между Арктической областью (Region) и Бореоарктическим переходным районом (Übergangsgebiete) по Hofsten (1915), V — граница между Арктической и переходной Атлантической областями по Е. Hentschel, VI — граница между высоко- и низкоарктической подобластями по В.А. Броцкой и Л.А. Зенкевичу (1939), совпадает с границей А.А. Шорыгина (1928), VII — граница между арктическим и бореальным бентосом по З.А. Филатовой (почти совпадает с соответствующими границами А. Шорыгина, В.А. Броцкой и Л.А. Зенкевича, З. Шедриной), VIIa — средняя граница распространения первой группы бореальных элементов по З.А. Филатовой (1938), VIII — граница между высоко- и низкоарктической подобластями по донным фораминиферам, IX — граница между Арктической и Бореальной областями (VIII и IX — по донным фораминиферам по Л.А. Дигас (1969), X — граница между Арктической и Бореальной областями по В. Брызгину (1973). Б: I — граница максимального и II — граница минимального продвижения арктических видов на запад по А.А. Шорыгину, III — граница арктического и субарктического бентоса по К. Дерюгину (1924), IV — граница арктического и субарктического бентоса по данным 1945–1946 гг. (Черемисина, 1948), V — граница между Атлантической бореальной и Арктической областями по А.Н. Голикову (1980), VI — граница между Арктической и Атлантической бореальной подобластями по О.Г. Кусакину (1971), VII — граница района преобладания арктических видов над остальными группами по А.А. Шорыгину (1928).

деюсь, что это обсуждение, с одной стороны, поможет разобраться во множестве опубликованных биогеографических схем, а с другой — облегчит выбор адекватного метода исследования.

Любое биогеографическое исследование состоит из двух основных этапов. На первом выделяют сравниваемые объекты, а на втором — проводят их сравнение, по результатам которого строят классификацию, обычно иерархическую. Каждый из этих этапов важен. Очевидно, что некорректная группировка корректно выделенных объектов может загубить любые данные. Возможно, поэтому большая часть работ, рассматривающих методологию биогеографических исследований, посвящена методам группировки районов. С другой стороны, можно с уверенностью сказать, что сколь бы корректно мы не проводили сравнение некорректно выделенных районов, получить адекватные результаты можно только случайно. Поэтому влияние методов выделения районов на конечный результат значительно больше, чем методов их группировки. Но именно выделение районов слишком часто проводят с высокой степенью субъективности. Это приводит к субъективности схем и их множественности. На практике различия схем биогеографического районирования пытаются объяснить спецификой группы, на основе которой строили районирование, о различии же в методах их построения обычно даже и не упоминают. Потому ниже сначала рассмотрены методы выделения биогеографических регионов, а затем — их группировки, но предварительно необходимо сделать ряд замечаний общего характера.

В биогеографии довольно широко используют разнообразный **математический аппарат**. Особенно это свойственно биогеографическим исследованиям континуалистов. С их точки зрения, биогеографические регионы — условные, договорные, искусственные, т. е. полностью субъективные единицы, удобные для описания континуума биосферы. Математика даёт континуалистам формальные критерии группирования субъективно выделенных участков. В итоге создаётся видимость объективности. Именно видимость, поскольку районы выделяют субъективно, и эта субъективная база биогеографического районирования никуда исчезнуть не может.

С другой стороны отнюдь не всякая особенность биологических объектов, даже подтверждённая обширным корректно обработанным материалом имеет хоть малейший биологический смысл. Например, про одного энтомолога рассказывают, что, промерив нескольких сотен муравейников, он установил, что диаметр муравейника в 3,14 раз больше длины его периметра.

Для структуралистов же биогеографическая схема отражает эндогенную дискретность биосферы, а математический аппарат может использоваться, а может и не использоваться для группировки уже выделенных регионов. В связи с этим надо подчеркнуть два момента.

- Математический аппарат для изучения распределения объектов в географическом пространстве разработан очень слабо. Часто довольно сложно понять, в какой степени результаты математических расчётов отражают объективную ситуацию в природе, а в какой — являются следствием особенностей использованного математического аппарата. Сам факт применения математического аппарата часто используют в качестве аргумента, подтверждающего ту или иную точку зрения («математически доказано»). Не следует, однако, забывать об ограничениях, накладываемых разными математическими методами на анализируемые данные и о возможностях этих методов. Так, методами ординации нельзя показать, имеются или нет в природе дискретные сообщества. Они для решения этого вопроса просто не пригодны. И наоборот, как отмечает А.И. Кафанов, «иерархические методы кластеризации всегда «подгоняют» структуру любого набора данных под иерархию, независимо от того, каковы реальные отношения между объектами» (Кафанов, 2006: 40).

- Использование математики — не самоцель. Если качественные изменения биосферы в пространстве очевидны на качественном уровне, нет смысла обосновывать это математически. Формальные математические процедуры не могут заменить содержания. Точность науки определяет не степень использования математического аппарата, а точность теорий, лежащих в её основе, т. е. непротиворечивость ее исходных посылок, точность и достоверность следствий из них. В этом математика обычно помочь не в состоянии. Как правило, критерием служит «очевидность на качественном уровне» для автора теории и его последователей. Математика может сказать только, КАК считать, но не может сказать, ЧТО считать.

В литературе также встречаются требования учитывать при биогеографическом районировании **все встреченные на исследуемой территории виды**. Возможно, с точки зрения геогра-

«Компьютер может выдать вам логические выводы из сделанных вами допущений, однако он не в состоянии оценить правдоподобие самих допущений» (Медоуз и др., 2007: 180).

«Использование алгебраических уравнений не даёт новых идей или информации» (Hengeveld, 1992: 153).

«То, чего я не понимаю без математики, я и с математикой не пойму» М. Фарадей.

«Великий физик Гилберт был очень замкнутым человеком и обычно молчал на заседаниях учёного совета университета, в котором он преподавал. На одном из заседаний, когда решался вопрос о том, чему уделять в новых учебных программах больше времени — математике или иностранным языкам, он не выдержал и произнес речь: «Математика — это язык» — сказал он. (Физики шутят, 1993: 142).

«— Взгляни на этого математика, — сказал логик. — Он замечает, что первые девяносто девять чисел меньше сотни, и отсюда с помощью того, что он называет индукцией, заключает, что любые числа — меньше сотни.

— Физик верит, — сказал математик, что 60 делится на все числа. Он замечает, что 60 делится на 1, 2, 3, 4, 5 и 6. Он проверяет несколько других чисел, например, 10, 20 и 30, взятых, как он говорит, наугад. Так как 60 делится на них, то он считает экспериментальные данные достаточными.

— Да, но взгляни на инженера, — возразил физик. — Инженер подозревает, что все нечётные числа — простые. Во всяком случае, 1 можно рассматривать как простое число, — доказывает он. — Затем идут 3, 5 и 7, все, несомненно, простые. Затем идет 9 — досадный случай; по видимому, 9 не является простым числом, но 11 и 13, конечно, простые. Возвратимся к 9, — говорит он, — я заключаю, что 9 должно быть ошибкой эксперимента» (Пой, 1957).

«Вступая на ложный путь с математикой в качестве проводника, вы лишь скорее всего попадёте пальцем в небо, причём это произойдёт так легко и просто, что Вы даже не заметите, и Вас будет трудно вывести из заблуждения. Логика и математика полезны только после того, как найден правильный путь. Чтобы найти его, следует начинать не с логического мышления, а использовать совсем другие способности, а именно наблюдательность, фантазию и воображение; вернее, точно наблюдение, буйную фантазию и острое воображение» (Г.Эдн Юль (1920), один из крупнейших статистиков, цит. по: Лэк, 1957: 14).

«Сложные расчеты лишь слегка уточняют хорошую экспертную оценку» Научная мудрость.

«Самоочевидный. Очевидный для тебя самого и ни для кого другого» (Бирс, 1966: 282).

фии и не имеет значения, входит ли вид в естественные ассоциации или нет. Но для целей изучения истории становления и эволюции природных сообществ и их распространения по поверхности Земли информативны только ценофильные виды, прочие являются «шумом», затушёвывающим картину естественной дискретности. Поэтому при выделении регионов ценофобные виды (включая случайно встреченные на исследуемой территории или синантропные) учитывать нельзя. И наоборот, виды, истреблённые человеком, учитывать следует.

Отдельно следует сказать об учёте видов, появившихся в данной местности в результате деятельности человека. Не так уж редки работы, где сравнивают списки биот, в которые включены как исконно обитающие на сравниваемых площадях виды, так и синантропные, обитающие только в жилищах человека, в непосредственной связи с ним или в таких антропогенно созданных станциях, как помойки, свалки, обочины дорог и т. д. Меня всегда удивляло, почему при подобном подходе в список не включают и другие, связанные исключительно с этими же станциями виды, как *Homo sapiens*, *Canis familiaris*, *Felis catius*; почему учитывают несомненно завезённые рудеральные растения, растущие только по свалкам и обочинам, но не учитывают растущие на клумбах, хотя и то и другое — созданные человеком станции. Несомненно, для целей правильного определения надо включать в определители, как местные виды, так и виды, появившиеся в

данном месте в результате деятельности человека. И с этой точки зрения включение в список млекопитающих Европы красношеего валлаби (*Macropus rufogresius*), как это сделано в «The Atlas of the European Mammals» (Mitchell-Jones et al., 1999), популяция которого существует без поддержки человека в Соединённом королевстве несколько десятилетий, вполне оправдано. Но вряд ли целесообразно учитывать этого кенгуру в составе европейских млекопитающих при биогеографическом районировании.

Несколько особняком стоят случаи, когда инвазионные виды вошли в состав изучаемых ЦС, например, *Rapana venosa* в Чёрном море. При проведении биогеографического районирования такие виды, коль скоро они стали ценофильными, следует учитывать.

Поскольку границы биогеографических регионов являются границами ЦС, совпадают границы ареалов не всех видов, а только ценофильных. Границы же ара-

лов ценофобных видов могут совпадать друг с другом и с биогеографическими границами, а могут и не совпадать, что обычно и происходит. Поэтому при проведении биогеографических границ (выделении ЦС) ценофобные виды являются «шумом». Так как в одну ЦС входят виды разных таксонов, то биогеографические схемы, построенные на основе различных таксонов, в общем совпадают, однако доля ценофобных видов в разных группах неодинакова. И поэтому схемы, построенные на основе разных таксонов без разделения ценофилов и ценофобов, редко совпадают в деталях. Учёт ценофобов размывает картину. Вспомните приведённый выше пример ястребинок. Учёт 52 основных и 531 промежуточных видов и более 5300 подвидов ястребинок (и это цифры только для части Европы!) способен существенно исказить любые самые очевидные закономерности. Положение ухудшает то, что именно среди ценофобов есть большое число плохо (и не всеми специалистами) различимых видов, что может по-разному исказить картину, в зависимости от того, какую систему использовали: таксономиста-дробителя или объединителя.

Отделить ценофильные виды от ценофобных мы можем, только анализируя ЦС. В то же время, очевидно, что ценофильные виды по определению должны составлять основу ассоциаций (ненарушенных), т. е. встречаться часто. Это приводит к тому, что их ареалы известны лучше, т. е. фактически хорологический анализ обычно опирается на ареалы ценофильных видов, независимо от желания автора, но только если ненарушенные ассоциации занимают площадь, существенно большую, чем нарушенные. Такое наблюдается в море и пресной воде, но, по-видимому, уже очень мало где на суше.

Возможно, неосознанной попыткой проводить районирование только по ценофильным видам является стремление отечественных классиков гидробиологии (Е.Ф. Гурьянова, В.И. Зацепин, Л.А. Зенкевич, З.А. Филатова и др.) использовать при проведении районирования данные по количественному обилию видов.

Но не всё так просто. Ценофобные виды — непрменный компонент всякой ЦС, поэтому при выяснении истории формирования ЦС ценофобные виды следует учитывать, хотя и особым образом.

Очевидно, что при проведении *биологического* биогеографического анализа абиотические факторы должны быть исключены из рассмотрения. «При установлении и описании биогеографической принадлежности следует опираться только на форму ареала, а не на экологические признаки, хотя именно они обусловили эту форму» (Беклемишев, 1969: 105). В действительности же абиотические факторы (температура, солёность, влажность, глубина, высота, геоморфология и т. д.) в явном или неявном виде используют почти во всех биогеографических работах. Ниже мы рассмотрим методы, делящие поверхность Земли на основе особенностей биоты, и не будем рассматривать методы, основанные на подразделении поверхности Земли по гетерогенности абиоты, как не относящиеся к предмету биологической биогеографии.

Существует два подхода к выделению сравниваемых биогеографических объектов. При одном подходе выделяют территории, для каждой из которых составляют списки их биот. При другом, на мой взгляд единственно биологическом подходе, сначала выделяют биоты, а затем изучают их распространение. В противном случае необходимо доказывать биотическую однородность выделов, чего никогда не делают. Ключевым вопросом является: «что первично» — разграничение районов или разграничение биот?

С позиций структурализма нет противопоставления биотической (по распространению видов) и биоценотической (по распространению ЦС) биогеографий. Результаты и того и другого районирования должны быть не просто сходны, а полностью идентичны, поскольку оба фактически выявляют одну и ту же дискретность, ибо элемен-

«Районирование, исходящее из анализа распределения абиотических факторов среды, хотя бы и существенно влияющих на распределение жизни и живого, не может считаться собственно биогеографическим районированием» (Кафанов и др., 1980: 49).

тарная биота есть население ЦС, которая существует как динамически меняющийся в пространстве и времени комплекс ассоциаций с резкой и чёткой географической границей. По моему опыту, при детальном анализе ареалов получаемая картина, весьма сходна с картиной, которую можно получить при анализе распределения в пространстве экосистем. Например, биогеографическое районирование Баренцева моря, полученное нами анализом ареалов полихет (Жирков, Леонтович, 2012), т. е. исключительно качественных данных, наиболее близко полученному З.А. Филатовой (1957) на основе анализа распределения двусторчатых моллюсков с использованием количественных данных.

С позиций же континуализма результаты анализа биотической и биоценотической биогеографий могут совпасть только случайно.

Фактически вопросы интегрированности и границ ЦС — суть две стороны одной медали: чем более интегрирована система, тем чётче её границы.

Далее методы рассмотрены в порядке возрастания их точности. Для каждого метода кратко описаны его суть, рассказано как использовать его на практике и обсуждены недостатки. Я попытался также проиллюстрировать различные методы конкретными примерами. К сожалению, биогеографических работ, в которых подробно

«Если зоогеограф опирается на авторитет мнений, это означает, что у него не хватает фактов или что он ошибается» (Дарлингтон, 1966: 32).

описывали как получены результаты, очень мало. Часто об этом не говорят вовсе. Многие авторы применяют ранее предложенные схемы. В результате нередко получается абсурдная ситуация: ответственность за решение принципиальных вопросов перекалывают на автора, работавшего столь давно, что подобные вопросы

тогда и не ставили. Т. е. в современных работах могут использовать районы, выделенные чисто интуитивно и предварительно в начале XIX в. Часто эти древние и провизорные схемы в дальнейшем корректировали, и авторы попадали в порочный круг: после интуитивного или следующего традициям выделения районов, таксонам давали биогеографическую характеристику, а затем по соотношению таксонов с той или иной характеристикой «уточняли» границы между регионами (замечание Б.Г. Иванова, опубликованное В.Н. Семёновым, 1982). Иногда положение ухудшают тем, что такие улучшения предложенных ранее схем делают методами плохо или вовсе несовместимыми с теми, которыми строили улучшаемые схемы.

Фактически в большинстве случаев из-за слишком кратких описаний использованных методов я пытался понять, какой метод использовали, при том по косвенным указаниям. И, конечно, зачастую ошибался. Часть ответственности за эти ошибки я готов разделить с авторами работ.

И последнее замечание. Если автор практически не описывал используемый метод, то возможность критического разбора сводилась к минимуму или была вообще невозможна. Поэтому часто при разборе методов я мог только ссылаться на работы, где данный метод использовали (по моему мнению) и не мог иллюстрировать общие особенности метода конкретными примерами. И наоборот, чем лучше и полнее был описан использованный метод, тем больше было возможностей для анализа, нередко критического. Может быть, это создаёт впечатление предвзятости. Реальность же полностью противоположна: добросовестность авторов позволяет сказать много, излишняя лаконичность, доходящая до скрытности, такой возможности не даёт. Часто при прочтении биогеографических разделов превосходных в остальных отношениях монографий только и остаётся, что недоумённо пожать плечами. Естественно, что критические замечания к таким работам отсутствуют.

Отнюдь не все использованные при биогеографическом районировании методы являются биогеографическими. Так А.И. Кафанов (2006: 23) пишет: «Повторяя Б.К. Штегмана (1936, 1938), ряд авторов (Reinig, 1937, 1950; Voous, 1960; Матвеев, 1971; Jong, 1972, 1974; Варга, 1976) в качестве основных структур зоогеографии рассматривают не региональные единицы зоогеографического районирования, а дина-

мически изменяющиеся во времени и пространстве «типы фауны» или «фаунистические круги» [Faunenkreise] (Lattin, 1957, 1967). Очевидно, что тип фауны вовсе не эквивалентен территории. Для того, чтобы выделить специфические (а тем более эндемичные) для территории таксоны, сначала надо выделить эту территорию. Но Штегман (1938) не предлагает никаких других методов для выделения районов, кроме тех, которые он во многом справедливо критикует. Не удивительно, что на схеме Штегмана показаны переходные территории, простирающиеся на сотни и тысячи километров.

Методы выделения регионов

Эта стадия в любом био-географическом исследовании наиболее важна. Однако именно она обычно описана наиболее скупо.

Предельно обобщая, можно выделить три метода выделения биогеографических регионов. В первом методе регионы выделяют произвольно, не заботясь ни о совпадении их границ с неоднородностями биоты, ни о их внутренней однородности. Во втором методе неоднородность биосферы выявляют изучая индивидуальные ареалы. В третьем методе неоднородность выявляют, выделяя общие отрезки границ ареалов ценофильных видов.

Метод сравнения списков биот произвольно выделенных территорий

Использование метода. Тем или иным способом оценивают сходство/различие списков таксонов разных территорий, биогеографические границы проводят пропорционально степени сходства.

Недостатки метода: 1. Регионы выделяют произвольно, не заботясь ни о совпадении их границ с неоднородностями биоты, ни о их внутренней однородности. При этом соответствующие слова могут быть произнесены, но по факту биогеографическую однородность выделенных регионов лишь постулируют, но не доказывают (часто над этим даже и не задумываются). Обычно сравнивают более или менее обширные территории, очерченные (с точки зрения биогеографа) искусственно и случайно: государства и их части, моря, территории, очерченные градусной сеткой, физико-географические регионы, ландшафты. Прежде всего, это накладывает существенное ограничение на разрешающую способность метода: нельзя ни выделить, ни даже заметить биогеографические регионы, меньшие по площади территорий, для которых составлены списки. Необходимость рассмотрения достаточно крупных выделов, например, 50×50 миль (Hagmeier, Stults, 1964) или 1° долготы × 1° широты (Кафанов, 2005) обосновывают существованием биогеографического и экологического масштабов. Некоторые идут ещё дальше. Так, Виноградов (1999), а вслед за ним и Петров (2001, 2004) предлагают различать «пять иерархических уровней биоохор и отвечающих им подразделений географической оболочки — геоохор:

- микроохоры и мезохоры топологического уровня — биоценозы, входящие в состав морфологических единиц ландшафта размером 10^{-1} – 10^{-2} км²;

- макроохоры — биогеографические (геоботанические) районы, охватывающие территорию конкретных ландшафтов размером 10^1 – 10^2 км²;

- мегаохоры — единицы биогеографического (фитогеографического) районирования размером 10^3 – 10^5 км²;

- гигаохоры — главнейшие элементы биосферы и географической оболочки: океаны и материки, зональные типы размером более 10^6 км²» (Петров, 2001: 99–100).

Сходный подход предлагает Huggett (2002: 13–14). Он выделяет (в скобках пояснения и примеры Huggett):

- microhabitats площадью от нескольких квадратных сантиметров до нескольких квадратных метров (листья, почва, дно озёр, песчаные пляжи, осыпи, стены, берега рек и ручьев).

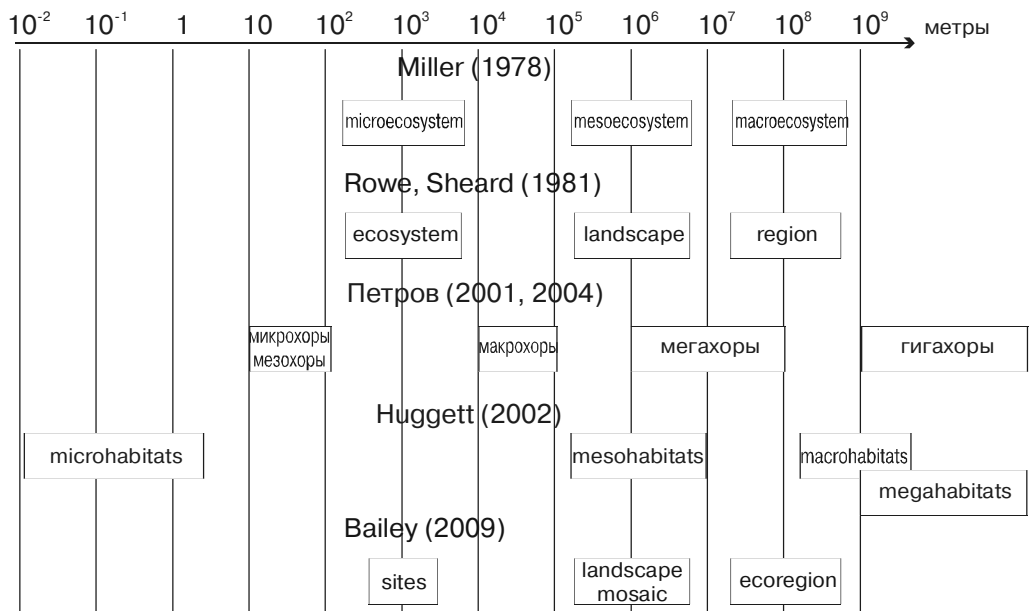
- mesohabitats площадью порядка 10^4 км² (находятся под воздействием одного регионального климата, сходных черт геоморфологии и почв, сходным режимом нарушений: листопадные леса, пещеры и реки.
- macrohabitats имеют площадь порядка 10^6 км².
- megahabitats имеют площадь более 10^6 км² (континенты и вся поверхность Земли).

«Levels of organization are defined not by their size but by organizational characteristics of the things at those levels» (Allen, Hoekstra, 2015: 8).

При этом обоснование этих уровней не основано на свойствах изучаемых объектов. Виноградов (1999), например, обосновывает это возможностью отображения их на картах разного масштаба. Вопрос о естественности и гомогенности этих выделов с биологической точки зрения даже и не ставят. Всё обоснование классификации сводится к голословным утверждениям о специфических чертах объектов данного размера. Не удивительно, что размеры выделов у этих и других (Miller, 1978; Rowe, Sheard, 1981; Bailey, 2009) авторов различаются в сотни и тысячи раз (Рис. 2.17), а диапазон размеров рассматриваемых объектов — в десятки тысяч, при том, что количество выделов остаётся психологически удобным: три—четыре. Субъективность подобного подхода несомненна. С биологической точки зрения он не оставляет возможности для получения выделов, соответствующих каким-либо реально существующим биологическим структурам.

Действительно, масштаб — это основное различие экологии и биогеографии, однако размер биогеографических структур может варьировать в весьма широких пределах, и задание каких-либо конкретных значений — принципиально неверно. Например, А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов (2000) выделяют Гидротермальную биогеографическую область, хотя размеры отдельных гидротерм в любом направлении куда как меньше 1° долготы \times 1° широты, который Кафанов (2005: 61) считает «наименьшей площадью при биотическом районировании в региональной шкале». При рассмотрении их в таком же масштабе, как и биот умеренных широт Северного по-

Рис. 2.17. Сопоставление размеров биогеографических выделов, сделанных разными авторами.



лушария, гидротермы будут просто незаметны и их не то что не следовало выделять в отдельную область, но и вообще в какой-либо биогеографический регион самого мелкого ранга.

Сам по себе метод очень груб. Но главное состоит в том, что почти всегда используемые в методе выделы биогеографически неоднородны (относятся к нескольким биогеографическим регионам), и их анализ неизбежно сглаживает биогеографические контрасты, часто создавая обманчивое впечатление наличия континуума. Чем меньше районов сравнивают, тем больше результаты районирования предопределяет изначальное разбиение на районы. При этом насколько проведенные границы соответствуют биогеографическим остаётся неясным (см., например, Голиков, 1963; 1980; Кафанов, 1991; Скарлато, 1981; Petryashov V.V. et al. 2013).

Подобный подход критиковал ещё А.И. Толмачев (1931, 1986), противопоставлявший методу выделения биогеографических районов по физико-географическим или административным критериям метод выделения районов по признакам растительности: «следует ли рассматривать как флору всякую... совокупность видов... должны ли мы смотреть на флору как на нечто реальное, т. е. некоторый закономерно сложившийся комплекс видов, или же флора представляет лишь некоторое условное, умозрительное объединение их» (Толмачев, 1931: 113).

Е.И. Матюшкин (1972), например, отмечает, что «трактовка фауны Уссурийского края... прежде всего как фауны смешанной давно стала тривиальной» (цит. по: Матюшкин, 2005), несмотря на отчётливую разобщённость в пространстве различных фаунистических и флористических элементов. Смена эта весьма резка и происходит в интервале не более одного—двух км. Резкая смена биоты делает неизбежным разделение данного региона на два. «Здесь отнюдь нет того хаотического конгломерата животных разного происхождения, который часто предстаёт перед читателем со страниц популярных очерков о природе Дальнего Востока» (там же, стр. 175). Но именно такой «хаотический конгломерат» мы получим при составлении списка любого региона, выделенного не по признакам биоты, поскольку вероятность совпадения его границ с границами ЦС пренебрежимо мала.

Пожалуй, самым ярким примером, показывающим, насколько такой метод способен исказить реальную картину биотической неоднородности, это деление Голарктики. Во многих схемах биогеографического районирования Голарктику разделяют на Палеарктику и Неарктику. Между тем абсолютно во всех таксонах крупного ранга различие тундры Евразии и Америки исчезающе мало, а различие тайги и даже северных районов зоны широколиственных лесов — незначительно. Различие Палеарктики и Неарктики действительно существует, но оно обусловлено различиями южных районов. Поэтому при сравнении списков биот материков (регионов, выделенных по небиотическому основанию) и получают существенные различия. Но деление Голарктики на Палеарктику и Неарктику совершенно игнорирует отсутствие существенных различий биоты северных районов. Схемы Бобринского (1951), Крыжановского (2002) и других, в которых северные районы обоих материков объединены в один биогеографический регион, а южные — разделены на несколько, гораздо адекватнее отражают сходство и различие биот.

Нередко для увеличения разрешающей способности метода уменьшают площадь рассматриваемого региона. При достаточно большом числе сравниваемых регионов, особенно, если они в той или иной степени изолированы друг от друга полу-

«Важным недостатком метода... является его формальность... районы характеризуются на основании фаунистических списков, часто без согласования с ... особенностями данной местности. Так, например, вопрос о принадлежности восточного Тибета к тому или иному району решается... на основании преобладания тех или иных элементов в общем списке. Между тем... мы можем расчленить общий список на элементы двух совершенно различных районов: высокогорные участки населены тибетской фауной, между тем как в глубоких долинах господствует совсем на неё не похожая китайская фауна» (Штегман, 1938: 2).

чаемые результаты приближаются к получаемым более точными методами, описанными ниже. Примером такой работы может служить Veron et al. (2015), где дан анализ ареалов фауны герматипных кораллов (всего 845 видов) в 150 экорегионах.

Вариантом метода сравнения списка биот являются методы ординации и классификации. Не лишне напомнить, что сравнение таксономических списков разных частей одного биогеографического региона не является биогеографическим исследованием, поскольку между сравниваемыми участками не проходят границы ареалов. Тем не менее, работы такого типа часто используют для доказательства наличия биогеографического континуума.

На фоне основного недостатка метода, остальные недостатки не способны существенно усилить неадекватность результатов. Тем не менее, их следует упомянуть.

2. Все виды обычно считают равноценными (не учитывают их ценотическую роль). Между тем, значительную часть каждой биоты составляют ценофобные виды, распространение которых определяют другие законы, нежели ценофильных. Эти виды, совершенно непригодные для биогеографического районирования, сильно «зашумляют» дискретность биосферы.

С.М. Разумовский указывает (1999: 33): «Все эти обстоятельства (1 и 2 — И.Ж.) направлены на одно и то же — на сглаживание флористических различий и на создание смутного представления о флористической непрерывности растительного покрова. Представление же это, раз возникнув, делает психологически излишними любые попытки усовершенствовать породившую его несовершенную методику. Другими словами, мы видим знакомую каждому биологу картину возникновения искусственного континуума при применении точных количественных методов к неточно собранному материалу».

4. Результаты зависят от полноты списков сравниваемых регионов.

Метод индивидуальных ареалов

Неоднородность биосферы выявляют, изучая индивидуальные ареалы. Ареалы можно группировать, оценивая их сходство на глаз (типизация ареалов), изучать распределение границ ареалов (строая биотические разрезы) или определяя структуру фауны.

«Типизация <ареалов> заключается в замене реального «кружевного» ареала идеализированным сплошным и в заполнении пробелов в наших знаниях об ареале данного вида сведениями о распространении локально лучше изученных видов с максимально сходным распространением» (Несис, 1985: 53). Фактически при типизации:

1. «На глаз» группируют ареалы видов, очерченные достаточно хорошо, т. е. те виды, площадь ареалов которых покрыта сравнительно густо точками находок.

2. К выделенным группам добавляют по сходству «на глаз» виды, распространение которых известно менее точно.

3. Границы ареалов видов наносят на карту и определяют положение областей их сгущения.

Типизацию ареалов широко использует школа морских биологов ЗИН: с его помощью типизировали ареалы брюхоногих моллюсков: рода *Neptunea* (Голиков, 1963), *Vacciniinae* (Голиков, 1980), *Oenopotinae* морей СССР (Богданов, 1990), *Isopoda* шельфовых зон холодных и умеренных вод Северного полушария (Кусакин, 1979). Его использовали для районирования пелагиали и бентали Мирового океана по головоногим моллюскам (Несис, 1982, 1985), территории СССР по слепням (Олсуфьев, 1980), районирования Северного Ледовитого океана по полихетам (Жирков, Миронов, 1985).

При построении биотических разрезов анализируют распределение вдоль выбранных осей границ ареалов, общего числа видов или числа центров ареалов. Пове-

дение кривой даёт информацию для проведения границ. Границы проводят по пикам на кривых.

Сергеев (1986) предложил использовать термины **мощность** и **эффективность** границы. **Мощность** — число видов, имеющих границы ареалов в данной области сгущения границ ареалов. **Эффективность** — отношение числа видов, не пересекающих область сгущения границ ареалов, к числу видов по обе стороны области. Считать надо с двух сторон, т. к. его «прямая и обратная проницаемость» могут быть разными. Например, Енисей: восточная фауна на запад не идет, тогда как фауна западного берега состоит из видов, обитающих на обоих его берегах. Критерий, по которому пик считают достаточным, чтобы быть границей, субъективен. Например, А.И. Кафанов (1991) считает значимыми одни пики и незначимыми — другие, на мой взгляд, не меньшие (Рис. 2.18А). Незначимым он считает и пик на Рис. 2.18В, гораздо более резкий, чем любой из пиков на Рис. 2.18А.

Критерии оценки результатов биотических разрезов разрабатывал В.Н. Семёнов (1982).

Биотические разрезы использовали при изучении вертикальной зональности бентоса (Виноградова, 1958, 1962, 1977), распределения морских ежей (Миронов, 1986 и др.; Парин, Миронов, Несис, 1997), двустворчатых моллюсков Северной Пацифики (Кафанов, 1991), бентоса Южной Америки (Семёнов, 1982).

Изучая структуру биоты определяют долю тех или иных элементов (обычно географических) в произвольно выбранных участках или в отдельных пробах (Рис. 2.19). Следовательно, для применения метода необходимо провести предварительно типизацию ареалов видов. А.А. Шорыгин считал достаточным сам факт преобладания видов с каким-либо типом распространения. В случае контакта двух биот это означает, что участок относят к одной из них, если его фауна более, чем на 50%

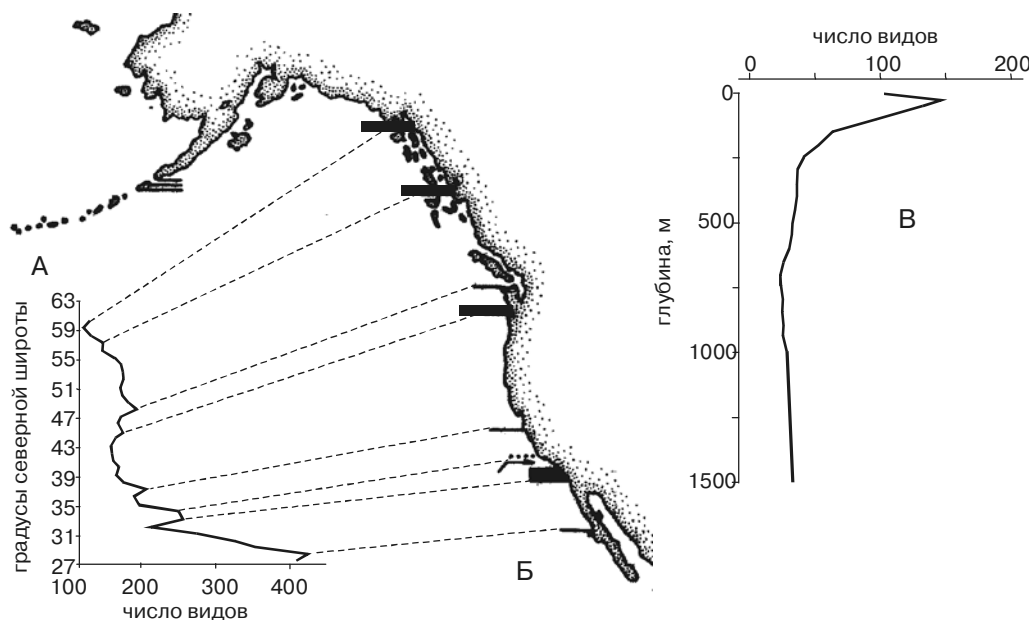


Рис. 2.18. Биотические разрезы.

А — биотический разрез вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки; Б — предлагаемое районирование тихоокеанского побережья Северной Америки (линиями соединены пики на кривой суммарного числа видов и проводимые на их основе биогеографические границы); В — биотический разрез у побережья Калифорнии. Скомпоновано из нескольких рисунков. По А.И. Кафанову (1991).

J.C. Briggs (1995) проводит только одну границу по 54–55°N, Peden, Wilson (1977) считают, что сгущение границ ареалов приурочено к 50–57°N.

состоит из видов данной биоты. Более корректно установить достоверность преобладания путём оценки достоверности отклонения наблюдаемого на участке соотношения числа видов с различными зоогеографическими характеристиками от такового во всем анализируемом районе. Для этого можно использовать метод выборочных долей по Фишеру (Зайцев, 1984).

Недостатки метода Основной — отсутствие формализованных общепринятых методов проведения границ ареалов (см. Выше раздел «Методы изображения ареалов и проведения их границ»). При проведении границ ареалов отдельных видов всегда наличествует избыток экстра- и интерполяции, а иногда и фантазии. Неудивительно, что границы ареалов отдельных видов, проведённые таким образом, после нанесения их на одну карту образуют причудливый с трудом интерпретируемый рисунок, в лучшем случае дающий так называемые «области сгущения границ ареалов», занимающие площади, сравнимые с площадями самих биогеографических районов. В результате разрешающая способность метода весьма невелика, он малопригоден для районирования территорий с извилистыми биогеографическими границами и мозаичным размещением районов (например, со сложным рельефом).

Метод не позволяет отличить границы ареала от границ кружева ареала. Априорно предполагают, что лакуны, дающие кружево ареала, гораздо мельче самих ареалов, но есть многочисленные примеры лакун ареала одного вида, существенно превышающие целый ареал другого вида. Рефугиумы считают отсутствующими.

Для увеличения разрешающей способности строят биотические разрезы или анализируют структуру биоты. Области сгущения границ ареалов часто почему-то именуют синператами, хотя синператы по определению, данному автором термина (Кузнецов, 1936), — линии, а не области. Поскольку, не принимая концепцию структурализма невозможно отличить границы ареала от границ кружева ареала, при работе с индивидуальными ареалами считают, что кружево ареалов отсутствует или, что то же самое, не влияет существенно на результаты.

Недостаточно ясно соотношение границы, получаемой с помощью анализа структуры биоты и границ ареалов. Проверка путём проведения районирования этим

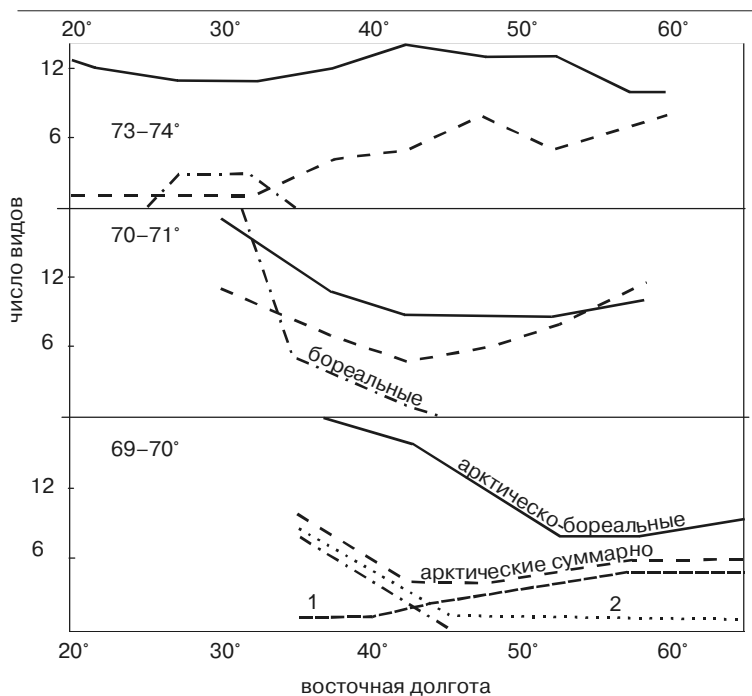


Рис. 2.19. Использование метода структуры биоты. 1 — арктические мелководные; 2 — арктические глубоководные виды. По А.А. Шорыгину (1928).

и другими методами одного и того же района по одним и тем же данным (Жирков, Миронов, 1985) показала хорошее совпадение. В то же время очевидно, что результаты этого метода сильно зависят от того исходного выделения биотических элементов. Структуру биоты изучали для иглокожих Баренцева моря (Шорыгин, 1928), двустворчатых моллюсков дальневосточных морей (Скарлато, 1981); полихет Северного Ледовитого океана (Жирков, Миронов, 1985).

«Совпадение границ ареалов различных видов... позволяет провести... ряд линий общих границ распространения... Подобные линии мы предлагаем называть синператами» (Кузнецов, 1936: 97).

Метод выделения конкретных биот

Предложен А.И. Толмачевым (1931) и С.М. Разумовским (1969, 1999) и, на первый взгляд, является вариантом метода типизации ареалов. Однако, различно как применение этих методов, так и интерпретация полученных результатов. Различие заключается в том, что при типизации ареалов работают непосредственно с ареалами видов. Из-за неполноты данных анализируемые ареалы обычно меньше реальных, причём различия эти неодинаковые у разных видов и в разных участках границ ареала. В результате границы между регионами получают как область сгущения границ ареалов, в пределах которой одна биота плавно сменяет другую. С точки зрения структуралистов плавная смена биот в данном случае — скорее артефакт использованных методик, нежели действительно существующее реальное природное явление. Иными словами, область сгущения границ ареалов как область (а не линия) возникает из-за ошибок в проведении границ ареалов отдельных видов и фактически представляет собой область возможного положения границы. Действительная граница между биогеографическими выделами представляет собой линию пренебрежимо малой ширины* — **синперату**. Различия между этими подходами иллюстрирует Рис. 2.25. Идея рисунка заимствована у R. Hengeveld (1992). При выделении конкретных биот виды относят к той или иной ЦС (= конкретной биоте), границу которой и считают границей биогеографического региона. Если в методе типизации ареалов на карту наносят ареалы отдельных видов, то в данном методе на одну карту наносят совокупный ареал видов одной ЦС, имеющих границу ареала в исследуемом районе. Помимо просто количественного увеличения точек на такой карте из-за суммирования данных по нескольким видам, происходит неизбежное устранение кружева ареала. Причина этого в том, что при достаточном числе видов в это число неизбежно войдут виды разных ассоциаций и сукцессионных рядов, образующих одну ЦС, т. е. виды с разным кружевом ареала, но с общей границей ареала. Как уже говорилось ранее, границу ареалов отдельных видов проводят на основе экстра- и интерполяции, используя для этого карты физико-географических параметров, которые считают значимыми для данного вида (глубина, высота, температура и т. п.). В данном методе для ценофильных ви-

«It must be emphasized that changes in conditions and in faunas are always gradual, so that the boundary between two zones is merely a level of more rapid change, rather than a level of abrupt change» (Cox, Moore, 2003: 249).

* Мне известна только одна работа по изучению на местности ширины биогеографической границы (Дыбская, Разумовский, 1978). Результаты этой работы полностью подтвердили теоретические представления структуралистов. Ширина границы на местности не превышала десятков метров. Между пастбищными ЦС, например, в морском бентосе граница может иметь и большую ширину, которая возрастает из-за непостоянства гидрологических условий, но всё же она не имеет характера широкой полосы. Зона контакта азиатской и австралийской биот, которую часто рассматривают как типичную биогеографическую границу, в действительности является не зоной контакта ЦС, а зоной островов со специфическими биотами, расположенной между азиатским и австралийским регионами. Непосредственного контакта этих биот, по видимому, никогда не было (см. Главы 1 и 3).

дов для этой цели используют ареалы других видов, входящих в ту же ЦС. Поэтому метод выделения конкретных биот можно также рассматривать как вариант метода типизации ареалов, в котором экстра- и интерполяцию проводят не по одному или немногим произвольно выбранным физико-географическим факторам, а по биотическому окружению вида. Использовать данные по биоте предлагает и К.Н. Несис в приведённой выше характеристике метода типизации ареалов.

Принципиально важно, что, поскольку ЦС сменяют одна другую в пространстве, ареалы соседних ЦС комплементарны друг другу. Аналогичного требования нет в методе типизации ареалов. Поскольку границы типов ареалов видов (ЦС) проводят этим методом независимо друг от друга, их комплементарность является независимым подтверждением правильности их проведения, превращая ареал из «произвольной картинки» в верифицируемую гипотезу.

Метод мало чувствителен к слабой изученности распространения отдельных видов и не требует генерализации данных до проведения типизации ареалов.

Использование метода:

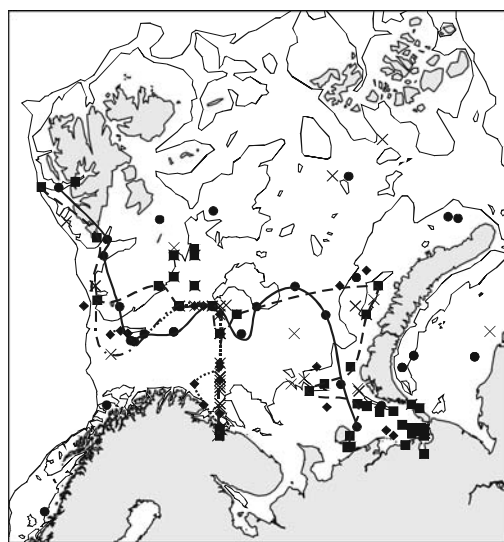
- 1–2. Стадии идентичны соответствующим стадиям метода типизации ареалов.
3. После типизации ареалов строят карты каждого типа ареала, на которые наносят полностью находки всех видов с данным типом ареала.
4. Границу такого обобщённого ареала и считают границей ареала видов с данным типом распространения.
5. Виды, распространение которых сильно отличается от остальных, считают кандидатами в ценофобные, окончательное их отнесение к ценофобным производят после того, как удастся убедиться в том, что нет видов с ареалами, комплементарным к их ареалу.
6. Биогеографическими считают только границы комплементарных ареалов. Фактически это означает, что их проводят как общие границы ареалов взаимоисключающих видов. Прочие границы считают лишь границами кружева ареала, но таких границ получается немного, или они вовсе отсутствуют, поскольку большая часть лакун кружева ареала заполняются попутно, ибо они различны у видов разных ассоциаций.

7. При правильно проведённом районировании выделы должны покрывать всю рассматриваемую акваторию (территорию).

Поясню различие методов типизации ареалов и выделения конкретных биот на примере анализа наших данных по распространению в Баренцевом море полихет. Пусть нас интересует положение границ ареалов бореальных и арктических шельфовых видов. При получении этих данных были полностью переопределены все коллекционные материалы ЗИН РАН, кафедры гидробиологии МГУ, Зоомузея МГУ и некоторые другие. Литературные данные не использованы из-за слишком частых неверных определений, но и без того в анализе использованы сотни точек (см. Рис. 2.20 и Рис. 2.21). На Рис. 2.20. приведены границы ареалов арктических шельфовых видов, проведённые соединением крайних точек находок видов. На Рис. 2.21 приведены аналогичные границы ареалов бореальных шельфовых видов. На обоих картах границы образуют сложную картину причудливо извивающихся и пересекающихся линий. На рис. 2.22 границы ареалов обеих групп наложены: картина ещё более усложнилась. С помощью некоторого воображения или специальных приёмов (методами разрезов или А.А. Шорыгина) на ней можно выделить область, где границ ареалов больше. Эту область и называют «областью сгущения границ ареалов» в методе типизации ареалов.

Проведём ту же операцию методом выделения конкретных биот. Для этого на карты нанесём все находки арктических и бореальных шельфовых видов. На рис. 2.23 совмещены все данные и показана граница ареалов арктических и бореальных шельфовых видов.

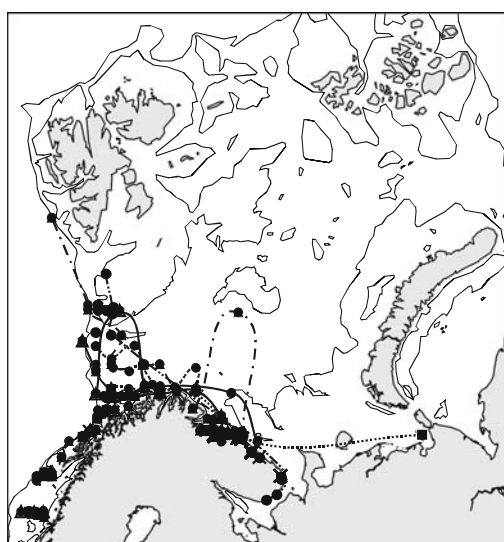
Та же самая граница была нами получена на основе анализа распространения иглокожих по данным А.А. Шорыгина (Рис. 2.24; Жирков, 2004, 2010). И здесь полу-



◆—◆—◆— *Owenia polaris* (28) ●—●—●— *Branchiomma arctica* (32)
 ■—■—■— *Ampharete borealis* (47) ×—×—×— *Euchone papillosa* (49)

Рис. 2.20. Находки арктических шельфовых видов и границы их ареалов.

В скобках — число использованных точек. Показаны изобаты 200 м и 500 м.



▲—▲—▲— *Goniada maculata* (4) ◆—◆—◆— *Clymenura borealis* (23)
 △—△—△— *Goniada norvegica* (14) ○—○—○— *Owenia borealis* (16)
 ▲—▲—▲— *Eunice pennata* (97) ×—×—×— *Pomatoceros triquiter* (169)
 ■—■—■— *Hydroides norvegica* (19) ●—●—●— *Filograna implexa* (14)

Рис. 2.21. То же, что и на рис. 5.20, но бореальных шельфовых видов.

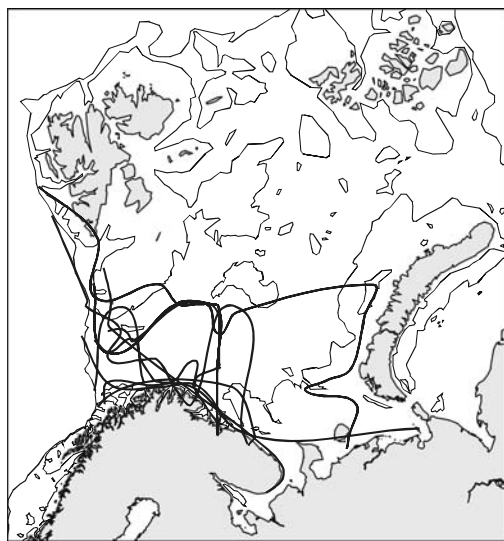


Рис. 2.22. Сгущение границ ареалов.

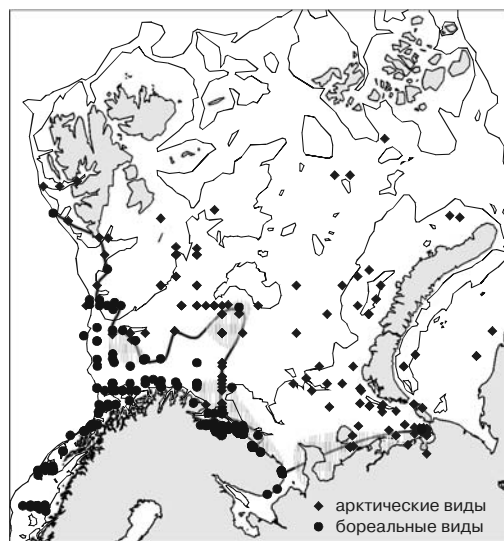


Рис. 2.23. Синперата.
 Заштрихованы области перекрывания ареалов.

чена чёткая граница между арктическими и бореальными шельфовыми видами.

Сравнение карт на Рис. 2.20 – Рис. 2.23 показывает, что область сгущения границ ареалов на самом деле, по-видимому, является областью допустимых положений синператы. Зона вместо линии получается из-за неточностей проведения границ ареалов отдельных видов. В частности, если метод А.А. Шорыгина (Рис. 2.19) показывает широкую зону перекрывания ареалов арктических и бореальных видов, то метод выделения конкретных биот на тех же данных (Рис. 2.24) показывает, что на боль-



Рис. 2.24. Границы бореальных и арктических шельфовых видов иглокожих и синперата (серым залит район частичного перекрывания ареалов).

Бореальные виды: 1 — *Brisaster fragilis*, 2 — *Hyppasteria phrygiana*, 3 — *Pentagonaster granularis*, 4 — *Leptychaster arcticus*, 5 — *Psilaster andromeda*, 6 — *Plutonaster parelli*, 7 — *Poraniomorpha hispida*.

Арктические виды: 1 — *Chiridota laevis*, 2 — *Eupyrigus scaber*, 3 — *Icasterias panopla*, 4 — *Myriotrochus rincki*, 5 — *Poraniomorpha tumida*, 6 — *Solaster glacialis*. Из Жиркова (2004), по данным А.А. Шорыгина (1928).

шей части Баренцева моря такого перекрывания нет. Более того, создается впечатление, что местами ареалы арктических и бореальных видов даже не соприкасаются (по-видимому, из-за недостатка данных).

Имеющиеся области перекрывания ареалов, вероятнее всего связаны с тем, что этот метод выявляет в первую очередь границы провинций, т. е. групп ЦС. Другая причина — зоны перекрывания в открытом море расположены в акваториях со сложным рельефом: возможно здесь на самом деле нет перекрывания ареалов, а лишь сложная мозаика. К сожалению данных для выявления такой мозаики недостаточно, а у тех, что есть координаты определены с большой погрешностью (по моему опыту в рейсах — до 15'–30' и даже больше), поскольку в то время их определяли счислением, т. е. оценкой положения судна по скорости его хода, известной скорости течений и координатами положения судна, определёнными несколько дней назад в минуты редких просветов в облаках.

Важно отметить, что синперата выявляется в результате анализа видов, предпочитающих самые разные грунты (от ила до камней) и обладающих самыми разными типами питания (от фильтраторов до грунтоедов и хищников), т. е. она ни в коем случае не является границей каких-либо групп видов со сходной биологией, а именно границей ЦС.

Дополнительным и неожиданным результатом оказалась необычайная стабильность положения биогеографической границы во времени. На приведённых картах суммированы данные, начиная с конца XIX в. За этот период, как хорошо известно, наблюдались периоды потепления и похолодания. Согласно парадигме континуализма, в периоды потепления ареал бореальных видов должен был уменьшаться, а арктических — увеличиваться, и наоборот. И действительно, имеется довольно много работ, где это, казалось бы, показано (Книпович, 1921; Дерюгин, 1924; Несис, 1960; Галкин, 1964, 1976, 1986, 1991 и др.). Однако, разное положение границ ареалов арктических и бореальных видов в различные периоды (потепления, похолодания) на карте неизбежно дало бы более или менее широкую зону перекрывания ареалов. На самом деле ничего подобного нет. По-видимому, это связано с неправильной интерпретацией данных. Как показано выше, не существует точных методов проведения границ ареалов. В работах, где анализировали распространение видов в Баренцевом море, границы ареалов проводили по крайним точкам нахождения видов. Этот способ, за редким исключением, даёт уменьшенные ареалы видов. Поскольку вероятность обнаружения вида зависит от его обилия, то при снижении обилия в данном месте, вид уже практически невозможно обнаружить, но это вовсе не означает, что его тут нет. На изменение абиотических условий в пределах экологической амплитуды

ды ЦС (в данном случае — температуры) донные ЦС, имеющие многие черты пастбишных, реагируют изменением относительного обилия их членов. Поэтому обнаруживаемые «пульсации» ареалов, судя по нашему анализу, вероятно, являются лишь отражением изменения частоты встречаемости этих видов в пределах их ареала, а не самих границ ареалов. Границы между ЦС (т. е. биогеографические границы), как показывают наши данные, весьма устойчивы. По-видимому, для изменения их положения необходимы гораздо более продолжительные климатические изменения, по крайней мере, существенно превосходящие по продолжительности время жизни особей видов-доминантов, которое у видов макробентоса часто составляет многие годы, а у некоторых видов и десятки лет. Незначительные изменения абиоты, по всей вероятности, не столь существенны, поскольку ЦС, а не экологические амплитуды изучаемых видов, обычно определяют границы ареалов видов. Виды же обычно способны нормально развиваться и размножаться в условиях, значительно отличающихся от существующих в их ареале.

Недостатки метода:

1. Отнесение видов к ценофильным и ценофобным в рамках метода субъективно, объективное разделение этих групп видов требует изучения состава ассоциаций. Такое изучение не может быть включено в данный метод как его составная часть, ибо, если ЦС будут изучены, мы уже будем иметь полную картину районирования, и необходимость в использовании других методов отпадёт.

Исследование проводят методом последовательных итераций. Данный метод — это первая итерация, поэтому отсеиваемые виды не ценофобы, а только «кандидаты» в них. Хотя, конечно, это может произвести впечатление подгонки результатов путём отсеивания не нравящихся данных. В какой-то мере от субъективности предохраняет использование двух независимых критериев: (1) нет видов со сходными ареалами и (2) нет видов с комплементарным ареалом. Из теории структурализма следует, что ценофобы обычно удовлетворяют обоим критериям, а ценофилы — нет.

Как дополнительный критерий ценофобности вида можно использовать данные о его распределении. Мозаичность распределения свойственна и ценофильным, и ценофобным видам. Но ценофильные виды обильны в определённых ассоциациях = имеют высокую верность (встречаются обычно совместно в определённых ассоциациях, входящих в ту же ассоциацию), а сама ассоциация приурочена к определённым абиотическим условиям. Ценофобные виды имеют малую верность и массовы в местах недавних нарушений или в районах, где ЦС не может нормально функционировать. Поскольку нет оснований полагать, что различные ассоциации и сочетания абиотических факторов отличаются частотой нарушений, связь ценофобных видов с абиотическими факторами и другими видами должна быть существенно ниже.

2. В тех случаях, когда разные части биогеографического региона имеют сильно различающиеся абиотические условия, существует вероятность разделения одного биогеографического региона на два (примеры см. Разумовский, 1999: 417–419, 446–448).

3. Проведение границы возможно только в районе, где встречаются специфические для контактирующих ЦС виды.

4. Легче всего этим методом можно выделить регионы ранга провинции и выше. Для выделения более мелких подразделений, в том числе непосредственно ЦС, необходим анализ распространения большого числа видов, но и в этом случае окончательное решение может быть сделано только после изучения сукцессий (методом выделения ЦС — см. ниже).

Примеры использования метода. Метод широко использовал С.М. Разумовский и его последователи (Разумовский, 1969, 1977, 1999; Разумовский, Лабунцова, 1969; Разумовский, Тихомирова, Богач, Карасёва, 1984; Лабунцова, 1969). В районировании бентоса он использован нами впервые на разобранном выше примере распространения иглокожих и полихет Баренцева моря (Жирков, 2004, 2013), при проведении районирования Северного Ледовитого океана на основе распространения полихет

(Жирков, 2001; Жирков, Леонтович, 2010), впрочем, ранняя работа К.Н. Несиса (1958) сделана скорее этим методом, нежели методом типизации ареала. Практически идентичный метод использовал К.В. Беклемишев (1969) при районировании пелагиали Мирового океана по распространению зоопланктона: «для биогеографического деления послужили не ареалы непосредственно, а обобщённые карты основных типов ареалов... все ареалы каждой группы были нанесены на одну карту» (Беклемишев, 1969: 111). Отличие его метода состоит лишь в том, что он проводил не одну общую границу, а три: «а) за пределами которой нет ни одного нахождения видов, обладающих ареалом данного типа («0%»); б) по обе стороны от которой проходит равное число границ ареалов («50%»); в) в пределах которой встречаются все виды с данным типом ареала («100%», или «ядро» данной группы видов)» (Беклемишев, 1969: 111). Причиной того, что биогеографические границы в пелагиали приходится определять статистически, является то, что поперёк границы происходит проникновение не только населения соседних регионов (как это идет на суше и в бентали), но и самого биотопа, а также то, что картина распределения течений меняется настолько быстро, что имеющиеся данные не позволяют получить одномоментную картину распределения видов. Приходится обрабатывать данные за сравнительно длительный период времени, когда перемещение биогеографических границ в пространстве становится заметным.

Примечание. А.И. Кафанов (2005: 54) даёт принципиально иное описание использования метода, фактически подменяя определение ареала конкретной биоты, определением **площади выявления** (минимальная площадь, на которой можно обнаружить все виды данной конкретной биоты). Правомочность такой замены более чем сомнительна. В литературе часто приводят даже конкретные цифры площадей выявления, а затем их сравнивают полагая, что сравнение списков территорий, равных «площади выявления», даст объективную биогеографическую картину. Подобный подход основан на форме кривой зависимости числа обнаруженных видов от обследованной площади. Эта зависимость в пределах ареала конкретной биоты должна выходить на плато. Такая форма зависимости действительно следует из того факта, что число видов конкретной биоты имеет предел. При охвате исследованиями ареала соседней конкретной биоты число обнаруженных видов вновь начнет расти. В дальнейшем кривая будет опять выходить на плато, соответствующее числу видов двух обследуемых конкретных биот. При добавлении данных по ареалу ещё одной конкретной биоты опять будет происходить рост числа обнаруживаемых видов и т. д. Однако для определения формы кривой необходимо, чтобы некоторое число точек в начале кривой было получено по данным, полученным в пределах ареала одной конкретной биоты. Если же уже первые точки взяты в ареале нескольких конкретных флор, то обнаружить площадь выявления элементарной, а, возможно, и нескольких конкретных биот не удастся. Т. е. разрешающая способность метода зависит от того, насколько представления исследователя о минимальных площадях выявления и, что не менее важно, их форме, соответствуют реально существующей в природе картине. Более того, метод использует в неявном виде два допущения: (1) распределение видов в пределах биогеографического выдела случайно и (2) что форма биогеографического выдела близка по форме к анализируемому участку. Очевидно, что вероятность обоих допущений невелика. Необходимо также отметить, что положение границ ареала конкретной биоты в пространстве при этом вообще не обсуждают. Учитывая вышеизложенное, приходится признать, что на практике выделение первичных выделов с использованием площадей выявления невозможно.

Метод выделения ценотических систем

Основан на непосредственном выделении ЦС.

Использование метода.

1. Проводят районирование методом конкретных биот.

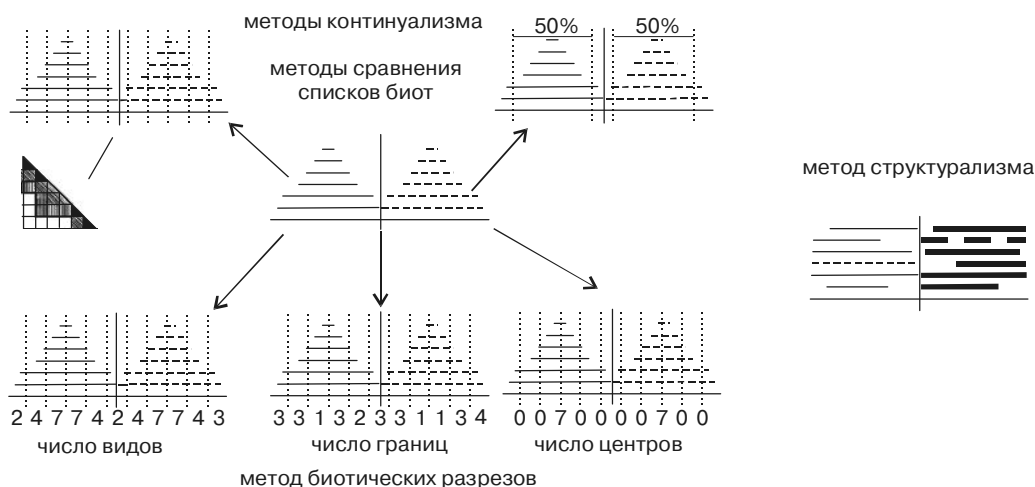


Рис. 2.25. Схемы разных методов выделения биогеографических регионов. Горизонтальные линии — ареалы видов, разные линии — фактические данные по находкам видов. Вертикальная линия — принимаемая биогеографическая граница (объяснения в тексте).

2. Установление сукцессионной системы: сукцессионных рядов и климакса.

Выявленные методом конкретных биот гарница могут быть как биогеографическими, так и биоценологическими. Последнее происходит в тех случаях, когда территория биогеографического района разделяется на два или несколько участков, на которых господствуют разные сукцессионные ряды одной и той же ЦС. Установить, что эти участки принадлежат к одной ЦС можно только после изучения сукцессионных рядов. На этой стадии полезны данные экологов, независимо от того, какой парадигмы (континуализма или структурализма) они придерживаются (или же вообще не затрагивают эту тему). Необходимо ещё раз подчеркнуть, что внешне совершенно одинаковые ассоциации могут быть частью разных ЦС (ниже приведён пример бораничника).

Примеры использования метода. Метод использовали при фитогеографическом районировании как суши так её отдельных частей (Разумовский, 1981, 1999, 2012). В этих работах детально рассмотрена практика применения метода, сложности с которыми сталкиваются исследователи и пути их преодоления.

Сравнение разных методов выделения биогеографических регионов

Применение того или иного метода — первая стадия любой биогеографической работы.

Все методы, в которых рассматривают виды как отдельные объекты:

- чувствительны к полноте списков сравниваемых регионов и изученности распространения отдельных видов; необходимо помнить, что положенные в их основу границы ареалов видов (в том числе диапазоны вертикального или горизонтального распространения) есть лишь более или менее «произвольные картинки», а отнюдь не действительные границы ареалов;

- не только не отделяют ценофильные виды от ценофобных, но даже не ставят задачу это сделать;

- не позволяют отличить кружево ареала от границ ареала;

- обладают низкой разрешающей способностью;

- не выявляют действительного положения границы биогеографического региона, а лишь определяют более или менее широкую область её допустимого положения;

- трудоёмки.

Методы, которые рассматривают не виды по отдельности, а выделяют непосредственно биоты, позволяют установить несравненно более точно положение границы при гораздо меньших затратах сил и времени. В частности, нарисовать пару ареалов ЦС гораздо проще, чем скрупулёзно подсчитывать число границ ареалов видов в различных интервалах, точность же результата обратно пропорциональна затраченным усилиям.

Схематично разные методы показаны на Рис. 2.25.

Методы группирования регионов

Естественная классификация должна исходить из свойств классифицируемых объектов. Географическая и биологическая биогеографии изучают свойства разных объектов, поэтому результаты географического и биологического биогеографического районирования различны. Хотя методы географической биогеографии в этом разделе (как и в прочих) не рассмотрены, широкое распространение в биологической литературе результатов, полученных с их помощью, вынуждает сказать несколько слов об их биологическом содержании.

Изучение конкретного распределения сообществ по поверхности Земли выявляет сходные, а порой и совершенно идентичные сообщества в весьма удалённых районах. В географической биогеографии используют это физиономическое сходство территорий и сообществ. Оценка сходства — первая причина возникновения субъективности. Кроме того, как следует из теории структурализма, отдельные ассоциации, из которых состоят сообщества, есть лишь пространственно-временная форма существования ЦС. Ассоциации связаны динамически, плавно или не очень переходят одна в другую в ареале ЦС. Наличие стадий, переходных между ассоциациями, а также мелкая мозаичность, ведущая к тому, что в одно сообщество часто включают разные ассоциации, заставляет выделять при физиономическом подходе весьма широкие переходные зоны. Сообщества, которые и после этого не удаётся уложить в прокрустово ложе заготовленной схемы, относят к интра- и экстразональным.

Например, в географической биогеографии по физиономическому сходству сообществ выделяют зону хвойных лесов (= тайга, бореальные леса) и зону широколиственных лесов (= неморальные леса), между которыми выделяют зону или подзону смешанных лесов (см., например, Рис. 2.26). Структуралисты же выделяют зону широколиственных лесов, где эдификаторы климакса — разные виды дуба *Quercus* и зону тайги, где эдификаторы климакса — глосеменные (ели, пихты или тёмнохвойные сосны) и не выделяют зону смешанных лесов. Они объясняют существование смешанных лесов тем, что в ходе сукцессий существуют стадии, когда имеется только

«Окончательное разделение лесного пояса Европейской России и сопредельных территорий на зоны лесостепи и широколиственных лесов, южной, средней и северной тайги происходило в течение позднего голоцена, в основном в 1–2 последних тысячелетий» (Турубанова, 2002: 15).

«Судя по археологической и исторической литературе, <это разделение> в значительной степени было обусловлено всё усиливающейся хозяйственной деятельностью» (Турубанова, 2000).

травянистая растительность, стадии с доминированием лиственных и хвойных деревьев (Рис. 1.38, Рис. 2.25). Поскольку смена стадий сукцессий происходит не мгновенно, имеются и переходы между ними. В одних случаях лиственный древостой ещё не выпал, а хвойный уже подрос, в других — хвойный древостой ещё не выпал, а лиственный уже подрос. Из этих двух схем видно, что хвойные деревья могут сменять и мелколиственные, и широколиственные, и широколиственные могут сменять широколиственные и наоборот. Поэтому, с точки зрения структуралистов, «смешанные» леса являют собой хороший пример экотонов ЦС с широколиственными или хвойными доминантами климакса, где переход происходит между ассоциациями с хвойными и лиственными доминан-

тами. Поэтому, с точки зрения структуралистов, «смешанные» леса являют собой хороший пример экотонов ЦС с широколиственными или хвойными доминантами климакса, где переход происходит между ассоциациями с хвойными и лиственными доминан-

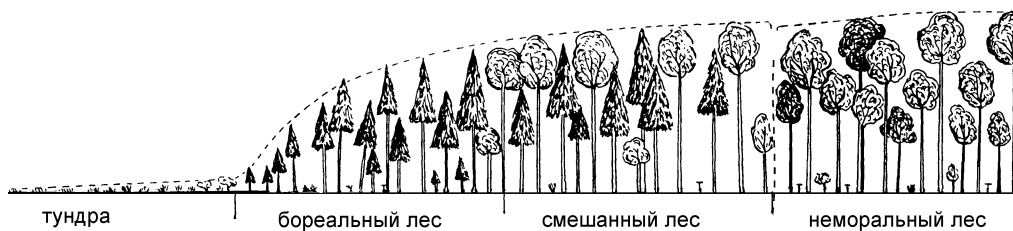


Рис. 2.26. Часть градиента экоклина тундра – тропики. По Уиттекеру (1980).

тами древесного яруса. Факт преобладания в отдельных районах этих ЦС лиственных лесов или заметная примесь хвойных в лиственных лесах является не особенностью данных ЦС, а результатом частых нарушений, большей частью антропогенных (рубок, пожаров и т. п.). В частности, климаксовой ассоциацией в нечернозёмной России на север до Карелии (Рис. 1.36, Рис. 2.27) является ассоциация с доминированием дуба черёшчатого (*Quercus robur*). И именно дуб следовало бы считать характерным для Руси, да так раньше и было. Например, А.С. Пушкин в «Руслане и Людмиле» описывает путешествие главного героя по Европейской России от юга до севера. При этом он упоминает дуб 14 раз, а березу всего 3, причём один из них в словосочетании «березовая дубрава». Однако к настоящему времени дуб почти повсеместно вырублен. Особенного размаха вырубка достигла в конце XIX в., и места, ранее занятые дубравами, теперь заняты ельниками, сосняками, березняками и т. п., но особенно полями, поскольку почвы и режим увлажнения на территориях, ранее занятых климаксом, наиболее благоприятны для пашен (Советов, 1867). На северной границе ареала дуба, несмотря на возобновление дуба в ельниках (местами ин тенсивное), дубравы отсутствуют. Отдельные дубы остались лишь в местах, откуда неудобно вывозить срубленные деревья (долины рек, особенно крутые склоны) (личн. наблюдения И.Ю. Попова). Эта деятельность человека и создаёт обманчивое впечатление интразональности, широко обсуждаемое в литературе. Аналогичные изменения произошли и в Северной Америке. Антропогенный характер имеет и южная граница ареалов хвойных деревьев. Фактически ещё 2500–500 лет назад ареалы широколиственных (дуб, бук, клён, ясень, липа, вяз, граб, лещина) и тёмнохвойных (ель *Picea abies* и пихта *Abies* spp.) деревья в Восточной Европе практически совпадали (подробнее см. Главу 3 и Рис. 3.63), т. е. к зоне смешанных лесов в Восточной Европе следовало бы отнести всю территорию, при этом не было бы ни зоны широколиственных лесов, ни тайги.

Поэтому, если уж выделять зоны смешанных и мелколиственных лесов, то правильнее их назвать, например, «область широколиственных лесов и тайги с интенсивными антропогенными нарушениями» и не пытаться искать её биологического смысла. Антропогенные нарушения, хотя и сильно варьируют во времени и пространстве, происходят сравнительно плавно (даже в настоящее время скорость их протекания сопоставима с продолжительностью жизни поколения *Homo sapiens*) и охватывают огромные площади, создавая обманчивое впечатление естественности (см. также Главу 3).

Справедливости ради надо отметить, что зону смешанных лесов выделяют отнюдь не все биогеографы. Нет её, например, у И.И. Пузанова (1938).

«На обширных пространствах Русской равнины самые северные местонахождения дуба — в долинах рек; по ним он нередко проникает на 200–300 км севернее, чем по междуречьям. Г.Ф. Морозов (1914) объяснял это лучшим прогреванием пойменных почв и их меньшей оподзоленностью; по мнению А.К. Денисова (1980) причины — в более быстром разморзании и более высокой температуре зимой пойменных почв, а также в большей влажности и близости грунтовых вод» (Восточно-Европейские леса..., 2004: 119–120).

«Миф белой берёзы — это искусственный, поэтический миф, причём сравнительно недавний... До конца девятнадцатого века о берёзах никто и не думал, их даже официально не считали белыми. У Рыльева стволы берёз мрачно чернеют, а у Мережковского даже «чернеют как уголь». Поклонение Белой Берёзе идёт главным образом от Есенина» (Метелица, 2004: 8). Такая смена представлений о берёзе — следствие возрастания интенсивности рубок и других антропогенных воздействий, а также сокращения площади пашен и других сельскохозяйственных угодий (Сушков, 1974). И то, и другое привело в конце XIX в. к резкому увеличению лесов на ранних стадиях сукцессий, т. е. возросло и число берёз (эдикатора ранних стадий сукцессий после рубок и пожаров) вообще, и молодых берёз с белой корой в особенности.

Другой пример: В.Б. Сочава, Т.И. Исаченко и А.Н. Лукичева (1953) выделяют на территории Западной Сибири «западный меридиональный сектор», характеризующийся преобладанием сосняков. Авторы объясняют это климатом (близость Ураль-

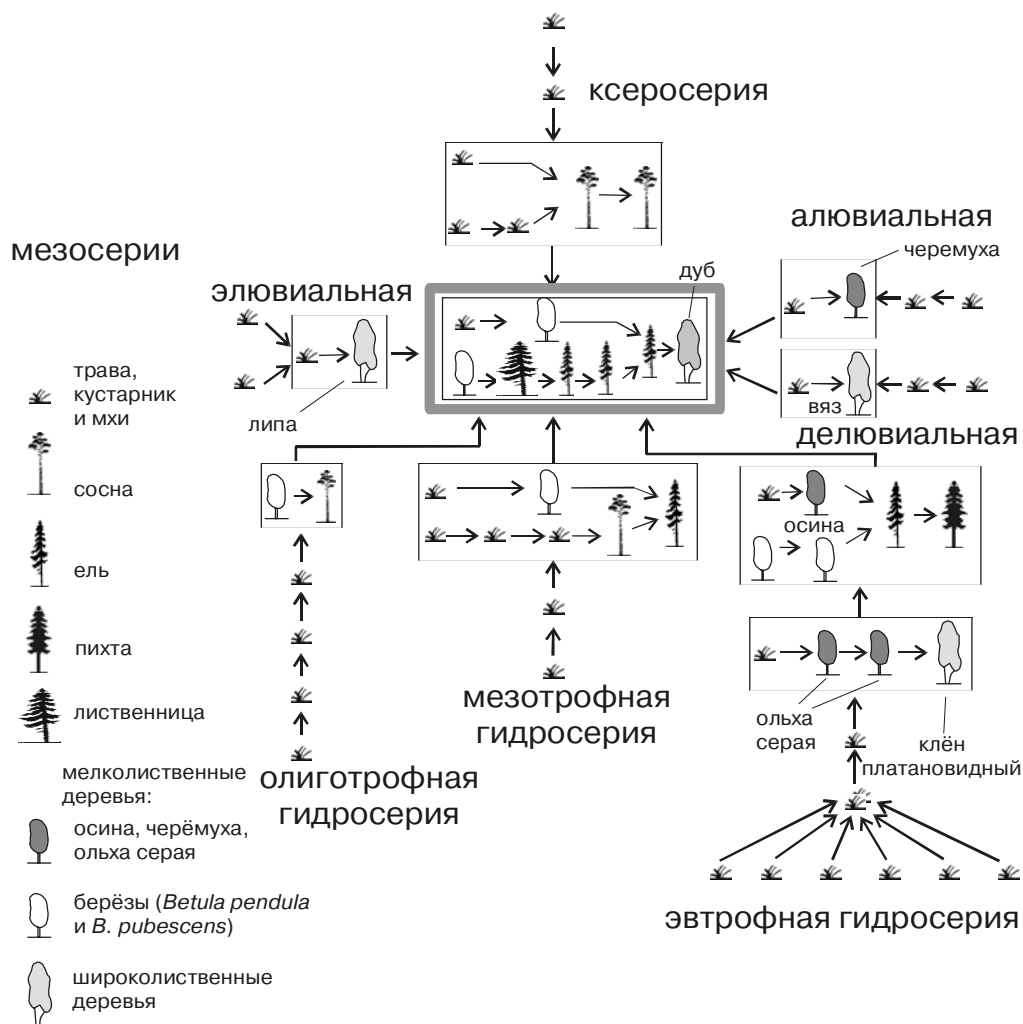


Рис. 2.27. Сукцессионная система Ветлужского ботанико-географического района. По С.М. Разумовскому (1981).

Район расположен северо-восточнее Московского и граничит с ним, схема Московского района дана на Рис. 1.38 (их расположение показано на карте на Рис. 3.65). Расшифровку терминов и обозначений см. на Рис. 1.38.

«Боры из обыкновенной сосны *Pinus sylvestris* с подлеском из брусники *Vaccinium vitis-idaea* и напочвенным покровом из Шреберова плеврозия *Pleurozium schreberi* встречаются от Кольского полуострова до Среднего Дона. По облику и видовому составу это сообщество из группы формаций бореальных хвойных лесов. Поэтому боры-брусничники Среднего Дона следовало бы трактовать как экстразональную растительность, как далёкий южный эксклав светлохвойной тайги, существование которого вблизи южной границы летнезелёных лесов умеренной зоны должно вызывать глубокое изумление. Однако на Кольском полуострове, в подзоне северной тайги, бор-брусничник представляет собой заключительную стадию ксеросерии, которая сменяет стадию вересковой пустоши из обыкновенного вереска *Calluna vulgaris* и преобразуется в ходе последующей сукцессии в климаксный ельник-брусничник с 2 ярусами: древесным ярусом из европейской ели *Picea abies* и кустарничковый ярус из брусники *Vaccinium vitis-idaea*. На Среднем Дону такой же бор оказывается тоже стадией ксеросерии, но не последней, а предпоследней. Он возникает на месте бора из обыкновенной сосны *Pinus sylvestris* без подлеска, но с травяным ярусом из поникшего перловника *Melica nutans* и, в свою очередь, сменяется бором, имеющим также только древесный и травяной ярусы. Однако последний сложен майским ландышем *Convallaria majalis*» (Тимонин, Озерова, 2002: 110) (Рис. 2.27).

ского хребта снижает количество осадков) и преобладанием песчаных почв. На самом деле в этом районе песчаные ледниковые (в данном случае — единственно возможная песчаная материнская порода) отложения практически отсутствуют, а резкое преобладание сосняков, действительно почти сплошь покрывающих водоразделы, связано с постоянным выжиганием лесов местными оленеводами (для увеличения площади ягельников) (Разумовский, 2012). Очевидно, что естественный с точки зрения географов выдел, с точки зрения биолога представляет собой лишь временную стадию развития тайги и вовсе не заслуживает какого-либо выделения на биогеографической карте (но вполне может быть показана на карте хозяйственной деятельности человека, наряду с полями и сенокосами).

В биологической литературе из-за неразработанности биологических методов классификации и выделения ЦС и сообществ есть тенденция использовать географические подходы. В начале главы уже обсуждена принципиальная неприемлемость такого подхода для целей биологии. Но такой подход неприемлем и по другим причинам. Желание биологов использовать географические методы и их результаты основано на ошибочном представлении о том, что в географии всё давно разработано, устоялось и можно взять готовую схему и использовать её в биологических целях. Помимо принципиальной непригодности таких схем, их применение не решает проблему, поскольку общепринятых географических схем нет. Критерии выделения регионов и в географии весьма субъективны. Это следует хотя бы из того, что один и тот же биом разные авторы понимают весьма различно, хотя и называют одинаково. В качестве примера на Рис. 2.28 дано распространение степей по разным авторам. Из сравнения данных схем становится очевидной высокая степень их субъективности, неоднозначности применения этого подхода и в самой географии.

Та же картина наблюдается и в любом более мелком масштабе, в том числе и в масштабе ландшафтов. Например, болото — вполне ясный и хорошо очерченный, казалось бы, тип ландшафта. Однако даже по официальным данным разных ведомств площадь болот в России различается на 20%: в начале 1998 г. в лесном фонде было 128,3 млн. га (Лесной фонд России, 1999), но по данным государственного учёта земель болота в лесном фонде России занимают всего 101,2 млн. га (Думнов и др., 2001). Неофициальные данные дают ещё больший разброс: до 273,0 млн. га (Ефремов и др., 1994) и даже 361,1 млн. га (Вомперский и др., 1999). Достоин удивления, что при общем разбросе размеров площадей в три раза, все источники считают возможным приводить свои цифры с точностью до четырёх значащих цифр.

Из сказанного выше вовсе не следует, что выделение зон в биогеографии не нужно и бессмысленно. Однако для получения осмысленных с биологической точки зрения зон следует использовать биологические критерии, тем более, что имеются

«Хотя понятия «саванна» и «степь» были введены для обозначения определённых типов растительности, в последнее время они применяются географами скорее для обозначения соответствующих климатических зон... В этом случае, по мнению автора, следовало бы пользоваться чисто климатической терминологией... ботанические термины... должны применяться для характеристики какой-то определённой категории растительного покрова» (Вальтер, 1968: 276).

образцы такого районирования с получением биологически значимой информации.

В качестве примера можно привести выделение зон наземной растительности С.М. Разумовским (1999). Начав с установления ботанико-географических провинций, он выявил коренные ассоциации их климаксов, затем сравнил облик древесных эдификаторов климаксовых ассоциаций, общее число которых (для всей Земли) составляет лишь несколько десятков, и обнаружил, что «эти виды очень легко и естественно распадаются на четыре различных между собой и очень монолитных морфологических типа:

1. Вечнозеленые перистолистные деревья с почками, лишёнными почечных чешуй.

2. Вечнозеленые широколистные деревья с почками, защищёнными почечными чешуями.

3. Летнезелёные широколистные деревья с почечными чешуями.

4. Вечнозелёные деревья с игольчатыми листьями ксероморфной структуры и с почечными чешуями» (Разумовский, 1999: 73).

Эти зоны и являются естественными биологическими зонами растительности Земли: тропическими, субтропическими и широколиственными лесами и тайгой.

ЦС, входящие в одну зону, могут приобрести физиономическое сходство конвергентно и вообще не иметь ничего общего ни в своём составе, ни в происхождении. Сходная ситуация имеется и в таксономии: в воде активно плавающие животные приобретают форму рыбы, но гораздо информативнее классификация не на основе жизненных форм, а филогенетическая, учитывающая то, что одни из этих «рыб» — рыбы, другие — рептилии, третьи — млекопитающие, четвёртые — птицы, пятые — головоногие моллюски и т. д. Из того факта, что в воде они приобрели сходную форму, мало что можно сказать об их внутреннем строении, биохимии, происхождении и т. п. Но все эти данные вполне доступны из филогенетической классификации, построенной на основе их генетического родства. Аналогично, объединение биогеографических регионов по их происхождению гораздо более информативно для понимания их биологических свойств, тогда как зональные классификации лишь показывают многообразие ЦС, образовавшихся на разной биотической основе, но в сходных абиотических условиях.

Для других целей (например, для оптимального размещения санаториев) более информативными являются иные логические основания для объединения регионов, причём логические основания для разных задач могут быть разными. В некоторых случаях более информативными будут и чисто физиономические основания.

Итоговая схема биогеографического распространения обычно иерархична. Критерии группирования районов могут быть весьма различны. В биологической биогеографии методы группирования регионов можно подразделить на три группы, в зависимости от того, что, по мнению авторов схем они должны отражать. Наиболее распространена точка зрения, согласно которой схемы должны отражать степень эндемизма, или, что то же самое степень схождения и отличия биот. Другие полагают, что схема должна давать представление о древности, времени происхождения, истории расселения и о центрах развития биот. И, наконец, третьи полагают, что схемы должны отражать распределение экосистем. Примеры схем, отражающих разные точки зрения приведены на Рис. 2.29–2.31 и на цветной вклейке Ц.4. На Рис. 2.29 приведена классическая схема Wallace и Sclater, основанная на оценке фаунистического схождения. Почти сразу же после того, как она была предложена, её подвергли критике за

то, что она не даёт представления ни о древности, ни о центрах развития и истории расселения. Для отражения этих аспектов были предложены схемы на Рис. 2.30 и 2.31. И, наконец, распределение ЦС показано на Рис. Ц4. Стремление отразить историю развития биот привело к объединению мало сходных регионов только из-за ареалов древних таксонов, имеющих малое значение в экосистемах регионов, как например, в Архигее (Рис. 2.31). Схема, построенная на основе сходства (Рис. 2.29) ближе к схеме, отражающей распределение ЦС (Рис. Ц4). Основное их различие обусловлено тем, что в первая построена методом сравнения списков биот, а вторая — методом выделения ЦС.

В основу группировки регионов следует положить анализ ценофильных видов. Разделение видов на ценофильные и ценофобные требует проведения в каждом биогеографическом регионе серьёзных исследований. В данный момент эти исследования только начинаются и на практике в морской, да и пресноводной и даже наземной биогеографии приходится считать все виды ценофильными, что, без сомнений, неверно. Как уже говорилось, доля ценофобных видов в разных таксонах наземных растений варьирует от 0 до 100%. Это говорит о том, что одни таксоны более пригодны для целей биогеографического районирования, нежели другие, а некоторые — и вовсе неинформативны. Использование ценофобных видов при сравнении биогеографических регионов приводит в первую очередь к сглажи-

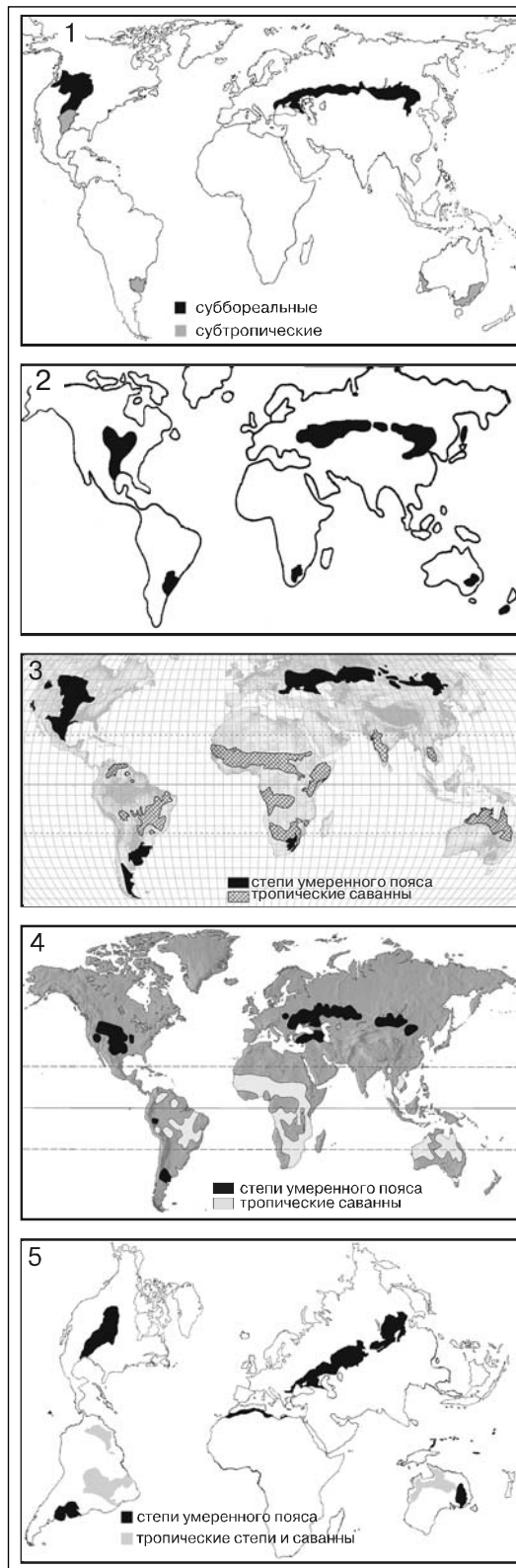


Рис. 2.28. Распространение биома степей по разным авторам.

1 — по: А.Г. Исаченко, А.А. Шляпникову (1989); 2 — по: В.Г. Мордковичу (1982); 3 — Woodward (2008); 4 — Allaby (2006); 5 — по классификации ЮНЕСКО (План действий..., 1984). См. также Рис. Ц*.

Необходимо отметить, что участок биома степей в Южной Америке (пампы), показанный на всех схемах, возможно, не является естественным, а имеет антропогенное происхождение (см. Главу 3).

«Все опубликованные до сих пор (т. е. за последние два века) схемы территориального расчленения растительного покрова при всех их различиях объединяются одним общим признаком — все они строились дедуктивно, т. е. «сверху вниз», от крупных единиц к более мелким. Этот, формально логичный, но биологически ненаучный способ состоит в том, что изучаемое множество (в данном случае совокупность растительных сообществ планеты) произвольно делится на логические классы по субъективно выбранным признакам. При этом степень дробности деления также вполне субъективна и в принципе почти неограничена, а границы получаемых единиц в сущности не являются вообще границами, т. е. не совпадают с реально существующими в природе изолиниями качественных скачков» (Разумовский, 1980: 11).

ванию различий. Также теоретически возможно, но представляется маловероятным для антропогенно слабонарушенных регионов, что учёт ценофобных видов существенно исказит картину: заставит объединить районы, различающиеся ценофильной биотой и наоборот. В сильнонарушенных регионах, к которым относится большая часть суши, ценофобные виды составляют существенную долю биоты, часто гораздо больше половины. Многие из этих ценофобных видов переселены умышленно или случайно человеком из других биогеографических регионов. Сам факт такого переселения не всегда очевиден, иногда его устанавливают только после тщательных исследований. В то же время многие ценофильные виды, в том числе и игравшие в природных ЦС существенную роль, во многих районах истреблены или их численность существенно снизилась, в результате

чего естественный облик ЦС был изменен, порой до неузнаваемости (многочисленные примеры этого приведены ниже, особенно в Главе 3). Можно с уверенностью сказать, что использование при сравнении полных списков биот в таких случаях даст картину очень сильно отличающуюся от той, которая будет получена при сравнении списков конкретных биот, т. е. тех, которые были до прихода человека и которую только и следует считать естественной.

На практике, при проведении районирования необходимо соблюдение правил логики. В первую очередь это значит, что классификацию следует делать на одном логическом основании. Это означает также необходимость соответствия идеологий, положенных в основу методов, использованных для выделения районов и их группировке.

В ботанике существует также разделение биогеографических схем на флористические, геоботанические и ботанико-географические (Камелин, 1990, 2012). Здесь, вслед за Лавренко (1942, 1962) и Разумовским (1999, 2010) мы считаем их синонимами, поскольку ареалы ценофильных видов определяют ЦС, в состав которых они входят, различия флоры отражают то, что разные территории заняты различными ЦС.

Метод соответствия ранга биогеографического региона рангу эндемиков

Многие авторы (Тахтаджян, 1970; Старобогатов, 1970; Гурьянова, 1972; Василенко, 1974; Несис, 1982а; Хржановский и др., 1986; Кафанов, Кудряшов, 2000; Абдурахманов и др., 2003, Spalding et al., 2007 и многие другие) предлагают присваивать ранг биотическому региону в зависимости от ранга его эндемиков или, по крайней мере, учитывать ранг эндемиков при определении ранга биогеографического региона. Посмотрим, как на практике применяют это требование. Проводя биогеографический анализ шельфа Северного полушария, Е.Ф. Гурьянова пишет: «Самая высокая категория — царство; важнейшими критериями для её выделения служит очень высокий ранг эндемизма — наличие эндемичных классов и подклассов, хотя бы и немногих, и большого числа эндемичных отрядов» (Гурьянова, 1972: 11). Далее она сама выделяет два царства. Первое — тропическое — в полной мере удовлетворяет предложенным ею критериям для царства. Второе объединяет обе бореальные и арктическую области. Это царство ни в коей мере не удовлетворяет её же собственным

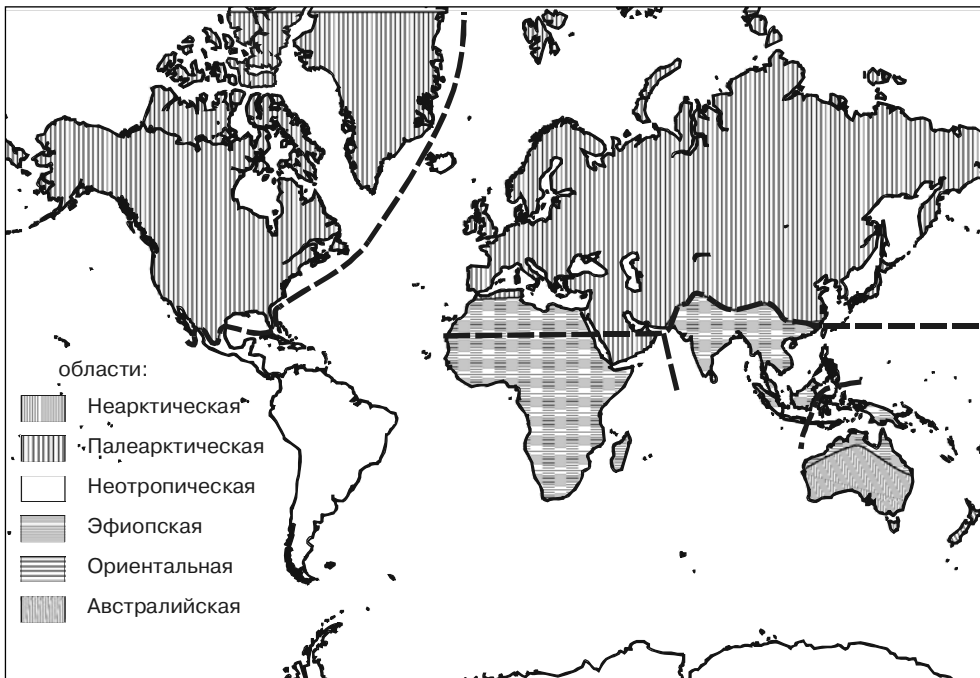


Рис. 2.29. Схема фаунистического районирования суши Wallace и Sclater (по: Huggett, 2004), основанная на оценке сходства биот.

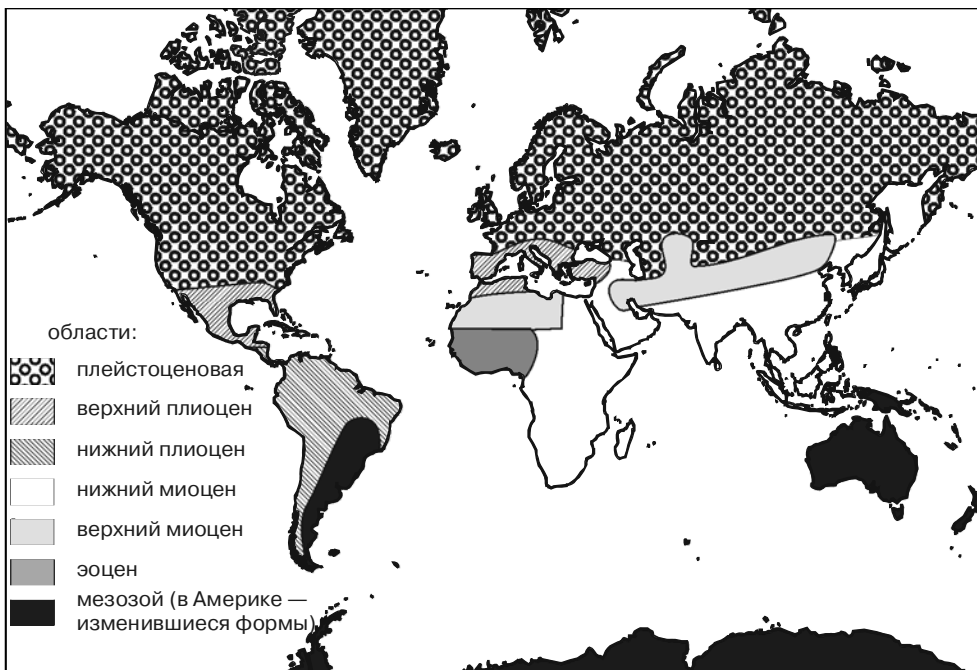


Рис. 2.30. Схема биогеографического районирования суши Rutimeyer (1867), отражающая древность фаун (по Лаптеву, 1940).

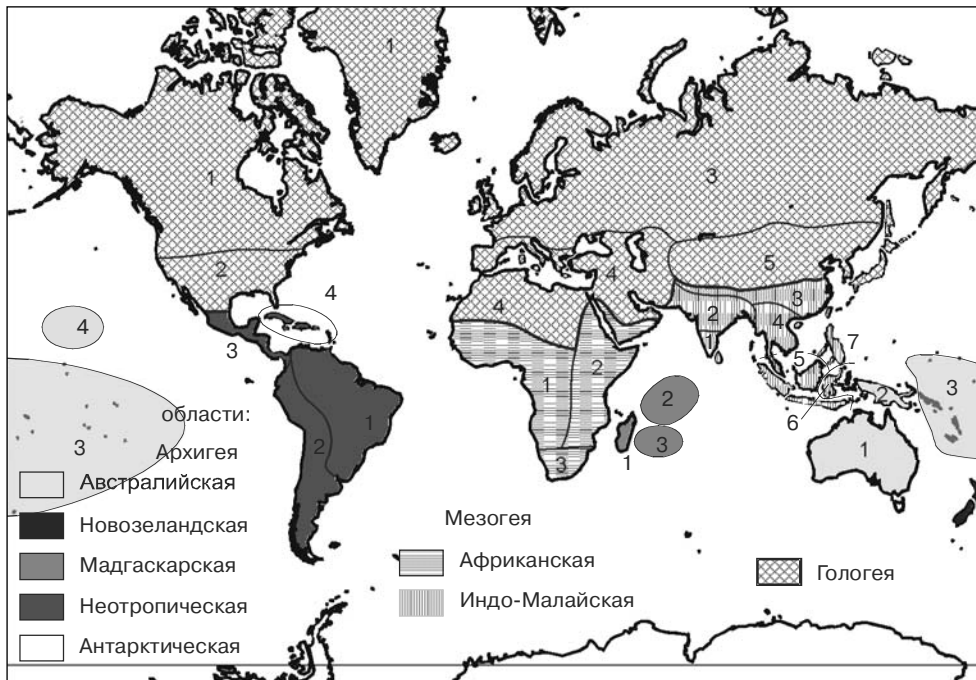


Рис. 2.31. Схема биогеографического районирования суши Бианки (1918), отражающая наличие таксонов, принадлежащих той ли иной эпохе (по Лаптеву, 1940).

Области (подобласти). Жирным шрифтом выделены подразделения ранга более высокого, чем область **Архигея** — вторичная суша: Неотропическая (1 — Бразильская, 2 — Патагонская, 3 — Центральноамериканская, 4 — Вестиндская); Мадагаскарская (1 — Мадагаскарская, 2 — Сейшельская, 3 — Маскаренская); Австралийская (1 — Австралийская, 2 — Новогвинейская, 3 — Полинезийская, 4 — Гавайская); Новозеландская; Антарктическая.

Мезогейя — третичная суша: Африканская (1 — Западноафриканская, 2 — Восточноафриканская, 3 — Южноафриканская); Индо-Малайская (1 — Южноиндийская, 2 — Переднеиндийская, 3 — Китайско-Гималайская, 4 — Индо-Китайская, 5 — Малакско-Зондская, 6 — Целебеская, 7 — Филиппинская).

Гологея — четвертичная суша: (1 — Бореоамериканская, 2 — Сонорская, 3 — Боревразийская, 4 — Средиземноморская, 6 — Нагорноазиатская).

Названия высших подразделений основаны на терминологии итальянского геолога Джованни Ардуино, который, изучая геологию северной Италии в 1759 г., разбил шкалу времени на первичный, вторичный и третичный периоды. Позднее к ним добавили четвертичный период. Названия основаны на процентном содержании в отложениях данного времени ископаемых моллюсков, близких к современным видам. Вторичный период соответствует периоду до кайнозоя (>65 млн. лет назад), четвертичный — ледниковому периоду (<1,8 млн. лет назад), третичный — периоду между ними. Т. е. по мнению автора схемы древнейшие таксоны архигеи (однопроходные, сумчатые и неполнозубые) образовались до кайнозоя, мезогейи (низшие плацентарные) — в кайнозое до ледникового периода, гологеи (высшие плацентарные) — во время ледникового периода.

критериям. Аналогичные выводы сделал С.М. Разумовский (1999), разбирая самую популярную в отечественной биогеографической литературе схему фитогеографического районирования Земли А.Л. Тахтаджяна (1970) (Рис. 3.28). Очевидная невозможность применить данный метод на практике даже его энтузиастами однозначно свидетельствует о его несостоятельности.

С другой стороны, показано, что число родов является простой математической функцией числа видов: чем больше видов, тем больше родов (Кафанов, 1991). Иными словами, более богатая видами биота будет содержать и большее число высших таксонов (родов, семейств, отрядов и т. д.), что мы, собственно говоря, и имеем: в тропической биоте больше таксонов высокого ранга, эта разница и есть эндемичные таксоны. Искать в этом какой-либо биологический смысл вряд ли стоит, скорее, такая закономерность «описывает, по-видимому, не реальные биологические законо-

мерности, а эффекты, порождаемые конечной «пропускной способностью» человеческого мозга и неосознанным стремлением исследователей компенсировать это ограничение» (Кафанов, 1991: 41–42). Как сказано выше, Ранг таксона объясняют не генетические, а экологические причины, он функция не времени, а различий в ресурсах, потребляемым исходным и образовавшимся таксонами.

Метод доли эндемичных таксонов

При использовании этого метода ранг биогеографического региона ставят в зависимость от степени эндемизма его биоты.

Использование метода. Вычисляют процент эндемов каждого района: чем он больше, тем выше биогеографический ранг региона.

Недостатки метода:

1. Сильная зависимость результатов от степени изученности распространения отдельных видов и от размещения по регионам таксономистов-дробителей и объединителей. Важность данного недостатка резко усиливается в тех случаях, когда в качестве биогеографических регионов берут разные страны. Часто в одних странах преобладают дробители, в других — объединители. Сверх того, некоторые исследователи, исходя из чувства патриотизма, стараются подчеркнуть уникальность своей страны. Так, после распада СССР эндемизм биот некоторых, ранее входивших в него стран, резко возрос.

2. Ценофобные виды рассматривают наравне с ценофильными.

3. Пороговые значения степени различия регионов для разных рангов регионов задают априорно: Briggs (1974) считал 10% эндемов достаточным для выделения отдельной провинции. Почему 10%, а не 9% или 11%? Впрочем Woodward (1856) считал необходимым 50%. Отсутствие биологического обоснования рубежных значений приводит к субъективности получаемых результатов. К тому же мнение о постоянстве этого рубежного значения является необоснованным.

4. Вполне можно представить формирование ЦС вовсе без образования эндемичных таксонов. Например, олиготрофные океанические районы абиссали полностью лишены эндемов, тем не менее А.Н. Миронов (1981) считает возможным рассматривать их как самостоятельные фаунистические регионы. Очень немного (если вообще есть) эндемов в Скандинавской шельфовой провинции (см. Главу 5).

5. С другой стороны, как показано в предыдущей главе, степень таксономического сходства/различия биот свидетельствует не только и, может быть, не столько об их генетических связях, сколько о различиях в условиях, где формировались сравниваемые биоты, а в случае изолированных ЦС — о числе исходных видов, из которых формировалась данная ЦС.

«Голарктическое царство» характеризуется [А.Л. Тахтаджяном] 39 эндемичными семействами. В Московской области из этого числа имеются лишь три семейства: *Adoxaceae*, *Butomaceae* и *Scheuchzeriaceae**. При этом *Butomaceae* отсутствует в Северной Америке... Таким образом, даже такая естественная, реально существующая и хорошо известная флористическая единица, как Голарктис, не может быть ни выделена, ни охарактеризована по предлагаемому А.Л. Тахтаджяном принципу» (Разумовский, 1999: 30).

«Мы приходим к совершенно различным выводам о степени близости флор субтропических частей Китая и Японии в зависимости от того, какой объём вида мы примем. При широком понимании вида (которого придерживается и автор этой книги) обе флоры почти идентичны; с точки же зрения современных японских ботаников, большинство японских видов эндемично и, следовательно, обе флоры весьма далеки друг от друга» (Разумовский, 1999: 32).

* *Adoxaceae* и *Scheuchzeriaceae* включают по одному широко распространённому болотному виду (некоторые считают, что в Северной Америке и Евразии обитают разные, хотя и близкие виды) *Butomaceae*, или сусаковые интродуцированы в Северной Америке.

«К этой группе относится множество безареальных, в сущности, форм, возникающих в результате генетико-автоматических процессов (дрейфа генов) в местностях, способствующих временному расчленению видовых популяций на изолированные небольшие участки. Эти формы очень часто получают в литературе видовой статус. Таково, например, большинство видов родов *Erica*, *Gasteria* и *Haworthia* и многих родов *Aizoaceae* в Южной Африке, *Ceanothus* и *Arctostaphylos* в Калифорнии, *Hebe* и *Coprosma* в Новой Зеландии, дуб *Quercus* и виды многих родов кактусов *Cactaceae* на Мексиканском нагорье и т. п. Все подобные центры видообразования приурочены к гористым местностям, подвергающимся с давних времен антропогенной эрозии и усиленно посещавшимся флористами» (Разумовский, 1999: 41).

Из 30 видов подрода жужелиц *Carabus* (*Archiplectes*), обитающего лишь на западе Большого Кавказа «большинство локализовано в очень ограниченных участках... часто лишь на одном горном массиве или отроге» (Крыжановский, 2002: 10).

6. В случае ЦС, состоящих из дискретных участков — вершины подводных гор или хребтов (талассобатиаль), пресноводные водоёмы, архипелаг, группа горных вершин или долин и т. п. — группы с малыми расселительными способностями могут образовывать эндемы в каждом участке (дарвиновские вьюрки, гавайские цветочницы, жужелицы, бескрылые кобылки *Conophyma*, образующие в Средней Азии на каждом хребте свой вид), тогда как большая часть видов, образующих эту ЦС, общие. Экологическая роль эндемиков отдельных участков ЦС может быть полностью идентичной. Такие узколокальные эндемы, замещающие друг друга в разных изолированных частях одной ЦС, следует учитывать при сравнении различных ЦС особым образом, возможно, как один таксон. Простой арифметический подсчет даёт искажённое представление о специфичности ЦС, свидетельствуя скорее о том, что её ареал состоит из изолированных участков, нежели о её отличии как целого от других ЦС.

Наоборот, в случае ЦС расположенных вдоль градиента (например, экватор—полюс) изменения биот могут происходить плавно, что трудно отразить в иерархии, основанной на подсчёте числа эндемичных видов.

Примеры использования метода. Наличие или отсутствие эндемиков очень часто так

или иначе учитывают на качественном или количественном уровне. В некоторых случаях процент эндемиков используют как основной критерий. Это делали при районировании бентоса Мирового океана (Briggs, 1995), Мирового океана по головоногим моллюскам (Несис, 1982а, б), континентальных водоёмов по стрекозам (Белышев, Харитонов, 1981, 1983).

Метод значимости биогеографических границ

При использовании этого метода ранг биогеографического региона ставят в зависимость от степени смены таксономического состава его биоты на границах.

Использование метода. Сравнивают списки биот разных районов. Чем больше меняется состав биоты на границе данного региона, тем выше его ранг.

Недостатки метода:

1. Сильная зависимость результатов от степени изученности распространения отдельных видов.

2. Ценофобные виды рассматривают наравне с ценофильными.

3. Часто конкретную зависимость степени различия регионов от степени смены биоты на границе задают априорно, например, 50% смена видов. Почему не 49% или 51%? Отсутствие биологического и математического обоснования рубежных значений приводит к высокой субъективности получаемых результатов и зависимости от степени полноты изученности биот.

В более совершенных модификациях метода рубежные значения степени смены таксономического состава на границе не задают a priori, а определяют a posteriori (см. Семёнов, 1982). Это полностью устраняет последний недостаток метода и дела-

ет его вполне объективным и адекватным. К сожалению, остальные недостатки метода неискоренимы.

Примеры использования метода. Планктон Мирового океана (Беклемишев, 1982), бентос шельфа Южной Америки (Семёнов, 1982) (Рис. 2.32), млекопитающие юго-восточной Азии (Бобров, Неронов, 1995).

Метод оценки сходства списков выделенных регионов

Близок к методу доли эндемичных таксонов. Регионы объединяют по степени их сходства.

Использование метода. Степень сходства оценивают с помощью индексов, использующих только факты находки или отсутствия видов (Жаккара, Чекановского-Сьеренсена и др.). Индексы, использующие данные по обилию, биомассе, частоте встречаемости и т. п., для этой цели непригодны.

Особо следует сказать о бессмысленности применения незаслуженно популярного в биогеографии индекса Престона (Азовский, 2010).

Классификацию регионов наглядно проводить методами кластер-анализа, возможны и другие методы. Вопрос об информативном содержании результатов, полученных с помощью разного математического аппарата, рассматривают в нескольких работах (Неронов, 1980; Песенко, 1982; Кафанов, 2006). Анализ дискретности распределения формальных показателей для определения ранга биогеографических выделов на конкретном, собранном в природе материале проведён Е.М. Hagmeier и С.Д. Stults (1964) и В.Н. Семёновым (1982).

Недостатки метода:

1. Метод основан на предполагаемой прямой зависимости таксономического сходства биогеографических регионов от их генетического родства. На самом деле, такое не всегда, а, возможно, и обычно не так. Если наличие общих таксонов указывает на источники таксонов для формирования биоты данного региона, то эндемичные таксоны свидетельствуют не только и даже может быть не столько о длительности существования биоты как самостоятельной биогеографической единицы, сколько о степени отличия условий, в которых она формировалась, от условий существования донорских биот (см. раздел «Скорость образования новых видов»). В то же время при сравнительно плавном изменении условий в пределах анализируемого района (например, при группировке шельфовых районов, последовательно сменяющих

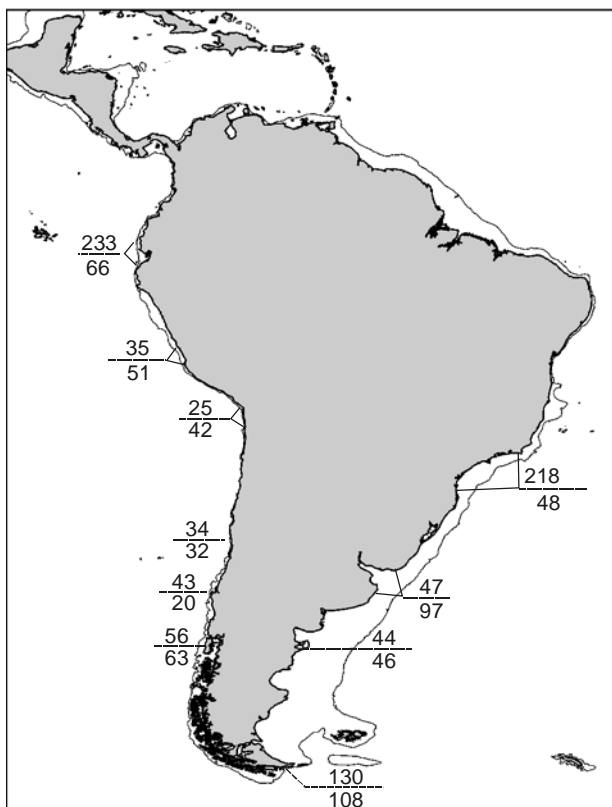


Рис. 2.32. Пример использования метода значимости биогеографических границ. По В.Н. Семёнову (1982). В числителе — число видов, имеющих в данном месте южную границу ареала, в знаменателе — северную.

друг друга вдоль берега), этот недостаток, вероятно, не сильно искажает действительные генетические взаимоотношения регионов.

2. Ценофобные виды рассматривают наравне с ценофильными. Хорошо известно, что многие виды иногда встречаются за пределами их ареалов. Учёт таких находок приводит к сглаживанию различий биот. Положение сильно осложняется при сравнении биот, резко различающихся по таксономическому богатству: в этом случае существует реальная возможность включения малоразнообразной биоты в состав более разнообразной.

3. Весьма субъективным моментом является критерий, по которому различие регионов считается достаточным, чтобы их считать отдельными. Для придания кажущейся формализации часто используют пороговые значения, заданные априорно. Ещё S.P. Woodward (1856) считал два региона разными, если по крайней мере 50% их видов различны. Почему 50%, а не 49% или 51%? Подобные рубежные значения нуждаются в обосновании, но его, за редчайшим исключением, даже и не пытаются делать, вероятно, из-за очевидного отсутствия в нём какого-либо биологического смысла. Несомненно, что разделение биосферы на биогеографические регионы должно производиться на основе биологических особенностей. Для преодоления этого недостатка разработаны способы формализации (Семёнов, 1982), позволяющие избежать субъективизма и проводить границы по выявляемой дискретности значений показателей сравнения. Надо отметить, что данные способы работают при небольшом числе сравниваемых районов. С увеличением этого числа, исходя из общих соображений, дискретность значений должна пропасть.

Примеры использования метода. Этим методом проводилось группировка районов на основе распределения бентоса у Южной Америки (Семёнов, 1982), полихет Северного Ледовитого океана (Жирков, 2001), млекопитающих Северной Америки (Hagmeier, Stults, 1964). Это стандартный метод, который использовали авторы «Фауны России» («Фауны СССР») и «Определителей по фауне России» («Определителей по фауне СССР»).

Биотагенетический метод

Метод структуралистов, основанный на анализе ЦС и их биот в целях выявления их генетических связей, т. е. того, какая ЦС от какой произошла. Как было показано выше, минимальным биогеографическим выделом является ареал ЦС — биогеографический район.

В фитогеографии суши районы с одной и той же коренной ассоциацией климакса, но различающиеся другими сообществами, объединяют в ботанико-географический округ. Округа с одним и тем же эдификатором коренной ассоциацией климакса объединяют в провинцию. Объединение провинций одновременно по ценотическим и по флористическим свойствам невозможно. Объединение провинций с эдификаторами коренных ассоциаций климакса, принадлежащих к одной жизненной форме, даёт растительную зону. Провинции одной растительной зоны могут вообще не иметь ничего общего ни по флористическому составу, ни по происхождению. Провинции одной области чрезвычайно разнородны с ценотической точки зрения, но объединены единством происхождения: они образованы из одной верхнемеловой ботанико-географической провинции. В пределах области одни провинции могут иметь значительное число общих видов, другие — викарирующие виды общих родов, третьи — сходны по составу родов, представленных далёкими видами и т. д. Всё это отражает историю формирования биот провинций. Области по систематическому сходству объединяют в царства. Деление на царства отражает более древние, чем меловые, флорогенетические связи.

Для возникновения ЦС, судя по достаточно хорошо восстановленной истории биогеографии европейской суши (см. Главу 3), вполне достаточно нескольких тысяч лет, возможно и меньше. Поэтому биогеографическая картина на низшем уровне,

уровне биогеографических районов, вероятно, может быть весьма лабильной. Судя по этим же данным время существования биогеографических выделов более высокого ранга значительно больше. Вопрос, однако, нуждается в специальных исследованиях.

В биогеографии океана и континентальных водоёмов аналогичных работ проведено не было. Фактически даже проблемы сукцессии и климакса только начинают разрабатывать. Поэтому при проведении биогеографического районирования Океана мы вынуждены в лучшем случае останавливаться на наиболее ярко выраженном уровне — провинциях, оставляя вопросы выделения округов и районов, как и проблему их наличия в бентали, для дальнейших исследований. Анализ предложенных схем биогеографического районирования океана и собственный опыт изучения биогеографии Северного Ледовитого океана, Северной Атлантики и Северной Пацифики создали у меня впечатление, что в отношении эндемичных таксонов морской бентос даёт весьма сходную картину с описанной выше фитогеографической картиной суши: ярко выраженный эндемизм свойственен выделам ранга не ниже провинции, более мелкие выделы отличаются преимущественно разным сочетанием в их составе разных биогеографических элементов и разными ассоциациями при низком уровне эндемизма или его полном отсутствии.

Использование метода:

Производят филогенетический анализ списков ценофильных видов сравниваемых регионов. При анализе следует выявлять причины образования эндемиков (см. выше). Часто, особенно на территориях, имеющих черты островных, высокий эндемизм обусловлен сравнительно малым количеством исходных таксонов, из которых формируется ЦС.

Наличие близкородственных эндемиков низкого ранга (близких видов одного рода, близких родов) свидетельствует о молодости таких ЦС. Обычно это наблюдается в случае изолированных биот, формирующихся в условиях, очень сильно отличных от окружения (острова в океане, горные вершины и т. п.), поскольку преодолеть изоляцию способно малое число таксонов. Но изоляция необязательна, совершенно тот же эффект — образование близкородственных эндемиков — наблюдается и когда условия в ареале формирующихся ЦС сильно отличаются от условий в ареале ЦС-доноров (крупные озёра и Каспийская биота).

Если эндемики неродственны и принадлежат к монотипичным или олиготипичным таксонам, это свидетельствует в пользу реликтового характера данной ЦС. Такой же эффект даёт и образование новой ЦС на площади, имеющей низкий поток энергии (например, арктических шельфовой и глубоководной ЦС — см. Главу 5).

Недостатки метода:

Метод не поддаётся автоматизации. Вместо сравнительно простых вычислений, как, например, в методе оценки сходства списков, необходимы тщательные сравнение и анализ филогенетических взаимоотношений видов, входящих в разные биогеографические районы и учёт их роли в ЦС, выявления различных элементов: генетических, географических, исторических и миграционных и их роли в ЦС.

Примеры использования метода. Фитогеографическое районирование суши (Разумовский, Дыбская, 1969; Разумовский, 1977, 1980, 1999, 2012).

«Провинция — основная единица ботанико-географического районирования. Её флористическая монолитность чрезвычайно велика. Если районы и округа различаются между собой десятками видов, то на границе провинций исчезают и появляются многие сотни видов. В то же время общая схема сукцессий на всей территории провинции довольно сходна, различаясь лишь в деталях. Сравнивая же схемы для разных провинций, мы вообще не находим в них ничего общего. Даже если в двух провинциях и есть одноимённые сообщества, то их экологические ниши и положение в сукцессионной системе резко различны» (Разумовский, 1999: 63).

Заключительные замечания

Наименьший биогеографический выдел — район = ареал ЦС. Однако в реальности для выделения районов обычно не хватает данных. Лишь провинции достаточно легко можно установить с помощью метода выделения конкретных биот. Поэтому детализация большей части схем вынужденно останавливается на выделении провинций или регионов более высокого ранга.

Стандартные методы группировки выделов дают легко интерпретируемую картину преимущественно в случае разбиения непрерывной площади. Включение в общую иерархию изолированных территорий часто затруднительно из-за островных эффектов (см. ниже).

Некоторые крупномасштабные закономерности

Отсутствие общей теории современной биогеографии, базирующейся почти исключительно на концепции континуализма, стимулирует поиски частных закономерностей (правил), позволяющих создать хоть какую-то упорядоченность. Эти закономерности и правила лишь описывают наблюдаемую картину, обладают низкими прогностическими возможностями и имеют многочисленные исключения. Однако, поскольку тот или иной набор этих закономерностей присутствует в учебниках и обобщается в научной литературе, необходимо рассмотреть их хотя бы вкратце.

Изменение таксономического разнообразия по поверхности Земли

Очевидное различие биоразнообразия в разных частях Земли стимулировало поиски закономерностей, описывающих данный феномен. Выявление этих закономерностей — одна из основных задач макроэкологии. Были предложены закономерности, описывающие постепенное снижение видового богатства организмов в направлении от тропиков к полюсам, с увеличением глубины или высоты местности, связь размеров ареалов с широтой местности и т. д. и т. п. (например, правило Рапопорта, связывающее размер ареала с широтой). При анализе таких закономерностей, прежде всего, возникает проблема, какие регионы следует сравнивать. Очевидно, что сравнивать следует однотипные регионы, но что считать однотипным сильно зависит от используемых концепций. С позиций континуализма, отрицающего эндогенную дискретность биосферы, вполне допустимо сравнение списков любого произвольно выбранного региона (но всё же желательно примерно одного размера, чтобы уменьшить влияние размеров площади). С позиций структурализма, следует сравнивать лишь биогеографические регионы одного ранга, размер же площади значения не имеет. Поскольку размер биогеографических регионов весьма слабо связан с их рангом, сравнение списков регионов, равных по площади, но разного биогеографического ранга скорее будет отражать различие рангов, нежели изменение биоразнообразия вдоль анализируемого градиента. Так, часто пишут о большем таксономическом разнообразии шельфовой биоты по сравнению с глубоководной. При этом оперируют данными, полученными в результате сравнения числа видов на разных глубинах или на разных широтах, обычно для всего Мирового океана. Между тем, всё океаническое ложе занято единым биогеографическим выделом, вероятно, ранга области. На шельфе же расположено несколько областей. Неудивительно, что в одной области обитает видов меньше, чем в нескольких. То же справедливо и в отношении широтных различий: шельф севера Северного полушария занят атлантико-арктико-тихоокеанской областью, тогда как в тропических районах областей как минимум две. Даже при одинаковом числе видов на область, очевидно, что, суммируя данные по нескольким областям, мы неизбежно получим большую цифру, чем для одной области.

А.И. Азовский (Hillebrand, Azovsky, 2001; Азовский, 2003) проанализировал результаты 153 исследований и показал, что «убывание числа видов от экватора к по-

люсам действительно является устойчивой, статистически достоверной тенденцией видового разнообразия для самых разных систематических групп... В то же время сила градиента закономерно зависит от характерных размеров тела особей: чем крупнее организмы, тем сильнее выражен у них широтный градиент. Так, число видов деревьев, млекопитающих и пойкилотермных позвоночных обнаруживает, как правило, сильную отрицательную корреляцию с широтой, тогда как для зоопланктона, мейофауны и одноклеточных (как простейших, так и микроводорослей) подобная корреляция выражена очень слабо или отсутствует вовсе» (Азовский, 2003: 174).

Сравнение изменения таксономического разнообразия среди макроорганизмов суши (Глава 3) и континентальных водоёмов (Глава 4) показывает, что она в большей степени зависит от структуры ЦС и исторических причин, нежели от географической широты местности.

Связь видовое богатство — площадь

С позиций континуализма, число видов в конкретной точке или районе — результат перекрытия независимых индивидуальных ареалов видов, отсюда следует, что чем больше площадь, тем более разнообразной должна быть её биота. Поэтому эту связь можно описать простой функцией, предложенной ещё Arrhenius (1921):

$$S = cA^z,$$

где: S — число видов данного таксона в точке (районе),

A — площадь,

c — среднее число видов на единичной площади — параметр, зависящий от таксона и региона,

z — параметр, показывающий наклон кривой суммарного числа видов.

В графическом виде эта функция в логарифмическом масштабе представляет собой прямую, угол наклона которой к оси x пропорционален z , а c — точка пересечения с осью x (Рис. 2.33).

Согласно теории структурализма входящие в состав ЦС элементы (ассоциация, демулационный комплекс, сукцессионный ряд) различаются видовым составом. Поэтому при переходе от площади, занимаемой отдельным элементом к площади, на которой расположен несколько элементов, число ценофильных видов казалось бы должно скачкообразно возрасть (Рис. 2.34, пунктир). Исключение составляет лишь переход от отдельной пробы к нескольким в пределах ареала одной ассоциации, поскольку проба не является естественным элементом и при возрастании числа проб их сумма будет всё полнее отражать видовой состав ассоциации. В реальности, как показано в предыдущей главе, границы между элементами одной ЦС не являются резкими. Резкими будет лишь изменение видового состава на границе между ЦС и гораздо более резким на границах биогеографических регионов более крупного ранга. Поэтому, особенно учитывая реально существующую мозаичность, фактическая кривая ценофильные виды—площадь будет выглядеть теоретически плавной (сплошная линия на Рис. 2.34). Ценофобные виды, обитающие на той же площади будут дополнительно сглаживать кривую и тем сильнее, чем больше относительная площадь нарушенных участков.

Экспериментальные данные и постоянная на их основе концепция иерархического разнообразия (Whittaker 1972; Уиттекер 1980; Мэггаран 1992;

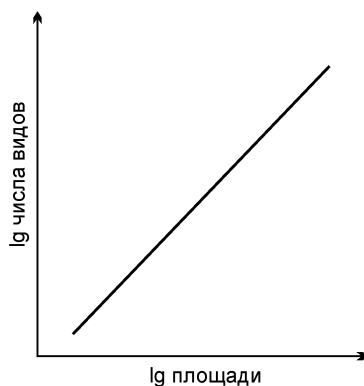


Рис. 2.33. Связь числа видов с площадью однородной территории Arrhenius (1921).

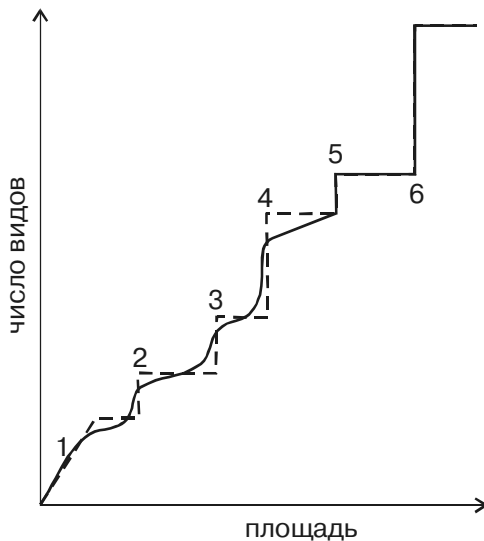


Рис. 2.34. Теоретическая связь числа видов со структурным уровнем.

1 — рост числа видов по мере приближения пробной площадки к площади выявления ассоциации; 2 — увеличение числа видов на границе парцелл; 3 — увеличение числа видов на границе демутационных комплексов; 4 — увеличение числа видов на границе сукцессионных комплексов; 5 — увеличение числа видов на границе биогеографических регионов (ареалов сукцессионных систем); 6 — увеличение числа видов на границе провинций. Дальнейшее увеличение масштаба рассмотрения (надпровинции, подобласти, области) сопровождается скачкообразным увеличением числа видов (на рисунке не показано).

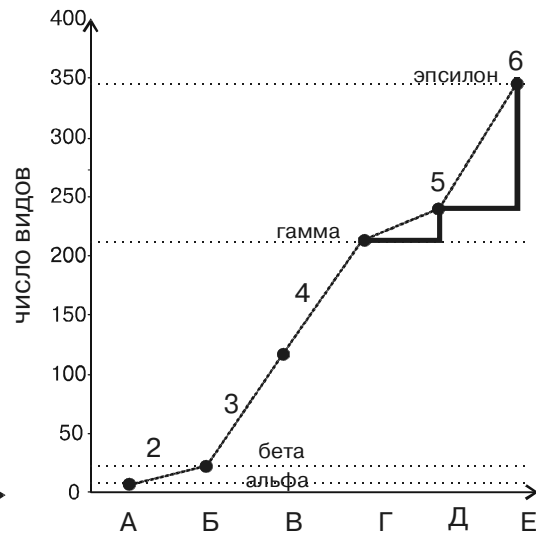


Рис. 2.35. Зависимость числа ценофильных видов растений от структурного уровня. По данным С.М. Разумовского (2011).

Число видов: А — отдельной ассоциации, Б — демутационного комплекса, В — экогенетического сукцессионного ряда, Г — элементарная флора, Д — сумма двух элементарных флор Московского района, Е — сумма двух элементарных флор (Московского и Ветлужского районов) одной провинции (Восточно-Европейской) и одной элементарной флоры (Лaplандского района) соседней (Северотаёжной) провинции. Пунктиром показана кривая, проведённая на основе допущения о плавных изменениях числа видов. Сплошной — фактическое изменение числа видов при переходе границ районов и провинции. Горизонтальные пунктирные линии — примерно соответствие структурных элементов уровням видового разнообразия. Цифры те же, что и на рис. 2.34.

Gray, 2000; Whittaker et al. 2001; Азовский, 2002) выделяют несколько уровней видового разнообразия, отражающих:

- **точечное** видовое разнообразие «в точке» (обычно — в отдельной пробе);
- **альфа-разнообразие**, или локальное — видовое разнообразие сообщества;
- **бета-разнообразие** — изменения видового состава между разными сообществами;
- **гамма-разнообразие** — изменение видового состава между более крупным пространственным единицам;
- **эпсилон-разнообразие** — изменение видового состава между сравнительно крупными биогеографическими выделами.

А.И. Азовский (2003) проанализировал форму кривой «число видов — площадь» в большом диапазоне площадей, чем это обычно делалось. Оказалось, что форма кривой имеет несколько ступенек, соответствующих уровням разнообразия.

Из-за отсутствия конструктивного (т.е. применимого в реальных исследованиях) определения сообщества и более высоких структурных элементов биосферы (см. выше), число выделяемых на практике ступеней на кривой виды-площадь меньше теоретического. На Рис. 2.35 показана зависимость числа ценофильных видов растений от структурного уровня, подсчитанная мною по данным С.М. Разумовского (2011). В качестве исходной точки выбрана климаксная ассоциация дуб обыкновен-

ный *Quercus robur* — орешник обыкновенный *Corylus avellana* — осока волосистая *Carex pilosa* (7 видов). Следующие уровни — демулационный комплекс климакса (23 вида), к которому затем добавлен сукцессионный ряд эвтрофной гидросерии (в сумме 119 видов). Следующая точка — полная флора Московского района (213 видов). Добавление к списку видов флоры Ветлужского района (140 видов, список, вероятно, неполный) увеличивает конкретную флору лишь до 239 видов. Увеличение столь незначительно, поскольку оба района принадлежат одной провинции. Добавление же флоры Лапаландского района (188 видов), принадлежащего другой провинции, как и следовало ожидать, существенно увеличивает конкретную флору — до 346 видов.

Эти изменения количества видов можно соотнести с альфа, бета, гамма и эпсилон-разнообразиями. Точечное видовое разнообразие на графике отражено быть не может. Полный список видов конкретной ассоциации даст асимптоту для альфа-разнообразия, демулационного комплекса и сукцессионного ряда — бета-разнообразия, элементарная флора — для гамма-разнообразия и конкретная флора — эпсилон-разнообразия. Важно подчеркнуть, что зависимость эта в действительности не числа видов от площади, а числа видов от структурного уровня. На местности ассоциации того или иного уровня могут иметь занимать различные площади. Форма кривой число видов — площадь будет также зависеть от места исследования: данные, собранные на границе провинций, дадут гораздо более крутую кривую, нежели собранные в пределах одного биогеографического района, в последнем случае гамма и эпсилон-разнообразия могут и не выявиться.

Островная биогеография и экология

Острова с давних пор являются излюбленным объектом экологов, поскольку их считают удобной моделью для изучения экосистем и эволюции. Во всех учебниках, так или иначе затрагивающих теорию эволюции, пишут о наблюдениях Чарльза Дарвина за вьюрками на Галапагосских островах. Причина такой популярности островов в первую очередь в чётких границах этих объектов. Наличие чётких границ позволяет абстрагироваться от дискуссии континуалистов и структуралистов, избавляет от тяжёлого и субъективно неприятного труда по проведению границ изучаемых объектов, поэтому кроме островов широкой популярностью пользуются столь же изолированные объекты: озёра, куртины деревьев или кустарников и т. д., причём, чем менее чёткие границы имеет объект, тем менее он популярен. Дополнительными причинами популярности островов являются их постоянные во времени (размер объекта не меняется) и часто малые размеры (легко изучить имеющимися силами), варьирование их размеров и географического положения (имеются легко измеряемые переменные, вдоль градиента которых можно располагать получаемые данные) и некоторые другие. Не последнюю роль, как обычно, играет и мода.

Объекты, которые можно рассматривать как острова, широко распространены в природе. На суше это изолированные горы и горные системы и озёра. Много таких объектов и в море:

- окружающие острова мелководья и их подножия;
- изолированные подводные горы и горные цепи;
- районы гидротерм;
- ультраабиссальные желоба;
- изолированные глубоководные котловины и т. д.

Существенной причиной популярности островной биогеографии является и надежда на практическое применение закономерностей динамики биоты островов в охране природы. Дело в том, что современные охраняемые территории можно рассматривать как острова дикой природы среди антропогенных ландшафтов. Островная биогеография, особенно вначале, казалось, поможет точно определить необходимый размер охраняемых территорий, их размещение и вообще стратегию и такти-

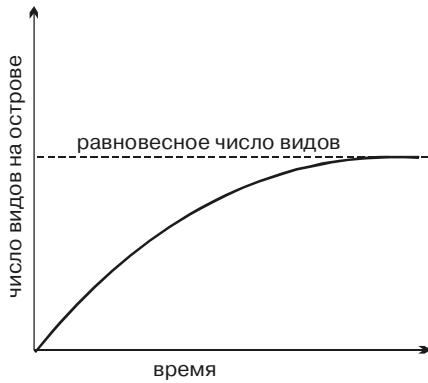


Рис. 2.36. Изменение числа видов на острове во времени согласно теории островной биогеографии.

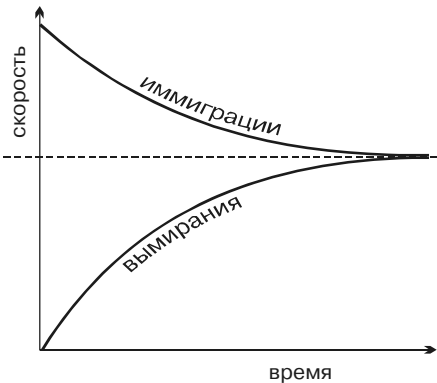


Рис. 2.37. Изменение скорости иммиграции и вымирания во времени на острове согласно теории островной биогеографии.

ку охраны природы. Простые закономерности, положенные в основу островной биогеографии, были понятны как политикам, так и их избирателям, что обусловило выделение больших средств на исследования и появление большого количества статей.

Столь большая популярность островной экологии и биогеографии привела к тому, что во многих учебниках и монографиях по общей биогеографии имеются специальные главы, посвящённые ей, и даже публикуются отдельные учебники только по островной биогеографии, например, R.J. Whittaker «Island biogeography», вышедшая в 1998 г., переизданная в 2001 (дважды), 2002, 2003 гг.

Начало всплеска исследований островной биогеографии было положено Robert H. MacArthur и Edward O. Wilson в 1963 г., когда они опубликовали в журнале «Evolution» статью «An equilibrium theory of insular zoogeography». Немного позднее, в 1967 г., они опубликовали знаменитую «The theory of island biogeography».

Теория островной биогеографии в классическом виде — типичная теория континуализма.

Часто число видов на острове прямо связывают с его площадью. Предложены и другие объяснения связи числа видов с площадью:

Гипотеза разнообразия условий. Условия на большей площади более разнообразны, поэтому большее число видов находит подходящие для них условия.

Гипотеза маленьких островов. Маленькие острова из-за своих размеров имеют местообитания, отличающиеся от схожих на крупных.

Гипотеза больших островов. Некоторые виды не могут жить на островах меньше определённого размера из-за недостатка ресурсов на них.

Гипотеза соответствия вида и площади острова. Некоторые виды не могут жить на островах меньше определённого размера, другие — на островах больше определённого размера. Фактически является объединением гипотез 3 и 4.

Гипотеза нарушений. Маленькие острова имеют более неустойчивые местообитания, более подверженные разнообразным нарушениям, элиминирующим большее число видов.

Все перечисленные выше гипотезы предполагают случайное распределение видов. Diamond (1975), изучая распределение видов птиц на островах у Новой Гвинеи, выяснил, что некоторые сочетания видов встречаются гораздо чаще, чем должно было бы быть при случайном заселении острова, тогда как другие — гораздо реже или не встречаются вовсе. Позднее аналогичные данные были получены и другими исследователями. Эти факты не получили простого объяснения в рамках теории конти-

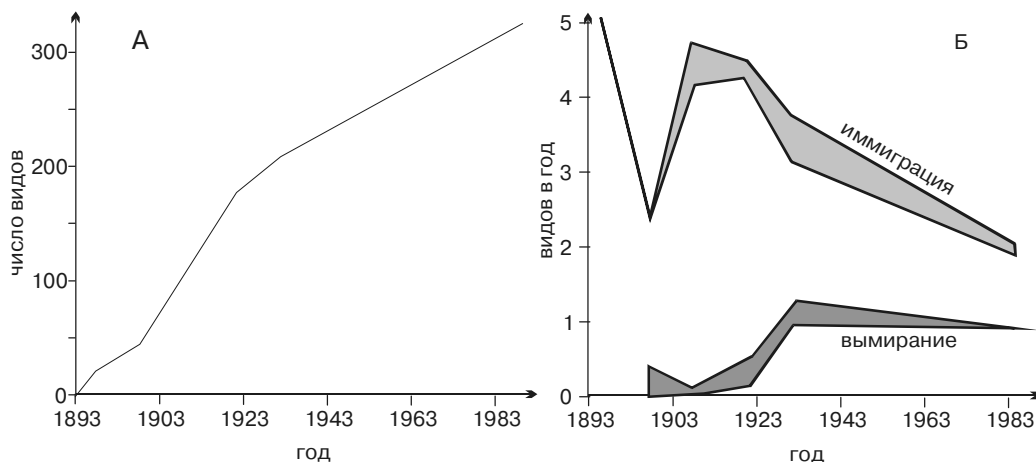


Рис. 2.38. Изменение во времени общего числа видов птиц (а) и скорости их иммиграции и вымирания (б) на островах Кракатау. По Bush, Whittaker (1991) из Whittaker (1998).

нуализма, хотя с позиций структурализма причина такого распределения совершенно очевидна: виды распространяются не независимо, а как члены ассоциаций.

Зависимость числа видов от расстояния до донорской биоты классическая островная биогеография описывает формулой:

$$S_{t+1} = S_t + I - E,$$

где: S — число видов на острове в моменты t и $t+1$,

I — скорость иммиграции, т. е. число видов, прибывающих на остров в единицу времени,

E — скорость вымирания, т. е. число видов, исчезающих из биоты острова в единицу времени.

Графически это можно представить в виде кривых, приведённых на Рис. 2.36 и Рис. 2.37.

Биологический смысл переменных, входящих в данное уравнение, не столь очевиден, как кажется на первый взгляд. В первую очередь это касается скорости вымирания. Хотя Р.Н. MacArthur и Е.О. Wilson не объясняют причины вымирания, по видимому, они считают его функцией размера популяции.

Анализ эмпирических данных по динамике видового состава растений, бабочек и птиц на островах Кракатау (Whittaker, 1998) показал, что общее число видов на острове действительно стремится к асимптоте, но по совершенно иным причинам, нежели предсказывает островная биогеография. Скорость иммиграции и скорость вымирания видов меняются не монотонно, что существенно для теории островной биогеографии, а имеет явный пик в начале заселения острова (Рис. 2.36Б). Число видов стабилизируется не в результате установления баланса между иммиграцией и вымиранием, а в результате стабилизации набора видов. Пик в начале заселения острова объясняется, вероятно, первичным формированием ассоциаций, дальнейшая динамика — сукцессионными процессами.

В островной биогеографии MacArthur и Wilson (1967) виды принимают идентичными. Между тем, это совсем не так. И это — основная причина того, давая красивые результаты на специально подобранных группах островов в пределах одного таксона, данная теория имеет весьма ограниченное применение для предсказаний свойств реальных экосистем.

Предсказания теории островной биогеографии достаточно хороши в тех случаях, когда анализируют острова, являющиеся частью единой ЦС и существующие незначительное время. Но и в таком случае, даже при заселении совершенно новой суши (Кракатау), успешность колонизации острова определяется стадией сукцессион-

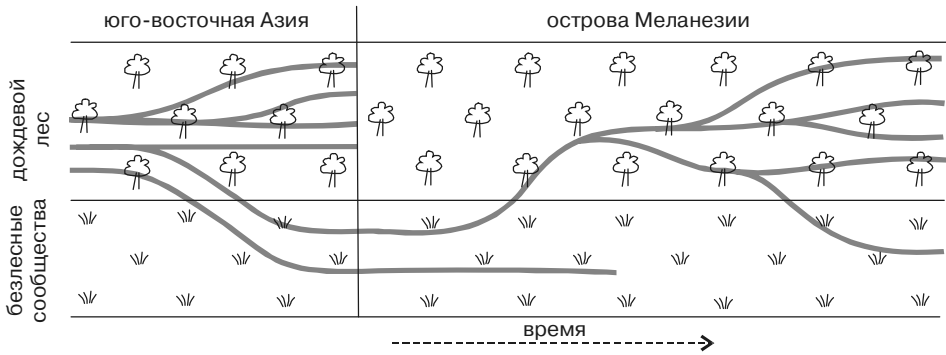


Рис. 2.39. Филогения муравьёв Меланезии.

Виды безлесных сообществ при заселении островов сначала входят в состав безлесных сообществ, затем лесных, где образуют несколько видов в результате радиации, позднее от них образуются виды, вновь входящие в состав безлесных сообществ. По Wilson (1959).

ной зрелости покрывающих его в данное время ассоциаций. Безусловно, мозаика ассоциаций имеется всегда, но, тем не менее, вид может прибыть на остров во время (слишком поздно), когда сукцессия уже зашла слишком далеко, или, наоборот, слишком рано, когда ассоциации, в состав которых он входит, ещё не образовались. Своевременность прибытия вида в значительной степени определяет его дальнейшую судьбу на острове.

Методы молекулярной генетики, в частности анализ митохондриальной ДНК, позволяют установить предковые популяции для островных видов. Такой анализ популяций птицы *Dendroica petichias* на Малых Антильских островах был проведён Klein и Brown (1994). Оказалось, что некоторые острова, по-видимому, были заселены неоднократно. В целом ситуация далека от описываемой stepping-stone гипотезой (популярная теория расселения, в процессе которого вид может образовывать небольшие популяции в маленьких биотопах; как человек, преодолевающий водное препятствие, перепрыгивая по камушкам, такие камушки по-английски называют stepping-stone, отсюда и название гипотезы).

Изучение видообразования на островах и архипелагах во многих случаях показывает вероятность аллопатрического образования близких эндемичных видов. Эти выводы пытаются применить к видообразованию на материках, для чего ищут, а то и постулируют фрагментацию ареалов с последующим их воссоединением. Это увлекательное занятие весьма напоминает популярное в XIX в. строительство мостов между материками для объяснения сходства биот материков, разделённых ныне океанами. Надо отметить, что аллопатрическое образование видов, предполагают, но не доказывают (что, по правде говоря, сделать практически невозможно).

Разница между предсказаниями теории островной биогеографии и фактическими данными может быть обусловлена различной способностью видов к расселению и преодолению преград. Но в ещё большей степени эта разница обусловлена функционированием самих островных ЦС: некоторые условия островов специфичны для них и не имеют аналогов на материках, в частности, это — малая площадь, занимаемая ЦС, и сравнительная однородность условий. Это приводит к тому, что сообщества островов проще, даже если на них не формируется своя ЦС.

Если же на острове (островах) формируется собственная ЦС (т. е. когда он не может быть заселён существующими ЦС и его возраст достаточно велик) предсказания островной теории становятся особенно неудовлетворительными. Это связано с тем, что островная теория в классическом виде не рассматривает видообразование вовсе. Между тем видообразование, обычно сопровождающее формирование ЦС, может принципиально изменить наблюдаемую картину. Возьмём, например, два крупнейших пресноводных озера мира: Виктория и Верхнее. Оз. Виктория имеет

максимальную глубину 80 м и площадь в 68 тыс. км²; оз. Верхнее — 393 м и 82,4 тыс. км². Оба они существуют примерно одно время — около 10 тыс. лет. Однако, оз. Виктория имеет богатую эндемичную биоту (число эндемичных видов составляет многие сотни, велико и число эндемичных родов), а биота оз. Верхнее ничем не отличается от биот соседних озёр.

Островная биота — не случайная выборка из исходной биоты, не группировка. На островах также имеются ЦС. Отличия в их составе от исходных обусловлены различной способностью видов к расселению. Сукцессии могут останавливаться из-за отсутствия видов, необходимых для прохождения данной стадии (диаспорический субклимакс). Одновременно на островах начинается изменение ЦС так, чтобы наиболее эффективно осуществить использование ресурсов при наличном наборе видов. В первую очередь это приводит к расширению экологических ниш видов, часто в сторону ранних сукцессионных стадий (в случае наземных ЦС — это безлесные сообщества).

Изменение ниши видов отражается в изменении их морфологии. В случае наличия большого количества неиспользуемых ресурсов в результате адаптивной радиации могут возникать потребляющие эти ресурсы виды. В результате таксон проходит как бы цикл: виды поздних сукцессионных стадий при формировании новой ЦС или её изменении сначала входят в состав пионерных сообществ, и лишь затем в состав более зрелых, поздних сукцессионных стадий.

Изучение реальной ситуации в Вест-Индии (Ricklefs, Cox, 1972) показало, что большая часть недавно вселившихся видов действительно несколько расширяют свои ниши, но в целом они приурочены к открытым безлесным сообществам (ранним сукцессионным стадиям), тогда как сравнительно давно вселившиеся виды обитают преимущественно в лесных сообществах (поздних стадиях сукцессии), ниши их сужаются, плотность популяций некоторых из них снижается, других — расширяется (в зависимости от их роли в сообществах). Некоторые виды после вселения сразу занимают узкую нишу и преобразуются в эндемов.

Подобное явление было названо «**цикл таксона**». Классическим примером цикла таксона являются результаты исследований R. Wilson (1959), приведённые на Рис. 2.39. В действительности, «цикл таксона» является не какой-либо специфической закономерностью эволюции отдельных таксонов, а отражением становления ЦС — т. е. свойством системы более высокого уровня организации, нежели таксон. Очевидно, что формирование ЦС может начаться только с ранних стадий, а не, например, с климакса. Поэтому термин «цикл таксона» не просто неинформативен, а некорректен и избыточен.

Для островных биот по сравнению с материковыми характерны обеднённый видовой состав и упрощённые ЦС, поэтому многие свойства материковых ЦС могут отсутствовать в островных. Степень отличия монотонно возрастает с уменьшением площади, т. е. имеется обратная зависимость между лёгкостью изучения островной ЦС и степенью её отличия от материковых ЦС, изучение которых и является конечной целью большинства работ по исследованию островов. В любом случае, механический перенос выявленных при изучении островных биот закономерностей на материковые невозможен. Более корректным было бы сопоставлять не остров с материком, а ЦС острова (группы островов) с аналогичной ЦС материка. Соответствие теории островной биогеографии фактическому положению вещей тем лучше, чем в большей степени изучаемые острова являются частью

«Успешная закладка нового гнезда самкой-основательницей возможна лишь в ограниченном числе мест. Это либо биотопы, непригодные для поселения большинства видов муравьёв, либо ситуации «экологического вакуума», возникающие в результате пожаров, использования химикатов, промышленных разработок, раскорчевки лесосек и других антропогенных воздействий. Именно такие территории оказываются окнами проникновения видов-интродуцентов в новые для них регионы (Passera, 1994)» (Захаров, 2006: 59).

крупных ЦС, и тем меньше, чем мельче масштаб, т. е. при переходе с экологического масштаба к биогеографическому точность предсказаний островной теории стремительно снижается. Как вынужден был признать R.J. Whittaker в упомянутой выше «Биогеографии островов», за более, чем 30 летний период интенсивных исследований выяснилось: «a grand unifying theory remains elusive, and perhaps illusory» (Whittaker, 1998: 4). Поэтому, несколько эпатируя, можно сказать, что **биогеография островов — удобная модель для изучения биоты островов**. В значительной степени кризис островной биогеографии связан с тем, что её теория возникла на основе идей континуализма, рассматривающих совместную встречаемость видов как результат случайного события. Собранные же данные убедительно показали, что это не так.

С островами связано большое количество и других заблуждений. Так, широко распространено восходящее к наблюдениям Ч. Дарвина мнение о том, что на островах по сравнению с материками гораздо выше доля бескрылых видов насекомых и птиц. Проверка этой закономерности на гораздо большем материале (Raff, 1991, 1994) показала отсутствие достоверного увеличения таких форм по сравнению с материковыми.

С уменьшением площадей, занимаемых отдельными ассоциациями, тенденция к переходу на пастбишные взаимодействия появляется среди групп, у которых на материке такой тенденции нет, например, у мелких грызунов, что приводит к гигантизму островных форм. Это создаёт ещё одну причину для видообразования. Причём она действует даже в тех случаях, когда новая ЦС не образуется, а происходит лишь модификация старой. Но часто «гигантизм» является следствием того, что на необитаемых островах уцелели мелкие представители таксонов, крупные представители которых были истреблены человеком в других местах. Пример такого «гигантизма» — гигантские галапагосские черепахи *Geochelone*, достигающие 130 см длины и массы 400 кг (Galapago по-испански — черепаха) и вараны острова Комодо *Varanus komodoensis*, достигающие 3 м длины. В действительности же гигантские черепахи (относившиеся к этому же и другим семействам, до 2,5 м и более длиной) входили в тропические биоценозы плейстоцена по всей суше и исчезали с проникновением в их ареал человека (см. Главу 3). Гигантский варан острова Комодо выглядит карликом по сравнению с австралийским плейстоценовым вараном, достигавшим, по некоторым данным, 8 м длины, и истреблённым человеком. Да и сейчас в южной Азии живёт *V. salvator*, достигающий 280 см длины, а в Австралии — *V. brevicaudata*, достигающий 250 см длины. Особи островных популяций могут быть больше предковых материковых или же меньше их. Но их размер определяет не то, что они живут на островах, а оптимизация усилий по добычанию пищи, размера популяции, минимизация пресса хищников и т. п. — но это общие закономерности экологии и эволюции, отнюдь не специфичные для островов.

Биоты изолированных островов формируются из небольшого числа сумевших попасть на них видов. Виды-иммигранты вынуждены как минимум менять ниши, а часто и образовывать другие виды для более эффективного использования имеющихся ресурсов. Так, на Гавайях и в Юго-Восточной Полинезии отсутствуют аборигенные виды муравьёв, это вызвало сильную адаптивную радиацию хищных жукелиц, пауков и даже возникновение хищных гусениц (Paulay, 1994). Процессы, происходящие при этом уже были разобраны в предыдущей главе при рассмотрении вопросов формирования ЦС.

Реликты и рефугиумы

Особой категорией видов являются **реликты** (англ. relict от лат. relinquerе — оставить позади). Следует различать **филогенетические** и **биогеографические** реликты. О филогенетических реликтах говорят в случае таксонов ранга, обычно, не ниже семейства, представленного в данный момент лишь одним (или немногими), но ранее многочисленными видами. Например, *Latimeria* является единственным современ-

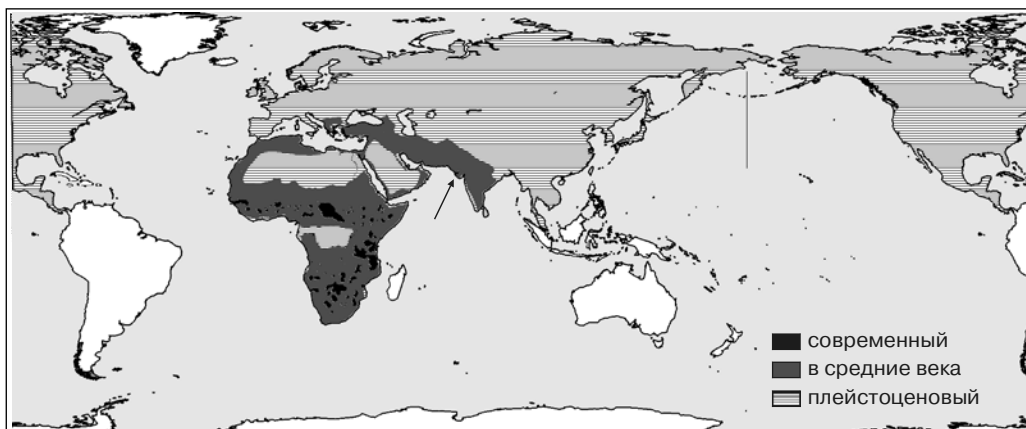


Рис. 2.40. Ареал льва *Panthera leo* в разное время. Стрелкой показана современная азиатская популяция. Плейстоценовый — по Rothschild, Diedrich (2012), остальные — по Wikipedia.

ным представителем ранее весьма разнообразной группы кистепёрых рыб, а несколько видов неопилин — немногими современными представителями ранее богатого видами класса моллюсков Monoplacophora. Филогенетические реликты ещё называют живыми ископаемыми.

О биогеографических реликтах говорят в случае, если данная местность ранее входила в сплошной ареал таксона (ЦС), а ныне изолирована от его основного ареала или же произошло резкое уменьшение площади ареала вида. Хорошим примером биогеографического реликта является лев (*Panthera leo*). Ещё несколько десятков тысяч лет назад ареал вида охватывал Африку, Евразию и Северную. После проникновения человека в разные части ареала лев там более или менее быстро исчезал (подробнее см. Главу 3). Современный ареал льва — жалкие остатки его прежнего ареала (Рис. 2.40).

В 1947 г. филогенетическим и биогеографическим реликтам была посвящена специальная сессия французского биогеографического общества. На ней не только было рекомендовано различать эти понятия, но и предложено использовать для них разные термины. Термин **реликт** (relicte, англ. эквивалент — relict) было предложено использовать только для биогеографических реликтов, а филогенетические реликты называть relique (англ. эквивалент — relic). Рекомендациям этим, однако, не следуют.

Термин реликт применяют и к надвидовым системам (сообществам, экосистемам). Реликтовые сообщества представляют собой изолированные части ЦС, которые ранее имели в этом районе сплошной ареал, но при изменении климата или по какой-либо иной причине их ареал резко уменьшился. Виды, из которых состоят реликтовые сообщества, если они не входят в состав окружающей ЦС, естественно, будут биогеографическими реликтами. Поскольку сообщества состоят из многих видов, то в занятых реликтовыми сообществами районы сконцентрировано большое число биогеографических реликтов. Такие районы получили название **рефугиум** (англ. refuge, лат. refugium, мн. число — refugia). Если данные ЦС и виды по-прежнему где-то существуют, а их нахождение в данном конкретном месте является следствием более широкого ареала в прошлом (или результатом перемещения ЦС в пространстве из-за изменений климата), то для таких изолированных участков ареала используют также термин **экслав**. Часто биогеографические реликты являются и филогенетическими.

Число обитающих в рефугиуме видов по определению меньше числа видов во всей ЦС (иначе это был бы не рефугиум). Из-за отсутствия соответствующих видов некоторые сукцессионные стадии (ассоциации) невозможны. Поэтому сукцессии в рефугиумах часто завершаются диаспорическими субклимаксами. Устойчивость ре-

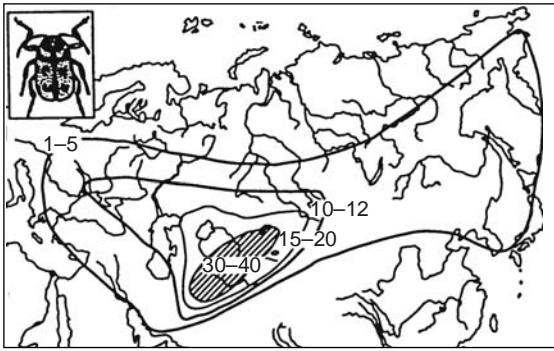


Рис. 2.41. Центры разнообразия жуков рода скрытоглавы азиатские. По Г.М. Абдурахманову и др. (2001).

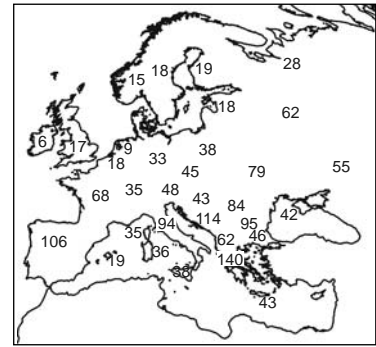


Рис. 2.42. Центры разнообразия покрытосемянных рода смолёвка *Silene*. По Thompson (1973).

фугиумов тем выше, чем более полно представлены в нём сукцессионные ряды, т. е. чем больше в нём ассоциаций. Число ассоциаций проще всего оценить (с определённой ошибкой) по числу видов: чем больше в рефугиуме видов, тем больше в нём ассоциаций. Для устойчивости ЦС наиболее важны блоки, организованные по консортному типу — блоки низших трофических уровней. Блоки высших трофических уровней до определённой степени могут быть заменены другими и тем легче, чем больше в них пастбищных черт.

Центры разнообразия, происхождения и перераспределения

Широкое принятие «араратской» концепции объясняет многочисленные попытки выяснить место происхождения таксона надвидового ранга путём картирования числа видов (или других подчинённых таксонов). Для этого на карту наносят число таксонов*, отмеченных в каком-либо достаточно маленьком районе и проводят изолинии (Рис. 2.41). При этом выявляют места, где видов много, и места, где их мало. При интерпретации необходимо помнить, что такие карты обычно построены по сравнительно небольшому числу точек, поэтому более или менее достоверными на них являются положение пиков и общий тренд. Границу ареала изучаемого таксона, как обычно, проводят с изрядной долей экстраполяции. Что касается положения изолиний на таких картах, то их проводят с гораздо большими экстра- и интерполяциями на основе недоказанного предположения о плавном изменении числа видов в пространстве, т. е. эти линии — не факты, а их интерпретация. Гораздо более корректным было бы нанесение самих данных на карту, но это делают гораздо реже, возможно потому, что картинки получаются не столь красивые (Рис. 2.42).

Часто центры таксономического разнообразия интерпретируют как центры происхождения таксона, из которых таксон постепенно расселяется радиально. Такая интерпретация в неявном виде подразумевает два допущения:

1. Периферические виды отличаются по своему возрасту от видов, обитающих в центре (дисперсионистская биогеография).
2. Виды в центре происхождения образуются симпатрически, причём этот способ видообразования резко доминирует в изучаемом таксоне.

Относительно первого допущения имеются две диаметрально противоположные точки зрения. Согласно одной, виды, обитающие в центре происхождения, древнее таксонов, обитающих на периферии. Такого мнения придерживаются основатель кладистики энтомолог W. Hennig и другой энтомолог — W. Brundin. Согласно другой точке зрения, которой, в частности, придерживается такой известный биогеограф

* Обычно видов, поэтому в дальнейшем будет говориться именно о них, хотя в принципе это и не существенно, также можно изображать число родов в пределах ареала семейства и т. д.

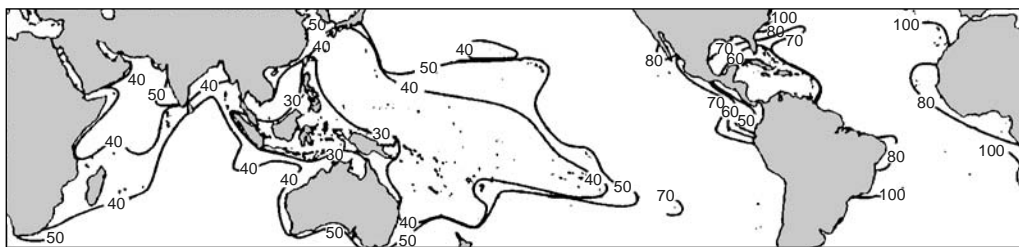


Рис. 2.43. Средний возраст ныне живущих родов мелководных рифообразующих Scleractinia (млн. лет) в разных районах.

Максимальный возраст рода был условно принят за 100 млн. лет, минимальный — 25 млн. лет. По Vernon (2000).

(тоже энтомолог), как Дарлингтон (1966), новообразованные виды вытесняют предковые на периферию ареала. Так же считает и J.C. Briggs (1974, 1992, 1995, 2003, 2004). Эта точка зрения согласуется с данными по распределению возраста герматипных кораллов (Рис. 2.43), хотя герматипные кораллы и не являются естественным таксоном, а лишь жизненной формой, да к тому же это является не единственным возможным объяснением уменьшения возраста таксонов из центра разнообразия к периферическим районам. Второе допущение, вроде бы, не очень согласуется с представлением континуалистов о преимущественном происхождении видов путём географической изоляции, хотя, с точки зрения структуралистов, это вполне возможно.

Итак, само по себе наличие повышенного числа видов рода в каком-либо месте может свидетельствовать, а может и не свидетельствовать о месте происхождения данного рода. Поэтому предположения о месте происхождения таксона желательно основывать на палеонтологических данных. Локальное повышение числа видов таксона может лишь привлечь внимание исследователя для последующей интерпретации, не более.

Использование термина «**центр происхождения**» не только подчеркивает факт повышенного числа таксонов в данном месте (что легко определить), но и утверждает, что они и произошли здесь (а это доказать гораздо сложнее). Поэтому места повышенного таксономического разнообразия лучше называть не центр происхождения, а **центр разнообразия**. Часто, особенно в группах, по которым палеонтологические данные скудны или вовсе отсутствуют, приходится строить гипотезы о месте происхождения таксона на основе анализа распространения его современных представителей. При этом надо учитывать, что высокое таксономическое разнообразие ЦС (группы ЦС) может быть обусловлено разными причинами:

- Большим потоком энергии через единицу площади её ареала (высокой продуктивностью ЦС). В этом случае таксономическое разнообразие свойственно многим таксонам.

- Большим размером её ареала. В этом случае таксономическое разнообразие свойственно многим таксонам.

- Сильной её фрагментацией. В этом случае таксономическое разнообразие свойственно таксонам с низкой способностью к расселению и/или приуроченным к редким в ареале ЦС биотопам.

- Сильной её изоляцией. В этом случае вспышку таксономического разнообразия дают только некоторые таксоны, при этом многие таксоны, свойственные аналогичным ЦС, отсутствуют.

- Данный регион — рефугиум. Определить это можно по другим группам с хорошими палеонтологическими данными.

А.Н. Миронов (1983, 1985) выдвинул гипотезу, согласно которой повышенное число видов наблюдают не только в центрах происхождения, где выше скорость видообразования, но и в **центрах аккумуляции**, где более эффективно аккумулируются виды, произошедшие где-то в другом месте. Для характеристики способности райо-

на к аккумуляции видов А.Н. Миронов ввёл понятие «**таксономической ёмкости района**». Реальность центров аккумуляции он показал на нескольких примерах, два из которых приведены ниже.

1. Анализ фаунистических связей на видовом уровне показывает значительное родство батиальных фаун Индо-Вест-Пацифики и Карибского бассейна. Многие виды, обитающие в этих районах различимы с трудом. Причём большинство видов, распространённых только в этих районах, принадлежат к родам, неизвестным в ископаемом состоянии (по-видимому, они возникли совсем недавно). Причина такого сходства, вероятно, — недавнее формирование батиальной биоты Карибского бассейна. Существовавшая ранее здесь батиальная биота в значительной степени вымерла во время плейстоценовых оледенений из-за понижения продуктивности поверхностных вод (Prell, Hays, 1976) и резкого изменения режима осадконакопления (Emiliani et al., 1975; Be et al., 1976). Факт массового вымирания тропической фауны Западной Атлантики в это время показан для моллюсков (Stanley, Campbell, 1981). Последующее изменение условий в данном районе потребовало формирования новых ЦС, основным источником видов для которых были районы со сходными условиями, а также местные биоты. Индо-вестпацифическая батиальная биота, вероятно, и ранее была наиболее разнообразной, поэтому её вклад в новые ЦС оказался в итоге наиболее существенным. Кроме Карибского бассейна, существенный вклад индо-вестпацифическая батиальная биота сделала и в биоты некоторых других недавно сформировавшихся районов: расположенного в восточной части Тихого океана хребта Наска (Парин и др., 1997) и западноатлантических гор Метеор (Миронов, Крылова, 2006).

2. В миоцене возрос температурный градиент между экватором и полюсами, установилась циркуляция полярного типа и, следовательно, увеличилась продуктивность планктона Северной Пацифики. Одновременно произошло значительное увеличение площади Северной Пацифики (возникли Охотское и Берингово моря). Всё это привело к возникновению обширной абиссальной территории с новыми, ранее не существовавшими в таком масштабе условиями — с богатыми органикой глубоководными илами. На этой территории сформировалась своя ЦС (или несколько). Наиболее преадаптированными к условиям абиссали Северной Пацифики были виды, населявшие антарктическую абиссаль, где аналогичные изменения произошли раньше (циркумантарктическое течение возникло ещё в конце палеогена). Это обусловило наблюдающееся сейчас высокое сходство таксономического состава абиссали Антарктики и Северной Пацифики.

Аккумуляция таксонов при формировании новой ЦС — нормальная и даже обязательная стадия. Вероятно, ещё одним центром аккумуляции была бореальная Западная Атлантика: многие амфибореальные виды, проникшие в Атлантику из Пацифики не смогли закрепиться в Восточной Атлантике (хотя известны в ископаемом виде), но сохранились в гораздо более бедной таксономически Западной Атлантике.

Хотя почти каждый биогеографический район имеет эндемичные виды, некоторые по своему таксономическому разнообразию существенно превышают прочие. Это объясняется характеристиками их ареалов. Возможны два крайних сценария.

1. Если ареал ЦС разбит на ряд изолированных участков (комплекс подводных гор и банок, архипелаг и т. п.), то в некоторых таксонах происходит аллопатрическое образование викарирующих видов в каждом из таких участков. Это даёт эффект повышения таксономического разнообразия за счёт узколокальных эндемиков. Такие эндемик занимают очень сходные ниши и любое их число не увеличивает ни сложность ЦС, ни конкурентоспособность входящих в них видов.

2. Если ареал ЦС велик и велик поток энергии через неё, то уже изначально она способна включить в свой состав сравнительно большее число видов. Видообразование здесь происходит симпатрически и вызывается ростом сложности системы в целом благодаря специализации видов.

В реальности мы, конечно, будем иметь дело с промежуточными случаями.

Чтобы подчеркнуть сложность и многостадийность динамики локального таксономического разнообразия, А.Н. Миронов (2006) предложил назвать центры расселения **центрами перераспределения**.

При формировании новой ЦС в её ареал попадут виды из разных ЦС. Вероятность вхождения видов в новую ЦС будет прямо зависеть от их преадаптированности, их конкурентоспособности и территориальной близости донорской ЦС (близость эту следует оценивать через способность видов к расселению, а не в километрах). Весьма вероятно, что вхождение видов какой-либо ЦС в новую будет значимо повышать шансы вхождения других видов из той же ЦС (поскольку они преадаптированы не только к тем же условиям, но и друг к другу). Виды, входящие в состав ЦС, развивавшихся по второму сценарию, будут иметь при прочих равных более высокие шансы; виды же первых, несмотря на то, что они, казалось бы, также населяют центры разнообразия, будут весьма мало конкурентоспособны. В рассмотренных выше случаях батиаль Индо-Вест-Пацифики и абиссаль Антарктики являются районами, развивавшимися по второму сценарию. Это объясняет существенный вклад их биоты в биоты других районов, даже весьма отдалённых. Виды же из районов, развивавшихся по первому сценарию, так и остаются узколокальными эндемиами.

Перемещение ареала таксона или сообщества в пространстве в геологическом масштабе времени называют «**прохорез**».

Пограничный и краевой эффекты

В.Н. Семёнов (1982), изучая ареалы бентоса шельфа Южной Америки, обнаружил тип ареала, свойственный видам, которые он назвал «**пограничные**». Пограничные виды имеют точечный ареал, ограниченный непосредственно районом самой границы, или имеют разорванный ареал, одна часть которого — обычная и захватывает один или несколько биогеографических регионов, а другая — точечная, расположенная на границе между биогеографическими регионами, в которых этот вид не встречен. Среди видов, обитающих на шельфе Южной Америки, по данным В.Н. Семёнова, пограничные виды составляют около 10%. Анализ известных данных по распространению видов показал, что такое явление довольно обычно. Так, Н.Г. Виноградова, анализируя вертикальное распределение бентоса, пишет: «На тех же горизонтах, на которых наблюдается более интенсивная смена видового состава, отмечаются и относительно более частые находки новых видов, пойманных пока по одному разу» (Виноградова, 1977: 187). Анализ вертикального распространения брахиопод (Зезина, 1973) и амфипод (Каменская, 1977) также показал наличие видов, обитающих только в переходных горизонтах. Процент эндемиков среди видов скалистой литорали возрастает у наиболее существенных биогеографических границ тихоокеанского побережья Северной Америки (Hartman, Zahary, 1983). Этот же эффект обнаружен мною в Норвежском море: здесь на границе приатлантического шельфowego и глубоководного норвежского регионов были найдены виды, не встречающиеся ни в одном из них, но обычные в арктическом шельфовом регионе (карту регионов см. Главу 5).

В рамках континуалистской концепции данное явление не нашло объяснения. В.Н. Семёнов предложил две не исключаящие друг друга гипотезы. Согласно одной, пограничные виды — это реликты (т. е. граница проходит прямо по рефугиуму); согласно другой, пограничные виды образовались на границе, и с тех пор их ареалы не изменялись. Первая гипотеза подразумевает существование, вторая — образование ЦС на границе. И то, и другое представляется совершенно невероятным. С точки зрения структурализма, существование пограничных видов можно объяснить так. Границы между биогеографическими регионами обычно расположены в районах гидрологических фронтов. Положение этих фронтов быстро (сравнительно с продолжительностью жизни особей макробентоса) меняется во времени. Поэтому на дне в районах близ границы условия постоянно нестабильны, и соседствующие ЦС находятся в неоптимальных для них условиях, и они более чувствительны к разным нару-

шениям. Прохождение сукцессий замедлено и из-за эффекта И. Пачоского (поскольку заселяемый участок находится у границы, то заселение происходит только с одной стороны, тогда как в удалённых от границы районах заселение идёт со всех сторон). Таким образом, в районе границы нарушения происходят чаще, а сукцессии идут медленнее, чем вдали от неё. Это приводит к тому, что в местах, где одна биота сменяет другую, часто происходит общее снижение разнообразия. Область на границе биогеографических регионов, в которой на блюдается общее снижение разнообразия, А.И. Кафанов назвал «**асинперата**». В то же время в районах фронтов из-за непрерывного перемешивания и возвращении биогенов в фотический слой, продукция выше, чем в соседних районах. Логично ожидать в таких местах существенного увеличения частоты встречаемости, а, следовательно, и роли ценофобных и дублирующих видов. Если это объяснение справедливо, пограничные виды должны быть найдены и в существенном отдалении от границы, но в нарушенных или неоптимальных местообитаниях. Например, пограничные виды, способные жить при пониженной солёности, должны быть обнаружены около устьев рек, а виды, способные легко перемещаться в толще грунта — в местах интенсивного тралового промысла. Т. е. пограничные виды — не эндемы пограничных районов, а просто обладают там большей встречаемостью, которая и создаёт обманчивое впечатление эндемизма.

Возможно, что пограничными видами можно считать дальне-неритические виды в частях их ареалов с «малой сбалансированностью продукционного цикла» (Беклемишев, 1969: 32), т. е. в районах, где следует ожидать повышения роли ценофобов и видов ранних сукцессионных стадий.

С пограничным эффектом сходно явление эндемизма изолированных океанических островов и поднятий талассобатиали (Миронов, 1989, 1994). В действительности же, на островах и поднятиях нет непосредственного контакта различных биот, поэтому эти явления только сходны, но вызваны разными причинами. Таким районам эндемизм свойственен потому, что они — островные биоты. Это явление А.Н. Миронов предложил называть «**краевой эффект**».

Резюме

Биогеографическая граница — это граница между ЦС — исторически сложившимся комплексом адаптированных друг к другу ценофильных видов.

Кроме ценофильных видов, на территории любого биогеографического региона обитают и виды, не входящие ни в одну из ассоциаций — ценофобные виды. Для целей биогеографического районирования ценофобные виды непригодны, они лишь создают «шум», затрудняющий выделение биогеографических регионов.

Выделение ЦС следует начинать с изучения ареалов видов. Границу ЦС легко определить как линию совпадения границ комплементарных групп ценофильных видов, входящих в разные ЦС. Ширина биогеографических границ невелика, и на применяемых в биогеографии картах они представляют собой внесмасштабные линии. Проще всего биогеографические границы проводить методом выделения конкретных биот. Данный метод обладает разрешающей способностью, существенно превышающей разрешающую способность других методов, и при достаточно большом количестве анализируемых видов способен выявить все биогеографические границы данной местности. Метод к тому же и наименее трудоёмок.

При анализе ареалов отдельных видов, а не их групп, вместо линии обычно получают более или менее широкую полосу, часто выявляемую только после применения специальных ухищрений (например, методом биотических разрезов) — область сгущения границ ареалов. Основные причины того, что вместо линии получают область (полосу):

- недостаточная изученность ареалов видов;
- отсутствие каких-либо обоснованных способов проведения границ ареалов;

- отсутствие объективных способов (в рамках континуалистской парадигмы), позволяющих отличить границу ареала и границу кружева ареала; в результате границы лакун кружева, примыкающие к биографической границе, принимают за саму границу;

- игнорирование сукцессионной динамики;
- из-за того, что некоторые ценофильные виды одной ЦС встречаются на территории другой как ценофобные;
- ошибочное отнесение ценофобных видов к ценофильным;
- из-за замещения естественных ассоциаций случайными группировками видов в местах с сильными экзогенными нарушениями (обычное явление на большей поверхности суши, но пока ещё редко наблюдаемое в морском бентосе);
- наличие рефугиумов-эксклавов — следов недавних перемещений ЦС.

Метод выделения конкретных биот при анализе распространения достаточно большого числа видов, различающихся своей биологией, автоматически устраняет кружево ареала и большинство других указанных выше причин размывания биографической границы. Но точно провести биогеографическую границу можно только методом выделения ЦС.

Наиболее адекватной классификацией ЦС с позиции биологии является классификация на основе их генетического родства.

Глава 3. Биогеография суши

Поверхность суши часто подразделяют на районы, занятые сообществами, принадлежащим 15–30 типам растительности (тундра, тайга, тропический дождевой лес, саванна и т. п.). Первоначально эти типы выделяли на основе данных полученных при непосредственному изучению местности, теперь же — преимущественно на основе изучения изображения со спутников. Эти типы растительности часто называют биомами* или типами ландшафтов, хотя эти два термина вовсе не являются синонимами. Каждый из них считают внутри себя достаточно гомогенным, чтобы данные, полученные в одной или немногих точках, можно было экстраполировать на всю площадь данного выдела. Экологи изучают особенности их функционирования (в первую очередь модную сейчас динамику углерода и кислорода). Пытаются связать изучаемые параметры системы с набором переменных, которые считают наиболее значимыми (количество осадков, солнечная радиация, широта и высота места, материнская порода, почва и т. д. и т. п.). Такой подход подразумевает идентичный ответ биоты любого места в ответ на изменения абиотических условий. Однако, поскольку он основан на физиономическом сходстве в конкретный момент времени, он игнорирует процессы, меняющие изучаемые системы. Это делает невозможным предсказания поведения системы на период, за который эти процессы становятся значимыми. К таким процессам относится не только эволюция, при которой для существенных изменений системы обычно требуется минимум несколько десятков тысячелетий, а то и миллионы лет (хотя в отдельных случаях достаточно и нескольких лет). С практической точки зрения столь длительными процессами можно и пренебречь. Но систему меняют и сукцессии, захватывающие интервалы времени от нескольких столетий до нескольких лет, т. е. существенные и для краткосрочных прогнозов.

Лесные и безлесные экосистемы

Биомы, выделяемые в современных биогеографических схемах, многие делят на лесные и безлесные (тундра, степи, пустыни, саванны). Существование безлесных, или травяных экосистем (БЭ) обычно объясняют дефицитом влаги (Вальтер, 1968, 1974, 1975; Мордкович, 1982). Однако палеонтологические данные свидетельствуют об отсутствии БЭ в раннем палеогене (палеоцене и начале эоцена). В то время климаксными ассоциациями повсеместно являлись лесные, несмотря на то, что на Земле, несомненно, и тогда были районы с теми же условиями, в которых ныне существуют БЭ.

Поэтому объяснять возникновение и широкое распространение БЭ только дефицитом влаги — значит слишком упрощать проблему. Гораздо больше согласуется с

* Автор термина «биом» F. Clements предложил его для обозначения совсем другого явления. В изначальном смысле «the term biome has been applied only to those communities in which studies have established something of the processes of development and the character of the final stage or climax» (Clements, Shelford, 1939: v–vi). Т. е., в отличие от «биоценоза» Mobius, biome — это функциональное единство, а не просто статистический артефакт. Фактически в изначальном смысле термин «биом» близок по смыслу к принятому в данной книге термину С.М. Разумовского «ЦС» — центотическая система. Позднее, термин «биом» стали использовать и континуалисты, а также географы, и в их использовании его смысл становился всё более расплывчатым, а требование функционального единства и сукцессионного развития было утрачено. В настоящее время под биомом всё чаще подразумевают уже не динамически развивающуюся экосистему, а физиономически сходные ландшафты какого-либо региона. Сукцессионные взаимоотношения ассоциаций при этом игнорируют. Физиономическое сходство авторы конкретной системы биомов, оценивают по признакам, которые они считают существенными. Поэтому у разных авторов могут сильно различаться смысл отдельных биомов и, естественно, их число (см. также Главу 2).

фактами теория, согласно которой БЭ возникли в районах с дефицитом влаги при воздействии мегафауны (Пучков, 1991, 1992а, 1992б, 1993 и др.; Жерихин, 1993, 1994, 2003). Основные положения теории изложены ниже.

Имеющиеся палеонтологические данные свидетельствуют о том, что БЭ формировались неоднократно и независимо, но всегда сходным образом. Сначала появлялись крупные листоядные позвоночные, которые замедляли прохождение сукцессий. В местах, где появление лесных сукцессионных стадий было замедлено из-за микроклимата, в первую очередь, из-за пониженного количества осадков это привело к фактической остановке сукцессии (ретардационный субклимакс). В результате площадь, занятая травяными ассоциациями, увеличивалась. Увеличение ресурса (травы) вызвало появление его потребителя — разнообразной травоядной фауны, ещё более тормозившей прохождение сукцессий. Процесс, таким образом, развивался с положительной обратной связью. В конечном итоге формировались эндогенно стабилизированные травяные ассоциации с высоким уровнем диффузных коадаптационных связей, весьма лабильных и обеспечивающих гибкое регулирование функционирования ассоциаций в условиях изменчивой среды. Эти ассоциации также следует рассматривать как климакс, поскольку не существует внутренних причин для их изменения. В этих ассоциациях развивались специфичные для них блоки копрофагов, травоядных насекомых (прямокрылых, термитов), сапрофагов, некрофагов и др. Доминирующими продуцентами стали травянистые растения, адаптированные к быстрому росту после стравливания. Везде для БЭ характерны более высокое соотношение продукции и биомассы и более плодородные почвы, чем в соседних лесных сообществах. По-видимому, это связано с отсутствием или, по крайней мере, малой ролью деревьев. В этих условиях функция стабилизации отчасти переходит к почве.

В кайнозое БЭ сформировались на основе злаков, причём независимо, как минимум в трёх местах. Первые по времени, в эоцене, БЭ сформировались в Южной Америке, их эдификаторами были вымершие таксоны крупных неполнозубых и вымершие отряды южноамериканских копытных, а позднее и крупные грызуны, парно- и непарнокопытные, мозолоногие и хоботные. В Северной Америке БЭ начинают формироваться в олигоцене, а в миоцене этот процесс захватывает и Евразию с Африкой. Эдификаторами этих БЭ в Южной и Северной Америке и Евразии с Африкой, являлись разнообразные копытные, к которым позднее присоединились возникшие в Африке хоботные. В Южной Америке БЭ формировали неполнозубые и эндемичные копытные. И, наконец, в неогене БЭ начали формироваться в Австралии, их эдификаторами были травоядные сумчатые и крупные птицы. Везде в состав БЭ входили и разные неродственные таксоны гигантских черепах.

«As in Asia and Australasia, the disappearance of large terrestrial tortoises in the New World coincided with the arrival of humans» (Rhodin et al., 2015: 15).

этих черепах достигала 210 см (*Megalochelys atlas*) — вдвое больше, чем у черепах Галапагосских островов. Уничтожение черепах, совершенно беззащитных перед человеком, владеющим огнём, происходило столь стремительно, что их влияние на растительность остаётся недооценённым и неизученным. Черепахи, вероятно, были первыми представителями мегафауны, которые стали добычей уже ранних

гоминид более 3 750 000 лет назад (Rhodin et al., 2015)*. В Южной и Северной Америке и Евразии с Африкой сформировались гигантские животные, способные уничтожать древостой. В Южной Америке это — наземные ленивцы, в Азии — гигантские

* Фактически черепаху надо только было перевернуть и развести вокруг неё огонь и еда готова. Не надо было даже вскрывать панцирь, поскольку основная масса съедобного мяса у черепах сосредоточена в лапах. Поскольку размеры черепах достигали нескольких метров в длину, а вес — порядка тонны, при весьма вкусном мясе, добыча эта была приоритетной. В массе гибли черепахи и во время пожаров, частота которых возрастала параллельно разрушению человеком природных СС.

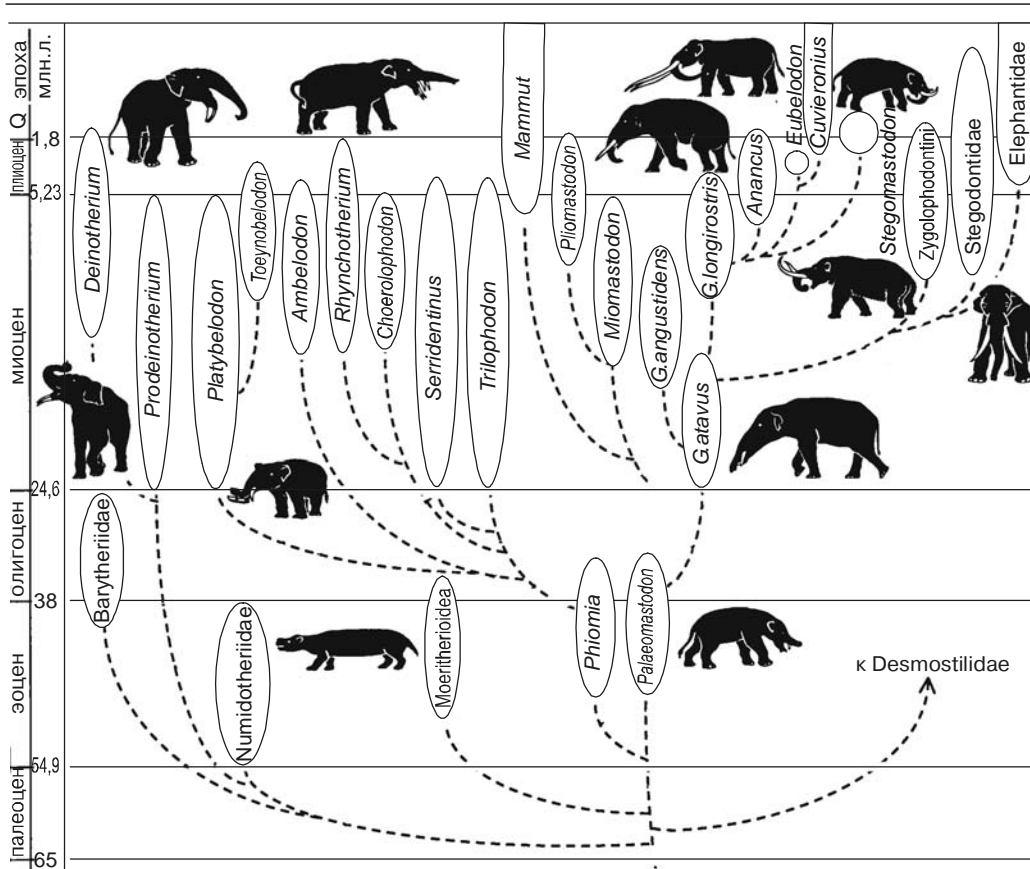


Рис. 3.1. Филогенетическое древо хоботных. По А.К. Агаджаняну (2004).

Deinotherium, *Anancus* — Африка, *Mammuth* — Голарктика и Африка, *Stegodontidae* — тропическая Азия, *Stegomastodon* и *Cuvieronius* — Южная Америка.

носороги, в Африке — хоботные. После экспансии хоботных за пределы Африки, гигантские носороги в Азии вымерли, возможно, не выдержав конкуренции, поскольку добывание пищи с разных ярусов с помощью длинной шеи менее эффективно, чем с помощью хобота. Наземные ленивцы, использовавшие передние лапы, напротив, вполне ужились с хоботными и в Северной, и в Южной Америке.

На Мадагаскаре эдификаторами БЭ были, вероятно, гигантские черепахи и крупные наземные лемуры, занимавшие экологическую нишу, близкую к южноамериканским наземным ленивцам и бегемоты. Возможно, им помогали эпиорнисы, однако крупные птицы, судя по Новой Зеландии, БЭ которой (туссоковые злаковники) имеют антропогенное происхождение (McWethy et al., 2010), сами не способны создавать БЭ.

БЭ весьма продуктивны. В современных БЭ около половины первичной продукции потребляют термиты, их биомасса составляет порядка 10 г/м². Термитники достигают сказочных размеров: максимально до 9 м высотой и 30 м диаметром, обычно, впрочем, гораздо меньше, 1–2 м. Биомасса саранчовых — 0,5–1 г/м². Крупные травоядные млекопитающие в африканских заповедниках и национальных парках дают среднюю биомассу до 2–3 г/м². В целом травоядные потребляют 17–94 % первичной продукции (Sinclair, 1975; Риклефс, 1977). Растения, адаптированные к постоянному стравливанию, быстрее наращивают биомассу в сезон дождей

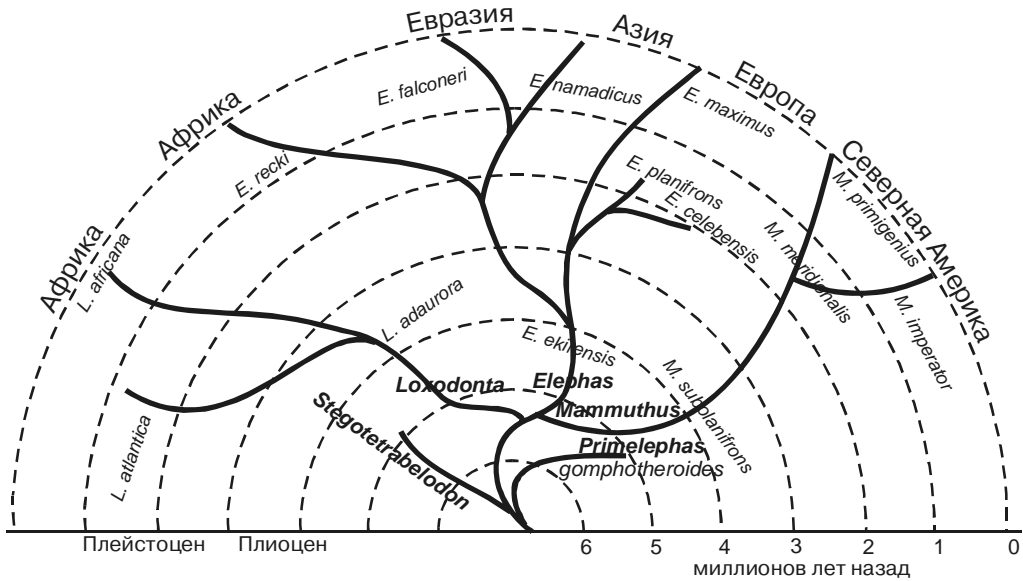


Рис. 3.2. Филогенетическое дерево Elephantidae. По Savage, Long (1968).

«Биомасса... диких животных достигает примерно 12–25 т/га, биомасса скота на фермах — около 5–7,5, а у местного скота эти значения снижаются до 2,5–3,5 т/га» (Вальтер, 1968: 275). 1 т/га = 1 г/м².

(McNaughton, 1984). Отрастающие молодые генеративные побеги имеют лучшие пищевые качества.

Процесс формирования травяных биомов и эволюции таксонов-эдификаторов шёл параллельно. Наиболее мощное эдификаторное воздействие на СС оказывают хоботные, благодаря силе, низким потерям от хищников, болезней и сезонных неурядиц (Kingdon, 1979; 1982; Owen-

Swith, 1987; 1989; и др.). Хоботные дали вспышку таксономического разнообразия одновременно с началом формирования травяных биомов (Рис. 3.1, 3.2). Они не просто осваивали новую адаптивную зону, они её формировали.

Слоны уничтожают деревья и кустарники непосредственно, используя то кору, то часть ветвей и листьев, то плоды или корни (Насимович, 1975), из стволов баобабов они выковыривают водянистую сердцевину (Laws, 1970; Насимович, 1975 и др.). Деревца и кусты они выдёргивают, либо ломают; деревья толщиной до 35 см (редко до 70 см) и высотой до 10–12 м выворачивают с корнями; у более крупных обдирают кору. Средства, снижающие вред от копытных (величина, густота ветвей и древостоя, колючки, агрессивные муравьи-симбионты), защищают деревья от слонов не больше, чем от бульдозеров (Wager, 1963; Kingdon, 1979; 1982; Вагнер, 1987). Большинство деревьев самцы опрокидывают не для питания, а от избытка сил, либо от ярости, тоски, полового возбуждения; треск крушимой растительности — важный элемент звуковой сигнализации слонов (Wager, 1963; Kingdon, 1979). Слоны активизируют прочие лесоразрушительные силы. Ураганы опрокидывают больше деревьев в разреженном лесу, чем в сомкнутом. Повреждённые деревья чаще гибнут от болезней, насекомых-древоточцев и, особенно, пожаров (Spinage, 1963; Buechner, Dawkins, 1971). Результате на месте леса формируется мозаика из участков с древо- и травостоем различных густоты, высоты и видового состава. Образно выражаясь, такой ландшафт можно назвать «клочковатым».

О ведущей роли крупных травоядных в возникновении БЭ свидетельствует также то, что после их уничтожения исчезают и БЭ, включая парковые леса и саванны.

Они превращаются в сплошные леса или мелколесья (Schenkel, Schenkel-Hulliger, 1969; Laws, 1970; Wilson, Ayerst, 1976). На территории Национального парка в районе водопада Мёрчинсон в Уганде из-за эпидемии сонной болезни в 1912 г. было эвакуировано всё население, это вызвало резкое увеличение поголовья слонов. В результате к 1956 г. общая площадь древостоя сократилась на 55–60% (Buechner, Dakins, 1961). В парках Уганды (Кабалега, Рувензори и др.) солдаты Иди Амина в 1978 г. перебили более 90% толстокожих. Саванны и злаковники за считанные годы заросли акациевыми лесами, что поставило под угрозу выживание большинства копытных (Hatton et al., 1982; Edroma, 1989). Климат запада Кении и прилегающих частей соседних стран за последние 200 лет не менялся. Тем не менее, в начале XIX в. сплошной колючий буш-ньяка вытеснил саванны на территории, равной Румынии из-за истребления слонов туземцами, добывавшими бивни (Thornbahn, 1984). Исчезло и большинство других крупных зверей; к концу XIX в. остались только водяные козлы (у реки), малочисленные чёрные носороги, дик-дики, малые куду, да голодные львы, нападавшие на строителей железной дороги. В 1948 г. создали парк Цаво и с середины 50-х вернувшихся слонов хорошо охраняли. Они за несколько лет восстановили мозаику «клочковатого» ландшафта, благодаря чему сюда вернулся весь набор восточно-африканских копытных и хищных (Guggisberg, 1975). Вне парка сохраняется всё та же непролазная ньика (Thornbahn, 1984). В заповеднике Хлухлуве (ЮАР, Наталь) слонов перебили сто лет назад. Выжигания и ограниченные вырубki только тормозили наступление леса и кустарников. Популяции ряда копытных вначале росли, ибо львы, гиенные собаки и гепарды тоже были уничтожены. Но затем начала сокращаться численность белого и чёрного носорогов, зебр, куду, бушбока, а стенбок (*Raphicerus campestris*), клипшпрингер (*Oreotragus oreotragus*) и тростниковый козёл (*Redunca arundinum*) исчезли совсем. Зато прежде редкая ньяла (*Tragelaphus buxtoni*) резко возросла в числе (Owen-Smith, 1989). В долине Чобе (Ботсвана) на протяжении десятилетий в отсутствие слонов буш неуклонно наступал, несмотря на выжигания. Одновременно сокращалось поголовье зебр, жираф, стенбока, гну, канны, лошадиной и прочих антилоп, а также хищников, причём гепард исчез полностью. Возвращение слонов повернуло процесс вспять (Simpson, 1978). В Зимбабве в войну 1972–1980 гг. браконьерство прекратилось и размножившиеся слоны превратили колоссальную площадь лесов и бушей в богатую дичью мозаику из кустарниковой поросли и злаковников (Hallagen, 1981).

Увеличение «клочковатости» ландшафта повышает таксономическое разнообразие и из-за того, что большинство копытных приурочено к экотонам лесных и безлесных участков; одни виды нуждаются и в злаковом, и в веточном корме, другие — используют древостой для укрытия. Некоторые, как например ориби, пасутся на коротких злаках, а прячутся в высокотравье (Kingdon, 1982). Здесь уживаются многочисленные копытные, не встречавшиеся бы вместе в отсутствие слонов. Разнообразие добычи и повышенная мозаичность гарантируют и сосуществование различных хищников. Разнообразие мегафауны поддерживают и слоновьи колодцы в руслах высохших рек (Vesey-FitzGerald, 1960; Kingdon, 1979; Вагнер, Шнейдерова, 1984). Такие колодцы глубиной до 1,5 (Насимович, 1975) и даже до 2,4 м (Haunes, 1987) позволяют жирафам, львам и чёрным носорогам проникать даже в пустыню Намиб (Giraffes..., 1981). Даже ограничивая численность некоторых копытных (кустарникового дукера *Silvicapra grimmia*, бушбока *Tragelaphus scriptus*, малого куду *T. imberbis*, канны и т. д.) через трофическую конкуренцию и частичное разрушение предпочитаемых биотопов, слоны повышают разнообразие экосистемы в целом (Owen-Smith, 1989). Лишь невозможность миграции слонов по вине человека приводит к полному уничтожению деревьев и превращению клочковатого ландшафта в однообразные злаковники и обеднению мегафауны (Laws, 1970 и др.), поскольку слоны временно покидают местность, где истощается древесный корм (Spinage, 1963). Деградация пастбищ препятствует селективности питания фитофагов (Вагнер, 1987; и др.). Различия в предпочтении потребления растений фитофагами-позвоночными приводит

«Почвы прерий хорошо увлажнены. Поэтому облесение этой области представляется делом вполне реальным» (Вальтер, 1975б: 96).

«Хотя понятия «саванна» и «степь» были введены для обозначения определённых типов растительности, в последнее время они применяются географами скорее для обозначения соответствующих климатических зон... В этом случае, по мнению автора, следовало бы пользоваться чисто климатической терминологией... ботанические термины... должны применяться для характеристики какой-то определённой категории растительного покрова» (Вальтер, 1968: 276).

«С 1947 по 1949 г. плотность населения оленя и козули в Беловежской пуше возросла примерно на 80%, а количество пострадавших от них деревьев увеличилось почти в 30 раз» (Динесман, 1961: 76).

к увеличению мозаичности, что ведёт к росту таксономического разнообразия, устойчивости и продуктивности. Биомасса диких копытных саванны может быть в 4–15 раз больше, чем биомасса коз и овец, выращиваемых на той же территории (Машкин, 2006). При этом домашний скот, в отличие от естественного сообщества крупных травоядных проводит к деградации пастбищ, поэтому с течением времени эта разница возрастает. Пастбища деградируют в пустыни, тогда как продуктивность естественных сообществ с течением времени не меняется.

Крупные травоядные млекопитающие наиболее разнообразны там, где воздействие слонов дополнено тремя другими видами современной мегафауны (Owen-Smith, 1987): носорогами, бегемотами и буйволами. Чёрные носороги «стригут» высокие кусты, включая колючие и огнестойкие, до состояния «щётки» высотой от 1 м (в середине) до 10 см (по краям) (Schenkel, Schenkel-Hulliger, 1969; Kingdon, 1979). Реже носороги выковыривают рогом куст или деревцо (Penny, 1987). Носороги иногда останавливают наступление буша, но неспособны существенно изре-

живать сформировавшийся древостой (Owen-Smith, 1987).

Прочие виды травоядных млекопитающих предпочитают зелёные части растений: жирафы поедают листья деревьев, антилопы-гну — лишь сочные зелёные листья злаков, зебры — более старые, но ещё зелёные и т. п. (Вальтер, 1968: 275).

Зебры (*Equus quagga*) готовят в Серенгети (Танзания) пастбище для гну (*Connochaetes taurinus*), за которыми следуют газели Томпсона (*Gazella thompsoni*), легко достигающие потравленные злаки, получая доступ к мелким двудольным, важным для переживания ими сухого сезона (Gwynne, Bell, 1968). Газели Гранта (*G. granti*) пасутся там, где выпас гну создаёт перевес двудольных над злаками. Водяные козлы (*Kobus ssp.*) зависят от выпаса бегемотов (*Hippopotamus amphibius*) или буйволов (*Bubalus caffer*), а ориби — от водяных козлов, конгоны (*Alcelaphus buselaphus*) и других копытных (Kingdon, 1982). На краю Калахари зебры «стригут» траву, а куду (*Tragelaphus strepsiceros*) — кусты до уровня, приемлемого для дик-дика (*Madoqua kirki*), обильного лишь там, где много и зебр и куду. В парке Умфолози (ЮАР) с увеличением поголовья белых носорогов (*Ceratotherium simum*) стало больше гну и зебр, эффективно пасущихся по созданному мегафауной низкотравью (Owen-Smith, 1987). Сам носорог, не справляющийся с травостоем выше 1 м (Kingdon, 1979), в «слоновой траве» парка Гарамба (Заир) выпасается за бегемотами, слонами и буйволами (White Rhino..., 1977 и др.). У озера Руква (Танзания) та же тройка превращает двухметровые прибрежные злаки в зелёный газон, питающий в засуху зебр, канн (*Taurotragus oryx*), тростниковых козлов (*Redunca redunca*) и топи (*Damaliscus lunatus*); бегемоты выдавливают в почве тропы-траншеи, в которых травы зеленеют на протяжении сухого сезона, кормя антилопу пуку (*Kobus vardonii*) (Vesey-FitzGerald, 1960). В парке Рувензори (Уганда) корневищные злаки, необходимые в засуху бородавочнику (*Phacochoerus aethiopicus*), поддерживает не огонь, как в других регионах (Kingdon, 1979), а пастьба бегемотов (Lock, 1972).

Исчезновение других крупных животных после истребления слонов и носорогов отмечено и в ряде районов Суматры. Из-за зарастания троп резко снижаются по-

движность и шансы на выживание тигров, оленей, малайских медведей (*Helarctos malayanus*) и красных волков (*Cuon alpinus*). Даже носорогам без слонов становится намного труднее: уменьшается количество и площадь кормовых участков, увеличиваются расстояния между ними, животное не отдыхает на широкой слоновьей тропе (Strien, 1986).

Как показывают исследования, крупные травоядные сдерживают рост деревьев и кустарников и в других районах, в том числе и за пределами тропиков. Наблюдение за современными степными заповедными участками России и Украины показало, что безлесные ассоциации в отсутствие крупных травоядных не являются климаксными: происходит быстрое их залуживание, забурьянивание, зарастание кустарниками и деревьями.

С другой стороны, даже такие сравнительно (с хоботными и носорогами) небольшие животные, как зубры способны сильно изменить лес. Уже через несколько десятилетий в местах реакклиматизации зубров в сплошных лесах появляются зоогенные поляны с луговой флорой площадью до 5 га, крупные прогалины в лесах, которые соединяются широкими тропами к местам водопоя и кормёжки (Смирнова и др., 1999).

Таким образом, очевидно, что растительный покров в присутствии мегафауны выглядит совершенно иначе, чем в её отсутствие.

Поскольку мегафауна — часть СС, её взаимодействие с растительностью является неотъемлемой частью общего функционирования СС. Поэтому в большинстве случаев более правильно не противопоставлять лесные и безлесные ассоциации, а считать их частями единой СС, имеющей два климакса, лесной и безлесный, занимающие биотопы с разной скоростью сукцессий в пределах ареала единой мозаичной СС («клочковатого ландшафта»). Сукцессии, начинающиеся всегда с нелесных, обычно травяных сообществ, идут к тому или иному климаксу. Переключение между сукцессионными рядами определяет соотношение скорости сукцессии в направлении древесного климакса и интенсивностью воздействия мегафауны в данном конкретном месте. В значительной степени скорость сукцессии зависит от режима увлажнения: ксеросерии более вероятно заканчиваются безлесным климаксом, а гидросерии — лесным. Микроклимат способствует поддержанию и увеличению контраста: восходящие потоки воздуха над безлесными участками приводят к тому, что дожди, особенно локальные, выпадают только над лесными массивами, причём для получения такого контраста по моим собственным наблюдениям достаточно чередования лесных и безлесных участков в несколько квадратных километров. В конечном итоге в каждой конкретной местности создаётся динамический баланс между лесными и безлесными участками, в результате которого СС и приобретали мозаичный вид. В отечественной литературе принято их трактовать как безлесные экосистемы с «интразональной» растительностью, населяющей преимущественно долины рек (о термине «интразональная растительность» см. ниже). Что характерно для данной «зоны» определяют преобладающими ассоциациями, а антропогенное воздействие на СС игнорируют (подробнее см. ниже).

Наличие двух сосуществующих климаксов не является обязательным. Если скорость сукцессий, ведущих к древесным стадиям, существенно выше нарушающего действия мегафауны, безлесные участки могут и отсутствовать. Это, вероятно, характерно для тропического дождевого леса.

«Истребилось всякое существо, которое было на поверхности всей земли; от человека до скота, и гадов, и птиц небесных, — все истребилось с земли, остался только Ной и что было с ним в ковчеге» Ветхий завет. Первая книга Моисеева. Бытие. Глава 7. Стих 23.

«Сделай себе ковчег... так: длина ковчегу триста локтей; ширина его пятьдесят локтей, а высота его тридцать локтей» Ветхий завет. Первая книга Моисеева. Бытие. Глава 7. Стихи 14 и 15.

Локоть тогда был около 0,5 м, следовательно размеры ковчегу: длина 150, ширина 25 и высота 15 метров.

Если скорость сукцессий, ведущих к древесному климаксу, меньше нарушающего действия мегафауны, то формируются СС, имеющие только безлесный климакс, например береговые пустыни районов апвеллингов.

Но, поскольку СС с одним климаксом (лесным или безлесным) свойственны меньшей части поверхности суши, для большей её части должна быть характерна мозаичность, определяемая эдификаторной ролью мегафауны. Ниже безлесные части СС по возможности рассмотрены вместе с лесными.

Теории, объясняющие вымирание мегафауны

Как известно, в конце плейстоцена произошло существенное вымирание мегафауны, включая почти всех крупных травоядных. Существует три основные теории, объясняющие это селективное вымирание в конце плейстоцена (в порядке появления теорий).

1. Всемирный потоп. Согласно Библии произошёл в позднем плейстоцене (6000 лет назад). Знаменитый натуралист Ной, пытался спасти наземную биоту, построив корабль «Ковчег». В силу чисто физических причин «Ковчег» имел ограниченные размеры, поэтому Ной захватил с собой лишь тех, кто мог поместиться на его корабле. Для мегафауны на нём просто не хватило места.

2. Климатические изменения.

3. Истребление мегафауны человеком. Истребление могло растягиваться на столетия (как на Мадагаскаре) или происходить стремительно (как в Новой Зеландии). Последнее более впечатляюще, поэтому эта теория получила название blitzkrieg или overkill (Blitzkrieg от немецких Blitz — «молния» и Krieg — «война») — немецкая стратегия ведения скоротечной войны. Overkill — английский военный термин, означающий многократное уничтожение, например ядерным оружием).

Кроме этих трёх теорий были предложены ещё несколько, но обоснования их малоубедительны. Например, вымирание мегафауны связывают с необычайно вирулентной болезнью, принесённой людьми с домашними животными, причём следов от этих домашних животных удивительным образом не осталось.

По-видимому, более правильно говорить о совместном действии факторов, и обсуждать стоит степень преобладания одного из них.

Сторонники климатической причины вымирания мегафауны объясняют исчезновение мегафауны резким изменением климата после окончания ледникового периода: средняя температура Земли выросла на 6°C. Однако вымирание мегафауны и климатические изменения произошли примерно в это время только на территории Голарктики, причем в Евразии на десятки тысячелетий раньше, чем в Северной Америке, тогда как, вымирание в других районах суши происходило в другое, причём разное время. Например в Австралии вымирание мегафауны произошло 50–40 тыс. лет назад, задолго до окончания последнего ледникового периода. Вымирание мегафауны в Южной Америке не сопровождалось вымиранием её в это же время в находившейся в сходных климатических условиях Африке, но было почти синхронным с вымиранием в Северной Америке. На островах (Врангеля, у Калифорнии, Вест-Индии) мегафауна продолжала существовать тысячелетия после её вымирания на соседних материках. В то же время мегафауна исчезала после проникновения на данную

«В прошлом богатство крупных млекопитающих было на всех материках (исключая Австралию), но в результате конкуренции (в Южной Америке) или оледенения (в Северном полушарии) везде, кроме Африки, вымерли самые крупные виды» (Дзунино, Дзуллини, 2011: 211). К сожалению, авторы не указали, с кем конкурировали виды мегафауны Южной Америки: только животных весом более 1 т там было более 30, ныне же нет ни одного и в современной фауне их конкурентов нет (подробнее см. раздел Неогей). Для сравнения в Африке ныне только 4 вида животных весом более 1 т (см. ниже). Утверждение об отсутствии крупных млекопитающих в плейстоцене Австралии неверно (см. ниже).

территорию человека (Рис. 3.3). Т. е. вымирание происходило синхронно не климатическим событиями, а появлению человека в данном районе. Это же возражение справедливо и для теорий, объясняющих вымирание мегафауны перестройками структуры экосистем, вызванных внутренними причинами, например, распространением видов рода *Bison*, которых, кстати, не было ни в Южной Америке, ни в Австралии.

Как человек мог привести к исчезновению мегафауны можно рассмотреть на примере Северной Америки, где это вымирание произошло за 1 000 лет.

Проникновение людей в Северную Америку южнее Аляски обычно датируют 13,5–10 тысяч лет назад (Васильев, 2001), хотя имеются данные (нуждающиеся в подтверждении) и о более раннем проникновении. Первые поселенцы принадлежали к культуре кловис, для которой были характерны наконечники копий длиной около 7 см.

Для наконечников кловис характерны желобообразные сколы у основания, облегчающие насаживание наконечника на древко копья (Рис. 3.4). Эта техника неизвестна из Восточной Сибири, поэтому, вероятно, она была изобретена непосредственно в Америке*. О том, что охотники кловис были первыми людьми на территории Северной Америки (не считая Аляски) свидетельствует (Васильев, 2001):

- Паразитльное единообразие наконечников от Атлантики до Тихого океана, что может быть объяснено только быстрым расселением людей по всему континенту, соответствующему экспоненциальному росту их численности.

- Наконечники изготавливали из редкого высококачественного сырья и переносили на расстояния до 500 км, нередко в места, где имелось сырьё не худшего качества.

- Люди кловис редко использовали пещеры и скальные убежища, вероятно, они просто о них не знали.

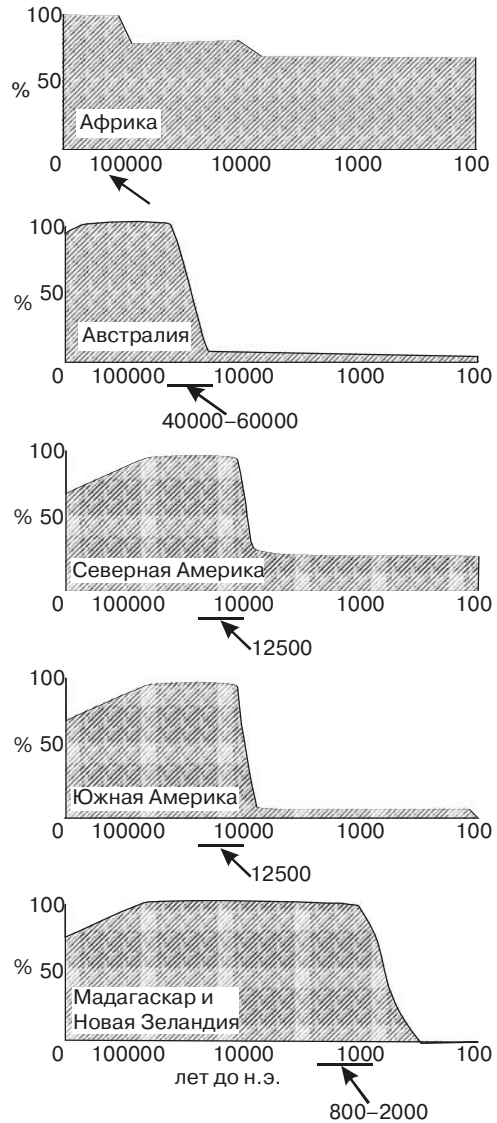


Рис. 3.3. Изменение числа крупных животных в некоторых районах после проникновения туда человека (показано стрелкой). По Brown, Lomolino (1998) и ориг.

* Впрочем, весьма сходны с наконечниками кловис наконечники солотре, известные из Франции и Испании 21–17 тысяч лет назад. Это даже послужило основой для теории заселения Северной Америки из Европы. Однако различие ДНК (Rasmussen et al., 2014) европейцев и индейцев убедительно доказывает несостоятельность этой гипотезы. Сходство наконечников, скорее всего, обусловлено сходным способом охоты и возникло независимо.



Рис. 3.4. Наконечник Clovis из нахождения Vail в Maine.

Эти наконечники отличаются характерные желобообразные сколы у основания, которые облегчали насаживание наконечника на древко копья. По Нуанес (2002).
Натуральная величина.

чем достаточно.

Последовательность климатических событий, вымирания и расселения человека в Северной Америке дана в Табл. 3.1

Расчёты (Martin, 1973) показывают, что для быстрого уничтожения мегафауны достаточно соблюдения следующих условий:

«If one person in four did all of the hunting, destroying one animal unit (450 kilograms) per week from an animal population on the front averaging 50 animal units per section, he would eliminate 26 percent of the biomass in 1 year» (Martin, 1973: 971).

Непосредственные находки костей мегафауны на стоянках клонис редки, что служит основанием мнения о том, что клонис были не охотниками на мегафауну, а питались мелкими млекопитающими и растениями. Нуанес (2002) резонно возражает, что находок остатков мелких млекопитающих и растений на тех же стоянках также весьма немного, фактически данные о диете клонис получить из кухонных остатков невозможно. Следует также учесть отсутствие у индейцев выючных животных, колёса и других транспортных средств, что делает доставку крупной добычи в район стоянки невозможной, вероятнее само племя мигрировало к трупам. Поэтому вполне естественно отсутствие костных остатков в районе стоянки, наоборот, было бы трудно объяснить их появление там. Необходимо помнить, что, поскольку индейцы попали в средние широты Северной Америки с Аляски, очевидно, что в их диете (в отличие от обитателей юга) мясо составляло гораздо более существенную часть, причём объекты охоты были преимущественно крупные, а не мелкие животные. Этому способствовала также возможность сравнительно длительного хранения добычи в условиях холодного климата. Опасность охоты на мегафауну для человека сильно преувеличена, во всяком случае, она не больше, чем опасность для обитателей побережий Северного Ледовитого океана охоты на гораздо более крупных китов и моржей лёгкими гарпунами с маленьких лодок.

Надо также учитывать консервативность поведения мегафауны. Так, киты до сих пор не воспринимают человека как врага, хотя только в 1910–1979 гг. было убито 1 384 085 китов, причём численность некоторых, например синего кита *Balaenoptera masculus* с примерно 200 000 упала до 1 000 (Бородин, 1996). Вполне вероятно, что мегафауна была истреблена до того, как в её поведении произошли необходимые изменения в связи с появлением нового хищника. Хорошо документированных случаев истребления видов среднего размера (обладающих гораздо большим репродукционным потенциалом) по той же причине, к сожалению, более,

1. Прирост численности популяции *Homo sapiens* в 1,4% в год*. В этом случае удвоение популяции происходило каждые 50 лет и за 1000 лет группа из ста человек даст население в 110 660 583 человек.

2. В процессе движения создавался фронт повышенной численности с плотностью популяции 0,4 человек/кв. км**, плотность за фронтом была в 10 раз ниже (Рис. 3.5).

3. В год в районе фронта изымалось 20% биомассы мегафауны. Этого достаточно для её полного уничтожения при неселективной охоте за 10 лет. В реальности, вероятно, са-

Табл. 3.1. Корреляции изменения климата, предполагаемых событий вымирания и событий в культуре Северной Америки. По Haynes (2002).

дата по C^{14} от настоящего времени	климат	временной период или события	события в фауне	события в культуре
19,500–16,100	очень холодно, сухо	последний максимум оледенения	вымираний нет	археологические находки редки или отсутствуют где бы то ни было на континенте
13,000	тепло	бёллинг		
12,000		аллерёд		
11,500	холодно	похолодание в аллерёде		самые ранние находки кловис, имеющие очень ограниченное распространение
11,200	тепло	безыманный период потепления	некоторое вымирание крупных млекопитающих	кловис широко распространены
10,900	холодно, суше	резкое начало раннего Дриаса		кловис становятся локально более разнообразны
10,800	по прежнему холодно		вымирание мегафауны завершено, включая мамонтов и мастодонтов	кловис распространены по всему континенту
10,200	тепло, более влажно	ранний Дриас резко заканчивается		наконечники с желобками больше не делают

мок и молодняк были более лёгкой добычей и их убивали более интенсивно, что ускорило истребление вида.

4. Люди двигались в направлении мест с наибольшей численностью добычи со скоростью примерно 16 км/год. Этой скорости достаточно, чтобы достигнуть Огненной Земли за 1000 лет (Рис. 3.6)***.

Все эти допущения вполне правдоподобны. Более того, наблюдения в природе показывают, что популяция вида, попавшего в условия избытка пищи движется именно волной, сходной с распространением пожара в степи. Хорошо документированным примером такой волны является история расселения жука-листоеда *Zygogramma suturalis*. Этот жук питается исключительно сложноцветным амброзией полинолистной *Ambrosia artemisiifolia*. Амброзия — американское по происхождению растение и на юге России она — ценофоб. Но, поскольку естественная растительность юга России давно антропогенно нарушена и практически везде заменена ценофобной, амброзия смогла стать злостным сорняком на юге России и Кавказе. Дополнительно массовому развитию и широкому распространению амброзии способствовало и отсутствие естественных врагов. Борьба с амброзией стала необходима не только из-за того, то она стала злостным сорняком, но и из-за того, то её пыльца вызывает аллергическую реакцию у многих людей. Для борьбы с амброзией и ввезли *Z. suturalis*. Оказавшись в условиях избытка пищи, жук стал быстро размножаться и расселяться, образуя фронт повышенной численности, достигавшей 5000 экз./м². В тылу фронта амброзия часто полностью отсутствовала. Скорость движения фронта была постоянной (Ковалев, 1994).

Изучение состава изотопов ^{13}C , ^{15}N коллагена неандертальцев (Vocherens et al., 1991) показало, что по доле мяса равными или даже превосходящими волков, что вполне соответствует изложенной выше гипотезе. Весьма маловероятно, что такая

* Максимально зарегистрированные величины достигают 3,4%, как на острове Питкертн (Birdsell, 1957), или даже 4,1% как в конце XX века в Кении (Diamond, 2005).

** Такая плотность в 100 раз меньше средней плотности населения в таких областях, как Ярославская, Ивановская, Нижегородская и в тысячу раз меньше, чем на о. Цейлон, где отряды партизан десятилетиями скрывались в джунглях.

*** Панамский перешеек могла пройти только небольшая группа людей. Поэтому для дальнейшего движения по Южной Америке вновь должен был возникнуть фронт, на что требовалось время.

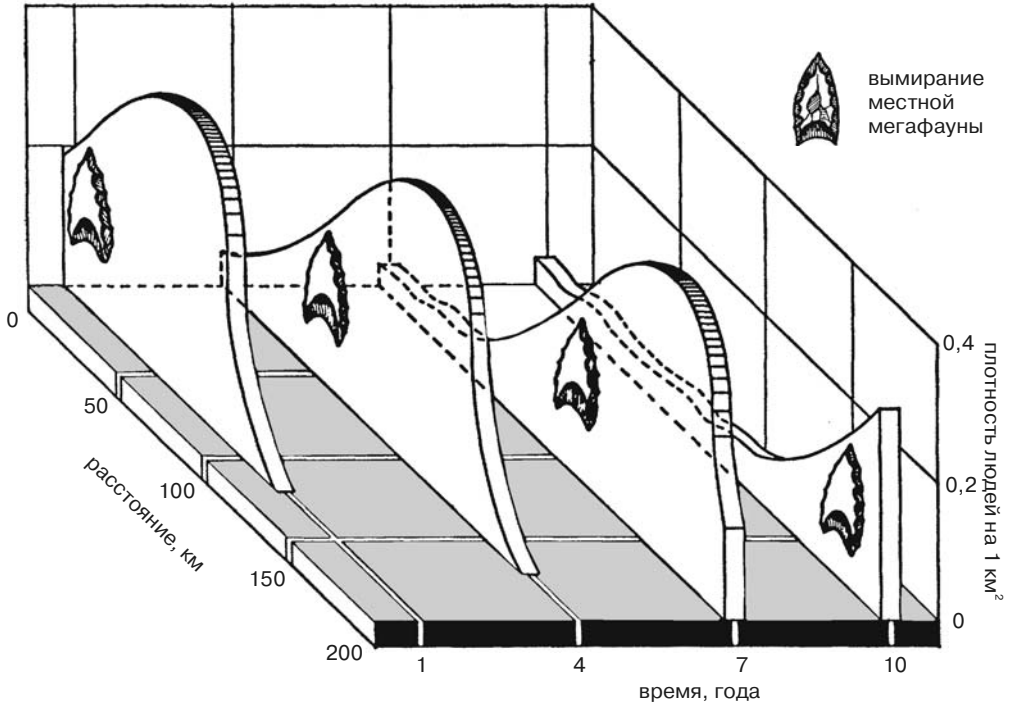


Рис. 3.5. Структура фронта расселения индейцев в Америке
 В каждой точке люди и мегафауна сосуществовали не более десяти лет. Отсутствие явных археологических следов в этом случае неизбежно. По P.S. Martin (1973).

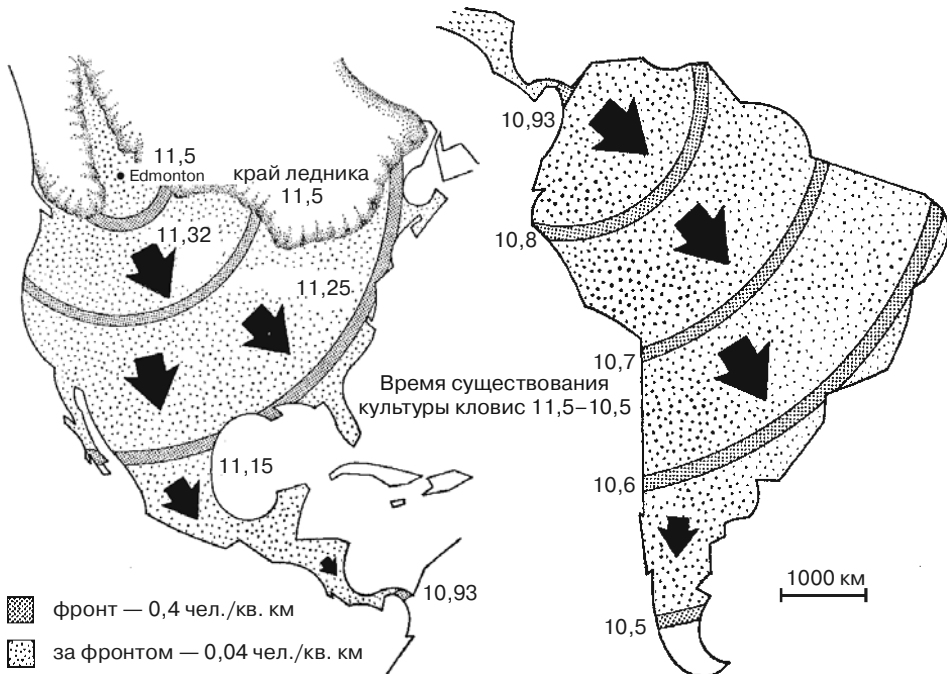


Рис. 3.6. Заселение людьми Северной и Южной Америк. По P.S. Martin (1973).

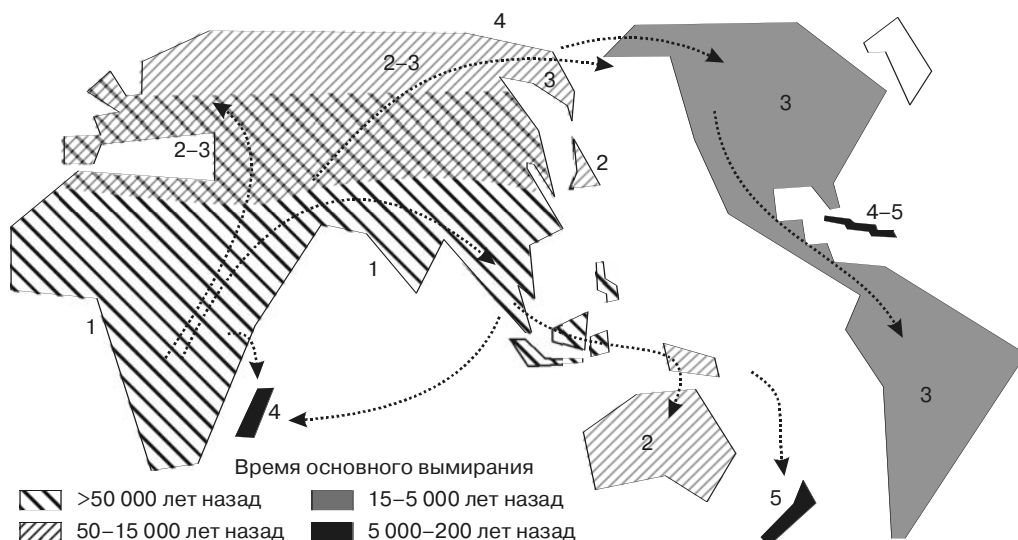


Рис. 3.7. Карта последовательности периодов вымирания на основных массивах суши. Стрелки показывают направление расселения человека. По Martin (2005), слегка видоизменено.

диета могла быть результатом собирательства, по-видимому, они были хищниками высшего уровня, облигатными охотниками (Boyle, 2007).

Surovell et al. (2005), Surovell, Waguespack (2008) показали, что интенсивность использования хоботных кловис наивысшая из известных в доисторическом мире.

Уничтожение мегафауны снижало эффективность использования растительных ресурсов СС. В результате в СС происходило накопление неиспользованных растительных остатков, что существенно увеличивало интенсивность и частоту пожаров. Появились и антропогенные пожары, как случайные, так и специальные. Пожары, в свою очередь также воздействовали на растительность. Воздействие это было сходным с воздействием мегафауны в том, что преимущество получали травянистые растения. Но, в отличие от воздействия мегафауны, воздействие пожаров было гораздо менее селективным и способствовало устранению участков древесной растительности, т. е. делало ландшафт более гомогенным. К тому же мегафауна распространяла семена многих растений. В результате на месте «клочковатого ландшафта», с разнообразной биотой, сформировались огромные пространства, покрытые травянистой растительностью и населённые преимущественно одним видом — бизоном. Замена «клочковатых ландшафтов» отдельными зонами прерий и лесов привело к тому, что виды, экологически связанные с опушками, резко сократили свои ареалы. До перестройки они были распространены широко, после неё их ареалы сократились до узкой пограничной полосы между прериями и лесами. Это сопровождалось снижением их численности и в конечном итоге привело к вымиранию некоторых. Селективное истребление мегафауны привело к её стремительному вымиранию после появления в регионе человека (Рис. 3.3, 3.7).

Скорость истребления мегафауны была столь высока, что её весьма сложно зафиксировать, изучая археологические и палеонтологические данные. Время существования культуры кловис — порядка одной тысячи лет (11500–10500 лет назад) — хорошо согласуется с приведёнными выше оценками. Этого времени оказалось недостаточно для перестройки биоты Северной Америки. Произошёл коллапс, вслед за которым исчезла и культура кловис. Ей на смену пришли разнообразные региональные культуры, общим для которых было отсутствие желобков на наконечниках (Васильев, 2001). «Дикий запад», который застали европейцы, в действительности был

вовсе не в естественном состоянии, а охотничьей монокультурой, созданной индейцами приблизительно 10–8 тысяч лет назад. Seton (1929) полагал, что до прихода европейцев в прериях паслось 60 миллионов бизонов, примерно по столько же вилорогов *Antilocapra americana* и белохвостых оленей *Odocoileus virginianus* и по 10 миллионов чернохвостых оленей *Odocoileus hemionus* и лосей, т. е. всего около 200 миллионов голов. При замене этих стад на современные стада коров фактически произошла только замена культивируемых видов, но не способа получения мяса: и индейцы и современные американцы производят мясо, разводя крупный рогатый скот*.

Охота на мегафауну и, особенно на хоботных и сопоставимых с ними по размеру животных — оптимальная стратегия**. Нуанес (2002) указывает, что один мамонт даёт охотнику столько же энергии, сколько четыре бизона. При этом убить четырёх бизонов сложнее и опаснее, чем одного мамонта. Для убийства африканского слона достаточно одного пигмея, который протыкает ему копьём кишечник, обычно в районе анального отверстия и ждёт, когда слон умрёт от перитонита. Поэтому, вместо того, чтобы каждые три дня охотиться на бизона, охотник, весьма вероятно, предпочтёт раз в 12 дней убить мамонта, которого к тому же выследить гораздо легче***. Весьма вероятно, что даже при очень низкой плотности хоботных они были добычей высшего приоритета, поэтому бытующее в экологии с математическим уклоном представление о том, что при очень низкой частоте встреч одного вида добычи, охотник переходит на другой, основано на представлении, что для охотника оценивает добычу в удобно подсчитываемых калориях. Однако различие между теорией и практикой на практике гораздо больше, чем в теории. Вполне возможно, что убийство мамонта (или мастодонта) могло входить в какие-нибудь культурные традиции, например при инициации, как это имеет место у некоторых африканских племён или в некоторых средиземноморских странах (коррида) в отношении других опасных животных. В этом случае ценность добычи, а, следовательно, вероятность окончательного её истребления существенно возрастала. Даже в странах, где таких традиций нет, убийство крупной добычи повышает «самцовость» охотника: достаточно вспомнить традицию развешивания трофеев по стенам или стремление убить крупную опасную добычу даже в условиях, когда она неспособна оказывать сопротивление, пример такого поведения дают российские высокопоставленные чиновники, охотящиеся на крупных животных, невзирая на какие-либо законы и здравый смысл.

* В США в 1970 г было 112 млн. голов крупного рогатого скота. Конечно, не все они находились на вольном выпасе в прериях, хотя корм для тех, кто стоит в коровниках, выращивают, в том числе, и на месте прерий. В любом случае цифры одного порядка, при этом индейцы просто снимали урожай, а американцам приходится ещё и работать. Результатом этой работы является не только продукция мяса, но и стремительная деградация почв.

** Представление о суровой жизни первобытных людей в непрерывной борьбе с голодом — укоренившийся вымысел. Хотя, бывал и голод. Но животной пищи, в целом, было «полно». «Вопреки распространенному мнению о том, что древние люди вечно страдали от голода, полевые исследования показали, что даже не в самых изобильных местах первобытные охотники и собиратели обеспечивали себя пищей в относительно короткое время. Конечно, они не жили в вечной праздности, но уже настолько приспособились к окружающей природе, что могли в среднем трудиться не более 2–5 часов в день» (The Origins of Agriculture / Ed. Ch. A. Reed. The Hague Paris, 1977, P. 179. цит по: Гринин, 2003). При этом если добытого хватало на последующие дни, то никто и не спешил продолжать «работу». Этнограф M.D. Sahlins (1972) одним из первых привлёк внимание к ситуации, при которой первобытные народы могут создавать излишек продукции (пищи и вещей), но не делают и не хотят этого делать, он называл такие социумы обществами изобилия (affluent society). В литературе закрепился термин «парадокс Салинза». В 50–60 гг. этнографами было собрано много подобных фактов об.

*** В Африке пройти по следу слона в саванне может даже только что приехавший из Европы турист.

Освоение эффективных способов охоты позволяло уничтожать зачастую гораздо больше животных, чем было необходимо. Протяженность земляных валов, построенных для загона стад достигала 800 км (Данилкин, 2009). Для пропитания 15 000 человек, обитавших на юге Русской равнины требовалось 10 500 т мяса, что примерно соответствует более 1 000 мамонтов, 10 000 – 30 000 бизонов, 60 000 – 80 000 лошадей или 120 000 северных оленей (Верещагин, 1971; Верещагин, Барышников, 1985).

Роль пожаров

Отдельно следует обсудить роль пожаров в поддержании безлесности (роль пожаров в преобразовании СС рассмотрена ниже, при рассмотрении растительности субтропиков). Вальтер (1968), описывая растительность тропической зоны, неоднократно подчёркивает, что тропические саванны как травяные экосистемы, лишённые деревьев, в настоящее время поддерживает воздействие человека, прежде всего выжигание накапливающейся сухой травы. Более того, исследователи, занимающиеся динамикой развития безлесных экосистем и их историей подчёркивают, что само развитие саванн, как и тропических пустынь связано с человеком (Cloudsley-Thompson, 1969; Сахара, 1990). То же, по-видимому, справедливо и для умеренных безлесных районов. Новозеландские злаковники сменили естественные леса в результате антропогенных пожаров (McWethy et al, 2010; Bowman, Haberle, 2010). Существенные изменения растительности Австралии также были вызваны антропогенными пожарами (Rule et al., 2012; McGlone, 2012). Высокотравные прерии поддерживались в безлесном состоянии ежегодными палами, производимыми индейцами. Когда индейцев сменили американские поселенцы, прерии стали быстро зарастать лесом. То же справедливо и для полупустынных районов Дикого Запада, которые в отсутствие палов зарастают мескитовым деревом, кактусами и разными низкорослыми деревьями.

Частота пожаров резко возросла после массового вымирания мегафауны, сопровождавшего становление *Ното*. До этого сбалансированность экосистем была гораздо выше, поэтому накопления высохшей растительности не принимало таких масштабов или вовсе не происходило. Сведение леса началось более 50 000 лет назад, когда человек овладел огнем. Хотя пожары время от времени случаются и по естественным причинам, поджоги, намеренно устраиваемые человеком, оказывали на растительность гораздо большее воздействие. Прежде всего, это объясняется тем, что искусственный поджог производили на одном и том же месте значительно чаще, чем случались естественные пожары. Естественные пожары возникают гораздо реже и не производят больших разрушений в лесных областях (причина опустошительных пожаров в лесах со средиземноморским климатом рассмотрена ниже). Лишь после того, как под влиянием деятельности человека СС были разрушены настолько, что начали накапливаться неиспользуемые растительные остатки, интенсивность естественных пожаров резко возросла. В районах с преобладанием безлесных ассоциаций путём многократного выжигания в сочетании с пастьбой интенсивность и длительность действия пожаров настолько усилились, что естественная мозаичность исчезла полностью.

«Выжигание <саванновых лесов> приводит обычно к образованию травянистых пространств характера степей, которые также деградируют всё больше и больше. Под конец может получиться нечто вроде пустыни» (Алехин, 1944: 255).

«Важную роль в североамериканской прерии играл и такой фактор, как широко практиковавшиеся раньше индейцами выжигания сухого травостоя» (Вальтер, 1975б: 69).

«Ежегодно треть территории Мадагаскара выгорает от того, что жители в сухой сезон поджигают траву, чтобы обеспечить скот зелёным кормом» (Джолли, Джолли, 1990: 254).

Человек способствует образованию пустынь не только путем выжигания и перевыпаса. По меньшей мере, половина всего леса, вырубаемого в мире каждый день, идет на топливо для приготовления пищи и обогрева жилья. В городах Западной Африки нагреть кастрюлю порой обходится дороже, чем наполнить ее, и поэтому сухой навоз всегда служит топливом, вместо того чтобы служить удобрением для почвы.

Уничтожение леса, кустарника и травяного покрова приводит к возрастанию эрозии: эоловой, если осадков мало и водной, если их много. Поскольку антропогенное воздействие не прекращается, постепенно местность превращается в полупустыню и пустыню. Очень наглядно воздействие человека на растительность засушливых мест на примере пустынь Средней Азии описывает Г. Вальтер (1975: 220 и далее). Несомненно, что накопление сухих растительных остатков, способствующих развитию и естественных пожаров в значительной степени является следствием разрушения естественных СС, в первую очередь в результате уничтожения мегафауны. Поэтому, хотя пожары и влияют сильнее на древесную растительность, чем на травянистую, роль *естественных* пожаров в поддержании безлесности, как и в формировании других типов растительности, по-видимому, сильно преувеличена.

Антропогенные пожары могли быть и одной из основных причин вымирания мегафауны, как это произошло в Австралии. Здесь интенсивность пожаров резко возросла после проникновения человека в Австралию. Уцелевшие виды резко изменили свою диету (подробнее см. ниже в характеристике биоты Австралии).

Вымирание мегафауны должно было неизбежно привести к существенным перестройкам биот, заключающимся в утрате ими мозаичности.

В зависимости от того, какая из трёх приведённых выше причин вымирания мегафауны является основной, принципиально

«Do global ecosystems function differently now that megaherbivores are gone and human-lit fires are common? New results strongly suggest that they do» (McGlone, 2012: 1453).

меняется та биогеографическая картина мира, которую следует считать естественной, т. е. существующей помимо человека. Если мы примем любую из первых двух концепций, объясняющих это вымирание естественными причинами, то современная биогеографическая картина является естественной. Если же мы примем тре-

тью, согласно которой было не вымирание, а истребление, то современная биогеографическая картина нуждается в существенной коррекции, чтобы убрать из неё искажающее влияние человека. Поскольку в данном случае нас интересует *биогеография*, а не *экономическая* география, по возможности следует описать биогеографическую картину так, как она бы выглядела без влияния человека.

Любопытно, что уничтожение мегафауны человеком легко было признано в случае Новой Зеландии и Австралии (мегафауну уничтожили аборигены). Но истребление мегафауны на территории Европы признают с трудом, поскольку придётся принять вину на своих предков. Сходная ситуация в Америке, где вину придётся возложить на индейцев что не политкорректно.

Широтная зональность

Причины зональности биоты

Распределение различных СС по поверхности Земли является функцией климатических условий, в которых из местной биоты формируются СС. В свою очередь состав местной биот является функцией с одной стороны эволюции, приводящей к возникновению новых групп, а с другой — степени изоляции крупных массивов суши на протяжении кайнозоя и мела и способности разных таксонов к расселению. Различие типов почвы, которые часто также называют в качестве причин, влияющих на распределение наземных сообществ, в действительности таковым являть-

ся не может. Совершенно очевидно, что почва появляется в результате функционирования СС, в первую очередь растительности, а не наоборот. Более того, как уверяют злые языки, почвоведы часто воспринимают растительность как фактор, мешающий получению почвенных профилей. Почвенные карты часто дают в биогеографических сводках как имеющие некую самостоятельную ценность, а не продукт функционирования экосистем.

Климат — «совокупность погодных условий в их среднем годовом и суточном ходе» (Вальтер, 1968: 53). Чисто астрономические причины обуславливают наличие градиента «экватор—полюс». Однако климат конкретного места определяет и конфигурация морских течений и рельеф местности, а изменение системы морских течений — выраженность этого градиента в геологическом времени. Морские течения и общая схема циркуляции атмосферы рассмотрены в Главе 5. Соседство с водоёмами разного размера, в том числе и внутренними (озёрами, прудами и т. п.) смягчает колебания температуры и увлажнения, их отсутствие — увеличивает. В крайней форме это выражено в океаническом и континентальном типах климатов. Сходное действие оказывают и лесные массивы.

В России используют классификацию советского климатолога Б.П. Алисова (1956), учитывающая особенности циркуляции атмосферы (Рис. Ц1). В ней выделяют четыре основных климатических пояса (экваториальный, тропический, умеренный и полярный), между которыми расположены переходные пояса (субэкваториальный, субтропический и субполярный). Также в классификации используют другое логическое основание: преобладающую циркуляцию воздушных масс. В результате в ней выделяют 16 типов климата (не все возможные сочетания есть в природе): экваториальный пояс (экваториальный климат); субэкваториальный пояс (тропический муссонный климат); тропический пояс (тропический сухой и влажный климаты); субтропический пояс (средиземноморский, субтропический континентальный и субтропический муссонный климаты); умеренный пояс (умеренный морской, умеренно-континентальный, умеренный континентальный, умеренный резко континентальный и умеренный муссонный климаты); субполярный пояс (субарктический и субантарктический климаты); полярный пояс (арктический и антарктический климаты).

За границей используют несколько других классификаций. Широко распространена классификация климатов, предложенная Владимиром Петровичем Кёппеном (Табл. 3.2), тестем автора теории мобилизма Альфреда Вегенера. В её основе лежат режимы температуры и увлажнения. Первоначальный вариант его классификации был опубликован в 1900 г. в работе «Опыт классификации климатов, преимущественно по их отношению к растительному миру». В позднейших модификациях от растительности остались лишь названия климатов. В последнем авторском варианте, опубликованном в 1936 г., выделено 5 групп климата: тропический, сухой, умеренный, континентальный, полярный, которые были подразделены на 13 климатов и 28 разновидностей. В последней версии классификации (Peel et al., 2007) 29 разновидностей (Рис. Ц2).

Вегерон предложил классифицировать не климаты, а воздушные массы. Для классификации он взял три логических основания, характеризующих воздушные массы: влагосодержание (континентальная, морская), температурные характеристики района происхождения (тропическая, полярная, арктическая или антарктическая,

«Среди причин макромозаичного распределения степной и лесной растительности... решающее значение принадлежит почве. Леса распространены на... лесных почвах... мощные чернозёмы являются местообитаниями растительности луговой степи» (Вальтер, 1975б: 65–66).

Под пологом леса *Quercus ilex* «формируется средиземноморская красная почва, или терра-росса, причём вне зависимости от типа материнской породы, которой могут быть известняки или доломиты, мергели, песчаники, базальты, сланцы, гнейсы, граниты или, наконец, аллювиальные отложения» (Вальтер, 1975а: 33).

муссонная, экваториальная, верхнеатмосферная) и устойчивость (которую он определяет через соотношение температуры воздуха и подстилающей поверхности).

Классификация Thornthwaite основана на балансе воды в почве.

Как видно из этого краткого обзора, типы климата выделяют на основе особенностей циркуляции атмосферы и режимов температуры и увлажнения, а не особенностей биот. Это, впрочем, и не удивительно, поскольку это классификация климатов. Вместе с тем, климат в значительной степени определяет растительность, а, вместе с ней, и всю экосистему. Поэтому биологу необходимо понять, какие характеристики климата являются существенными для биогеографии и существуют ли некие их значения, при которых происходят качественные изменения экосистем. Естественным путём для этого будет проведение биогеографического районирования и последующий анализ связи положения биогеографических границ с характеристиками климата.

Из многочисленных климатических показателей для функционирования наземных сообществ наиболее важны годовые балансы и динамика хода температур и увлажнения. Для наглядности эти данные принято представлять в виде климадиа-

Табл. 3.2. Легенда карты климатов по Кёппену (Рис. Ц.2) и определение критериев. По Peel, Finlayson, McMahon (2007).

буква шифра			Описание	Критерии*
1	2	3		
A			-тропический	$T_{cold} \geq 18$
	f		-дождевого леса	$P_{dry} \geq 60$
	m		-муссонный	$Not(Af) \ \& \ P_{dry} \geq 100 - MAP/25$
	w		-саванновый	$Not(Af) \ \& \ P_{dry} < 100 - MAP/25$
B			аридный	$MAP < 10 \times P_{threshold}$
	W		-пустынный	$MAP < 5 \times P_{threshold}$
	S		-степной	$MAP \geq 5 \times P_{threshold}$
C		h	-жаркий	$MAT \geq 18$
		k	-холодный	$MAT < 18$
			умеренный	$T_{hot} > 10 \ \& \ 0 < T_{cold} < 18$
	s		-сухое лето	$P_{sdry} < 40 \ \& \ P_{sdry} < P_{wwet}/3$
	w		-сухая зима	$P_{wdry} < P_{swet}/10$
	f		-без сухого сезона	$Not(Cs) \ or \ (Cw)$
D		a	-жаркое лето	$T_{hot} \geq 22$
		b	-тёплое лето	$Not(a) \ \& \ T_{mon10} \geq 4$
		c	-холодное лето	$Not(a \ or \ b) \ \& \ 1 \leq T_{mon10} < 4$
			холодный	$T_{hot} > 10 \ \& \ T_{cold} \leq 0$
	s		-сухое лето	$P_{sdry} < 40 \ \& \ P_{sdry} < P_{wwet}/3$
	w		-сухая зима	$P_{wdry} < P_{swet}/10$
	f		-без сухого сезона	$Not(Ds) \ or \ (Dw)$
E		a	-жаркое лето	$T_{hot} \geq 22$
		b	-тёплое лето	$Not(a) \ \& \ T_{mon10} \geq 4$
		c	-холодное лето	$Not(a, \ b \ or \ d)$
		d	-очень холодная зима	$Not(a \ or \ b) \ \& \ T_{cold} < -38$
		полярный	$T_{hot} < 10$	
T		-тундровый	$T_{hot} > 0$	
F		-морозный	$T_{hot} \leq 0$	

*MAP = среднее годовое количество осадков, MAT — среднегодовая температура, T_{hot} — температура наиболее жаркого месяца, T_{cold} — температура наиболее холодного месяца, T_{mon10} — число месяцев с температурой выше $10^\circ C$, P_{dry} — количество осадков в наиболее сухой месяц, P_{sdry} — количество осадков в наиболее сухой летний месяц, P_{wdry} — количество осадков в наиболее сухой зимний месяц, P_{swet} — количество осадков в наиболее влажный летний месяц, P_{wwet} — количество осадков в наиболее влажный зимний месяц, $P_{threshold}$ — переменная, вычисленная по следующему правилу: если 70% MAP приходится на зиму, тогда $P_{threshold} = 2 \times MAT$, если 70% MAP приходится на лето, тогда $P_{threshold} = 2 \times MAT + 28$, в противном случае $P_{threshold} = 2 \times MAT + 14$. Лето (зима) — это наиболее тёплые (холодные) шесть месяцев между октябрём—мартом и апрелем—сентябрём.

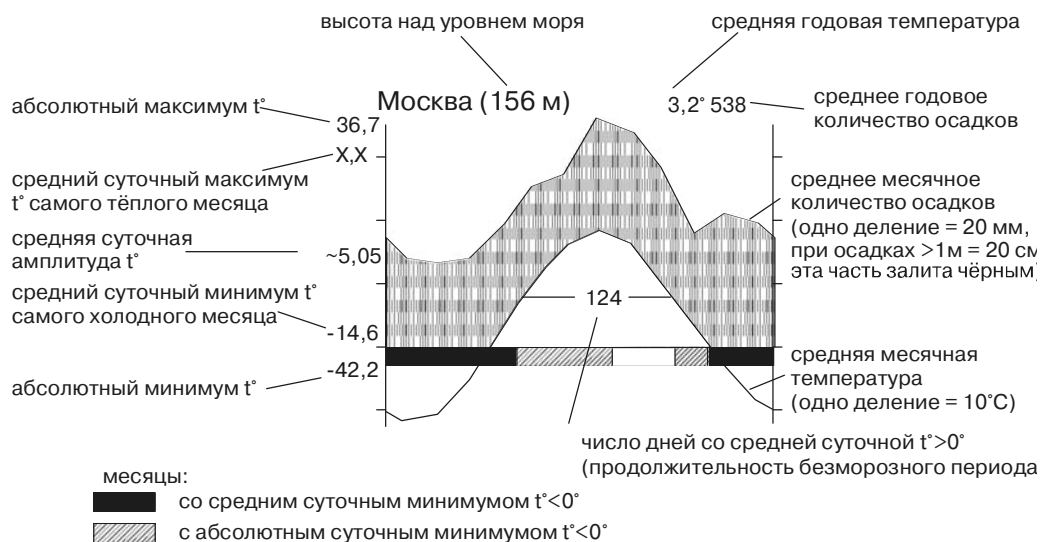


Рис. 3.8. Расшифровка содержания климатодиаграммы. По Вальтер (1968), график исправлен по <http://pogoda.ru.net/climate/27612.htm>.

грамм — графиков, на которых показаны изменения этих параметров по месяцам. В настоящее время наибольшее распространение получила форма климатодиаграмм, предложенная известным геоботаником Г. Вальтером в 1960 г. На них показаны ход средних месячных температур в $^{\circ}\text{C}$ и количества осадков в миллиметрах, при этом масштаб $1^{\circ}=2$ мм. Такое соотношение масштабов было подобрано эмпирически, поскольку оно достаточно точно отражает условия увлажнения. В период с достаточным увлажнением кривая температуры расположена ниже кривой осадков, соответствующую часть на диаграмме заполняют вертикальной штриховкой. В засушливый период кривая температуры расположена выше кривой осадков, эту площадь заполняют точечной штриховкой. Во влажных тропиках для осадков, превышающих 100 мм в месяц, масштаб уменьшают в 10 раз, а соответствующую область диаграммы закрашивают чёрным. Это позволяет избежать слишком громоздких диаграмм, уменьшение же точности диаграммы несущественно, поскольку такое количество осадков избыточно и осадки уходят в сток, а не включаются в обмен CC . На климатодиаграмме показывают также продолжительность безморозных периодов и абсолютные минимумы и максимумы температур, высоту над уровнем моря и другие параметры. Расшифровка содержания климатодиаграммы на конкретном примере дана на Рис. 3.8.

При всей информативности, существенным недостатком климатодиаграмм является то, что они построены на основе данных метеорологических станций, которые размещают на открытых местах, где микроклимат сильно отличается от микроклимата внутри климатического леса. Больше всего это касается показателей увлажнения (обнажённые участки получают меньше влаги, чем покрытые растительностью). Так, испарение в лесу каменного дуба *Quercus ilex* в 3–5 раз меньше, чем на открытой местности (Вальтер, 1975: 31). Различны также и амплитуды температуры (внутри леса гораздо меньше), тогда как средние температуры месяцев и года отличаются мало.

Биотическая зональность

Широтная зональность биоты Земли обусловлена астрономическими причинами, приводящими к существованию градиента «экватор—полюс». Выраженность этого градиента существенно менялась во времени. Поскольку в первую очередь она зависит от системы океанических течений, то факторы, влияющие на градиент «эк-

ватор—полюс» рассмотрены при рассмотрении гидрологии океана (Глава 5). Здесь будет рассмотрена только современная зональность.

Разные фитогеографы стремились дать схемы широтной зональности (в зоогеографии суши составлять схемы зональности не принято, зоологи используют схемы ботаников). Вместе с тем, отсутствие общепринятых критериев выделения, как типов растительности, так и зон привело к существованию многочисленных схем широтной зональности, порой существенно отличающихся друг от друга. Эти схемы можно объединить в две группы.

К первой группе я отнёс схемы идеальных континентов, где показано «идеальное» (от «идея», а не от «идеал») распространение растительности на континенте (Рис. 3.9, 3.10). Особо следует подчеркнуть, что большинство авторов, по-видимому, будучи не в силах отойти от географического (ландшафтного) подхода, горные системы выделяет в некие азональные районы, несопоставимые с равнинными районами, или специально оговаривает отсутствие горных экосистем на их схемах, невзирая на отсутствие принципиальных различий биот горных и равнинных районов. Это неадекватное упрощение аналогично биогеографии бентали (Глава 5), где также отдельно и независимо районировать население разных глубин).

«Совершенно необходимо различать естественные и производные, антропогенные, формации, даже если они физиономически сходны. В противном случае изучение их в экологическом аспекте будет невозможно» (Вальтер, 1968: 276).

«Антропогенные «вторичные саванны и злаковники в настоящее время распространены настолько широко, что определяют облик ландшафта... географы часто относят их к коренным» (Вальтер, 1968: 273).

«Вторичные саванны и злаковники в настоящее время распространены настолько широко, что часто определяют облик ландшафта. Поскольку в большинстве случаев трудно доказать их производный характер, географы часто относят их к коренным образованиям. Этим и объясняется выделение зоны коренных «влажных саванн», где господствуют высокорослые злаки и зоны коренных «сухих саванн» с низкорослыми злаками... Фактически же речь идёт о вторичных группировках, развивающихся на месте определённых категорий лесов» (Вальтер, 1968: 273–274).

«В пустынях Средней Азии сегодня почти невозможно найти следы первоначальной растительности» (Вальтер, 1975: 220).

Ко второй группе я отнёс схемы зонального районирования реальной суши. Схемы на Рис. 3.12 и Рис. Ц.4 на цветной вклейке построены геоботаниками, на Рис. 3.13 и Рис. 3.14 — географами. Для сравнения на Рис. Ц3 на цветной вклейке показана одна из многочисленных схем ландшафтов Земли (также построенная географами). Приведённые схемы весьма различны, причём, за редчайшим исключением авторы схем не обсуждают, чем их не устраивают схемы других авторов, и зачем надо было создавать новую. Причины этого не только в различии методов построения карт, но и в принципиальном различии в теоретических представлениях о том, что должно быть на этих картах изображено. К любопытным результатам приводит сравнение схем геоботаников и географов. Например схемы геоботаника Г. Вальтера и её модификации географами (Воронов и др., 1985). Эти схемы приведены на Рис. 3.12 и 3.13. Географы считают необходимым выделение саванн в отдельный тип и добавляют биом саванн на карту ботаника Г. Вальтера. В то же время сам Г. Вальтер, специально изучавший этот вопрос, не считает возможным выделять саванны в отдельный биом. Не выделяют саванны и другие геоботаники (Брокман-Ерош, Алёхин). Источник этих разногласий Вальтер (1968) показал на примере того, чем в действительности являются саванны в понимании Тролля (Рис. 3.11).

Схемы С.М. Разумовского (Рис. Ц4) и Г. Вальтера (Рис. 3.12) построены геоботаниками. При построении схем оба автора пытались восстановить естественную растительность суши (очень сильно антропогенно нарушенную), но каждый делает это на основе своих представлений. Схема Г. Вальтера построена на основе

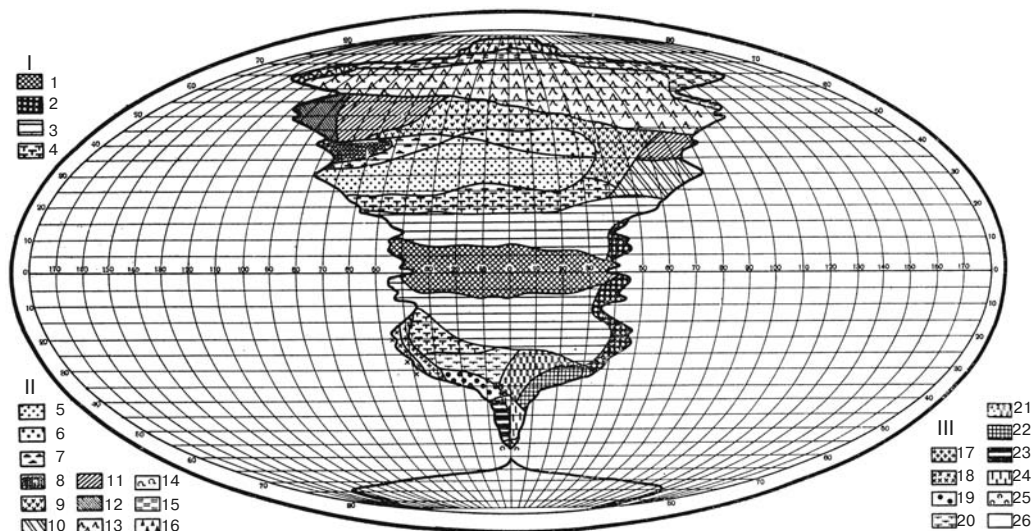


Рис. 3.9. Схема идеального континента, отражающая асимметрию полушарий по Троллю из Г. Вальгера (1968).

I. Тропические зоны: 1 — экваториальный дождевой лес; 2 — тропические дождевые леса, развитые в области пассатных орографических осадков; 3 — тропические (влажные) саванны (см. Рис. 3.2 и сопутствующий текст) и листопадные леса; 4 — тропические колючие степи и колючие леса.

II. Внетропические зоны северного полушария: 5 — сухие пустыни; 6 — холодные внутриматериковые пустыни; 7 — субтропические зимне-зелёные степи; 8 — зона зимних дождей с жарким летом; 9 — зона травяных степей с холодной зимой; 10 — зона влажных муссонных и лавровых лесов с жарким летом; 11 — летнезелёные леса; 12 — океанические летнезелёные листопадные и лавровые леса; 13 — бореальные хвойные леса; 14 — бореальные берёзовые леса; 15 — субарктические тундры; 16 — арктические холодные пустыни.

III. Внетропические зоны южного полушария: 17 — прибрежные пустыни; 18 — пустыни, развитые в пределах пояса «гаруа»; 19 — зона зимних дождей; 20 — субтропические колючие степи (Карру, Монте); 21 — субтропические злаковники; 22 — субтропические дождевые леса; 23 — умеренно холодные дождевые леса; 24 — степи Патагонии и Новой Зеландии; 25 — субантарктические туссоковые луга (антропогенного происхождения см. McWethy et al., 2010) и болота; 26 — антарктическая область материкового льда.

его преимущественно аутоэкологических представлений о характере естественной растительности данного места. Несмотря на существенные расхождения в их взглядах на роль ценозов, их схемы более сходны между собой, нежели со схемами географов.

С.М. Разумовский (1999) пошел иным путём. Он начал с установления ботанико-географических провинций, выявил коренные ассоциации их лесных климаксов. Затем он сравнил облик эдификаторов этих климаксовых ассоциаций. Оказалось, что их суммарное число для всей Земли составляет лишь несколько десятков видов. Далее он обнаружил, что «эти виды очень легко и естественно распадутся на четыре различных между собой и очень монолитных морфологических типа:

1. Вечнозелёные перистолистные деревья с почками, лишёнными почечных чешуй.

2. Вечнозелёные широколистные деревья с почками, защищёнными почечными чешуями.

3. Летнезелёные широколистные деревья с почечными чешуями.

4. Вечнозелёные деревья с игольчатыми листьями ксероморфной структуры и с почечными чешуями» (Разумовский, 1999: 73).

С.М. Разумовский считал эти зоны естественными биологическими зонами современной растительности Земли: тропическими, субтропическими и широколиственными (неморальными) лесами и тайгой. СС, входящие в одну зону, могут приоб-

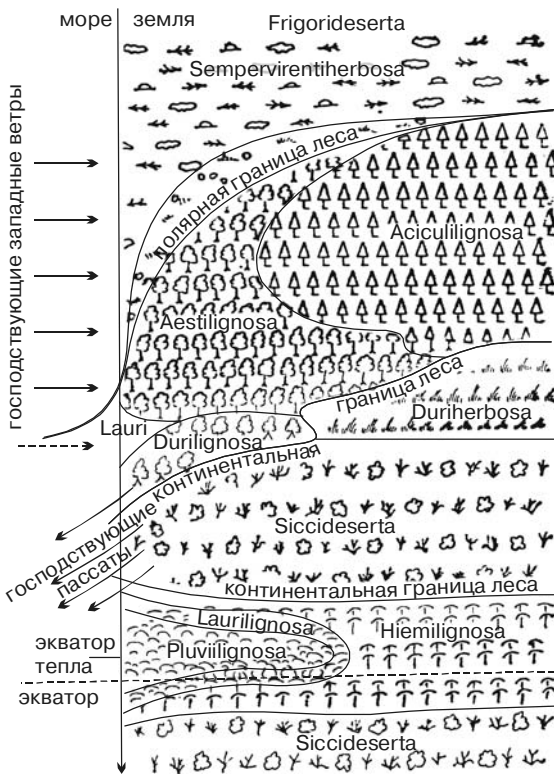


Рис. 3.10. Распределение основных классов и групп формаций на идеальном континенте по В.В. Алёхину и др. (1961).

В схеме использована классификация Брокман-Ероша и Рюбеля.

Различают три основных типа растительности: Lignosa (от лат. lignosus — деревянистый) — древесно-кустарниковый; Herbosa (от лат. herbosus — травянистый) — травянистый; Deserta (от лат. deserta — пустыня) — пустынный.

Их делят на классы формаций. На схеме их 11: Frigidideserta (от лат. frigus — холод) — пустыни, вызванные холодным климатом — холодные пустыни; Sempervirentiherbosa (от лат. semper — всегда, virens — зеленоющий) — вечнозеленые травянистые сообщества; Aciculilignosa (от лат. aculus — игла, хвоя) — леса и кустарники с листьями в форме игл или чешуи: хвойные леса; Aestilignosa (от лат. aesta — тёплое время года = лето+весна) — летнезелёные (широколиственные) леса; Laurilignosa (от лат. laurus — лавр) — леса и кустарники лаврового типа; Durilignosa (от лат. durus — жесткий) — вечнозеленые жестколистные леса и кустарники; Duritherbosa — с жесткими растениями, например степи; Siccideserta (от лат. siccus — сухой, без вина) — пустыни, вызванные сухостью климата; Hiemilignosa (от лат. hiems — дождливое и холодное время года) — леса и кустарники с листвой в зимнее дождливое время года, листопадные тропические леса; Pluviilignosa (от лат. pluvius — дождливый) — влажные вечнозеленые тропические леса и кустарники.

рести своё сходство чисто конвергентно и вообще не иметь ничего общего ни в своём составе, ни в происхождении. Сходная ситуация имеется и в таксономии: в воде активно плавающие животные приобретают форму рыбы, но гораздо информативнее классификация не на основе жизненных форм, а филогенетическая, учитывающая то, что одни из этих «рыб» — рыбы, другие — рептилии, третьи — млекопитающие, четвёртые — птицы, пятые — головоногие моллюски и т. д. Из того факта, что в воде

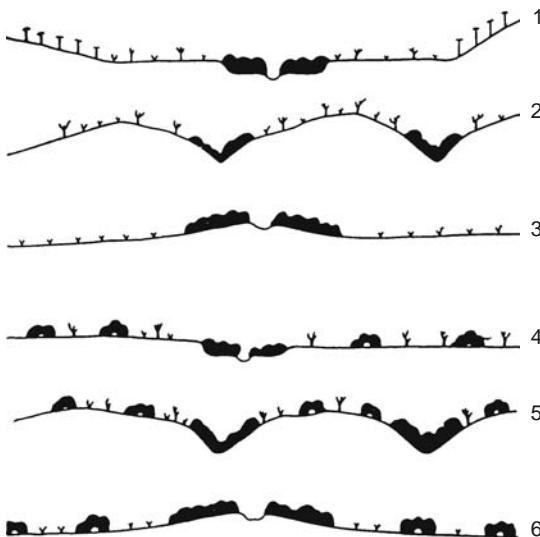


Рис. 3.11. Ландшафты, которые Тролль (см. Рис. 3.9) относил к «саваннам». По Вальтеру (1968: 278).

В действительности же это мозаика совершенно различных ассоциаций: чистых злаковых, саванн и больших или меньших лесных массивов. 1 — галерейный саванны; 2 — овражные саванны; 3 — саванны с лесами по береговому валу («леса бакко»); 4 — галерейно-термитные саванны; 5 — овражно-термитные саванны; 6 — термитные саванны с лесами по береговому валу и «термитными островами». В термитных саваннах деревья растут только на заброшенных термитниках, где они избегают отрицательных последствий пожаров или загорания.

Термитники чаще всего образуются на месте съеденных деревьев. После полного уничтожения дерева термитники, обычно, отмирают.

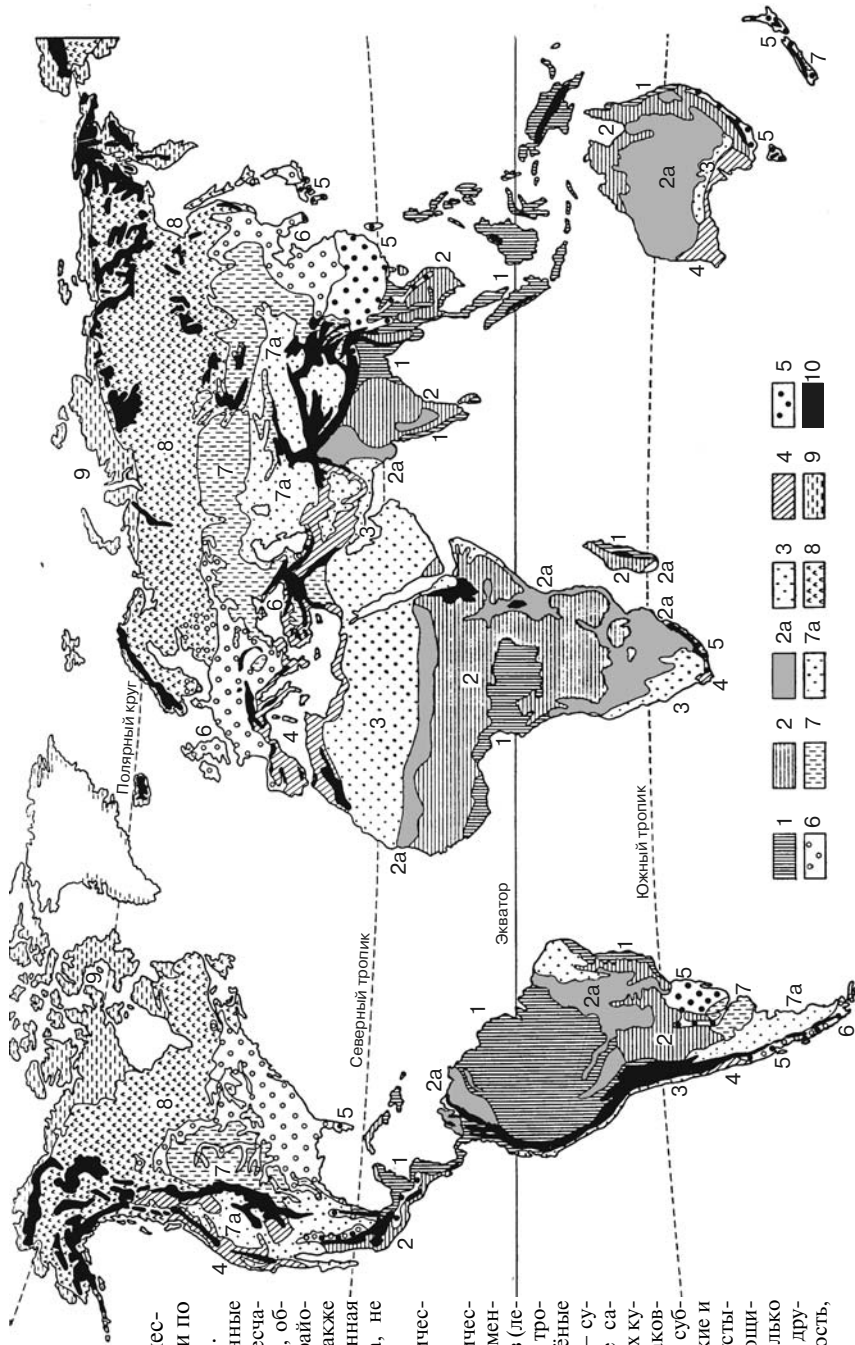


Рис. 3.12. Флористическая зональность Земли по Г. Вальтеру (1975а).

Элафически обусловленные типы растительности (песчаные пустыни Австралии, обширные заболоченные районы, мангровы и т. д.), а также растительность, измененная деятельностью человека, не учтены.

Тропические и субтропические зоны:

1 — вечнозелёные тропические дождевые леса низменностей и горных склонов (лесопояса туманов); 2 — тропические полувечнозелёные и листопадные леса; 2а — сухие леса, естественные саванны и заросли колючих кустарников, частично злаковники зоны тропиков и субтропиков; 3 — тропические и субтропические полупустыни и пустыни, простирающиеся в сторону полюсов только до 30° (35°) с. и ю. ш. (в других местах — растительность, отмеченная в пункте 7а).

Умеренная и арктическая зоны: 4 — переходная область жестколистной растительности (с зимними дождями), включая аридные области с зимними дождями; 5 — вечнозелёные лиственные леса умеренно теплой зоны или зон с постоянно влажным прохладным климатом; 6 — летнезелёные лиственные леса умеренной зоны с зимним периодом покоя (неморальная зона); 7 — злаковники умеренной зоны (степи, прерии, пампа); 7а — полупустыни и пустыни с холодной зимой (простираются в сторону полюсов от 30-35° с. и ю. ш.); в Тибете — холодная зона хвойных лесов северного полушария; 9 — арктическая зона тундры Северного Полушария; 10 — горы с различными поясами растительности, включая альпийский и нивальный.

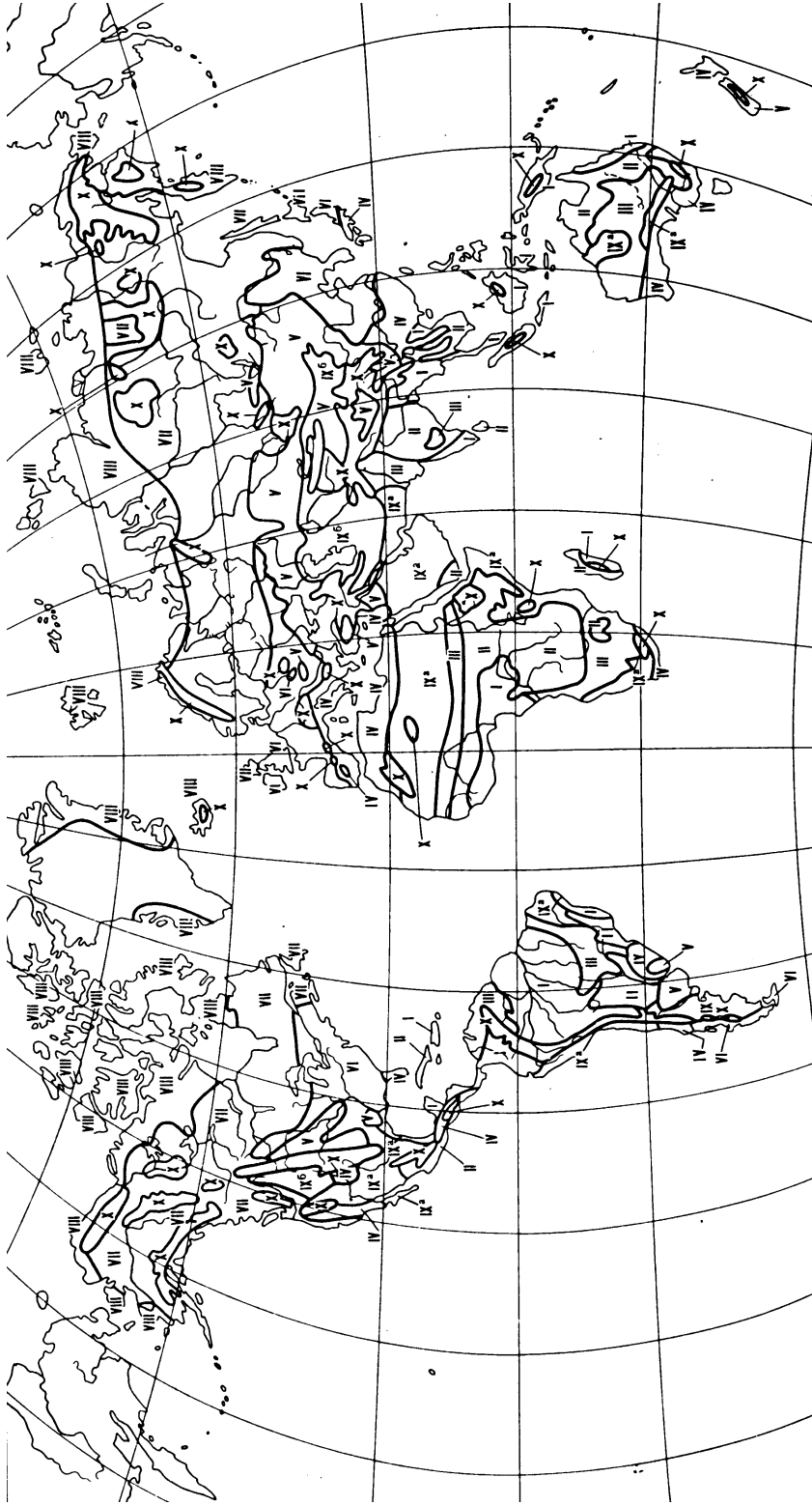


Рис. 3.13. Биомы суши по Г. Вальгеру с изменениями А.Г. Воронова и др. (1985).

Тропические: 1 — влажные экваториальные и тропические леса, 2 — тропические леса, редколесья и колочие кустарники, 3 — саванны. Субтропические: 4 — субтропические леса и кустарники. Умеренные и субполярные: 5 — степи, прерии и их аналоги в южном полушарии, 6 — широколиственные леса, 7 — боральные хвойные леса, 8 — тундры и их аналоги в южном полушарии, 9 — пустыни (а — тропические и субтропические, б — умеренного пояса), 10 — горные и высокогорные типы.

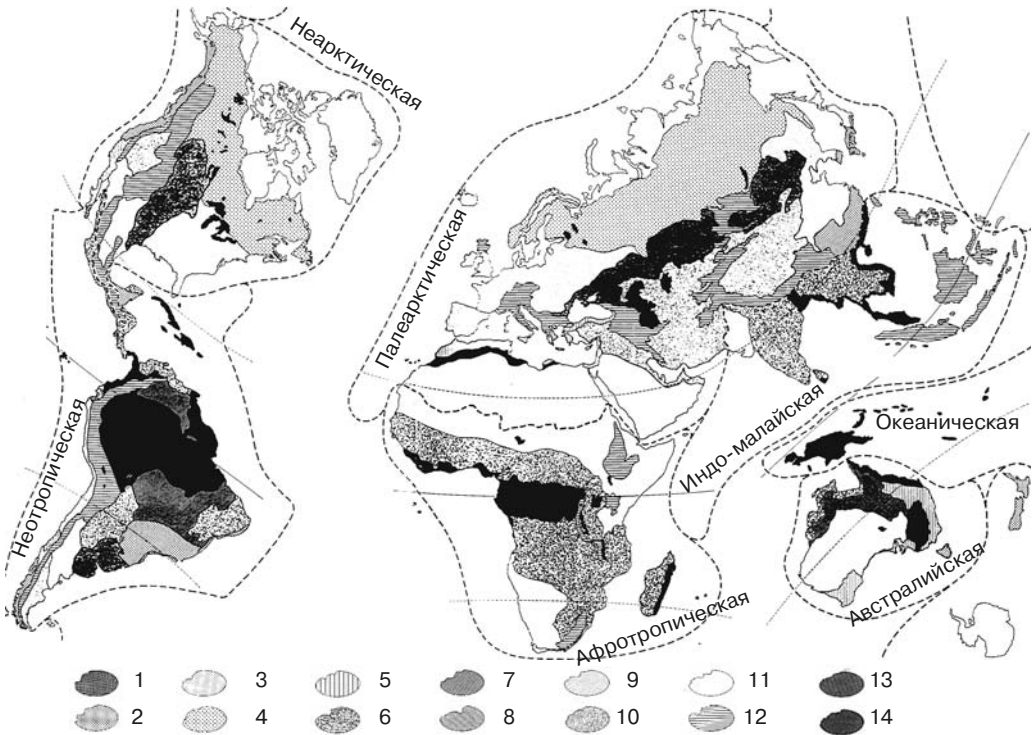


Рис. 3.14. Крупные биомы, соответствующие основным группам экосистем Земли по классификации ЮНЕСКО.

1 — влажные тропические леса, 2 — влажные леса или редколесья субтропического и умеренного поясов, 3 — широколиственные леса или редколесья умеренного пояса и заросли листопадных кустарников субполярных районов, 4 — хвойные леса или редколесья умеренного пояса, 5 — вечнозелёные жестколистные леса, кустарники и редколесья, 6 — сухие тропические или листопадные леса (включая муссонные леса) и редколесья, 7 — тропические степи и саванны, 8 — степи умеренного пояса, 9 — жаркие пустыни и полупустыни, 10 — континентальные пустыни и полупустыни, 11 — тундровые сообщества и арктические пустыни, 12 — смешанные горные и высокогорные системы со сложным зонированием, 13 — смешанные островные системы, 14 — речные и озёрные системы. По План действий..., 1984.

они приобрели сходную форму, мало что можно сказать об их внутреннем строении, биохимии, происхождении и т. п. Но все эти данные вполне доступны из филогенетической классификации, построенной на основе их генетического родства. Аналогично, объединение биогеографических регионов по их происхождению гораздо более информативно для понимания их биологических свойств, тогда как зональные классификации лишь показывают многообразие СС, образовавшихся на разной биотической основе, но в сходных абиотических условиях.

Проанализировав данные по связи распределения растительности с температурой и влажностью в 531 точках Земного шара, С.М. Разумовский обнаружил, что для объяснения распределения различных зон растительности достаточно двух параметров: средней температуры самого тёплого месяца и средней температуры самого холодного месяца (Рис. 3.15), увлажнение же оказалось несущественным фактором. Он объяснил это способностью СС эффективно регулировать влажность своих биотопов. Режим увлажнения оказывает влияния не на распределение СС, а лишь на распространённость в данном месте тех или иных сукцессионных стадий и серий. При обсуждении причин возникновения беслесных СС также было показано, что ни режим увлажнения, ни температурные условия сами по себе не являются причинами, обуславливающими возникновение беслесных СС. Поскольку лесные и беслесные

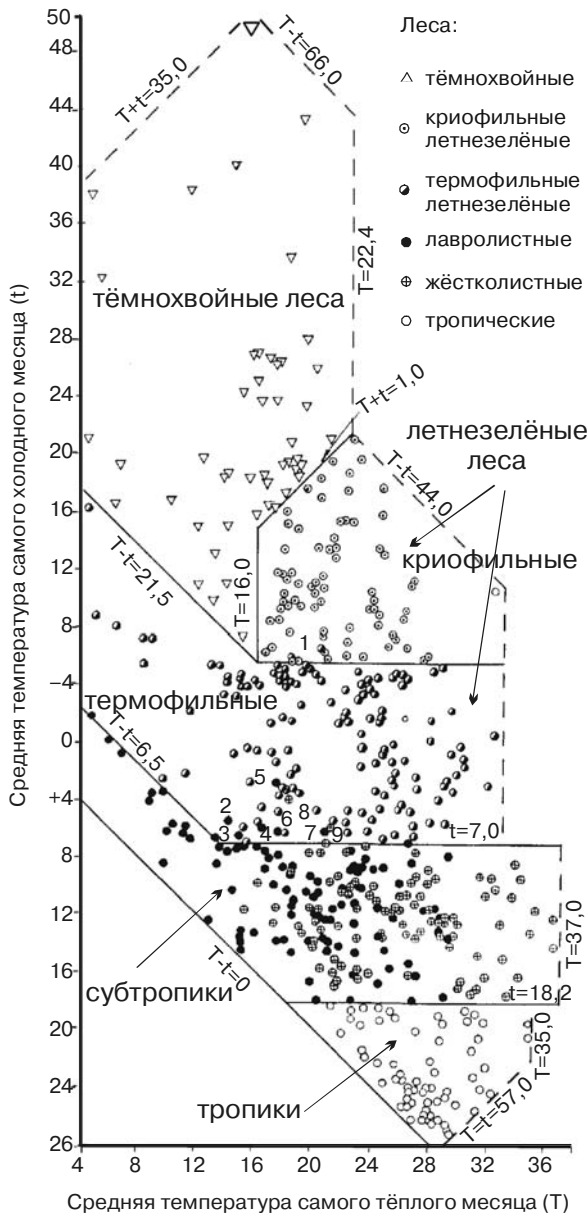


Рис. 3.15. Климатическая ординация растительных зон и подзон. По С.М. Разумовскому (1999).

Листопадные деревья обычны в тропических и субтропических районах с длительным периодом засухи и коротким — дождей (за исключением Австралии) и в умеренных широтах Северного полушария с не очень длительной зимой. Вечнозелёные деревья характерны для тропиков, районов, где осадки выпадают зимой, например в районах со средиземноморским климатом, и для умеренных и высоких широт в районах с длительной зимой. В Австралии листопадные деревья практически отсутствуют, несмотря на существование районов с дефицитом влаги.

ассоциации отличаются прежде всего ролью мегафауны, это подтверждает вывод С.М. Разумовского.

Г. Вальтер (1985), стоящий на континуалистских позициях, пришёл к тому же выводу об отсутствии безлесного типа растительности как самостоятельной зоны.

Явление листопадности, т. е. синхронизации опадения листьев, характерно для всех зон, за исключением тропической. Г. Вальтер (1968) объясняет его существованием одного неблагоприятного периода. В этих условиях у растений есть два пути адаптации:

1. Листья становятся ксероморфными, приобретая способность переносить неблагоприятный период (вечнозелёные хвойные, жёстколистные виды в областях с сухим летом).

2. Листья опадают в неблагоприятный период.

Растения с ксероморфными листьями могут при наступлении благоприятных условий сразу начать фотосинтез, листопадным же видам необходимо сначала создать листья. Зато затраты на создание листьев у вечнозелёных видов больше. В то же время у вечнозелёных растений листья продолжают функционировать даже при неблагоприятных для фотосинтеза условиях. Это может приводить к таким явлениям, как солнечные ожоги листьев в холодный период (транспирация замедлена, поэтому листья перегреваются).

О зональных и незональных экосистемах

При рассмотрении природной зональности часто говорят о **зональных экосистемах**, характеризующих природную зону в данной схеме зональности (тундра, лес, степь, пустыня). Зональные экосистемы занимают ровные, возвышенные, хорошо дренированные водораздельные плато (**платокоры**).

Экосистемы, распространение которых не укладывается в принятую схему зональности, называют азональными, интразональными и экстразональными.

Экстразональными (термин И.К. Пачоского (1915), изначально применённый к растительности) называют участки зональных экосистем, расположенные за пределами своей зоны. Например, дубравы в зоне тайги или галерейные леса по долинам рек.

Азональные и интразональные экосистемы, в отличие от экстразональных, никогда не образуют собственных зон и всегда являются лишь включениями в зоны. Азональные экосистемы неспецифичны для конкретной зоны, они могут быть найдены в любой зоне, например луга, сообщества водоёмов или антропогенные (обрастаний, полей, городов). Интразональные экосистемы специфичны для зон, могут быть найдены только в некоторых зонах. Например, солончаки лишь в зонах с достаточным количеством тепла и света и недостаточным количеством воды, что характерно для зон, близких к экватору. Сфагновые болота, наоборот — только при избыточном увлажнении, что характерно для умеренных и высоких широт и высокогорий.

С позиций структуризма все эти типы экосистем — артефакт неадекватной классификации ассоциаций. Азональные и интразональные экосистемы являются ранними стадиями сукцессионных рядов местных СС или же антропогенно созданными сообществами. Например, известный отечественный ботаник В.В. Алёхин (Вальтер, Алёхин, 1936) считал заливные луга умеренного пояса Северного полушария азональной растительностью. В настоящее время заливные луга интенсивно используют как сенокосы или пастбища. Оба режима эксплуатации исключают

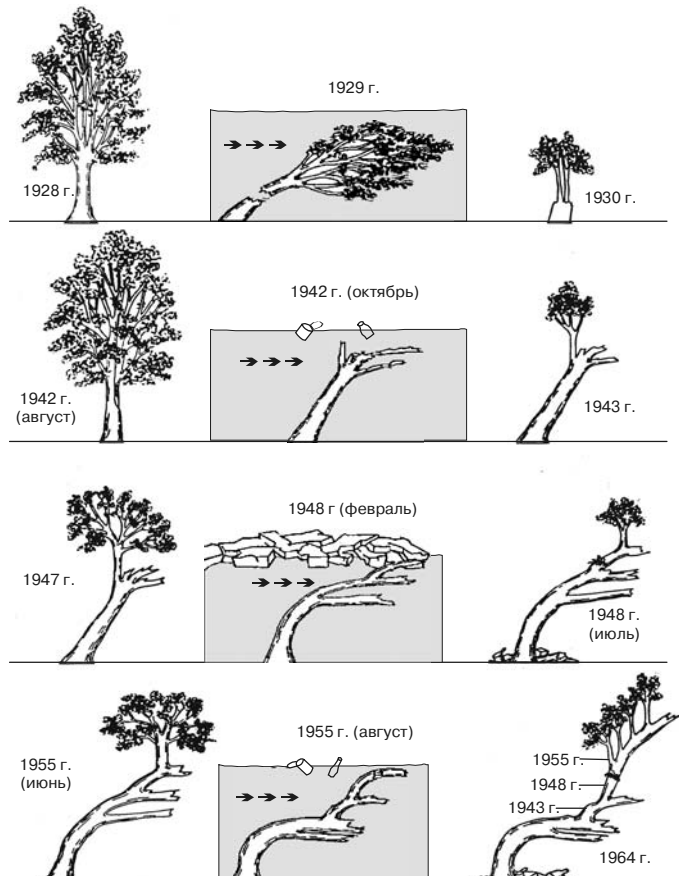


Рис. 3.16. Судьба пенсильванского ясеня *Faxinus pennsylvanica* в пойме р. Потомак.

За время наблюдений (1928—1964 гг.) крону дерева лёд ломал 4 раза. Стрелки — направление тока воды. По Sigafos (1964) из Вальтер (19756: 305).

«Естественные <заливные> луга как следствие половодья или ледохода образоваться не могут» (Вальтер, 1975б: 306).

возникновение лесов, поэтому остаётся непонятным, естественные ли это образования или же антропогенно созданные как, например, поля. Наблюдения за сукцессиями, происходящими после исключения пойменных лугов из хозяйственного пользования, показывают, что они быстро зарастают кустарниками и деревьями (см. также Главу 4). Существуют, однако, и другие факторы, которые теоретически могут препятствовать развитию леса: (1) лёд,

поднимающийся с половодьем во время ледохода на пойму, и (2) время затопления во время паводка. Воздействие льда, как показывают наблюдения, лишь повреждает, но не уничтожает деревья (Рис. 3.16). Затопление деревьев пагубно влияет только, когда оно превышает 60% вегетационного периода, что маловероятно в умеренных широтах. Более того, описаны случаи выживания пенсильванского ясеня *Faxinus pennsylvanica* и американского вяза *Ulmus americana*, затопленных более одного года. Таким образом, пойменные заливные луга умеренных широт являются антропогенными. Для их выделения как особого типа азональной растительности не больше оснований, чем для картофельных полей. В тропических районах, где количество осадков может быть существенно выше, злаковники могут быть ранними гидросериальными стадиями по долинам рек (Вальтер, 1968) и поддерживаться мегафауной (например, бегемотами).

Экстразональные экосистемы, напротив, — это или рефугиумы или сохранившиеся участки ассоциаций в районах сильных антропогенных нарушений (какими, как показано ниже, является фактически вся поверхность суши). И в том, и в другом случае нет никаких причин для их особого рассмотрения.

Общие особенности зонального распределения наземных таксонов

Зональность таксономического разнообразия животных и растений выражена, в основном, в его уменьшении от экватора. Это справедливо для групп, ареалы которых охватывают всю поверхность суши, например для птиц и млекопитающих (Ц5).

Таксоны, предковые тропическим, во многих группах приурочены к субтропикам, тогда как в тропиках обитают филогенетически сравнительно молодые их потомки. Особенно это выражено у растений.

Некоторые группы смогли дать вполне эквивалентные аналоги из сравнительно близких таксонов, например копытные Южной Америки и Старого Света. В других случаях экологические аналоги происходили из неродственных таксонов. Например, ресурсы, которые на материках потребляют муравьи, на тихоокеанских островах, где их нет, потребляют более разнообразные, чем обычно пауки, жуки и даже хищные гусеницы. В Новой Зеландии и Новой Гвинее дефицит млекопитающих компенсируют не только птицы, но и необычайно крупные насекомые.

Основные зоны

В данной книге приняты четыре зоны наземной биоты по С.М. Разумовскому: тропическая зона (17,7% от площади суши), субтропическая зона (28,0%), умеренная зона (23,5%) и бореальная зона (30,8%) (Рис. Ц4).

Тропическая зона

Резкое возрастание климатического градиента «экватор—полюс» на границе эоцена и олигоцена привело к выделению умеренного и тропического поясов из единого субтропического пояса (Рис. 3.17).

Климат зоны равномерно жаркий, поэтому сезоны года (если они имеются) определяют ход влажности, а не температуры. Климат может быть постоянно влажным или иметь сухой сезон, продолжающийся несколько месяцев.

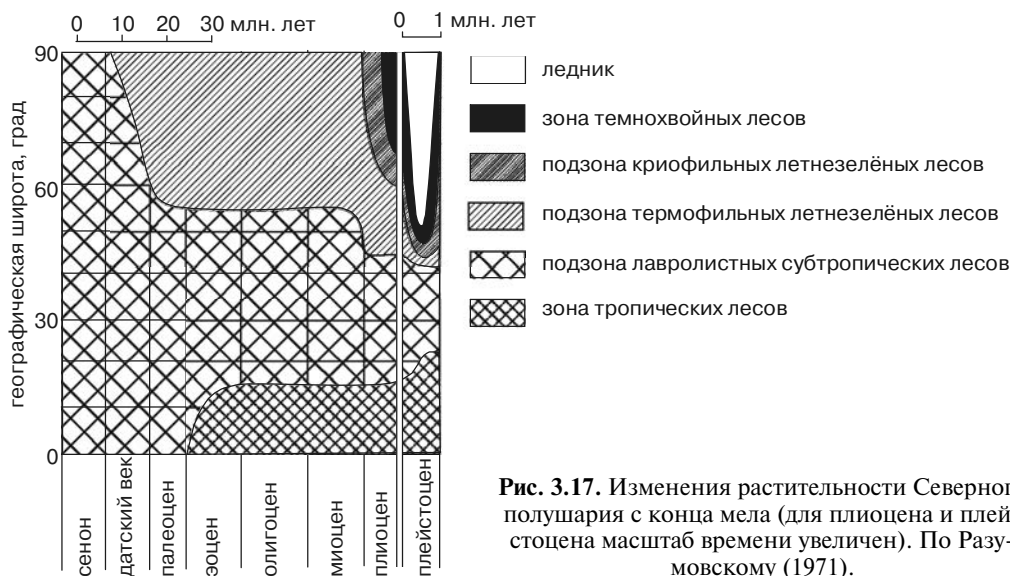


Рис. 3.17. Изменения растительности Северного полушария с конца мела (для плиоцена и плейстоцена масштаб времени увеличен). По Разумовскому (1971).

В тропической зоне (Рис. Ц4) можно выделить два основных типа СС: лесные и мозаичные. Основной тип леса в районах с достаточным увлажнением — тропических дождевой лес (ТДЛ), районы с меньшим увлажнением заняты листопадными тропическими лесами (в лесных климаксах господствуют деревья с мелкими мезофильными листьями, одновременно опадающими в сухое время года). Очень большие площади заняты мозаичными СС (саванны). Хвойные леса (как и вообще виды хвойных) в этом поясе совершенно отсутствуют. Обширные площади, ранее занятые тропическими лесами (Рис. 3.18 и Ц4) в настоящее время заняты ранними сукцессионными стадиями (в том числе и безлесными) после выжигания леса, подсечно-огневого земледелия и просто вырубок.

Тропические дождевые леса (Pluviisilvae)

Эдификаторы лесных климаксов — деревья с вечнозелёными плоскими блестящими неопушенными листьями, без почечных чешуй. Редукция почечных чешуй легко объяснима в климатических условиях тропиков. Эдификаторами климаксных ассоциаций ТДЛ всегда являются бобовые. Несмотря на то, что термин «ТДЛ» широко распространён, разные авторы относят к ним несколько разные области. В любом случае ТДЛ расположены в приэкваториальных районах Южной и Центральной Америки, Африки, Мадагаскара, юго-востока Азии и северо-востока Австралии (Рис. 3.18 и Ц4), хотя площадь, ими занимаемая варьирует от автора к автору.

«Область вечнозелёного тропического дождевого леса претерпела большие изменения под влиянием человека. В густонаселённых районах тропиков, например на Яве, не сохранилось ни одного не потревоженного человеком участка леса» (Вальтер, 1968: 189).

Общепринято считать, что для биотопа ТДЛ характерно :

- высокое количество осадков — до нескольких метров в год, хотя в Бразилии описаны редкостойные, но сходные с ТДЛ по флористическому составу и почвам леса, существующие при годовой сумме осадков около 800 мм (Santmo de Assis, 1985). Не совсем понятно, сколь велик вклад самих лесов в суммарное количество осадков, но известно, что сведение ТДЛ может уменьшать количество осадков.

- высокая температура — среднегодовая 22–28°, или средняя самого холодного месяца не ниже 18°. Такую температуру отмечают даже в тропиках только в низинах,

поэтому не всякий лес, растущий в астрономических тропиках — тропический. В частности, горные леса тропиков по таксономическому составу следует считать субтропическими.

Примеры климадиаграмм районов ТДЛ приведены на Рис. 3.19. Однако климадиаграммы характеризуют климат открытых пространств и, отчасти, условия верхнего яруса. Влажность в приземном слое близка к насыщению, что исключает существенные колебания температуры. Эту влажность обеспечивают не только дожди, но и большое количество росы, конденсирующейся в кронах. Освещённость под пологом падает в 100–200 раз (что соответствует условиям под пологом широколиственных лесов умеренного пояса и достаточно для теневыносливых растений) и даже до 1000 раз (что не позволяет существовать большинству растений). Поэтому в ТДЛ почти нет подлеска и травяного покрова (число видов трав меньше числа видов деревьев), но зато широко распространены лианы (более 90% всех видов лиан растут в ТДЛ (Schrenk, 1892, 1893) и эпифиты (за пределами ТДЛ сосудистые эпифиты почти не встречаются) (Вальтер, 1968).

Внешний облик ТДЛ на всей Земле одинаков. В ТДЛ можно выделить два–три яруса деревьев и ярус подроста, кустарников и высоких трав. Стволы деревьев верхнего яруса прямые, ветвящиеся максимум 3–4 раза, против 5–6 в умеренных лесах, многие деревья совсем не ветвятся (пальмы, древовидные папоротники, некоторые двудольные), поэтому кроны их небольшие. Кора гладкая, очень светлая и тонкая, корки обычно нет. Высота деревьев 30–40 м, что соответствует таковой широколиственных лесов и тайги, но из-за высокого видового разнообразия и, следовательно, разной высоты деревьев, верхняя граница крон не прямая, как в умеренных лесах, а сильно зубчатая. Возраст деревьев косвенно (из-за полного отсутствия годовых колец) оценивают в 200–250 лет. Это значительно меньше возраста деревьев-эдификаторов лесных климаксных ассоциаций неморальных лесов (дубы) и тайги (ель, пихта). Корневая система, судя по вывороченным деревьям, поверхностная, поэтому необходимую устойчивость деревья первого яруса получают за счёт досковидных корней.

«Если вспомнить, что деревья верхних ярусов имеют нередко как бы жестяные, жесткие листья ксероморфной структуры, а травянистые растения — пластинки из одного слоя клеток, то очевидна та огромная амплитуда в условиях существования, которая имеет место в различных ярусах тропических лесов. Представление о том, что все растения влажных тропических лесов являются ярко выраженными гигрофитами, неправильно: фитоклимат здесь крайне разнообразен» (Алехин и др., 1961).

Форма и размер листьев весьма однообразны, независимо от таксона: деревья в подавляющем большинстве случаев имеют большие цельные тёмно-зелёные листья с развитой кутикулой, блестящие, нередко с кончиком-капельницей. Общий их облик сходен с листьями лавра или лавровишни. Примером таких листьев является широко известный фикус, выращиваемый как комнатное растение. Молодая листва часто выглядит увядшей и окрашена в оттенки красного, в умеренных широтах подобное наблюдается редко, например, у клёна платановидного *Acer platanoides* и некоторых других клёнов, в меньшей степени у липы *Tilia microphilla* и дуба *Quercus robur*. По мере зеленения она становится жёсткой. Моло-

дые листья появляются круглогодично или, если есть выраженные сезоны с разным увлажнением, то в начале сезона дождей. Несмотря на то, что климадиаграммы показывают избыток воды, сухие периоды бывают во всех экваториальных областях. Поскольку расход воды транспирирующей листвой очень велик, а неглубокая корневая система использует только часть почвенной воды, недостаток воды — обычное явление. Листья многих деревьев расположены вертикально, поэтому при высоком стоянии солнца они получают только ослабленный свет и ассимиляция в тропиках не выше, чем в других районах.

Представление о джунглях из голливудских фильмов, в которых пробраться можно только, прорубая дорогу в густых зарослях, в действительности относится к

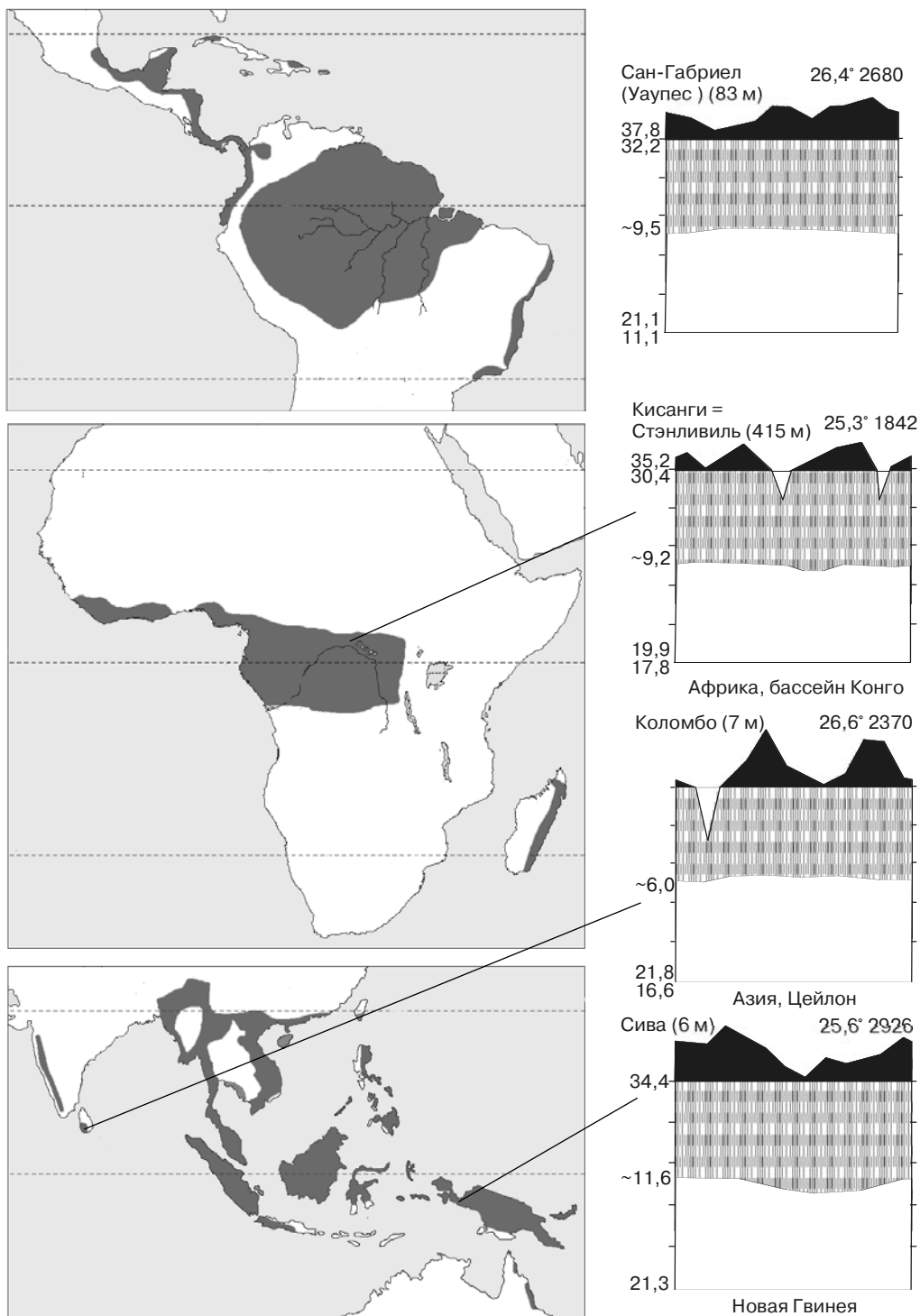


Рис. 3.18. Восстановленный ареал тропических дождевых лесов. По Primack, Corlett (2005). В действительности горные районы покрыты субтропическими лесами (см. Рис. 3.19)

Рис. 3.19. Примеры климатодиаграмм районов, занятых тропическим дождевым лесом. По Г. Вальтеру (1968).

ранним сукцессионным стадиям восстановления после вырубки (вторичные леса), опушкам и берегам водоёмов. Нижний ярус иногда вовсе отсутствует. Поскольку какой-либо (травяной, моховой или лишайниковый) напочвенный покров также отсутствует, больше неприятностей доставляет скользкая глинистая почва, а не густая растительность.

Многочисленные в ТДЛ эпифиты живут в лучших условиях освещённости, экономя на стебле. Однако одновременно они лишаются и доступа к ресурсам почвы, в первую очередь к воде. Одни, как бромелиевые, решают эту проблему путём создания водоёмов в пазухах листьев, другие стали суккулентами, т. е. имеют развитые водозапасающие ткани. Наиболее известны из них кактусы, которые многие считают свойственными исключительно пустынным ландшафтам, хотя две близкородственные трибы этого семейства (*Rhipsalideae* и *Hylocereeae*) с примерно сотней видов включают почти исключительно эпифиты ТДЛ*.

Классические ТДЛ, или гилей**, избилующие лианами и эпифитами, представляют собой стадии гидросериальных и аллювиальных мезосериальных экогенетических рядов и особенно сильно развиты в избыточно влажных экваториальных частях зоны. В более сухих периферических частях они сосредоточены в долинах рек (галерейные леса). Обычно описывают ТДЛ нижних частей склонов гор. С увеличением высоты местности при некотором уменьшении температуры резко возрастает количество осадков, достигая максимума в поясе облаков. Соответственно увеличивается количество лиан и эпифитов, среди последних начинают преобладать папоротники и плауны. Увеличивается число древовидных папоротников. На равнинах из-за уменьшения уклона местности часто ухудшается дренаж, поэтому пальмы, хорошо переносящие периодическое затопление, играют большую роль, зато лиан и эпифитов меньше. В настоящее время ТДЛ низменностей почти повсеместно сведены и замещены плантациями (сахарного тростника, риса, бананов и др.). Но даже, казалось бы, девственные ТДЛ в действительности на протяжении тысячелетий подвергались антропогенному воздействию. Например, ТДЛ Амазонки, который принято считать девственным, столь сильно модифицирован воздействием индейцев (не только растительность, но даже рельеф), что даже в доколумбово время его можно было считать «Cultural Parkland» (Heckenberger et al., 2003: 1710). Поэтому нельзя априорно утверждать, что сохранившиеся ныне участки «девственных» ТДЛ являются климаксными ассоциациями СС ТДЛ. В какой степени сильная мозаичность тропических лесов — их естественная особенность, а в какой — результат антропогенного воздействия и сукцессионного восстановления, сейчас установить практически невозможно.

Площадь ТДЛ составляет около 5–6% суши (Лесная энциклопедия, 1986) (хотя быстро сокращается в результате деятельности человека). Для ТДЛ характерно высочайшее таксономическое разнообразие, там всё ещё живёт более половины видов животных и растений Земли. Биомасса растений составляет порядка 350–700 т/га, животных — 1 т/га, т. е. та же, что и в лесах умеренного пояса Северного полушария или выше. ТДЛ — один из наиболее высокопродуктивных типов биомов (Рис. 3.20). Чистая продукция 6–50 т/га (Р/В коэффициент = 0,01–0,1). Впрочем, можно отметить, что в верхней сублиторали биомасса животных часто бывает выше на несколько порядков; биомасса же растений, хотя и достигает иногда и значительно больших

* Кактусовые (*Cactaceae*) обитают (не считая интродукций) только в Америке. Единственное исключение — эпифитный вид *Rhipsalis baccifera*, обнаруженный в тропической Африке, на Мадагаскаре, Цейлоне, в Индии и Непале. Существуют две теории его расселения. Согласно одной его семена из ягод были разнесены питавшимися ими птицами. Согласно другой, его семена были развезены по миру вместе с ветками омел, поскольку этот вид кактуса вместе с омелой используют для украшения рождественских праздников (под ветками омелы в английской культуре принято целоваться на Рождество).

** Этот термин (от греч. гилейон — лес) впервые использовал Гумбольдт для влажных тропических лесов Амазонки, позднее так стали называть и ТДЛ других континентов.

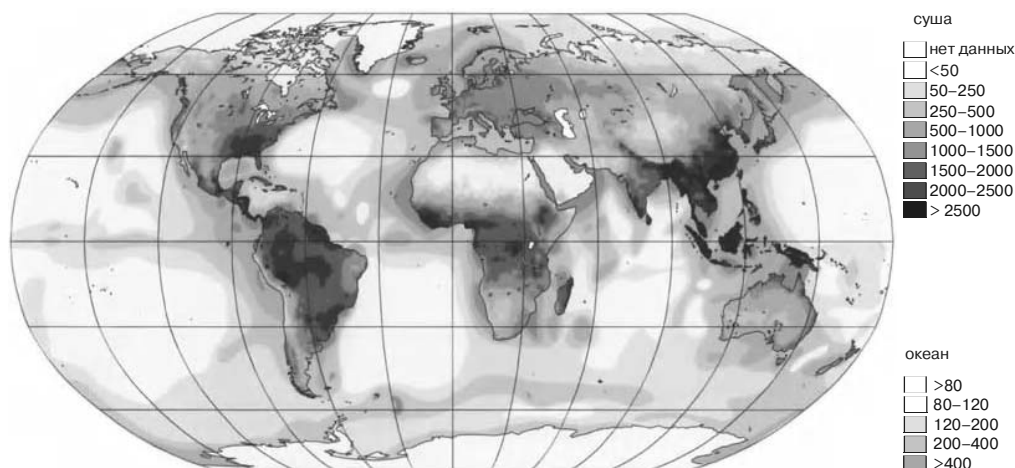


Рис. 3.20. Чистая продукция в биосфере.

Для суши и океана шкалы разные. По Berlekamp, Stegemann & Lieth <http://www.usf.uni-osnabrueck.de>

величин (заросли *Macrocystis* у Кергелена — до 6600 т/га), обычно всё же на порядок—другой меньше. Однако, поскольку почти вся биомасса морских макрофитов создаётся за год, а ТДЛ за десятилетия и столетия, то продуктивность ассоциаций макрофитов вполне сопоставима с продукцией ТДЛ (Максимова, 2010) или превышает её один—два порядка. Таким образом, хотя ТДЛ — высокопродуктивные сообщества, величины их продукции не только не являются уникальными, но и весьма малы по сравнению с наиболее продуктивными СС (см. также Рис. 5.48).

Высокое разнообразие животных поддерживает в первую очередь высокое разнообразие флоры: число видов одних только деревьев на 1 га ТДЛ часто превышает 100 (Walker, 1986). В результате для ТДЛ характерна исключительная сложность структуры гильдий, трофических сетей и других функциональных блоков сообществ. Сказочно сложная система ТДЛ существует в условиях крайней бедности биогенами: не менее 75% всей площади ТДЛ занято различными типами малоплодородных и неплодородных почв (Sanchez, 1989). Широко распространено мнение о том, что бедность почв — вторичное явление, что ранее почвы этих районов были гораздо более богатыми, но содержащиеся в них биогены перешли в состав организмов ТДЛ (Вальтер, 1968; Жерихин, 1993). Мнение это не подтверждено фактами. На мой взгляд, здесь более уместно совершенно другое объяснение, аналогичное с наиболее продуктивным типом морских сообществ, также отличающимся высочайшим таксономическим разнообразием — коралловыми рифами. Как ТДЛ, так и коралловые рифы существуют в условиях крайней бедности биогенами. В случае коралловых рифов эта бедность во многих случаях, несомненно, изначальная. Поэтому, вероятно, более правильно считать, что высокая продуктивность таких систем является свойством этих сообществ, сумевших накопить на бедной почве запас биогенов, высокая продукция обеспечивается высокой скоростью круговорота биогенов, а их высокое таксономическое разнообразие обеспечивает эффективность этого круговорота. Запас биогенов ТДЛ удерживает и возобновляет благодаря нескольким особенностям:

- Основные фотосинтетики — деревья. Биомасса листьев относительно невелика 1–2% всей фитомассы деревьев или 2–6% их наземной биомассы (Fittkau, Klmgge, 1973; Huttel, Bernhard-Reversat, 1975; Yamakura et al, 1986), столько же, сколько в лесах умеренной зоны.

- Многие деревья, в том числе все эдификаторы лесных климаксных ассоциаций относятся к бобовым, способным фиксировать азот воздуха, способностью фиксировать азот обладают и симбиотические бактерии термитов. В умеренных широ-

тах, хотя и есть деревья, способные фиксировать азот воздуха (например, ольха), они немногочисленны и эдификаторов климатса среди них нет.

- Переработку отмерших частей растений осуществляют преимущественно животные, а не микроорганизмы, поэтому растворимые стадии разложения практически отсутствуют. В других типах лесов консументы, как правило, потребляют менее 10% опада (Seastedt, 1984). Особенно активно его перерабатывают в дождливый сезон, когда риск потерь максимален. Так, в незатопляемых лесах Амазонии в сухой сезон половину всего опада разрушают за 218, а в дождливый — всего за 32 дня (Luizao, Schubart, 1987). Свыше половины всего объёма переработки отмерших частей растений, особенно в сомкнутом ТДЛ (Abe, Matsumoto, 1979) обеспечивают термиты Termitidae. Это семейство наиболее высокоорганизованных термитов имеет крупные долгоживущие колонии с большим (тысячи) числом особей в колонии. Termitidae резко доминируют в ТДЛ и саваннах, но слабо представлены в субтропических лесах. Их отличает от прочих семейств термитов наличие азотфиксирующих кишечных симбионтов, кроме того, в дополнение к ферментам симбиотических бактерий, они имеют собственные ферменты, разрушающие целлюлозу. Число термитников может достигать 1000 на 1 га, а биомасса термитов — 5–50 г/кв.м. Биомасса всех остальных микроартропод (коллембол, клещей орибатид и др.) суммарно на порядок меньше. Велика и роль грибов.

- Почвы и подстилка непосредственно на земле развиты гораздо хуже, чем в большинстве других наземных СС, основная часть корневых систем деревьев расположена на глубине 10–30, редко 50 см. Благодаря обилию эпифитов и корневые системы, и азотфиксаторы обильны и в наземных ярусах, где эпифиты с помощью различных приспособлений создают участки «эпифитной» почвы. Количество гумуса, содержащегося в таких «эпифитных» почвах может достигать нескольких т/га (Klinge, 1962, 1963), что вполне сопоставимо с количеством гумуса в умеренных лесах.

- Потребление минеральных веществ ТДЛ на порядок превосходит потребление бореальным. Растения потребляют примерно в 5 раз больше минеральных веществ, чем уходит со стоком (Родин, Базилевич, 1965). Речные воды экваториальной зоны слабо минерализованы — немногим более 100 мг/л. Об эффективности потребления биогенов, освобождающихся в результате разложения отмершей растительности, свидетельствует тот факт, что родниковую воду в ТДЛ можно использовать вместо дистиллированной, а электропроводность её часто даже ниже.

Одна из важнейших групп животных ТДЛ — муравьи (Greenwood, 1987). По-видимому, именно огромная численность муравьёв во всех ярусах леса подвывает деятельность фитофагов и тем обеспечивает резкое доминирование детритных цепей в трофической структуре (а также эффективность листового насоса высокоствольных деревьев (Панфилов, 1961).

Высокое разнообразие покрытосеменных в ТДЛ возможно только при соответствующем наборе опылителей. Основные опылители современных ТДЛ — социальные пчёлы, способные переключаться с одних растений на другие (Roubik, 1990). В опылении участвуют и позвоночные: птицы (колибри в тропических лесах Неогена, нектарницы в Палеотропике, включая тропические леса юго-востока Австралии).

По палеонтологическим данным Termitidae известны с верхнего эоцена — олигоцена. Таксоны муравьёв с высокой социальной организацией и численностью семей редки до второй половины эоцена, при этом ранее не существовало группы хищных насекомоядных, сравнимой с ними по обилию и эффективности. Социальные пчёлы также достоверно известны лишь с эоцена и нет каких-либо более древних экологических аналогов. В эоцене начинается перестройка глобальной системы течений и растёт градиент экватор–полюс. С.М. Разумовский (1999) отмечает, что тропические флоры неизвестны до эоцена. Таким образом, возраст основных таксонов ТДЛ однозначно указывает на то, что их СС возникли в эоцене, вероятно, в позднем эоцене. Они гораздо моложе субтропических лесов. Напомню, что современный об-

лик коралловые рифы приобрели значительно позже, только в миоцене—плиоцене, когда температурный градиент экватор—полюс существенно возрос и возник антарктический ледник.

В ТДЛ Африки воздух приходит из восточной Африки, по дороге потеряв существенную часть содержащейся в нём влаги. ТДЛ Азии в значительной степени находится в области муссонного климата, с более или менее выраженным сухим сезоном. Лишь на островах Зондского архипелага, полуострове Малакка и Цейлоне сезонная динамика увлажнения не выражена. В ТДЛ Южной Америки приходит гораздо более насыщенный влагой воздух непосредственно с Атлантического океана. К тому же, пройдя над Амазонией, воздушные массы встречают на своём пути Кордильеры, поднимаются вверх, теряя влагу, стекающую полноводными реками в Амазонскую низменность. Эти особенности атмосферной циркуляции приводят не только к большей площади современных ТДЛ Неогей, но и тому, что в сухие периоды их площадь сокращалась в значительно меньшей степени. К тому же в ТДЛ Неогей крупных эдификаторных видов, аналогичных палеотропическим хоботным, не было: аборигенные слоны и другая мегафауна обитали лишь в мозаичных СС. Вероятно, оба этих фактора способствовали большей сомкнутости ТДЛ Неогей, чем Палеотрописа. Это привело к тому, что среди обитателей ТДЛ Неогей специализация пошла по пути древолазания (выработался цепкий хвост), тогда как прыгающих и планирующих форм нет. Примерами таких групп являются большинство обезьян, опоссумы, древесные муравьеды и дикобразы, цепкохвостые еноты. В Палеотрописе, наоборот, довольно много таксонов освоили планирующий полёт (лягушки, ящерицы, шерстокрылы, грызуны) или хорошо прыгают с дерева на дерево (гиббоны).

Субтропическая зона

По данным С.М. Разумовского в провинциях Лавразийского царства коренные древесные породы климакса вечнозелёные дубы секции Шех: в Средиземноморье дуб каменный *Q. illex* s.lato, восточнее в Гималаях серый, или седой *Q. incana*, в Японии и Китае дуб убамаэ *Q. phillyraeoides*, в Северной Америке золотистый *Q. chrysolepis*, сетчатый *Q. reticulata*, виргинский *Q. virginiana*, тупой *Q. obtusata*. В Гондванском царстве коренные древесные породы климакса — лавровые, бобовые и миртовые (к ним принадлежат эвкалипты).

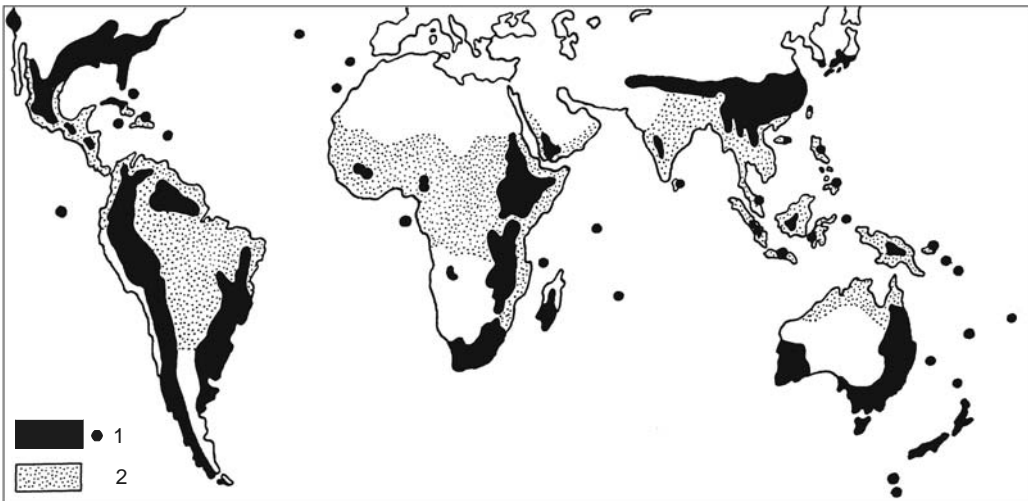


Рис. 3.21. Современное распространение растительности тропиков и влажных субтропиков. 1 — подзона лавролистных субтропических лесов; 2 — зона тропических лесов. По Разумовскому (1999).

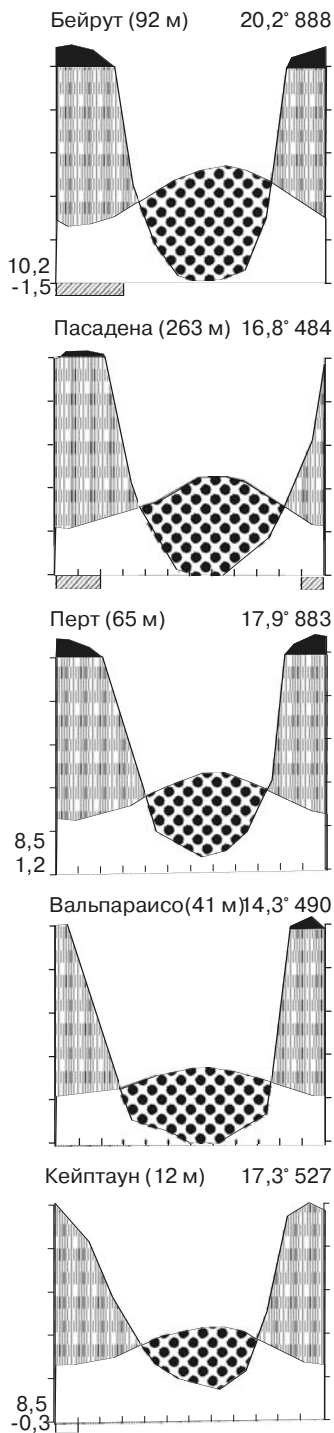


Рис. 3.22. Примеры климатодиаграмм районов, занятых жестколистными лесами. По Г. Вальтеру (1974).

В пределах субтропического пояса выделяют два типа лесов: лавролистные и жестколистные.

Лавролистные леса (Laurisilvae)

Эдификаторы лесных климаксов высокие деревья с вечнозелеными кожистыми блестящими опушенными листьями. Листья ярко-зеленые, простые, цельные, с крупными межклетниками, обращены своей плоской поверхностью к солнцу. Почка защищена почечными чешуями, это отличает их от зональных эдификаторов вечнозеленых тропических лесов.

Растут на Канарских островах (канарский лавр *Laurus canarensis*), Мадейре, Португалии, тихоокеанском побережье Северной (от Вашингтона до Калифорнии) и Южной (Чили, Патагония с вечнозеленым южным буком *Nothofagus betuloides*) Америк, Флориде, Японии, южных Гималаях, Новой Зеландии. С.М. Разумовский, опираясь на флористический состав, относит к субтропическим лесам более обширные районы (Рис. 3.21).

Климат равномерно влажный, умеренно теплый. Зональные древесные эдификаторы принадлежат к семействам буковых, лавровых, кунониевых и миртовых. Весьма распространены вторичные и сериальные сообщества хвойных с плоской блестящей хвоей, образующей ветки, напоминающие перистые листья двудольных (секвойя *Sequoia sempervirens*, тисы *Taxus* и *Cephalotaxus*) или с тесно сидящими чешуйчатыми хвоей, образующими ветку, напоминающую длинный лист (туи *Thuja occidentalis*, *T. heterophylla*).

Жестколистные леса (Durisilvae)

Древесные зональные эдификаторы отличаются от предыдущих матовыми листьями, сильно укрепленными механической тканью (чтобы не спадать во время засушливого сезона), с толстой кутикулой и косым расположением по отношению к свету. Для жестколистных лесов характерна смена сезонов дождей и засушливого, продолжительность засушливого периода 4–10 месяцев. Количество дождей в общем убывает с удалением от экватора, составляя от 125 мм/год до 1300–1500 мм/год и даже более. Примеры климатодиаграмм районов с жестколистными лесами показаны на Рис. 3.22.

Распространены в районах со средиземноморским климатом с сухим и жарким летом и прохладной влажной зимой (см. также Главу 1). Зональные эдификаторы принадлежат к семействам буковых, протейных и миртовых. В Средиземноморье — вечнозеленые дубы *Quercus ilex*, в Северной Америке — разные виды дубов; в Австралии — разные виды эвкалиптов. Лесные климаксы по большей части утраче-

Табл. 3.3. Сравнение аутоэкологических требований деревьев и многолетних злаков. По Вальтеру (1968).

деревья	многолетние злаки
нуждаются в большом количестве осадков осадки могут выпадать зимой запасы воды в почве в засуху должны быть достаточными для минимального расхода растениями высокая влагоёмкость почвы необязательна	не нуждаются в столь большом количестве осадков осадки должны выпадать в период вегетации (летом) запасы воды в почве в засуху могут быть любыми высокая влагоёмкость почвы обязательна

ны и заменены вторичными кустарниковыми сообществами. Безлесные климаксы широко развиты, но часто заменены пустынями, представляющими начальные стадии литосерий.

В низких широтах, в отличие от умеренных, много видов деревьев способны расти отдельно среди травостоя. Поэтому здесь нет чередования лесных и безлесных участков СС, как в умеренных широтах, лишь меняется густота древостоя. Г. Вальтер (1968) указывает, что то, что географы называют саваннами, в действительности — мозаика травянистых и лесных участков (Рис. 3.11). Лишённые же деревьев злаковники, по видимому, почти всегда антропогенного происхождения, за исключением районов с очень низким количеством осадков, в которых количество осадков слишком мало для произрастания деревьев (Табл. 3.3). В настоящих саваннах деревья просто растут реже, чем в лесу, фактически — это несомкнутые леса с сомкнутым травяным покровом. Поэтому ботаники рассматривают саванны как вариант леса. Географы же, основываясь на современном облике безлесных ландшафтов выделяют их как отдельный тип экосистем (ср. Рис. 3.13, 3.14 и ЦЗ с Рис. 3.12 и Ц4). Хотя термин «саванна» взят из языка южноамериканских индейцев, в Америке их называют серрадо, кампос и каатинга (Бразилия), льянос (Венесуэла), чачо (Парагвай, Уругвай), мескито (Мексика). В Австралии используют название мэлли. Деревья саванн невысоки (<20 м), среди них много суккулентов. Широко известны стеблевые суккуленты рода баобаб *Adansonia*: *A. digitata* в Африке, 6 видов на Мадагаскаре, *A. gregorii* в Австралии, внешне сходные виды (бутылочные деревья) есть и в Южной Америке. Уже упомянутый эндем острова Сокотра — огуречное дерево *Dendrosicyos socotranus* (Рис. 1.21) — имеет ту же форму. Подлесок образуют колочие кустарники, в саваннах часто окружающие деревья.

«Физиономически очень сходные «саванны» занимают большие площади также и более влажных частях Африки и Южной Америки. Сейчас уже нет никакого сомнения, что речь идёт о вторичных растительных сообществах, возникших из различных... типов леса» (Вальтер, 1968: 277).

Таксономический состав травяного яруса жестколистных лесов сходен на всех материках. Везде основные виды принадлежат к злакам подсемейств просовые *Panicoidae* и мятликовые, или сорговые *Poaceae*, обычно крупнодерновинным. В Австралии разнообразие злаков значительно ниже, чем в Африке.

Вторичные кустарниковые сообщества субтропического пояса и примыкающих тропических и умеренных районов В.В. Жерихин (1995) назвал «биомы средиземноморского типа». Поскольку термин «биом» В.В. Жерихин использовал не в изначальном смысле Ф. Clements, а как синоним ландшафта, ниже они названы ландшафтами средиземноморского типа (ЛСТ). По мнению В.В. Жерихина, для ЛСТ характерен, прежде всего, низкий уровень использования первичной продукции консументами как непосредственно, так и через детрит. Основная продукция растения создают в холодный и сырой период, неблагоприятный для беспозвоночных — основных фитофагов (второй трофический уровень). В более жаркое время пищевая ценность листьев понижена как из-за увеличения содержания механических тканей, так и из-за накопления специфических метаболитов. Дополнительно фитофагию ограничивает значительная мозаичность растительного покрова, при которой обычно узкоспециализированные фитофаги-беспозвоночные не достигают высокой численности. При антропогенных нарушениях, когда формируются обширные пятна монодоминант-

ной растительности, её потребление интенсифицируется (Fuentes, Etchegaray, 1983). Большинство фитофагов питается не зелёными тканями взрослых растений, а плодами, семенами или всходами, на долю которых приходится лишь малая часть общей фитомассы.

Опад же, наоборот, накапливается в сухой и жаркий сезон, когда недостаток влаги ограничивает активность, как животных-сапрофагов, так и грибов и бактерий, в результате мощностной и малопитательной подстилки, на 70–80% состоящей из листового опада быстро возрастает (Read, Mitchell, 1983; Arianoutsou, 1989). Это накопление подстилки не только препятствует возобновлению ассоциаций, но и меняет условия их произрастания, что должно было бы инициировать сукцессию. Этого, однако, не происходит, поскольку для ЛСТ повсюду характерна высокая частота пожаров, не только уничтожающих подстилку, но и воздействующих на растительность. При снижении частоты пожаров они делаются более сильными и разрушительными из-за увеличения запаса горючего материала (Riggan et al., 1988; Minnich, 1989). В результате в районах со средиземноморским климатом (Испания, Португалия, юг Франции, Греция, Калифорния, Австралия) ежегодно происходят катастрофические летние пожары. Значение пожаров для поддержания ЛСТ подтверждает то, что их искусственное исключение в течение 60–100 лет приводит к почти полной остановке возобновления доминантов и существенным изменениям состава растительности (Withers, Ashton, 1977; Recher, Christensen, 1981; Keeley et al., 1986).

Обитатели ЛСТ выработали разнообразные приспособления, связанные с частыми пожарами. В простейшем случае они позволяют переживать пожары: растения имеют запас спящих почек, способны к корневому возобновлению, устойчивы к нагреву стволов и семян, их всходы легко приживаются на открытых участках; животные способны к миграциям (Recher, Christensen, 1981; Shmida, 1982; Mooney, 1983; Zedler, Zammit, 1989). Более сложные адаптации: стимуляция цветения обгоранием и прорастания семян — водными вытяжками из обугленной древесины (Recher, Christensen, 1981; Muoz, Fuentes, 1989; Zedler, Zammit, 1989). Некоторые австралийские и южноафриканские протейные имеют одревесневающие толстостенные плоды, долго сохраняющие жизнеспособные семена и хорошо защищают их, для раскрытия плода и рассеивания семян необходим сильный нагрев (Recher, Christensen, 1981; Mooney, 1983). Аналогично у некоторых хвойных чапарраля шишечные чешуи склеены смолой; семена освобождаются, когда смола растапливается при нагревании (Zedler, Zammit, 1989). У протейных пожарозависимость ещё подчеркивает химический состав семян, богатых азотом и фосфором (которых мало в почвах ЛСТ), но очень бедных кальцием, калием и магнием; успешно прорастают они на свежей золе, обогащённой этими элементами (Stock et al., 1990).

Опад многих растений в ЛСТ обогащён легко воспламеняющимися соединениями, такими как эфирные масла, и не просто допускает, а прямо провоцирует возгорание; это особенно справедливо для эвкалиптовых сообществ.

Свидетельства существования типичного ЛСТ появляются не ранее позднего миоцена-плиоцена (Pons, 1984; Axelrod, 1989). Глубокие адаптации растений ЛСТ к пожарам свидетельствуют о длительном периоде существования пирогенных ассоциаций.

Тем не менее, очевидно, что ряд перечисленных выше свойств ЛСТ имеет вторичную, антропогенную природу. Трудности потребления первичной продукции в дождливый (зимний) период возникают только у беспозвоночных. Крупные растительноядные позвоночные-эдификаторы травяных биомов могли потреблять эту продукцию. В этом случае накопление неразложившегося опада, служащего основным источником горючего материала во время пожаров, должно было происходить в ненарушенных СС гораздо медленнее или вообще не происходить. Уничтожение крупных травоядных животных человеком привело к расширению площадей, занятых пирогенными стадиями ксеросерий существовавших в этих районах СС. Ещё более существенной причиной широкого распространения ЛСТ обусловлено тем, что

во многих районах местное население длительно практиковало пожары для целей охоты или скотоводства. В густо населённом Средиземноморье лес уничтожали и непосредственно. Резкое возрастание частоты пожаров и синхронное исчезновение мегафауны, приводящее к такой перестройке растительности, хорошо документировано в Австралии (Rule et al., 2012). Изменение растительности при прекращении пожаров, по-видимому, следует интерпретировать как дальнейшее прохождение сукцессии, остановленной регулярными пожарами, создающими рецидивный субклимакс. Средиземноморский климат соответствует потребностям деревьев, а не многолетних злаков (Табл. 3.3). Настоящим лесным климаксом во всех районах со средиземноморским климатом, как указано выше, являются жёстколистные вечнозелёные леса. Эти леса почти повсюду антропогенно заменены ранними лито- и ксеросериальными ассоциациями. Такие преобразования в разных районах Земли в деталях описаны Г. Вальтером (1968). Поэтому ЛСТ не являются биомами в смысле F. Clements, а лишь районами жестколистных вечнозелёных лесов с сильными антропогенными нарушениями.

В Средиземноморье в результате деятельности человека «леса были уничтожены полностью... остатки лесов деградировали и уступили место... маквису» (Вальтер, 1975а: 26-27). В Калифорнии «первичный вечнозелёный лес... заменил кустарник, называемый здесь чаппаралем» (там же: 27).

Зона неморальных, или летнезелёных лесов

Биомасса (сухая, надземных и подземных частей) растений в климаксных дубравах *Quercus robur* превышает 400 т/га, на долю травяного покрова приходится 0,06% (Вальтер, 1975а). А.Е. Родин и Н.И. Базилевич (1965) указывают для молодого, 200-летнего ельника-зеленомошника в Архангельской области 341 т/га. Листья деревьев образуют 1–2% биомассы дерева, хвоя 5–7% (Родин, Базилевич, 1965). Позвоночные образуют биомассу 0,01–0,03 т/га, беспозвоночные (в основном дождевые черви) — до 1 т/га и более. Добавление в почву нафталина, не влияющего существенно на грибы и бактерии, но губящего беспозвоночных, снижало скорость переработки подстилки в шесть раз (Вальтер, 1975а). Чистая продуктивность (т/га сухого вещества в год) букового леса в Дании та же (13,5), что и тропического дождевого леса на Береге Слоновой Кости (13,4), тогда как брутто-продуктивность (включая расходы растений на дыхание) вдвое меньше (23,5 и 52,5, соответственно), что объясняют более высокой температурой в тропиках. Родин, Базилевич (1965) указывают годовой прирост в 220 летней дубраве в 6,5 т/га, реальная продуктивность существенно выше, поскольку эти данные не учитывают потребление продукции фитофагами в течение года. Содержание гумуса в почвах составляет 1–70 т/га (Вальтер, 1968). В дубовых лесах лесостепи млекопитающие потребляют 0,3 т/га фитомассы. Продолжительность жизни деревьев климаксных ассоциаций достигает многих сотен лет. Простые подсчёты показывают, что при возрасте деревьев в лесу в 2000 лет для нормального возобновления достаточно, чтобы на 1 га выросло 1 дерево в год. И, хотя обычно возраст деревьев гораздо меньше, обилие подроста может быть меньше фиксируемого стандартными геоботаническими методами и лес будет интерпретирован как отмирающий.

Существенную роль в почвах умеренного пояса, особенно в лесных ассоциациях играют дождевые черви Lumbricidae, роль дождевых червей в других климатических зонах относительно меньше. Также для умеренного пояса характерны кроты Talpidae.

Деление деревьев на «широколиственные» и «мелколиственные» довольно условно. Обычно к широколиственным породам относят из растущих в средней полосе России дуб, граб, бук, липу, клён платанолистный, вяз, а к мелколиственным — берёзу и осину. Куда отнести ольху и черёмуху по размерам их листьев неясно, поскольку их листовые пластинки имеют промежуточный размер, ольху обычно отно-

сят к мелколиственным, а черёмуху — к широколиственным. В действительности, деревья, которые считают широколиственными имеют не столь уж большие листья. Так, если сравнить листья западноевропейской липы крупнолистной *Tilia platyphyllos* с растущей в России *T. cordata* — липой мелколистной, понимаешь, почему они так названы.

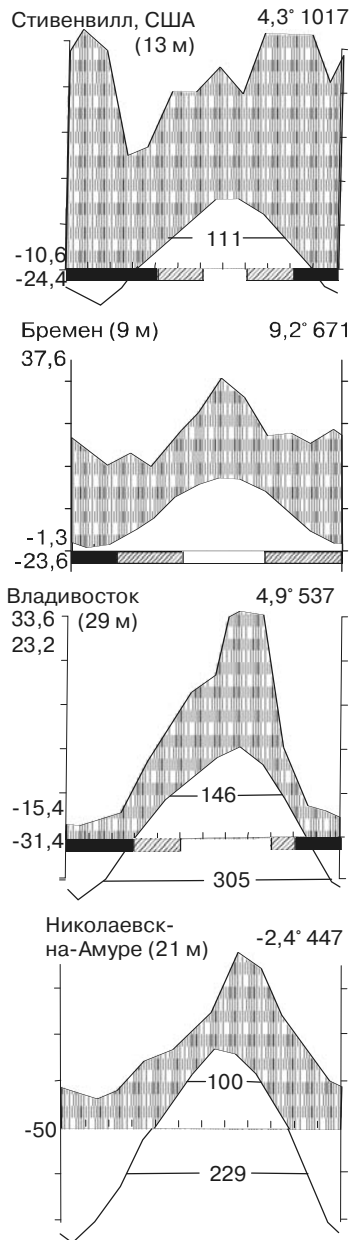


Рис. 3.23. Примеры климатодиаграмм районов широколиственных лесов в Северном полушарии. По Вальтер (1975а,б) с дополнениями. См. также Рис. 3.8.

Примеры климатодиаграмм районов произрастания широколиственных лесов показаны на Рис. 3.23. Эдификаторы лесных климаксных ассоциаций: листопадные дубы: в Евразии обыкновенный *Quercus robur*, пушистый *Q. pubescens*, скальный *Q. petraea*, монгольский *Q. mongolica*, расширенный *Q. dilatata*, зубчатый *Q. dentata*, в Северной Америке Гаррияна *Q. garryana*, Гамбела *Q. gambeli*, красный, или северный *Q. rubra*, каштановый *Q. prinus*. В неморальных лесах высоко разнообразие эфемероидов — растений вегетирующих до распускания листвы деревьев, когда они дают до 100% проективного покрытия при плотности поселений до 10 000 экз./кв. м. На их смену летом приходит разнотравье, образованное высокими (до 1,5 м) травами: злаками, сложноцветными, лилейными и др. Напочвенный покров отсутствует, поскольку скорость накопления подстилки больше, чем скорость роста мхов и лишайников. Хорошо развиты ярусы кустарников и невысоких деревьев.

Изучение биологии сохранившихся видов млекопитающих и птиц северной Евразии показывает, что видов, приуроченных к крупным массивам лесов, климаксных и предклимаксных, очень мало, большинство предпочитает опушки, мозаичные биотопы и т. п. Ю.И. Чернов (1975), проанализировав данные по широко распространённым в северной Евразии видам млекопитающих, птиц и беспозвоночных, пришёл к выводу, что наибольшую плотность поселений и наибольшую эвритопность (которую он определял как площадь, занятую лагунами кружева ареала) эти виды имеют в лесостепи. Изучение биологии растений лесного пояса показало, что в сплошном лесу «только незначительная часть этих видов способна к... устойчивому самоподдержанию популяций» (Смирнова, 2004: 25). Для нормального возобновления растений необходима достаточно высокая освещённость, которой нет в сомкнутом древостое. Растения «существуют или благодаря антропогенному поддержанию..., или вследствие сочетания антропогенных и природных механизмов поддержания популяций» (Смирнова, 2004: 25). Это дополнительно подтверждает отсутствие обширных сплошных лесных массивов в совсем недавнем прошлом. Выпадение мегафауны из экосистем и возникновение крупных массивов лесов должно снизить и численность видов открытых пространств и опушек. Вероятно, это и привело к вымиранию части

из них, в том числе и мелких птиц и млекопитающих, на которых человек не охотился, как случилось в Северной Америке. Поэтому нельзя рассматривать вымирание мелких птиц в послеледниковый период, как свидетельство несвязанного с человеком вымирания мегафауны, как это делает J.P. Grayson (1977). Полного вымирания мелких позвоночных и беспозвоночных, связанных с экотонами и ранними (безлесными) сукцессионными стадиями растительности, всё же обычно не происходит: для поддержания жизнеспособных популяций мелких животных, как правило, хватает и резко сократившейся площади полей, опушек и т. д.

Одним из основных видов-эдификаторов зон летнезелёных лесов и тайги был мамонт. В поддержании мозаичности велика была роль других видов мегафауны. Большинство из них было специфично для Евразии или Северной Америки. Некоторое представление о том, как выглядела Голарктика до прихода человека, дают африканские саванны. Следует учитывать следующие моменты, позволяющие допустить, что роль крупных травоядных млекопитающих и, возможно, их продуктивность в умеренном поясе были даже выше, чем в саванне:

- различия в продолжительности вегетационного периода незначительны: на большей части территории саванн и Голарктики — порядка полугода. В Голарктике его ограничивает температура, в саваннах — увлажнение.

- различия в структуре фитофагов. В африканских саваннах более половины первичной продукции изымают термиты, велика роль растительноядных насекомых, в частности прямокрылых. В мамонтовых СС не было термитов (как нет их и сейчас в умеренном поясе), роль саранчовых существенно ниже. Поэтому мегафауне Голарктики доставалась существенно большая часть первичной продукции, чем ныне в тропиках.

Освободившиеся в результате вымирания крупных фитофагов пищевые ресурсы стали потреблять грызуны, что привело к существенному увеличению их роли в экосистемах (Абатуров, 1984; Kalandadze, Rautian, 1995).

Значения биомассы и продуктивности различных растительных ассоциаций разных зон даны в Табл. 3.4.

Естественное состояние СС суши — мозаика лесных и безлесных участков. Однако безлесные ассоциации столь широко распространены, что их выделяют в особые типы зональной растительности: тундры, степи, пустыни и саванны. Об антропогенной природе саванн сказано выше. Рассмотрим теперь природу безлесных ландшафтов зоны летнезелёных лесов — степей.

Степи. Безлесие степей имеет две основные причины. Устранение древесных ассоциаций из первично мозаичного ландшафта следует считать антропогенным, связанным с вырубанием деревьев и их уничтожением пожарами. С другой стороны, хотя для сплошного леса в безлесных участках степи влаги не хватает, отдельные деревья вполне могли бы там существовать. Однако во флоре умеренной зоны отсутствуют виды деревьев, способные расти одиночно на фоне сомкнутого травостоя, образуя саванноподобные ландшафты, а есть лишь виды, образующие сомкнутые леса.

Табл. 3.4. Биомасса и продуктивность (сухого вещества т/га) разных сообществ Евразии. По Абдурахманову и др. (2003).

ландшафт	фитомасса т/га	продукция	годовой Р/В	зоомасса кг/га
тропические влажные вечнозелёные леса	350–700	6–50	0,01–0,1	1000
тропические листопадные леса	200–250	10		
тропические листопадные редколесья	<150			
тропические листопадные кустарники	<100			
саванны	50–150	5–15	0,1	100–130
субтропические жестколистные леса и кустарники	50	10	0,2	
степи и прерии	10–150	5–30	0,2–0,5	10–50
широколиственные леса умеренного пояса	400–500	10–50		до 1000
бореальные хвойные леса	350–400	8–10		
тундры	1–50	1–5	0,1–0,2	

Именно поэтому граница между лесными и степными участками мозаичных ландшафтов умеренных широт столь резка, в отличие от плавного перехода между ними в тропиках и субтропиках. Лишь в Северной Америке, где безлесные климаксы сформировались раньше, чем в Евразии, некоторые виды деревьев способны образовывать некоторое подобие саванны, например дуб крупноплодный *Quercus macrocarpa*. Корень взрослого дерева проникает на глубину свыше 5 м, длина боковых корней достигает 18 м, а толстая кора позволяет дубу переживать пожары.

Безлесные ассоциации существенно изменились даже за последние несколько столетий. Развитие земледелия и скотоводства привело к сильной эрозии почв, развитию дренирующей сети оврагов и балок и врезу русел рек — всё это способствовало обезвоживанию степи и колоссальной её эрозии. Такие же процессы происходили повсеместно в других районах. О масштабах эрозии в прериях Северной Америки наглядно свидетельствует случай, описанный Джаредом Даймондом (2008: 678). В штате Айова (одного из основных сельскохозяйственных районов США) в XIX в. была построена церковь. В момент постройки её двор располагался на уровне остальных домов. Всего за 150 лет окружающая её местность стала ниже на 3 метра и ныне церковь возвышается над окружающими полями как маленький остров. Сходных масштабов эрозия достигала на целинных землях СССР после их распашки в 1954–1961 гг. В Южной Америке и в середине XX в. в юго-западной Африке «вместо прежних обширных зарослей высоких злаков вдоль рек сегодня тянутся безжизненные песчаные пространства» (Вальтер, 1975: 97).

«Опустынивание происходит в результате действия косвенных факторов, обуславливающих неустойчивое использование скудных природных ресурсов местными земледельцами» (Оценка экосистем..., 2005: 10).

Пустыни. Большая часть пустынь Земли имеет антропогенный характер, естественными являются лишь немногие пустыни: береговые пустыни районов апвеллингов, пустыни горных долин (типа Гоби). Об антропогенном характере Сахары сказано выше. О пустынях Средней и Центральной Азии см. Вальтер (1975б, стр. 200 и далее). Нет естественных пустынь и в Австралии (см. ниже).

Бореальная зона, или тайга

Тайга занимает районы с продолжительностью зимы более 4 месяцев. Примеры климадиagramм районов произрастания южной тайги показаны на Рис. 3.24, а северной — на Рис. 3.25. За четыре месяца зимы неморальные леса, даже лишённые листьев, испаряют всю влагу, которую накопили за вегетационный период. У хвойных транспирация зимой в 3–12 раз меньше, чем у неморальных деревьев в безлистном состоянии. Как минимум весь эоцен таёжная биота (бывшая тогда компонентом биоты летнезелёных лесов) Евразии и Америки развивалась как единое целое. Большая часть типично таёжных таксонов имеет евразийское происхождение, часто наиболее древние таксоны происходят из среднеазиатской горной тайги. Эдификаторы лесных климаксных ассоциаций: ели *Picea* в северных районах и пихты *Abies* в южных. В Евразии в северной тайге это — ель европейская *Picea abies* (= ель сибирская *P. obovata*), на востоке Сибири сменяющаяся *P. ajanensis* и Шренка, или тяньшаньской *P. schrenkiana* (в Гималаях, Тибете, Тянь-Шане). Эдификатор климаксов южной тайги — пихта сибирская *Abies sibirica*. В Северной Америке их заменяют ель сизая, или канадская *Picea glauca*, и пихты субальпийская, или горная *A. lasiocarpa* и бальзамическая *A. balsamea*. Для одной провинции С.М. Разумовский указывает эдификатором климакса кедровую сосну *Pinus cembra* (= *P. sibirica*). Ели, пихты и кедровая сосна входят в состав СС неморальных лесов, образуя там ассоциации, поэтому биоты тайги и неморальных лесов имеют много общих видов. В зоне тайги вместо травяного яруса часто развит травяно-кустарничковый, ниже которого расположен напочвенный покров из мхов и лишайников. Поскольку основные деревья этой зоны вечнозелёные, количество солнечной энергии, достигающей почвы во все сезоны не-

лико, в отличие от неморальных лесов. Поэтому в тайге отсутствуют весенние эфемероиды, характерные для неморальных лесов, а у многих растений нижнего яруса листья живут или более двух лет (вечнозелёные) или более одного года (зимнезелёные). К первым относятся брусника, мхи, плауны, вороника, вечнозелёный хвощ и многие другие. У зимнезелёных растений листья уходят живыми под снег, начинают вегетировать сразу после его схода и отмирают только после появления новой генерации листьев. Слабо развита и энтомофилия, цветы же белой или почти белой окраски. Для тайги также характерно отсутствие ветра, поэтому анемохорные растения отсутствуют, распространение семян происходит благодаря тому, что они (1) очень мелкие — 10^{-6} – 10^{-5} мг (орхидеи, грушанки, споры плаунов, мхов и папортников); (2) растения образуют сочные плоды, которые поедают насекомые и птицы (ландыш, майник, купена и др.) и даже человек (брусника, черника, голубика, морошка, малина) или (3) семена разбрасываются при созревании (у кислицы до 3–5 м). Широко распространено вегетативное размножение, растения имеют длинные корневища.

Огромные площади Сибири заняты пирогенными сосновыми борами. Пожары здесь искусственно вызывает местное население, поскольку в пирогенных сосновых борах обильно разрастается ягель — основная пища стад домашнего северного оленя. Возможно, что ещё большие площади лиственничников (не менее 36% российских лесов — лиственничники (Энциклопедия лесного хозяйства, 2006) также имеют сходную природу, поскольку из произрастающих там древесных пород лиственница устойчива к огню даже более чем сосна, лиственница входит в пирогенные сукцессионные ряды в местах её произрастания. Лиственничники расположены в малонаселённых районах, их отсутствие в более населённых местах, вероятно, связано с целенаправленной вырубкой лиственницы, поскольку из произрастающих в Палерактике деревьев она обладает наиболее ценной древесиной, по ценности как строительный материал с ней соперничают только дубы *Quercus* (граница ареала которых в Европе в голоцене значительно сместилась на юг) и настоящие кедры *Cedrus* (последние практически полностью были вырублены ещё в Древнем Мире). Например, в Ветлужском ботанико-географическом районе лиственница входит в пирогенный демулационный ряд климакса (Разумовский и др., 1984), но, несмотря на то, что обширные пожары там встречаются

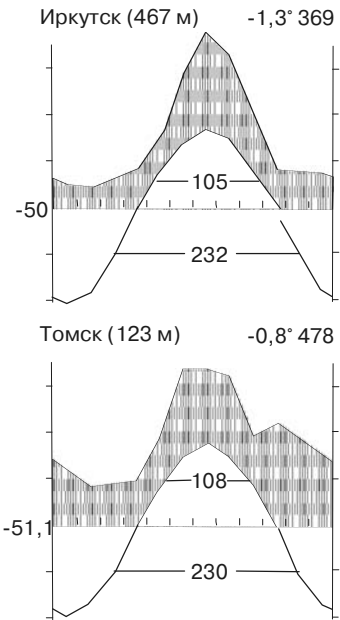


Рис. 3.24. Примеры климадиаграмм районов южной тайги. По Вальтер (1974).

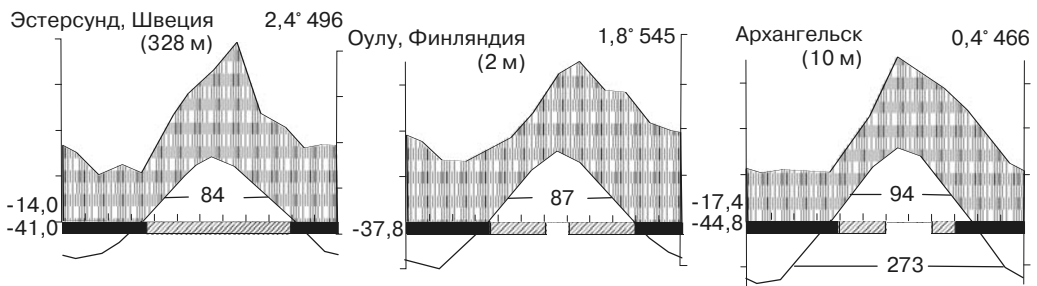


Рис. 3.25. Примеры климадиаграмм районов северной тайги. По Вальтер (1974).

чаще, чем раз в 100 лет, даже отдельные крупные лиственницы встречаются только в местах, откуда их невозможно вывезти (крутые склоны оврагов, парки), а лиственничники полностью отсутствуют (как и дубравы — климаксная ассоциация этого района). Из-за большого удельного веса древесины, сплавлять срубленные лиственницы по воде невозможно, транспортировка по суше дорога, поэтому лиственничники и развиты только там, где потребление на месте незначительно. Кедровые сосны *Pinus cembra* вырублены в том же Ветлужском ботанико-географическом районе настолько давно, что в литературе даже отсутствуют сведения о том, что они там росли, хотя старые деревья встречались ещё в XX в. (наши данные). Та же закономерность свойственна и расположенному севернее Сухонскому району (занимает части Костромской и Вологодской областей), где произрастание кедровых сосен отмечено в литературе в XIX в. Несомненно, соотношение антропогенных и природных факторов различно в разных районах, а вырубка деревьев селективна.

При чтении литературы создаётся впечатление, что американские виды хвойных существенно крупнее евразийских. В реальности это в значительной степени это объясняется полным отсутствием в Евразии лесов того же возраста, что и в Северной Америке. Например, в конце XIX в. в Финляндии ещё находили ели *Picea abies* возрастом 1000 и более лет, ныне такие ели уже не найти. Ежегодный прирост ели и пихты в высоту может достигать 1 м, а лиственницы 1,5 м (наши данные). Ели и пихты возраста 60 лет достигают 30 м высоты, после чего их вырубают. В Северной же Америке большие площади лесов были заповеданы до того, как были вырублены. Вполне вероятно, что евразийские деревья достигли бы сопоставимых с североамериканскими видами размеров, если бы им дали такую возможность.

Тундра. Безлесие тундры объясняют низкими температурами, рельефом, забо-

«Безлесие тундры «обусловлено всем комплексом экологических условий тундровой зоны, режим которой неблагоприятен для развития древесных пород» (Сочава, Городков, 1956). «Эта формулировка, как и все суждения этого типа, означает не решение проблемы, а признание ее неразрешимости и снятие её с обсуждения» (Разумовский, 1999: 93).

лоченностью. Однако, как писал С.М. Разумовский, «природа влажных тундр становится совершенно ясной при ознакомлении с конкретными геоботаническими описаниями. В подавляющем большинстве случаев это ассоциации, образующие в тайге (да и в зоне летнезеленых лесов) стадии гидросерий, причем стадии настолько ранние, что им вообще несвойствен древесный ярус. Поэтому нет никакой необходимости искать специфические для тундровой полосы факторы, делающие невозможным возобновление древесных пород на фоне этих со-

обществ... Для каждого, кто хоть немного работал в тайге, покажется достаточно убедительным уже простой перечень господствующих мхов, встречающихся в любом описании равнинных влажных тундр: *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Camptothecium trichoides*, *Calliargon giganteum*, *Drepanocladus exannulatus*, *Sphagnum balticum*, *S. girgensohnii*, *S. warnstorffii* и т.п. В тайге едва ли кто-нибудь удивится безлесности участков, покрытых подобным моховым ковром.

Весьма велика и флористическая общность тундровой полосы и лежащих к югу от нее (в Северном полушарии) таежных пространств. Если исключить ценофобные виды, тундра лишена эндемиков, а ее флора отличается от флоры северной тайги лишь выпадением значительной группы видов, свойственных в тайге зрелым местообитаниям. Все виды, кажущиеся характерными для тундры, глубоко проникают в тайгу по незрелым (главным образом гидросериальным) местообитаниям, хотя и не играют там сколько-нибудь значительной роли в ландшафте; напротив, очень многие таежные виды встречаются в тундре, но, в свою очередь, малозаметны там, будучи приурочены к нетипичным для тундры (т. е. не откровенно болотным) местообитаниям.

Резюмировать все сказанное можно следующим образом. Тундра представляет собой территорию, на которой благодаря весьма высокому коэффициенту увлажнения

ния, равнинности и низменности рельефа, а также близости горизонта вечной мерзлоты преобладают по площади сообщества ранних стадий гидросерий, по своей природе лишённые древесного яруса» (Разумовский, 1999: 94–95).

Возобновление леса при достижении сукцессиями древесных стадий затрудняется отсутствием семян деревьев. Поэтому оно происходит только по южной границе тундры. Это выражается в постепенном облесении тундры, наблюдаемом в настоящее время практически повсеместно. Восстановление леса замедляет вырубание деревьев на топливо и поедание древесных всходов стадами северного оленя.

В 1977 г. на научной станции в поселке Черский республики Саха (Якутия) (68° 44'N, 161° 23'E) на территории 16 км² была начата работа по проекту Плейстоценового парка — воссозданию плейстоценовых СС (официальный сайт проекта <http://www.pleistocenepark.ru/ru/>). В настоящее время на огороженной территории там живут лошади, лоси, овцебыки, северные олени, маралы и зубры. Предварительные данные показывают, что воздействие мегафауны принципиально меняет облик ландшафта, на смену мхам и лишайникам приходят луга высокопродуктивных однодольных. Похожие проекты находятся на разных начальных стадиях в белорусской части зоны отчуждения Чернобыльской АЭС (в украинской заповедный режим отсутствует), Оренбургской тарпани, или Орловской степи (165 км² на месте военного полигона), в Объединённых Арабских Эмиратах (о. Сир Бани Яс, 85 км²).

Умеренная зона Южного полушария

В Южном полушарии умеренная зона занимает на несколько порядков меньшую площадь, чем в Северном. Из-за их малых размеров и близости океана температура в течение года колеблется незначительно, тогда как количество осадков гораздо больше и распределены по сезонам они более равномерно.

В отличие от Северного полушария, в Южном нет закономерной смены вечнозелёных деревьев на листопадные. Сплошные леса голосеменных в Южном полушарии в настоящее время почти полностью вырублены, поэтому пояс вечнозелёных хвойных не выражен.

В опубликованных посмертно работах С.М. Разумовский (1999) относит к умеренным районы, в которых древесным эдификатором климакса являются разные виды южного бука *Nothofagus*, однако в его списке районов к таковым отнесены только Патагония и юг Новой Зеландии. Согласно Вальтеру (1975а), однако, климаксные леса *Nothofagus* распространены значительно шире. В Австралии, Тасмании и Новой Зеландии пожары, происходящие чаще, чем раз в 350–400 лет приводят к появлению на месте климаксных лесов *Nothofagus* более ранних сукцессионных стадий, наиболее ранними ксеросериальными являются заросли миртовых и протейных. Эвкалипты же являются эдификаторами предклимаксных ассоциаций. Широкое их распространение связано с искусственными пожарами, которые практиковали ещё австралийские аборигены для охоты на кенгуру. Также и по тихоокеанскому побережью Южной Америки леса *Nothofagus* встречаются на север до 36°S.

Умеренный пояс Южного полушария люди осваивали в первую очередь, поскольку можно было просто перенести привычную систему хозяйствования из Северного полушария в Южное. В итоге местные СС во многих местах были уничтожены задолго до того, как туда попали учёные и были созданы заповедники. Поэтому нет никаких свидетельств о том, как выглядели естественные СС до появления там человека. В результате приходится восстанавливать их облик, опираясь на сохранившиеся их остатки. О том, как мало сохранилось ясно из следующей цитаты: «ничтожные остатки более или менее естественной растительности <пампы> можно найти лишь в полосе отчуждения железной дороги, по обе стороны автомобильных дорог» (Вальтер, 1975: 162). В Северном полушарии в таких условиях растут преимущественно ценофобы, полагать, что в Южной Америке всё иначе, нет оснований. Догадаться по составу ценофобов, как выглядели СС абсолютно невозможно. Поэтому к имеющимся в литературе сведениям о безлесных частях СС умеренного пояса Южного по-

«На волю! — продолжал кричать географ. — В пампасы!» (Ильф, Петров, 1931 «Золотой телёнок», цит. по 1975: 150).

«Туссоковый злаковник представляет собой зональную растительность... лес расти здесь не может» (Вальтер, 1975: 181).

«Каждый автор, желая дать разделение земной поверхности на «естественные» области предлагает всякий раз свое новое деление; то на основании какого-либо одного фактора или на основании той или иной группы животных, считая, что именно эта группа является наиболее пригодной для характеристики фауны» (Лаптев, 1940: 65).

лушария надо подходить с изрядной долей скептицизма. Так, в Новой Зеландии естественными безлесным типом растительности считали туссоковые злаковники. Однако оказалось, что они растут на месте выжженных человеком лесов (McWethy et al., 2010).

Схемы биогеографического районирования суши

Суша, в отличие от океана, разделена на изолированные материки и острова. Распад суши произошёл в мезозое (подробно геологическая история суши в кайнозойе рассмотрена в Главе 4). Фрагментация суши привела к тому, что биоты отдельных массивов суши в тропиках и умеренных широтах Южного полушария, и, даже до некоторой степени Северного, формировались в значительной степени независимо. Изоляция отдельных массивов суши определила особенности биот материков и островов. На территории каждого из них происходило образование СС из имеющегося набора таксонов. В разных регионах разные таксоны дали адаптивную

радиацию для потребления сходных ресурсов. В кайнозойе сухопутные связи возникли вновь, что позволило мигрировать представителям многих таксонов с одного массива суши на другой. В результате резко возросло сходство биот разных частей Голарктики, существенно уменьшились отличия Азии и Африки.

Предложено довольно много биогеографических схем суши*. В зоогеографии наибольшее распространение получили схемы, основанные на сходстве состава фауны. Большая часть из них восходит к схеме для птиц из шести областей, предложенной P.L. Sclater в научном докладе, прочитанном перед Линнеевским обществом в 1857 г. и опубликованная в 1858 г. В схеме P.L. Sclater территории одного ранга имеют примерно одинаковое число эндемичных семейств. Схема была модифицирована Альфредом Уоллесом в 1876 г. для позвоночных в целом (Рис. 2.29). Невзирая на то, что Альфред Уоллес признавал несовершенство и ограниченность этой схемы, почти все остальные схемы так или иначе являются её преемниками (ср. Рис. 2.29 с Рис. 3.26). Это связано с тем, что P.L. Sclater и Альфред Уоллес, располагая ограниченными данными, верно подметили общие тенденции. Кроме этих схем были предложены и другие схемы, порой существенно отличающиеся. Как показано выше в Главе 2, схемы районирования в первую очередь определяют взгляды их авторов на то, как следует интерпретировать одни и те же фактические данные, **что** эти схемы должны отражать в первую очередь. Во вторую очередь на результаты влияют методы выделения регионов. В третью — методы их группировки и построения иерархии.

Использование более сложного математического аппарата само по себе не делает схемы более предпочтительными и даже адекватными. Например, схема Smith (Рис. 3.29), как и многие другие схемы построена в результате анализа современного распространения семейств млекопитающих, но с использованием многомерного шкалирования. Но мало кто предпочтёт её схемам, основанных на тех же данных (Рис. 3.26–3.28), где использование математики было ограничено арифметическими

* Разные авторы использовали разные названия рангов или фаунистических регионов. Для облегчения сравнения схем, независимо от названий рангов, данных выделам авторами схем, в этой и остальных главах самые крупные выделы названы областями, более мелкие — подобластями и провинциями.

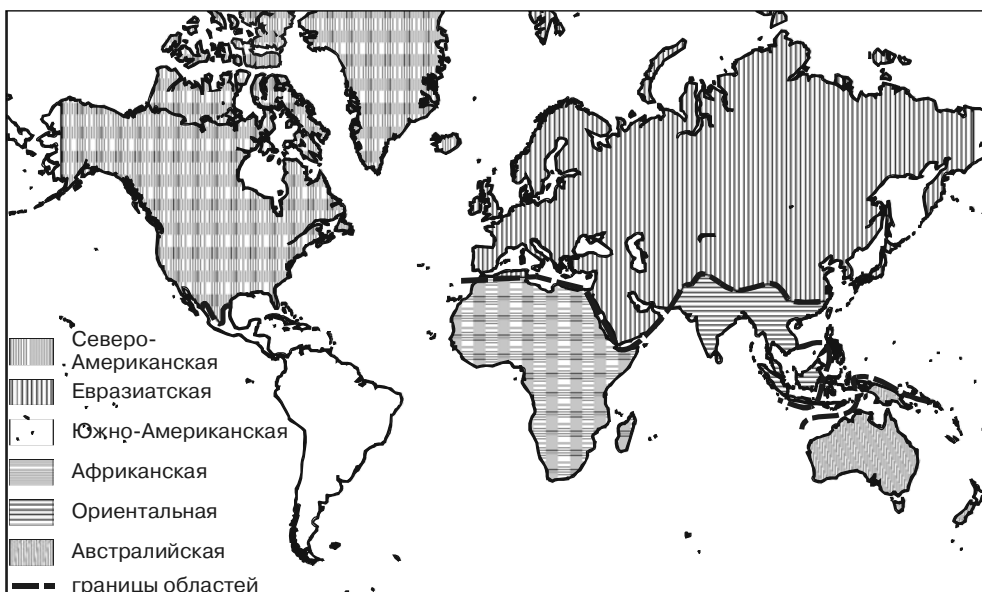


Рис. 3.26. Фаунистические области суши Сох (2001).

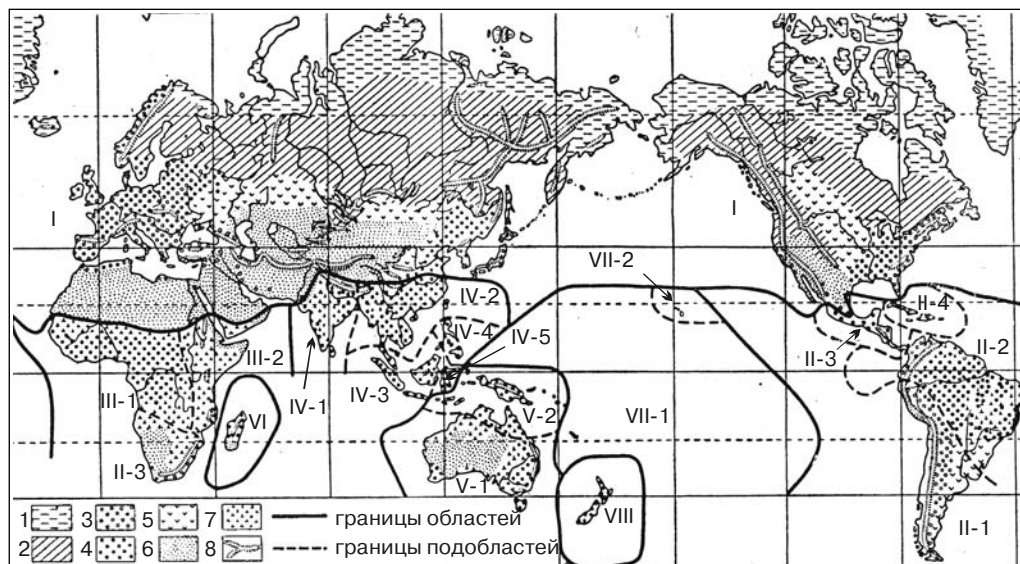


Рис. 3.27. Схема фаунистического районирования суши Бобринского (1946, 1951).

Области (подобласти): I — Голарктическая; II — Неотропическая (1 — Патагонско-Чилийская, 2 — Бразильская, 3 — Центральноамериканская, 4 — Антильская); III — Эфиопская (1 — Западноафриканская, 2 — Восточноафриканская, 3 — Южноафриканская); IV — Индо-Малайская (1 — Индийская, 2 — Бирманско-Китайская, 3 — Зондская, 4 — Филиппинская, 5 — Целебесская); V — Австралийская (1 — Австралийская, 2 — Папуасская); VI — Мадагаскарская; VII — Полинезийская (1 — Полинезийская, 2 — Гавайская); VIII — Новозеландская.

Ландшафты: 1 — тундра, 2 — тайга, 3 — леса широколиственные и субтропические, 4 — влаголюбивый тропический лес, 5 — степь, 6 — пустыня, 7 — саванна, 8 — горы.

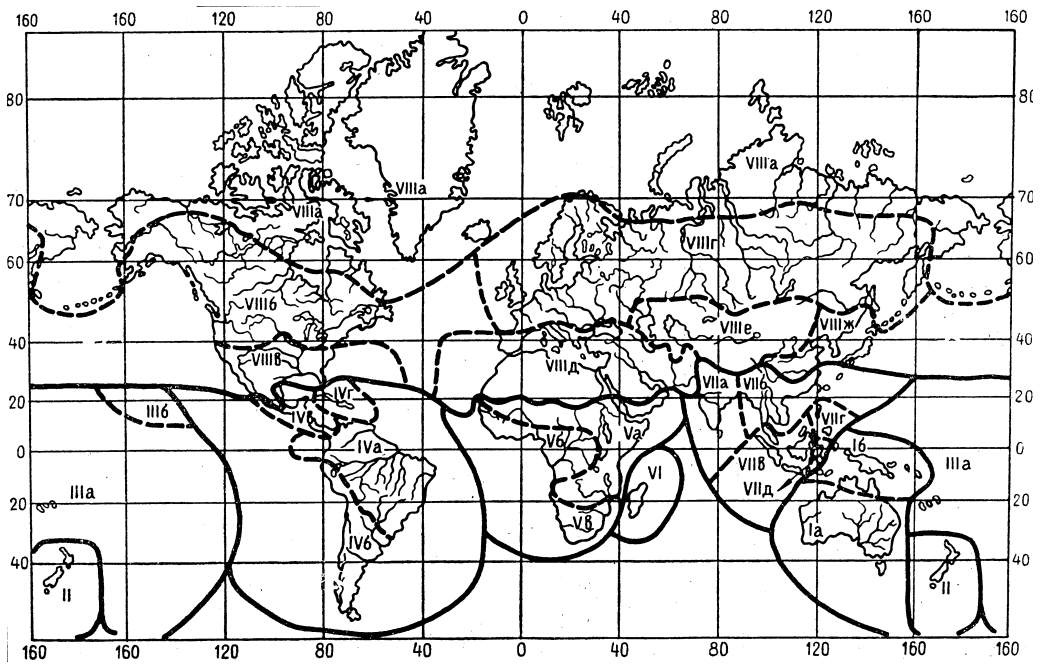
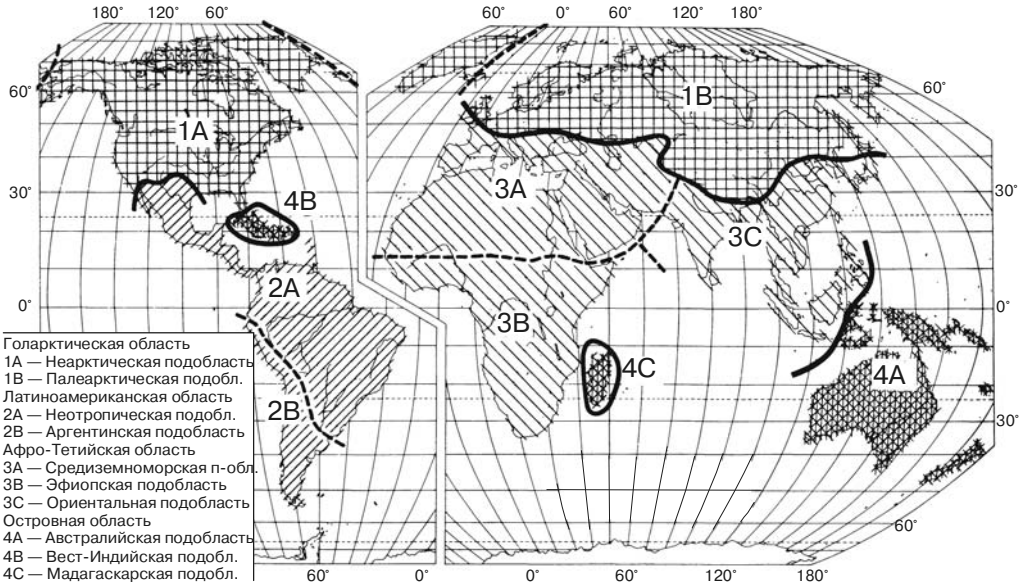


Рис. 3.28. Зоогеографические области (и подобласти) суши по Петрову (1966).

I — Голарктическая область (а — Арктическая, б — Канадская, в — Сонорская, г — Европейско-Сибирская, д — Средиземноморская, е — Центральноазиатская, ж — Маньжурско-Китайская); II — Неотропическая (а — Гвиано-Бразильская, б — Чилийско-Патагонская, в — Центральноамериканская, г — Антильская); III — Эфиопская область (а — Восточноафриканская, б — Западноафриканская, г — Южноафриканская); IV — Восточная, или Индо-Малайской область (а — Индийская, б — Индо-Китайская, в — Зондская, г — Филиппинская, д — Целебесская); V — Австралийская область (а — Новоголландская, б — Папуасская (Новогвинейская)); VI — Мадагаскарская область; VII — Новозеландская область; VIII — Полинезийская область (а — Собственно полинезийская, б — Гавайская). Материк Антарктики и ряд островов Южного Ледовитого океана лишены позвоночных животных, не связанных с морем, в связи с чем эти территории по включены в схему зоогеографических подразделений суши. Жирные линии — границы областей, пунктирные — подобластей.



Голарктическая область
 1А —Nearктическая подобласть
 1В — Палеарктическая подобл.
 Латиноамериканская область
 2А — Неотропическая подобл.
 2В — Аргентинская подобласть
 Афро-Тетийская область
 3А — Средиземноморская п-обл.
 3В — Эфиопская подобласть
 3С — Ориентальная подобласть
 Островная область
 4А — Австралийская подобласть
 4В — Вест-Индийская подобл.
 4С — Мадагаскарская подобл.

Рис. 3.29. Схема фаунистического районирования суши Smith (1983).

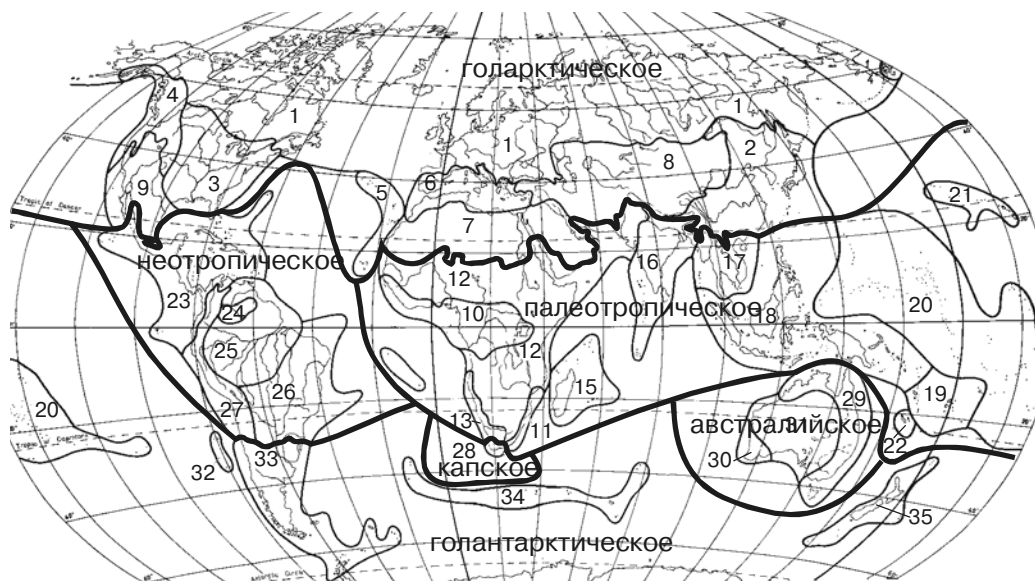


Рис. 3.30. Схема флористического районирования суши Тахтаджяна (1986, мало отличающиеся от его схем 1974 и 1978 гг.).

Названия областей надписаны, провинции: 1 — Циркумбореальная, 2 — Восточная азиатская, 3 — Североамериканская атлантическая, 4 — Скалистых гор, 5 — Макаронезийская, 6 — Средиземноморская, 7 — Сахаро-Аравийская, 8 — Ирано-Туранская, 9 — Мадреанская, 10 — Гвинео-Конголезская, 11 — Узумбаро-Зулулэндская, 12 — Судано-Замбезийская, 13 — Кару-Намиба, 14 — островов Св. Елены и Вознесения, 15 — Мадагаскарская, 16 — Индийская, 17 — Индокитайская, 18 — Малазийская, 19 — Фиджийская, 20 — Полинезийская, 21 — Гавайская, 22 — Новокаледонская, 23 — Карибская, 24 — Гвианского нагорья, 25 — Амазонская, 26 — Бразильская, 27 — Андийская, 28 — Капская, 29 — Северо-восточноавстралийская, 30 — Юго-западноавстралийская, 31 — Центральноавстралийская, 32 — Хуан-Фернандесская, 33 — Чилийско-Патагонская, 34 — Субантрактических островов, 35 — Новозеландская.

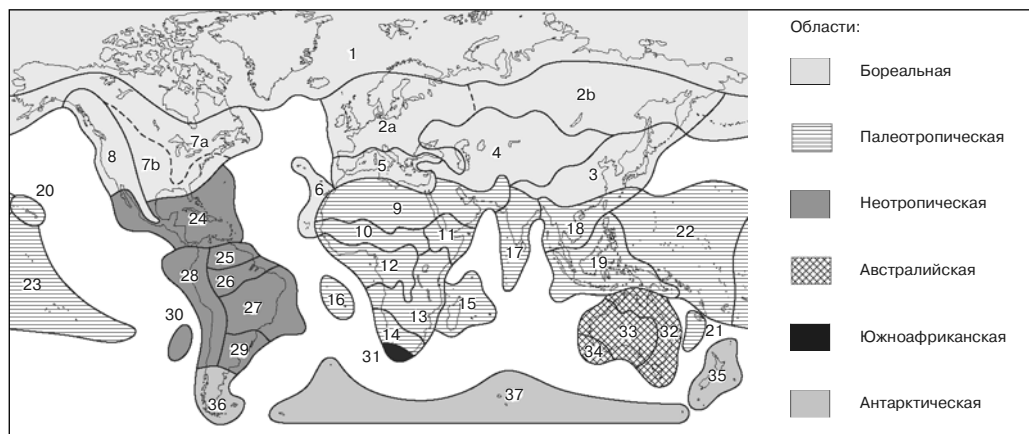


Рис. 3.31. Схема флористического районирования суши Good (1973).

Провинции: 1 — Арктическая и субарктическая, 2 — Евро-Сибирская (а — Европейская, б — Азиатская), 3 — Сино-Японская, 4 — Западная и Центральноазиатская, 5 — Средиземноморская, 6 — Макаронезийская, 7 — Атлантическая североамериканская (а — Северная, б — Южная), 8 — Тихоокеанская североамериканская; 9 — Африкано-индийская пустынная, 10 — Суданская парковая степная, 11 — Северо-восточная африканская высокогорная, 12 — Западноафриканская дождевого леса, 13 — Восточноафриканская степная, 14 — Южноафриканская, 15 — Мадагаскарская, 16 — островов Вознесения и Св. Елены, 17 — Индийская, 18 — Континентальная юго-восточноазиатская, 19 — Малазийская, 20 — Гавайская, 21 — Новокаледонская, 22 — Меланезийско-микронезийская, 23 — Полинезийская; 24 — Карибская, 25 — Венесуэльско-гвианская, 26 — Амазонская, 27 — Южная бразильская, 28 — Андская, 29 — Пампасская, 30 — о. Хуан-Фернандес; 31 — Капская; 32 — Северная и Восточная Австралийская, 33 — Юго-западная австралийская, 34 — Центральноавстралийская; 35 — Новозеландская, 36 — Патагонская, 37 — Южные океанических островов.

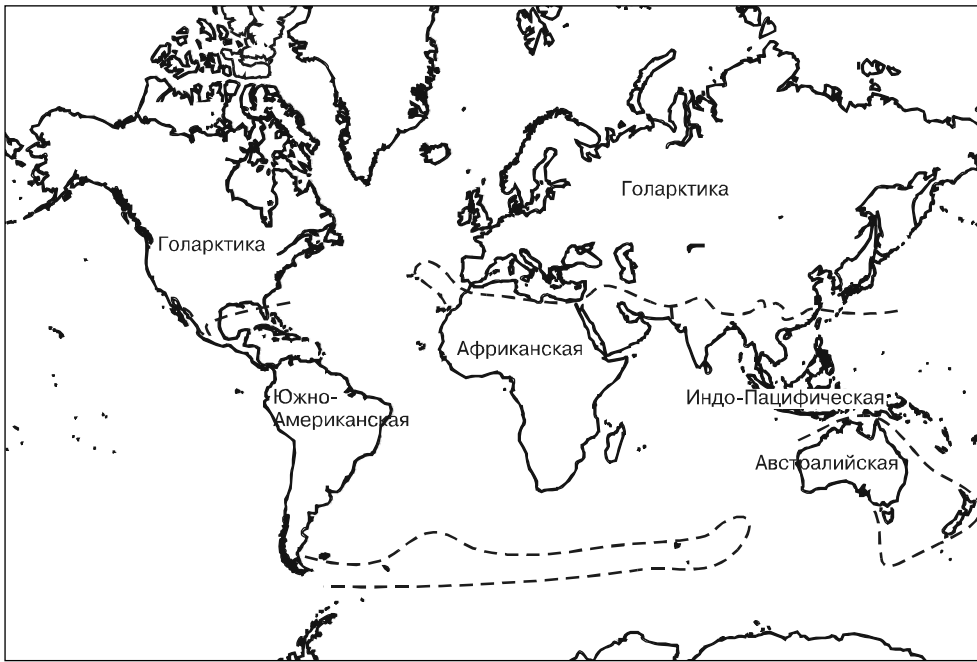


Рис. 3.32. Схема флористического районирования суши Сох (2001).
Надписаны области.

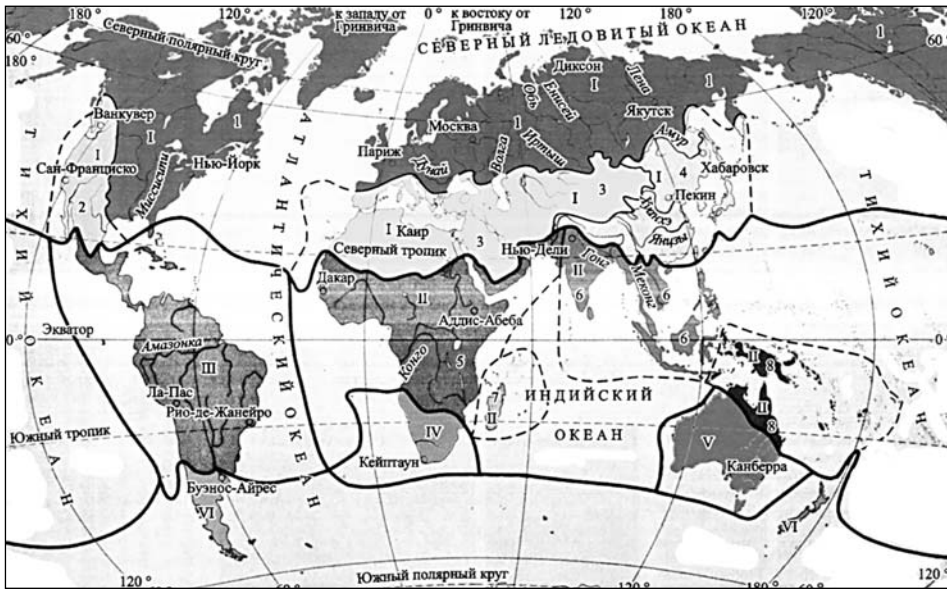


Рис. 3.33. Схема ботнико-географического районирования суши Камелина (2012).
Области (подобласти): I — Голарктическая (1 — Бореальная, 2 — Мадреанская (Сонорская), 3 — Древне-средиземноморская (Тетисовая), 4 — Восточно-Азиатская); II — Палеотропическая (5 — Афро-Аравийская, 6 — Андо-Малезийская, 7 — Мадагаскарская, 8 — Древнеокеаническая); III — Неотропическая; IV — Южноафриканская; V — Австралийская; VI — Голантарктическая.

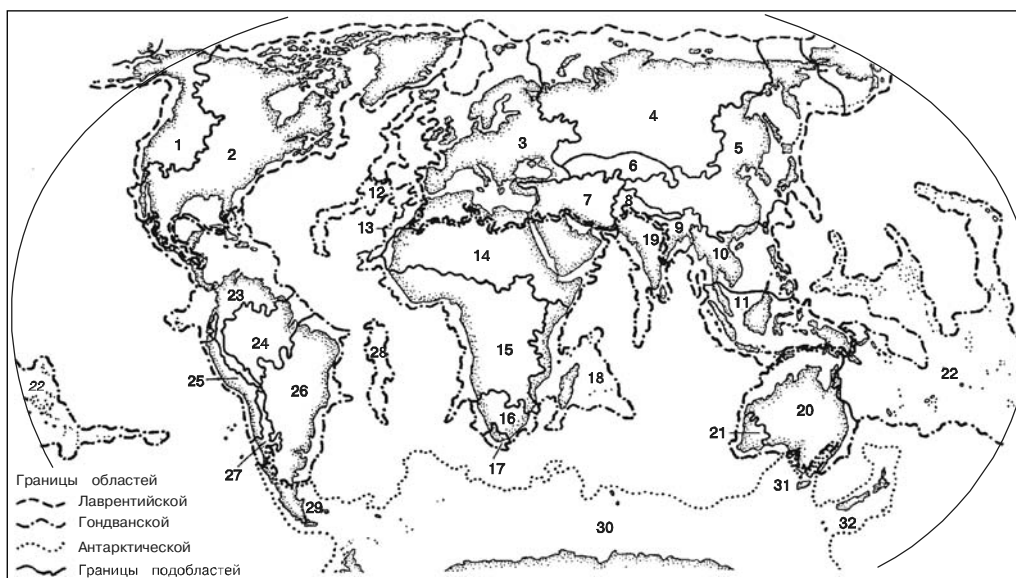


Рис. 3.34. Схема флоро-генетического районирования суши Разумовского (1999).

Области (провинции): Лавразийская (1 — Западно-американская, 2 — Восточно-американская, 3 — Европейская, 4 — Сибирская, 5 — Катазийская, 6 — Джунгарская, 7 — Арианская, 8 — Гималайская, 9 — Бирманская, 10 — Индокитайская, Малайская).

Гондванская (12 — Атлантическая, 13 — Марокканская, 14 — Абиссинская, 15 — Среднеафриканская, 16 — Кафрская, 17 — Капская, 18 — Мальгашская, 19 — Индостанская, 20 — Австралийская, 21 — Западно-австралийская, 22 — Тихоокеанская, 23 — Антильская, 24 — Амазонская, 25 — Перуанская, 26 — Бразильская, 27 — Тукуманская, 28 — Святой Елены).

Антарктическая (29 — Южночилийская, 30 — Кергеленская, 31 — Тасманийская, 32 — Маорийская).

действиями. Если предлагаемые биогеографические схемы построены на основе данных по одному или нескольким таксонам, то особенности этих таксонов также может повлиять на результат. Схемы на Рис. 3.26–3.28 построены на основе данных по позвоночным (преимущественно птицам и млекопитающим), а схема Ц5 на цветной вклейке — по насекомым.

Фитогеографические схемы имеют определённые отличия от зоогеографических. В большинстве фитогеографических схем принято выделять шесть наиболее крупных областей, но границы их частью совпадают, частью очень сильно отличаются от принятых в зоогеографии. Традиции выделения этих царств восходят к середине XIX в. Сравнительно недавно эту схему детализировал А.Л. Тахтаджян (Рис. 3.30), предложивший схему фитогеографического районирования, описанию которой посвящены две его монографии, 1978 г. на русском и 1986 г. на английском, что обусловило её широкую известность не только у нас (Григорьева, 2014), но и за границей. Выше, при рассмотрении методов биогеографии (Глава 2) уже было показано, что теоретические представления, положенные, по утверждению автора, в её основу, сам он при её построении не использовал. Возможно, прав С.М. Разумовский, писавший, что «А.Л. Тахтаджян первоначально произвольно выделил свои фитоцории, ос-

* В схеме А.Л. Тахтаджяна те же шесть наиболее крупных подразделений, что и использовали в фитогеографии и до него (ср. со схемой Good (1973) на Рис. 3.32). Критерии, на которых основан ранг выделов разные для разных выделов. Так, например, для Судано-Замбезийской провинции характерно «три... эндемичных семейства... и сравнительно немного эндемичных родов, но число эндемичных видов велико» (Тахтаджян, 1978: 145). Эту провинцию он разделяет на четыре подпровинции, из которых по его же данным для трёх характерно небольшое число эндемичных родов, при полном отсутствии эндемичных семейств, зато в подпровинции о. Сокотра имеется эндемичное семейство и около 25 эндемичных родов.

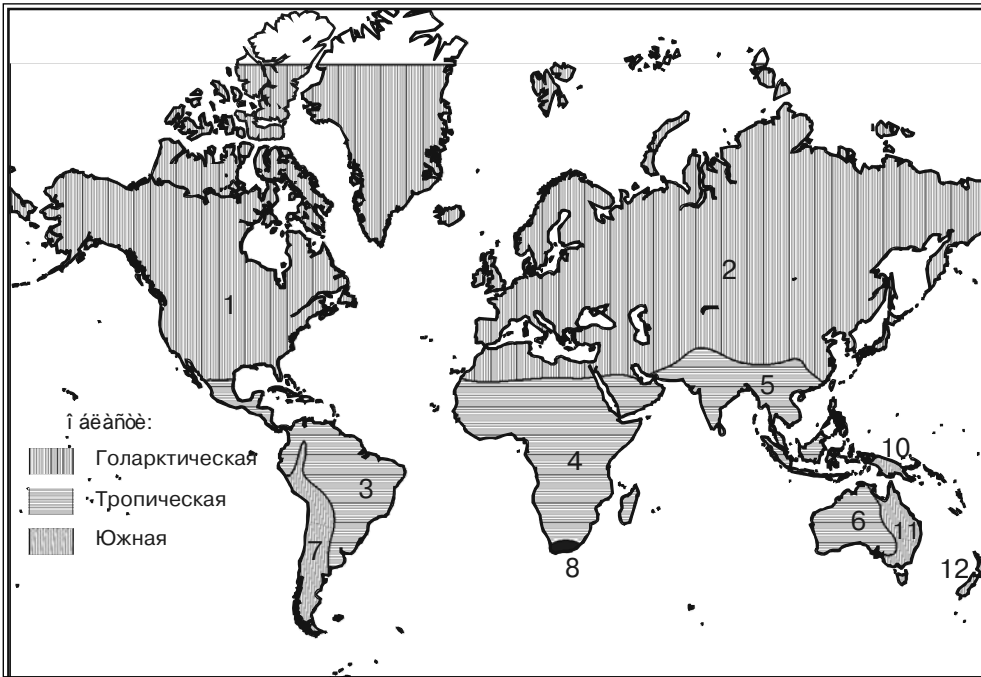


Рис. 3.35. Схема биотического районирования суши Morrone (2002).

Области (подобласти): Голарктическая (= Лавразия) (1 — Неарктическая, 2 — Палеарктическая); Тропическая (= восточная Гондвана) (3 — Неотропическая, 4 — Афротропическая, 5 — Ориентальная, 6 — Австралотропическая); Южная (= западная Гондвана) (7 — Андская; 8 — Капская, или Афроумеренная, 9 — Антарктическая, 10 — Новогвинейская, 11 — Австралоумеренная, 12 — Новозеландская).

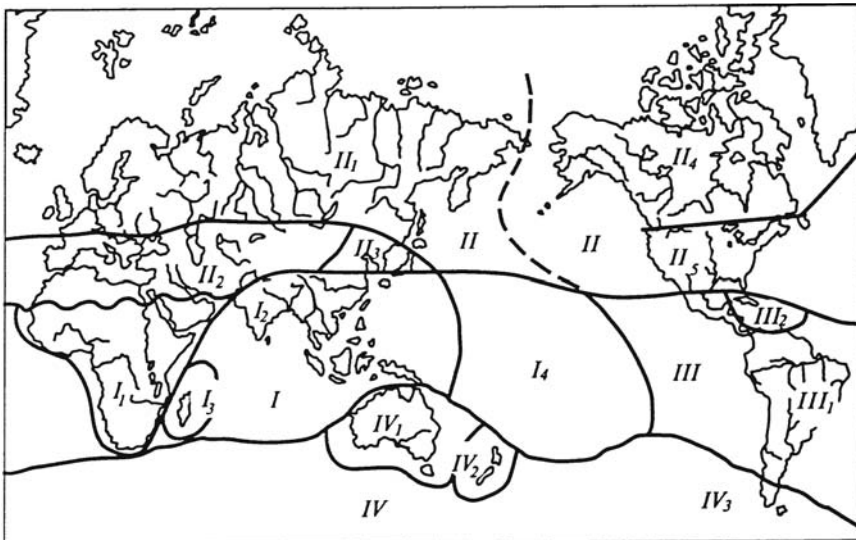


Рис. 3.36. Схема биотического районирования суши Абдурахманова и др. (2003).

Области (подобласти): Арктогея (1 — Европейско-Сибирская, 2 — Древнего Средиземья, 3 — Восточно-Азиатская, 4 — Канадская, 5 — Сонорская), Палеогея (1 — Эфиопская, 2 — Мадагаскарская, 3 — Индо-Малайская, 4 — Полинезийская), Неогея (1 — Неотропическая, 2 — Карибская), Нотогея (1 — Австралийская, 2 — Новозеландская, 3 — Патагонская).

новываясь на традиции и интуитивных представлениях, а затем, как мог, сообщил число эндемичных таксонов, попавших на территории этих субъективных единиц» (1999: 31)*. Сам С.М. Разумовский (Рис. 3.34), напротив, подробно объяснил, как им были получены предлагаемые выделы ранга района, округа и провинции. Объединять провинции в регионы более высокого ранга он предлагал на основе их «древних флорогенетических связей». Каждая из флорогенетических областей соответствует материку Лавразийская область — Лавразии, а Гондванское — Гондване за вычетом Антарктиды, Антарктическое царство занимает молодую сушу и, может быть, занимало юг Гондваны (Антарктиду). Очевидно, что границы областей совершенно не обусловлены климатом — он одинаков по обе стороны границы по всем мыслимым показателям. Схемы флористического районирования на Рис. 3.30–3.32 широко используют в англоязычной литературе. Недавно схема Тахтаджяна была модифицирована Камелиным (2012) (Рис. 3.33).

И, наконец, опубликованы интегральные схемы, авторы которых проводят районирование биоты в целом (Рис. 3.35, 3.36).

Некоторые территории весьма своеобразны и заслуживают высокого биогеографического ранга. В первую очередь это относится к крупным островам — Мадагаскару и Новой Зеландии. Одни авторы рассматривают их как самостоятельные области, другие — в составе регионов, с которыми они наиболее сходны (Африку в первом случае и Австралию или Юго-восточную Азию во втором). Многие более мелкие длительное время изолированные острова также имеют высокоэндемичные биоты, однако, из-за их малых размеров общее число видов этих биот сравнительно невелико, хотя эндемизм может быть весьма высоким, как на Гавайях, Галапагосах, Новой Каледонии. Он выше во флоре, чем в фауне, особенно в фауне позвоночных, в том числе и потому, что существенная часть островной биоты была уничтожена человеком. Позвоночные были уничтожены в первую очередь, поскольку служили ценным источником белка или представляли угрозу человеку. Поэтому современный эндемизм островных биот меньше, иногда значительно меньше, чем тот, который был присущ их СС до появления человека. Как бы то ни было, мелкие острова принято не выделять в отдельные биогеографические регионы высокого ранга, но, честно говоря, ранг регионов в случае островов довольно субъективен.

Сравнивая разные схемы можно подчеркнуть следующие их основные особенности.

- Фитогеографические карты построены на основе данных по распространению покрыто- и голосеменных растений. Основные их группы имеют мезозойский (юра) возраст. Зоогеографические карты построены преимущественно на основе распространения млекопитающих и птиц, отчасти рептилий и амфибий. Отряды и семейства млекопитающих, птиц и большинства современных рептилий и амфибий возникли в кайнозое. Основные отряды насекомых возникли в мезозое, но многие семейства также имеют кайнозойский возраст. Поэтому часть различий фито- и зоогеографических карт обусловлены разницей в возрасте анализируемых групп, и, соответственно, разной для них возможности к распространению по суше из-за её меняющейся конфигурации.

- Ещё одна из причин отличий фито- и зоогеографии — разная индивидуальная подвижность и продолжительность жизни организмов. Растения неподвижны, но продолжительность жизни деревьев может достигать сотен и даже тысяч лет. Поэтому их стратегия — захват и удержание пространства. Это создаёт структуру наземных СС. Индивидуальные участки даже мелких видов животных обычно охватывают несколько растительных ассоциаций, позволяя им мигрировать в места с более подходящими в каждый момент ресурсами. Это делает связь многих видов животных с растительными ассоциациями менее чёткой, чем видов растений между собой. Особи крупных видов животных могут входить в состав нескольких СС. В результате различия биот крупных животных (позвоночных) разных частей суши часто меньше, чем мелких (беспозвоночных). Эта закономерность видна даже на примере разных отря-

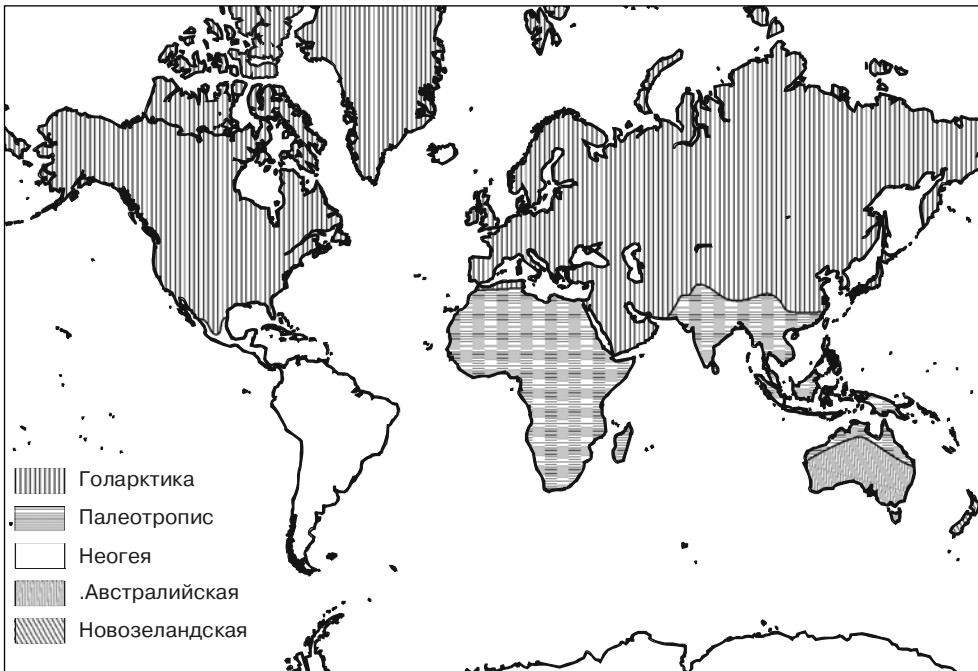


Рис. 3.37. Компильтивная схема биогеографического районирования суши.

дов млекопитающих. Таксоны, особи которых крупнее (хищные, хоботные, парнокопытные), имеют почти всеветное распространение, причём некоторые виды имеют огромные ареалы, вплоть до почти всеветного, как у льва *Panthera leo*, ареал которого охватывал всю Африку, Евразию и северную Америку (Рис. 2.40), тогда как фауны различных частей суши отрядов с более мелкими особями, например, грызунов обладают и гораздо большей специфичностью.

Однако отнюдь не все различия биогеографических схем можно объяснить разным возрастом или биологическими особенностями анализируемых таксонов или различием методов, использованных для их построения. Наиболее ярким примером такого несоответствия является положение границы между азиатской и австралийской биотами (подробнее см. ниже характеристику Австралийской области).

Основа современной биогеографической картины суши была заложена не позднее мела. К этому моменту происходит распад Пангеи и покрытосемянные становятся эдификаторами наземной растительности, происходит становление основных таксонов насекомых. На крупных фрагментах Пангеи возникают разные таксоны наземных животных. Так, в Африке возникли Afrotheria (хоботные, даманы, сирены, трубкозубы, прыгунчики и тенрековые), в Лавразии — Laurasiatheria (насекомоядные, панголины, хищные, непарно- и парнокопытные, китообразные и рукокрылые), в Южной Америке — надотряды неполнозубых и южных копытных.

Последующие изменения топографии суши также наложили свой отпечаток, облегчив миграцию одних и затруднив миграции других. Всё же центры радиации сухопутных таксонов в значительно большей степени совпадают с центрами таксономического обилия тех же таксонов, чем это наблюдается в морском бентосе. Но, как и у бентоса, эти центры не всегда соответствуют месту возникновения таксона.

Принятая в данной книге схема (Рис. 3.37) во многом компромиссна.

Существенная особенность биогеографии суши состоит в том, что различие схем районирования обусловлено не только различием методов и взглядов их авторов, но и крайне широким распространением антропогенно нарушенных СС. Влия-

ние человека на СС суши значительно больше, нежели на СС континентальных водоёмов, бентали и пелагиали. Это не только вырубка лесов и опустынивание, происходившие и происходящие в историческое время, но и влияние человека на экосистемы Земли в доисторическое время. Поскольку это влияние происходило в Доисторическое время, биогеографическую картину, сложившуюся к началу ИСТОРИЧЕСКОГО времени воспринимают как нечто естественное. Выше уже было показано, что на всех материках и крупных островах в плейстоцене изменения состояли в первую очередь в исчезновении мегафауны (ниже исчезнувшие таксоны будут описаны) и последующем исчезновении мозаичности СС. Все биогеографы вносят те или иные поправки на антропогенное влияние, но эти поправки очень различны у разных авторов. Практически общепринято, что интродуцированные виды не следует учитывать при биогеографическом районировании, а истреблённые, наоборот, следует включать. Поэтому ниже при анализе состава биот отдельных районов так и сделано. Особенность данного анализа в том, что я попытался не просто учесть истреблённые виды, а максимально учесть изменения СС в результате деятельности человека. Причём не только деятельности *Homo sapiens* в последние несколько сотен лет, а деятельности разных видов рода *Homo* за всё время его существования. Результатом этого воздействия было колоссальное изменение в распределении и структуре СС, или, как сказали бы географы, ландшафтов.

По мнению Разумовского (1999) на суше существует всего 174 СС. В то же время в WWF принята система, включающая 14 биомов, восемь областей и 867 экорегионов. Эта схема основана на компиляции региональных схем, построенных самыми разными методами, в том числе и весьма далёкими от биологии. В частности, для территории России основой являлись схема ландшафтного районирования А.Г. Исаченко с соавторами (Исаченко, 1985, Исаченко и др. 1988). Критерием для выделения экорегионов были «во-первых, форма земной поверхности и, во-вторых, растительность» (Olson et al., 2001: 935), поэтому эту схему следует считать географической и она здесь не использована.

Современный уровень знаний не позволяет дать характеристику отдельных СС, поэтому ниже сделана попытка охарактеризовать их объединения ранга области и подобласти. Ниже принято объединение СС суши в четыре области: Голарктика, Палеотропис, Неогей (= Неотропис), Австралия. Обоснование этого дано ниже.

Статус и границы некоторых территорий

Есть несколько регионов, которые одни авторы рассматривают в ранге областей, а другие — нет. Попробуем разобраться в том, кто прав.

Голарктика/Палеарктика/Неоарктика

В биогеографической литературе часто делят Голарктику на евразийскую часть — Палеарктику и североамериканскую часть — Неоарктику (= Неарктику). При этом одни авторы рассматривают их как хорошо обособленные области, тогда как другие — как подобласти одной области, третьи выделяют на территории Голарктики несколько регионов равного ранга, границы которых не соответствуют границе материков. Рассмотрение евразийской и американской частей Голарктики в ранге отдельных областей возможно только при использовании метода сравнения списков биот для сравнения биот Евразии и Северной Америки. Сравнимые районы в этом случае выделяют по небиологическому логическому основанию: исключительно по конфигурации суши (а в СССР и по политическому делению, поскольку большая часть территории Палеарктики соответствовала территории СССР). Это нельзя признать приемлемым с позиции биологии. Деление Голарктики на Палеарктику и Неоарктику совершенно игнорирует отсутствие различий биот северных районов, в результате районы, населённые мало различающимися или вовсе идентичными биотами относят к разным областям. Различие тайги (включая тундру) и даже северных

районов зоны широколиственных лесов — незначительно, при этом границы ареалов ценофильных видов, которые показывают границы СС отнюдь не соответствуют географическому делению. Например, современные лоси относятся к двум видам, различающимся числом хромосом и морфологическими признаками: европейский лось *Alces alces* и американский лось *A. americanus*. Ареал последнего охватывает не только Северную Америку, но и Восточную Сибирь и Дальний Восток (Боесков, 2001).

Необходимо также учесть, что зональность Голарктики в её нынешнем виде в значительной степени имеет антропогенный характер (подробнее см. ниже), хотя, безусловно, и до кардинальной антропогенной перестройки северные районы биотически отличались от южных. Поэтому здесь принята точка зрения ботаников и некоторых зоологов (Бобринского (1951), Петрова (1966) и Крыжановского (2002) и других о нецелесообразности выделения Палеарктики и Неарктики в любом ранге как естественных биогеографических регионов.

«Главным образом из-за практических соображений, выражения Палеарктика, т.е. восточная часть Голарктики, и Неарктика, т.е. западная часть, могут быть удержаны, но не в качестве естественных, а лишь как условные понятия» (Бобринский, 1951: 187).

Капская область

Южная часть Африки также имеет достаточно эндемичную биоту. Эндемизм флоры выражен столь сильно, что ранее выделяли Капскую область, равную по рангу всему Палеотропису (Good, 1974; Тахтаджян, 1978, 1986; Камелин, 2012). Однако, как отмечает Сох (2001), придание Капскому региону ранга области создаёт впечатление, что Капская флора отлична от флоры остальной Африки так же, как африканская от южноамериканской. Фактически же капская флора включает более 140 семейств, произрастающих в остальной части Африки, и лишь несколько эндемичных. Высокий видовой эндемизм создан небольшим числом таксонов, флора же других таксонов не представляет ничего особенного (см. Главу 1). По числу эндемичных семейств и родов (Табл. 3.5) согласно принятым Тахтаджяном критериям ранга биогеографического выдела, Капский регион соответствует рангу не области, а,

«Характерная черта <Капской области> — бедность древесными видами. Почти все деревья, встречающиеся здесь, свойственны тропической Африке» (Алехин, 1944: 376).

как полагал и Разумовский (1999) не выше подобласти. Эндемизм фауны менее выражен, хотя и здесь достаточно много эндемиков, среди млекопитающих обычно ранга подвида например зебры квагга *Equus quagga quagga* и горная капская *E. zebra zebra*. Субэндемичными (в южной Африке разнообразны, но отдельные виды распространены шире) являются златокроты Chrysochloridae, грызуны Pedetidae. Среди беспозвоночных эндемизм выражен сильнее, при этом некоторые таксоны, в частности семейство первичнотрахейных, или онихофор Peripatopsidae в Африке встречается только здесь. Тем не менее, зоологи не выделяют Капский регион в отдельную об-

Табл. 3.5. Уровень эндемизма в областях, выделяемых Тахтаджяном по Сох (2001) и на Мадагаскаре по Гийоме (1990).

области	эндемичных таксонов по Тахтаджяну		семейств по Heywood		
	семейств	родов	всего	эндемичных	% эндемичных
Голарктическая	52	>1280	202	13	6,4
Палеотропическая	25	?	342	13	3,4
Неогейская	25	3000–3660	223	17	7,6
Капская	8	200	150	7	4,7
Мадагаскар	7	400	180	7	3,9
Австралийская	17	550	177	10	5,6
Антарктическая	11	34	?	?	?

ласть. Учитывая вышесказанное, Капский регион рассмотрен здесь как часть Африканской области.

Антарктическая область

Многие (ботаники и некоторые зоологи) выделяют Антарктическую область. При этом одни (Бианки, 1918; Лаптев, 1940) и относят к ней только Антарктиду с прилежащими островами к югу от 59°S. Другие относят к ней, кроме того, и южные оконечности материков и материковые острова, образовавшиеся в результате распада Гондваны расположены за пределами тропического пояса. Эти районы заняты другими СС, в состав которых не входят многие тропические таксоны (аналог Голарктики). С другой стороны эти районы сохранили значительное число общих таксонов, возникших в Гондване. Хорошими показателями антарктической флоры считают *Nothofagus* (Рис. 3.38), *Araucaria* и *Podocarpus*. Необходимо отметить, что ареалы *Nothofagus*, *Araucaria* и *Podocarpus* выходят далеко за пределы Антарктической области. Более того, большая часть видов этих таксонов обитает за пределами Антарктической области. Половина (19 из 36 видов) *Nothofagus* растут на Новой Гвинее (14 видов) и Новой Каледонии (5 видов), любопытно, что при таком широком распространении, род неизвестен из Африки (Gheerbrant, Rage, 2006). Из 19 видов *Araucaria* один растёт в Кордильерах между 37°S и 40°S, один в южной Бразилии, три в Новой Гвинее и Австралии, 13 — в Новой Каледонии и один на острове Норфолк. *Podocarpus* распространён большей частью в тропиках Южного полушария, а также в Японии и Мексике, а не в Антарктической области.

Анализ данных, на которых основано выделение Антарктической области показывает, что эндемизм этой области среди растений крайне невысок. Перечисленные А.Л. Тахтаджяном 11 моно- или олиготипных семейств, хотя и действительно эндемичны для этого биогеографического выдела, однако каждое имеет очень ограниченный ареал, т. е. границы их ареалов совершенно не совпадают с границами Антарктической области; да и признают эти семейства самостоятельными отнюдь не все. Число эндемичных родов на один—два порядка меньше, чем в других областях (Табл. 3.5). Аналогичная ситуация и с фауной. Но здесь в качестве эндемичных для Антарктической области таксонов указывают связанных с морем китов, ластоногих, пингвинов. Основывать районирование суши на видах, которые там не живут или связаны с ней только в период размножения, по меньшей мере странно. Фактически для Антарктической области характерны реликтовые таксоны, приуроченные к расположенным в умеренном климате фрагментам Гондваны. Эти таксоны не играют существенной роли в СС. Таксоны, которые характерны для Антарктической области и играющие существенную роль в её СС далеко выходят за пределы Антарктической области. Ареалы этих таксонов весьма различны и в целом не позволяют провести границу Антарктической области. Многие современные им таксоны распространены гораздо шире. Много примеров такого распространения приводит и сам А.Л. Тахтаджян (1978, 1986).

Не удивительно, что границы Антарктической области те, кто её выделяет, проводят по-разному (Рис. 3.39). Все включают в неё лишь Антарктиду и острова Южного океана. Некоторые (Бианки, 1918); Лаптев, 1940) этим и ограничиваются. Большинство авторов, однако, включают в Антарктическую область и другие районы. Многие относят к ней юг Южной Америки. Однако се-

«Subgenus *Podocarpus* is associated with the antarctic forests of Tasmania, New Zealand, and Chile and extends into the tropical highlands of Africa and America, rarely penetrating into tropical lowlands. Two endemic highland species extend the range of this subgenus a short way into the Pacific tropics in northeastern Australia and New Caledonia where there is a slight geographic overlap with the other subgenus. Subgenus *Foliolatus*, on the other hand, is concentrated in the Asian and Pacific tropics and is by no means restricted to highland areas. Several of its species occur in subtropical parts of eastern Asia and of Australia» (Laubenfels de, 1985).

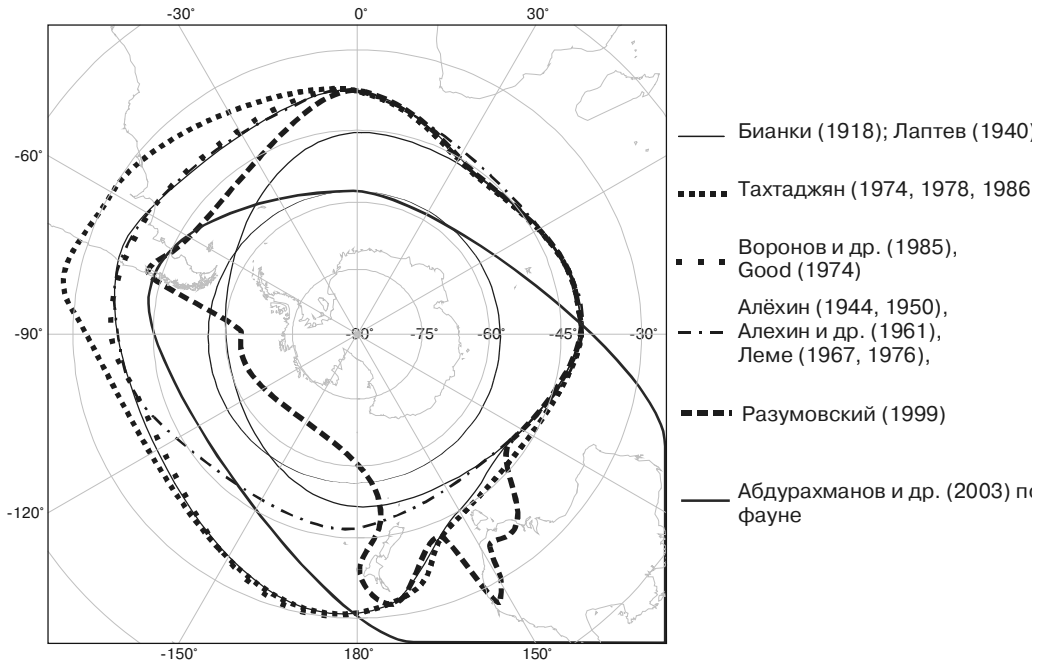


Рис. 3.39. Границы Антарктической области по разным авторам.

верную границу Антарктической области в Южной Америке разные авторы проводят по-разному. Good (1974) и Тахтаджян (1978, 1986) включают в него юг Южной Америки почти до Южного тропика, т. е. всю Аргентину, Уругвай, Парагвай и даже часть южной Бразилии, поскольку *Nothofagus*, *Araucaria angustifolia* и *Podocarpus* растут на плато Парана. Такую трактовку области принимает большинство отечественных географов, например, Воронов и др. (2002), Абдурахманов и др. (2001, 2003). Все эти авторы игнорируют тот факт, что при таком понимании Антарктического региона в его южноамериканскую часть попадает пампа, где элементы антарктической флоры полностью отсутствуют (Сох, 2001). Разумовский (1999) включает в Антарктическую область только районы южнее 45–35°S, так же поступают и Алёхин (1944, 1950), Алёхин и др. (1961), Второв, Дроздов (2001). Также они полностью игнорируют то, что ареалы таксонов, которые они считают эндемичными Антарктической области в действительности выходят далеко за её пределы.

Good (1974), Тахтаджян (1974, 1978, 1986) и Разумовский (1999), Воронов и др. (1985), Второв, Дроздов (2001), Воронов и др. (2002 по фауне), Камелин (2012), включают в Антарктическую область Новую Зеландию, тогда как В.В. Алехин, Л.В. Куд-



Рис. 3.38. Ареал *Nothofagus*.

Цифры — число видов в регионе. По <https://en.wikipedia.org/wiki/Nothofagus>

«Современная флора Голантарктического царства включает... 1600 видов сосудистых растений, из которых 1200 эндемичны... например, виды южного бука *Nothofagus*» (Петров, 2006: 172).

«Особенно характерен <для Антарктической области> южный бук (*Nothofagus*)» (Алёхин, 1944: 376).

ряшов, В.С. Говорухин (1961) и В.Г. Хржановский и др. (1986), относят её к Палеотропису (sic!).

Абдурахманов и др. (2001, 2003) по составу фауны в Антарктическую область (у них — Нотогея) включают не только Новую Зеландию, но и Австралию (без Новой Гвинеи).

В то же время Ж. Леме (1976) в состав Антарктической области включает только острова Южного океана, Антарктиду и самый юг Южной Америки (юг Патагонии и Чили). Так же поступают и В.В. Алёхин (1944, 1950), В.В. Алехин, Л.В. Кудряшов, В.С. Говорухин (1961) и В.Г. Хржановский и др. (1986). Pielou (1979) включает в Антарктический регион только субантарктические острова и не включает ни юг Южной Америки, ни Новую Зеландию; а сам антарктический регион включает в состав Австралазийского в том же ранге, что и Новую Зеландию или Новую Гвинею. Такой разброс мнений подтверждает отсутствие объективных критериев выделения Антарктической области и заставляет сомневаться в её реальности. Анализ ареалов также показывает, что нет причин выделять Антарктическую область: нет таксонов, границы ареалов которых совпадали бы с границами Антарктической области. Её части следует включать в состав Неогей, Австралийской и Новозеландской областей, как это делают, например, Пузанов (1938), Дарлингтон (1966), Pielou (1979), Лопатин (1989), Сох (2001), Машкин (2006).

Полинезийская область

Некоторые авторы выделяют Полинезийскую, или Океаническую область, включающую острова Тихого океана, за исключением Новой Гвинеи и Новой Каледонии (Леме, 1976; Pielou, 1979), или же включая их (План действий..., 1984). Фактически биота тропических островов является обеднённой индо-малайской и новогвинейской биотой, т.е. палеотропической, на фоне которой имеются отдельные центры локального эндемизма. Биота же Гавайских островов имеет выраженные североамериканские корни. Эндемичные таксоны, ареал охватывал бы весь регион, как и в Антарктической области, тоже отсутствуют. Поэтому более правильно относить эти территории к тем областям, с которыми более сходна биота конкретного острова или группы островов.

* * *

Перейдём теперь к рассмотрению четырёх областей, самостоятельность которых более или менее общепризнана, хотя их ранг варьирует от автора к автору.

Австралийская область

При оценке сходства Австралийской и Новозеландской биот с биотами Южной Америки и других районов Гондваны в первую очередь, обычно, обсуждают время их разделения. При этом север Гондваны (Африка, Индостан, Мадагаскар, север Южной Америки) всегда находились вблизи экватора. Юг Южной Америки, Австралия и Новая Зеландия находились в умеренной зоне (холодная, а тем более полярная зоны отсутствовали). После разделения приполярных районов только два фрагмента были достаточно велики для существования разнообразных СС: Австралия и Южная Америка. На остальных фрагментах Гондваны часть исходной биоты должна была вымереть просто из-за их малых размеров. Это одна из причин отсутствия в Новой Зеландии многих таксонов, имеющих в Австралии и Южной Америке.

Последующая геологическая история фрагментов Гондваны также была различна. Одни (Мадагаскар, Новая Зеландия) остались в изоляции, на их территории сформировались высокоэндемичные, но в целом сравнительно малоразнообразные биоты. В Южной Америке поддерживался достаточно заметный термический градиент «экватор—полюс» обеспечивая разнообразие СС материка. Австралия же, имея

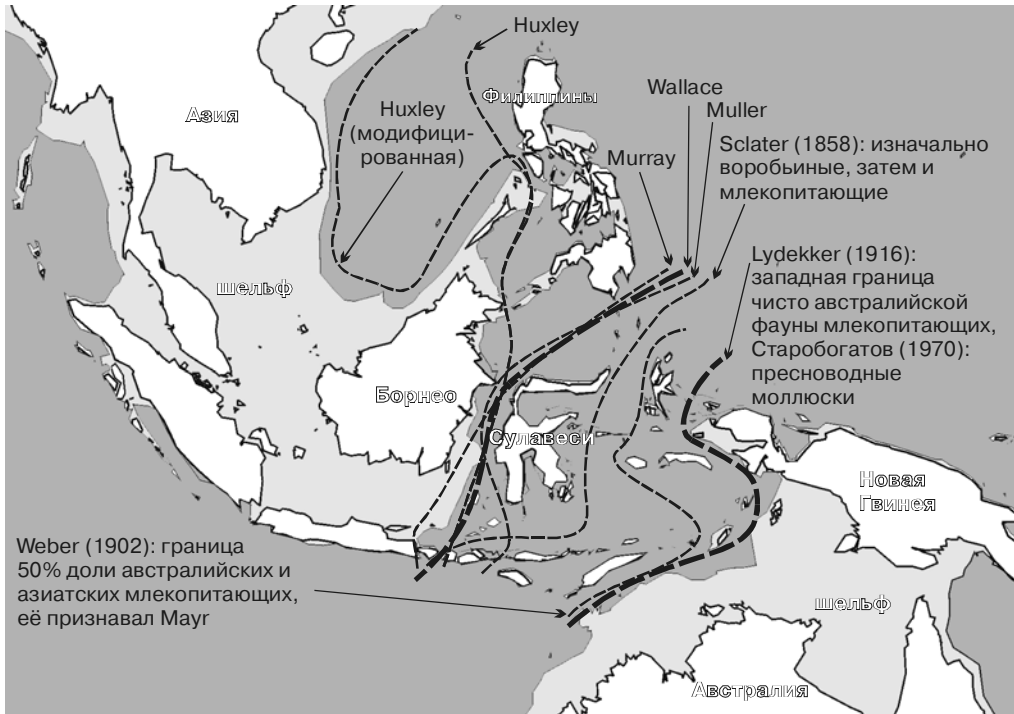


Рис. 3.40. Положение границы между австралийской и азиатской биотами по разным авторам, помещавших границу между Зондским архипелагом и Новой Гвинеей. Авторы указаны на карте.

вдвое меньшую протяжённость с юга на север, двигалась из умеренного пояса в тропический. Это вызвало формирование новых СС, функционирующих в более тёплых условиях, и рост общего разнообразия биоты материка. Наиболее ясно последствия такого преобразования прослеживаются на растительности. При продвижении Австралии к северу, леса *Nothofagus*, простиравшиеся, судя по палеоботаническим данным, от Южной Америки через Антарктиду до Новой Гвинеи (Хамфриз, 1988), были заменены субтропической растительностью, где *Eucalyptus* стал почти единственной родом деревьев, разные виды которого освоили самые различные местообитания, от уровня моря до верхней границы леса в горах, дав колоссальную вспышку видообразования (Вальтер, 1982): по разным данным 450–700 видов. Как указывает Г. Вальтер (1968: 263) «виды *Eucalyptus* хорошо приспособлены к совместному произрастанию со злаками, в связи с этим между влажными и сухими эвкалиптовыми лесами и открытыми саваннами с эвкалиптами существуют лишь небольшие различия».

Можно полагать, что и в других таксонах происходили сходные процессы. СС с климатскими ассоциациями *Nothofagus* (так же как и другая растительность умеренной зоны) сохранились лишь на юго-востоке континента и Тасмании, а также в горах Новой Гвинеи и Новой Каледонии, где климат, если и изменился, то в наименьшей степени. Там же сохранились и многие другие таксоны умеренной зоны Гондваны, многие сохранились также и на юге Южной Америки и в Новой Зеландии, что провоцирует некоторых авторов выделять Антарктическую область (см. выше).

Дальнейшее продвижение Австралии на север сопровождалось постепенным её сближением с Азией и ныне они располагаются ближе друг к другу, чем когда бы то ни было. Необходимо подчеркнуть, что пролив между Новой Гвинеей и Австралией неоднократно исчезал. Высыхали и проливы между Зондскими островами и Азией. Но колебания уровня моря никогда не были столь велики, чтобы осушать глубоко-

водное море Банда и проливы, соединяющие его с Тихим и Индийским океанами. Азия и Австралия никогда не были частью единой суши. Поэтому положение биогеографической границы на месте глубоководных проливов выглядит совершенно естественным (см. также Главу 2).

Большая часть границ, проводимых биогеографами в данном районе, расположены между линиями Уоллеса и Lydekker (на Рис. 3.40 эти линии более жирные). Линия Уоллеса совпадает с восточной границей азиатского шельфа. Линия Lydekker — с западной границей австралийского шельфа. Острова, расположенные между этими границами, никогда не соединялись с материками и были заселены биотами Азии и Австралии, преодолевшими проливы. Так как источники биот архипелага (Австралия и Азия) расположены на его разных концах, в нём установилась клина, постепенный переход между биотами этих двух материков. Необходимо отметить, что до настоящего времени сведения о естественных биотах отдельных островов далеки от полноты. Так, изучение в 2012 (sic!) авиафауны Obi, одного из крупнейших островов этого района, показало, что из 109 видов авиафауны острова, 14 ранее на острове не отмечали, а 4 принадлежат к ещё не описанным видам (Mittermeier, Cottee-Jones, 2013). Наличие клины и плохая изученность региона позволяют проводить границу по-разному в зависимости от использованных критериев (своих у каждого автора) и изучаемой группы. Некоторые, отчаявшись, предлагают весь регион считать переходным (Cox, 2001).

Рассмотрим как пример биоту острова Сулавеси, или Целебес, который Уоллес относил к Австралийской области. Остров площадью 174 600 км² (11 по величине в мире) имеет горы высотой до 3478 м. Он отделён проливами с глубинами свыше 1000 м от остальных островов, имеет богатую фауну плацентарных млекопитающих (Geer et al., 2010). На острове в плейстоцене (лучше известна фауна раннего плейстоцена) жило много истреблённых видов азиатского происхождения, в том числе: два семейства слонов (настоящий слон *Stegoloxodon celebensis* и карликовый стегодон *Stegodon sompoensis*), гигантская свинья *Celebochoerus heekereni*, кабан *Sus celebensis*, два вида карликовых (< 1 м в плечах) быков (*Bubalus depressicornis* и *B. quarlesi*), три вида макаков и гигантская черепаха *Testudo margae*. Из уцелевших эндемиков широко известна поныне свинья бабирусса с очень своеобразными клыками самцов (Рис. 3.41)*. С другой стороны эндемичный вид сорной курицы принадлежит к таксону, попавшему на остров с востока. В отличие от своих австрало-новогвинейских предков этот вид не строит инкубаторов из прелой листвы, а закапывает яйца в

«Дождевые черви не считаются ни с линией Уоллеса, ни с моллукской линией [Вебера — ИЖ], ибо весь Моллукский архипелаг и даже Новая Гвинея заселены индийскими формами, австралийские же формы встречаются лишь за Торресовым проливом» (Пузанов, 1938: 334).

«Со времен Уоллеса (Wallace, 1876) было принято считать австралийскими многочисленными здесь [на Новой Гвинее — ИЖ] эндемичными таксоны, в том числе и те, которые отсутствуют в самой Австралии» (Крыжановский, 2002: http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/kry_pap.htm).

«По фауне большинства групп насекомых, например, стрекоз, богомолов, ряда семейств жуков (среди которых подробно изучены жужелицы, пластинчатоусые и листоеды), дневных бабочек, муравьёв, этот хорон хотя и занимает промежуточное положение между Австралийской и Индо-Малайской областями, всё же стоит заметно ближе к последней» (Крыжановский, 2002: 27–28).

«Большинство палеотропических мигрантов не смогло проникнуть на юго-запад Австралии, а большая часть общих [у Новой Гвинее — И.Ж.] с Австралией групп ограничена лишь юго-востоком Новой Гвинее» (Крыжановский, 2002: 29).

«Различные австралийские животные проникают в районы открытых эвкалиптовых лесов южной части Новой Гвинее, а новогвинейские животные проникают в районы дождевых лесов северо-восточной Австралии» (Дарлингтон, 1966: 378).

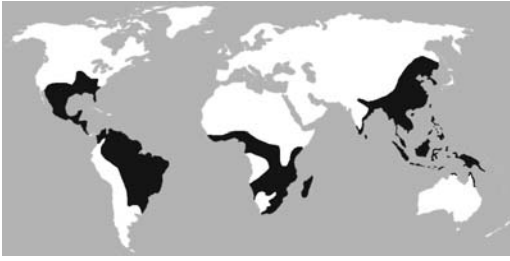


Рис. 3.42. Ареал узкоротых квакш Macrohylidae

(413 видов, в 69 родах) (по <http://en.wikipedia.org/wiki/Microhylidae>).

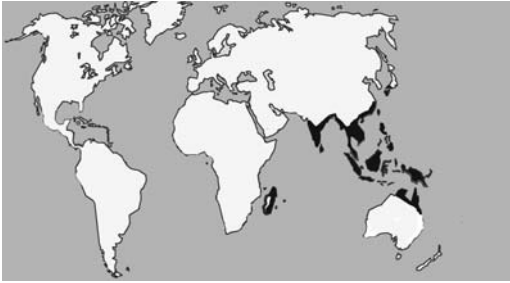


Рис. 3.43. Ареал саговников рода *Cycas*. По Nagalingum et al. (2011).



Рис. 3.44. Ареал непентовых *Nepenthes*. 1 род, 130 видов.

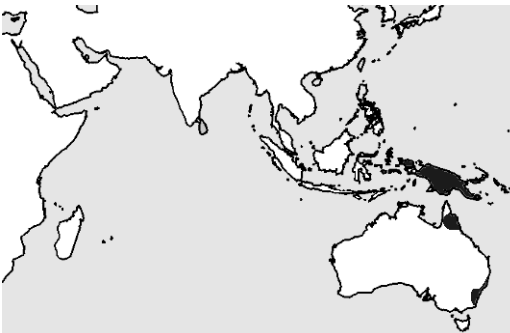


Рис. 3.45. Ареал райских птиц *Paradisaeidae*. 14 родов, 41 вид (в Австралии — 4 вида). По <http://ibc.lynxeds.com/family/birds-paradise-paradisaeidae>.

тёплый вулканический песок. Есть здесь и сумчатые млекопитающие. Поэтому остров относят то к Австралийскому царству, то к Палеотропическому.



Рис. 3.41 Череп бабирусы *Babyrousa babyrussa*. По: Wallace (1869).

Даже биота Филиппин носит отчётливый островной и отчасти переходный характер. Немногочисленные крупные виды млекопитающих (буйвол, кабан и три вида оленей) эндемичны. Свободные ресурсы используют и таксоны австралийского и новогвинейского происхождения: многие рода птиц общи с Австралийской областью, в частности здесь обитают сорные куры (заселившие даже Борнео), австралийские попугаи и растут эвкалипты.

Фактически линия Wallace отделяет острова Зондского архипелага, в периоды регрессий моря имевших сухопутную связь с материком с богатой азиатской биотой от обеднённых биот островов, никогда не соединявшихся ни с Азией, ни в Австралий. То же относится и к линии Lydekker. При этом в Новой Гвинее многие индо-малайские таксоны вновь представлены большим числом видов.

Общепринятое объяснение положения границы на месте Макассарского пролива между Борнео и Сулавеси, возникшего в эоцене, примерно позже 45 млн. лет назад (Lohman et al., 2011) и ныне имеющего ширину 200 км и глубиной до 2,5 км, восходящее к идеям А. Wallace, и которое считают несомненным авторы современных учебников биогеографии (см., например, Brown, Lomolino,

* Первые исследователи полагали, что этими клыками свинья цепляется за ветки, давая голове отдохнуть, а у самок их нет, поскольку потребность самок в отдыхе не столь велика.

Табл. 3.6. Некоторые специфические черты Австралийской области и Новогвинейской подобласти Палеотрописа.

Особо отмечено для Новогвинейской подобласти нахождение таксона на северо-востоке Австралии (СВА).

климакс	Австралийская область субтропики, широко распространены мозаичные ЦС	Новогвинейская подобласть влажный тропический лес	Палеотропис без Новогвинейской подобласти
эвкалипты	есть	нет	нет
много разных семейств растений: ивовые Salicaceae, кокаиновые Erythroxylaceae, непентесовые Nepenthaceae, Clusiaceae, Dichapetalaceae, Putranjivaceae, Hugonioideae, Malpighiaceae, Chrysobalanaceae	нет	есть (СВА)	есть
много разных семейств растений: диптерокарповые Dipterocarpaceae, Stenolophonaceae, Ixonanthaceae, Lophorhynchaceae, Pandaceae	нет	есть	есть
саговники <i>Cycas</i>	нет	есть (СВА)	есть
дневные бабочки	малоразнообразны	разнообразны (СВА)	разнообразны
птицы-носороги <i>Ucerotidae</i>	нет	есть	есть
хохлатые стрижи <i>Hemiprocniinae</i>	нет	есть	есть
лягушки <i>Microhylidae</i>	нет	есть (СВА)	есть
настоящие лягушки <i>Raninae</i>	нет	есть (СВА)	есть
крокодилы	нет	есть (СВА)	есть
удавы <i>Boinae</i>	нет	есть (СВА)	есть
нектарницы <i>Nectariniidae</i>	нет	есть (СВА)	есть
питты <i>Pittidae</i>	нет	есть (СВА)	есть
райские птицы	нет	есть (СВА)	нет
страусы	эму <i>Dromaeidae</i> 2 вида	казуары <i>Casuariidae</i> 6 видов (СВА)	африканские страусы <i>Struthionidae</i> 1 вид
древесные кенгуру	нет	есть (СВА)	нет

1998; Лебедева, Дроздов, Криволуцкий, 2004). Это объяснение удовлетворительно соответствует наблюдаемой картине только в случае некоторых таксонов наземных животных (млекопитающих и наземных моллюсков), некоторых птиц и пресноводную биоту (см. Главу 4).

В то же время анализ распространения растений (Вальтер, 1968; Разумовский, 1999), насекомых (Крыжановский, 2002) и рептилий выявляет гораздо большее сходство биоты Новой Гвинеи с Азией, нежели с Австралией. Эти авторы относят Папуасскую подобласть к Палеотропису. Даже новогвинейская фауна таких таксонов как земноводные, которым, казалось бы, сложно преодолевать морские проливы, более сходна с азиатской, нежели с Австралийской. Примером такой группы могут служить узкоротые квакши *Microhylidae* (Рис. 3.42), заселению ими Новой Гвинеи и Австралии способствовало то, что обитающие там виды не имеют стадии головастика, лягушки непосредственно развиваются из яиц. Другой пример — саговники рода *Cycas* (Рис. 3.43). Среди растений подобные ареалы (включающие Палеотропис или ещё более широко распространённые, Новую Гвинею и северо-восточную Австралию) широко распространены, ими обладают, например семейства: ивовые *Salicaceae*, кокаиновые *Erythroxylaceae*, непентесовые *Nepenthaceae* (Рис. 3.44), *Clusiaceae*, *Dichapetalaceae*, *Putranjivaceae*, *Hugonioideae*, *Malpighiaceae*, *Chrysobalanaceae*. Много таксонов животных также обладают таким ареалом: нектарницы *Nectariniidae* (15 родов, 132 вида), питты *Pittidae* (1 род, 30 видов), райские птицы *Paradisaeidae* (Рис. 3.45). Много таксонов обладают сходными ареалами, но отсутствуют в Австралии, например характернейшие для тропических дождевых лесов диптерокарповые *Dipterocarpaceae* (Рис. 3.46), другие примеры семейств растений *Stenolophonaceae*, *Ixonanthaceae*, *Lophorhynchaceae*, *Pandaceae*. Среди животных можно назвать птиц-носорогов *Ucerotidae* (14 родов, 57 видов) и хохлатых стрижей *Hemiprocniinae* (1 род с 4 ви-

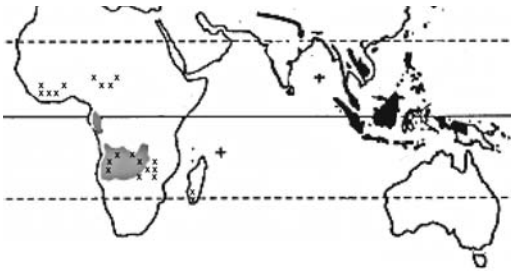


Рис. 3.46. Ареал диптерокарповых Dipterosapraeseae в Старом свете. По Appanah, Turnbull (1998).

дами). Некоторые отличия Австралийской области и Новогвинейской подобласти Палеотрописа суммированы в Табл. 3.6.

Поэтому здесь к Австралийской области отнесены только сама Австралия и то за исключением её севера, тогда как Новая Гвинея и север Австралии в качестве отдельной подобласти включены в Палеотропис. Границы Австралийской области и Новогвинейской подобласти Палеотрописа в нашем понимании совпадают с границами ботаника Р.В. Камелина

(2012) и зоолога позвоночных Н.А. Бобринского (1946, 1951), последний, правда относил Новогвинейскую подобласть к Австралийской области.

Биогеография региона позволяет восстановить вероятное развитие событий. Первоначально Австралия располагалась в умеренном и субтропических поясах. Продвижение её к северу привело к тому, что северные районы Австралии оказались в тропическом поясе, т. е. к необходимости формирования тропических СС.

На территории Зондского архипелага и прилегающих районов Австралии можно выделить три типа СС: тропических лесов, мозаичные и горные (туманный, или моховой лес, полувечнозелёный лес) (Рис. 3.47). В Палеотрописе тропические леса занимают колоссальные площади, весьма разнообразны биотически и имеют большой возраст. В Новой Гвинее они не растут на юге и в горах, а в Австралии занимают сравнительно небольшие районы на северо-востоке. Когда в Палеотрописе формировались СС тропических лесов, Новой Гвинее ещё не было, а Австралия располагалась в зоне субтропиков. Новая Гвинея начала возникать, сначала как небольшие острова, в раннем миоцене, примерно 20 млн. лет назад (Lohman et al., 2011). Напомним, что тропический дождевой лес сформировался в эоцене, более 10 млн. лет до этого. Поэтому, несмотря на определённые трудности с преодолением морских проливов, биота новогвинейских островов, была сформирована таксонами азиатских тропических лесов. Австралийские корни имеют только таксоны, аналоги которых не смогли преодолеть водные преграды. Во многих случаях корни таких таксонов, хотя и австралийские, но столь древние, что Новую Гвинею можно рассматривать как вполне самостоятельный центр возникновения и разнообразия. Примером такой группы могут служить райские птицы Paradisaeidae: 14 родов, 41 вид, в Австралии — 4 вида (Рис. 3.45) и казуары: 3 вида, все виды обитают на Новой Гвинее из них один также в Австралии. И райские птицы, и казуары в Австралии обитают в тропических лесах Индонезийской провинции (Рис. 3.50Б), относимых Разумовским (Рис. 3.46) к азиатской Малайской области.

Зато биота СС мозаичных районов, которые отсутствуют на Зондском архипелаге, но есть к югу от новогвинейских гор, в значительной степени австралийская по происхождению. Только здесь на Новой Гвинее встречаются столь характерные для Австралии эвкалипты, которые, смогли расселиться и на биотически наиболее обеднённые острова Палеотрописа, Филиппины в частности. Возникавшая периодически сухопутная связь с Австралией приводила к взаимному обмену: богатая азиатско-новогвинейская тропическая биота вселялась в районы, занятые тропическими лесами Австралии, распространение же субтропической биоты Австралии в значительной степени ограничено югом Новой Гвинее. Результатом этой истории и является современная биогеография региона. Граница между ТДЛ с господством индо-малайских таксонов растений и районами с господством австралийских таксонов в Австралии «выражена очень резко как физиономически, так и флористически» (Вальтер, 1968: 261). Не удивительно, что ещё Альфред Уоллес, а вслед за ним и многие другие

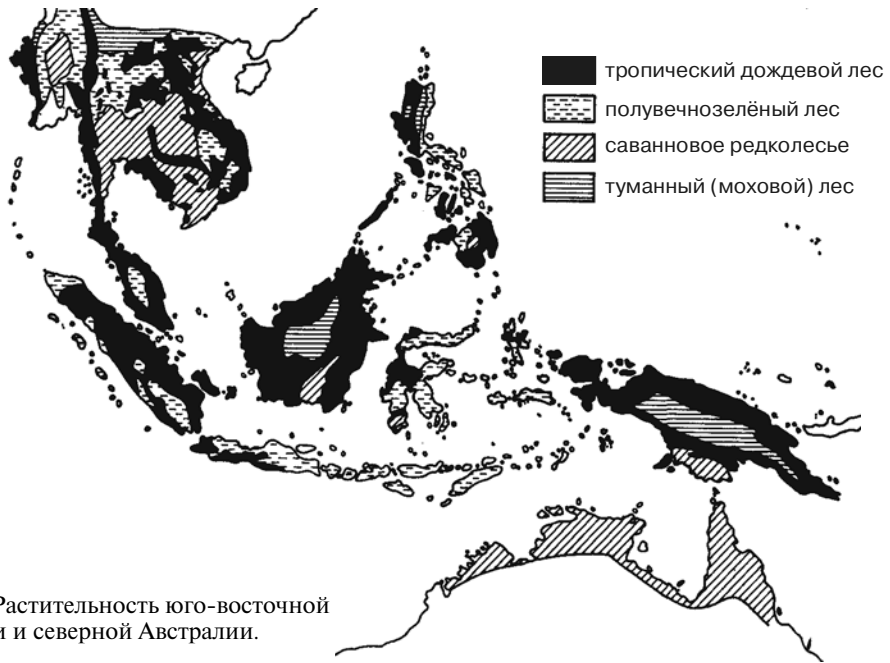


Рис. 3.47. Растительность юго-восточной Азии и северной Австралии.

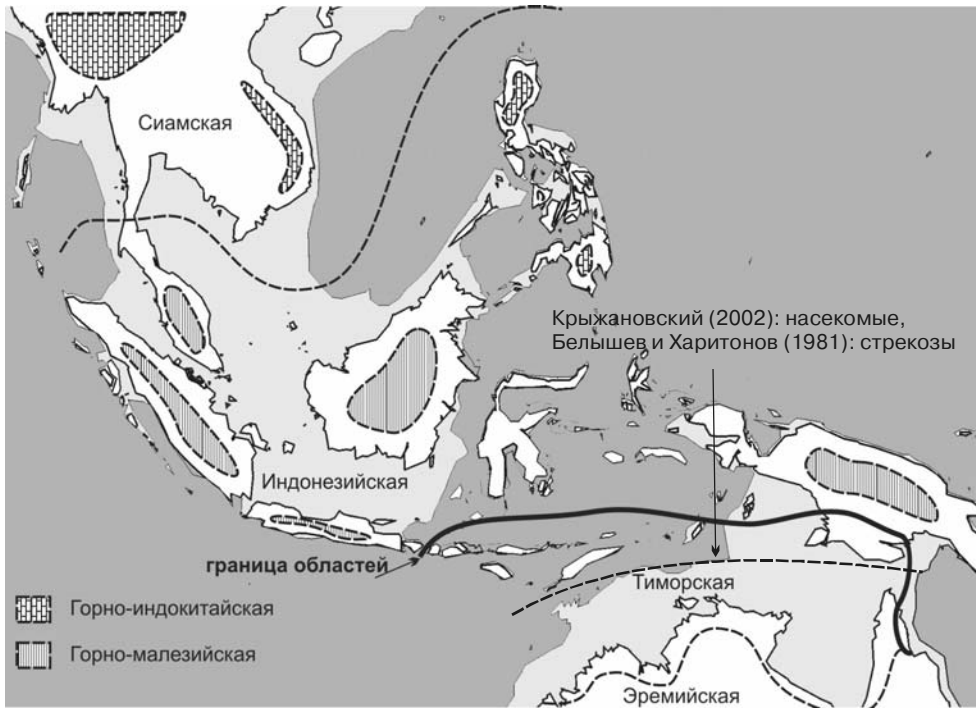


Рис. 3.48. Положение границы между австралийской и азиатской биотами по разным авторам, относившим Новую Гвинею к Палеотропису.

Районирование скомпилировано мной по оригинальным картам из архива С.М. Разумовского, подписаны названия провинций, их границы даны пунктиром; Тиморская и Эремийская провинции принадлежат австралийским областям, остальные — Малайской области; горные и эремийская — провинции субтропических лесов, остальные — тропических. Горные провинции показаны схематично.

разделяли Австралийскую область на две подобласти: собственно Австралийскую подобласть и Папуасскую, к которой относят тропические районы Австралии даже зоологи позвоночных (Бобринский, 1946, 1951). Биогеографическое районирование, отражающее распределение СС разных зон было предложено С.М. Разумовским (Рис. 3.48). С Азией объединяет Новую Гвинею и Крыжановский (2002) по фауне насекомых и Бельшев и Харитонов (1981) по фауне стрекоз. Последние, впрочем, больше связаны с континентальными водоёмами, нежели с наземными СС.

Немалую роль в различии во взглядах на биогеографическое положение Новой Гвинеи играет и использование разных методов районирования. Если методом сравнения списков биот сравнивать списки *географических* регионов (остров Новой Гвинеи vs. материк Австралия), то по некоторым группам их сходство велико, что оправдывает объединение их в один регион. Если же сначала провести выделение биотически однородных районов, а затем сравнивать их биоты, то результаты получаются иными даже в отношении птиц и млекопитающих и это при том, что сухопутная связь Новой Гвинеи с Австралией прервалась только после повышения уровня Мирового океана всего 10 000 лет назад.

* * *

Австралия ассоциируется у людей с сумчатыми животными, недаром и на её гербе изображен кенгуру. Широко распространено мнение о том, что адаптивная радиация сумчатых стала возможной благодаря тому, что в Австралии никогда не было плацентарных животных. В действительности это не совсем так, вернее, совсем не так. Во-первых, и сейчас в состав австралийской биоты входит много видов плацентарных животных, попавших сюда до проникновения человека: это рукокрылые и грызуны. Число видов грызунов Австралии (67) всего в два раза меньше числа видов сумчатых (119). Все грызуны принадлежат к Muridae (настоящие крысы и мыши). Естественный ареал Muridae ограничен исключительно Старым Светом, но для Индо-Малайского архипелага характерна их сильная радиация, приводящая к образованию олиго- и монотипичных родов (Кузнецов, 2006). Хотя грызуны — сравнительно недавние вселенцы, они весьма длительное время сосуществуют с сумчатыми: об этом свидетельствует то, что грызуны и сходные с ними по размерам сумчатые потребляют разные ресурсы: среди мелких сумчатых нет грызущих видов, все они травоядные или насекомоядные. Связано ли это с вытеснением таких видов грызунами или ограниченными возможностями сумчатых к адаптации*, неясно. Во-вторых, по одному нижнему моляру описана *Tingamarra*, датированная границей палеоцена—эоцена (54,6 млн. лет назад). Этот зуб очень сходен с зубами южноамериканских копытных. Однако нахождение их в Австралии столь существенно меняет принятые ныне представления об эволюции австралийской биоты, что желательно получение дополнительных данных (Rose, 2006).

Среди остальных наземных позвоночных Австралии только черепахи содержат эндемиков, ранга, аналогичному млекопитающим. Фауна земноводных и пресмыкающихся является результатом многократных инвазий из Азии с последующей адаптивной радиацией. Это подтверждает также отсутствие в этих таксонах особых связей с Южной Америкой или Африкой. Это и неудивительно, поскольку рептилии и земноводные в тропиках гораздо разнообразнее, чем в умеренных и субтропических широтах, где первоначально располагалась Австралия.

Что касается птиц, то ситуация с ними отлична от наземных позвоночных — они весьма разнообразны, а некоторые из возникших в Австралии таксонов в дальнейшем широко распространились по суше. Так, Corvini (вороны, галки, грачи и т. д.) возникли в Австралии, проникли в Азию в олигоцене—миоцене, откуда расселились

* Среди австралийских сумчатых нет и водных видов, единственное водное млекопитающее Австралии — утконос, в Новой Гвинее воду освоили опять-таки Muridae. Впрочем в Южной Америке водные сумчатые есть.

по всем материкам. В Австралийской области расположен один из двух центров эволюции попугаев (другой — Неогей).

Как курьёз можно отметить живородящего сцинка *Trachysaurus rugosus*, обладающего настоящей аллантаоидной плацентой (Пузанов, 1938).

* * *

Древнейшие останки человека в Австралии датируют 42 000 лет назад и собрали их в южной Австралии, поэтому, несомненно, человек достиг Австралии гораздо раньше. Древнейшие следы деятельности человека датируют 50 000 — 46 000 лет назад (Lewin, 2005), а, возможно и раньше. Человек застал Австралию значительно отличающуюся от современного её состояния.

Из-за малых размеров континента и отсутствия высоких гор достаточное для произрастания растительности количество осадков выпадает везде, поэтому девственная Австралия была покрыта сплошным растительным покровом, местами очень пышным, а не зарослями буша, злаковники и пустыни как ныне. Мегафауна была разнообразна, но большая часть к настоящему времени истреблена. Результатом этого была кардинальная перестройка СС. До появления человека значительные территории были заняты лесами хвойных (араукариями), ныне полностью уничтоженными. В умеренных районах юга континента и Тасмании климаксные ассоциации — леса *Nothofagus*.

Этот процесс детально изучен по динамике спор в кратере Lynch на северо-востоке Австралии (Rule et al., 2012). К моменту появления здесь людей (примерно 49 000 лет назад) растительность была образована примерно поровну дождевым лесом, образованным голо- и покрытосеменными и склерофильной растительностью. Злаки почти отсутствовали. Мегафауна была многочисленна (судя по наличию спор *Sporormiella*, гриба специфического для помёта крупных животных). Примерно 41 000 лет назад сначала почти исчезли споры *Sporormiella* и возросло количество частиц угля (ранее практически отсутствовавших), затем возросло обилие пыльцы злаков и склерофильной растительности с одновременным уменьшением пыльцы деревьев дождевого леса и в первую очередь пыльцы голосеменных. Все изменения заняли <1000 лет. Авторы объясняют эти изменения деятельностью человека, истребившего мегафауну и выжегшего дождевой лес. Результатом этой перестройки было широкое распространение злаковников и склерофильной растительности.

Австралия расположена южнее пассатов, в более сухом климате, в котором пожары распространяются гораздо легче. Особенно выжигание преобразовало, естественно, менее увлажнённые территории, вызвав широкое распространение ксеро- и литосерий, местами приведя к полному уничтожению растительности, а затем и почвы в результате эрозии, преимущественно ветровой. В умеренных районах с хорошим увлажнением (Тасмания и юго-восток Австралии) выжигание привело к замене климаксных лесов *Nothofagus* пирогенными стадиями с доминированием эвкалиптов или верховых болот (Вальтер, 1974). О том, что климаксными являются именно леса *Nothofagus*, а не леса эвкалиптов, которые растут там сейчас, свидетельствует то, что

«Местные жители ещё до появления белых поселенцев так часто пускали палы..., что это способствовало изменению облика некогда облесённых территорий» (Вальтер, 1968: 203).

«Равнина Налларбор в настоящее время лишена почвенного покрова, последний... был развеян и перемещён в восточном направлении» (Вальтер, 1968: 444).

«Во внутренних областях Австралии отсутствуют пустыни, существование которых обусловлено климатом... Если тем не менее на географических картах Австралии к северу от озера Эйр расположена область, которую называют «пустыня Симпсон», а западнее от неё — ещё большая по площади «пустыня Гибсона», то это объясняется расхождением в определении понятия «пустыня» (Вальтер, 1968: 437).

подрост эвкалиптов отсутствует под пологом *Nothofagus*, тогда как *Nothofagus* хорошо возобновляются в эвкалиптовых лесах (что характерно для демулационной сукцессии). Система человек → пожары → уничтожение мегафауны → опустынивание действовала, таким образом, как обычно, с положительной обратной связью и привела к формированию малопродуктивного буша, занимающего большую часть Австралии и так называемых «пустынь». И это при том, что в Австралии, в отличие от других биогеографических областей Земли отсутствуют условия для возникновения настоящих пустынь. Хотя вдоль её западных берегов проходит холодное течение, здесь нет постоянного обширного апвеллинга, создающего береговые пустыни Намибии и Перу. Косвенным подтверждением отсутствия в области естественных пустынь и очень молодой (вероятно, антропогенный) возраст современных территорий, со скудной растительностью или вовсе её лишённых, служит полное отсутствие в Австралии суккулентов (Вальтер, 1968: 300). Богатство австралийской растительности, как и ТДЛ поддерживалось замкнутым круговоротом. Неизбежным следствием нарушения таких СС (вырубка, пожары) была эрозия, уносящей почву и биогены. Потеря биогенов привела к резкому падению продуктивности. Для восстановления их прежнего количества требуются как минимум тысячелетия. Положение резко ухудшается на старых платформах и кристаллических щитах, где нет вулканов и которые сотни миллионов лет не покрывались морем. В этом случае единственные источники биогенов — это принос животными и медленная эрозия кристаллических пород (гранитов и т. п.). Поэтому утраченные в результате эрозии почв биогены фактически не способны появиться вновь. Это означает, что если произошла замена австралийских лесов «пустынями», то без вмешательства человека прохождение сукцессий и достижение климакса невозможно (биотопический субклимакс). Это подтверждает низкая скорость восстановления лесов, и другой естественной растительности после того, как она была уничтожена. Рентабельность сельского хозяйства Австралии очень мала по той же причине: посевы зерновых требуют много удобрений, а приемлемая нагрузка на пастбища очень низка (Diamond, 2005).

Из-за сильного антропогенного воздействия на протяжении последних 50 000 лет распределение современной растительности Австралии (Рис. 3.49) сильно отличается от естественного.

Сравнение карты геоботаника Г. Вальтера (Рис. 3.49) со схемами биогеографов Brown, Lomolino (1998) (Рис. 3.50 А) и схемой распределения СС, составленной С.А. Курганской (Рис. 3.50 Б) (Разумовский, Лабунцова, 1969) наглядно иллюстрирует, как подход к составлению карты предопределяет результат.

Схема Г. Вальтера отражает распределение различных типов растительности в данный момент без учёта видового состава, сукцессионных тенденций и антропогенных изменений. Схемы Brown, Lomolino и С.А. Курганской, напротив, отражают типы экосистем и биотический состав. Brown, Lomolino пишут: Торресская провинция населена «животными и растениями, близкими к Новогвинейским и, иногда, Юго-Восточной Азии» (стр. 303), провинция озера Эри — это аридные и полуаридные экосистемы, юго-восток Австралии населена животными и растениями умеренного климата с *Nothofagus*, для Вестералии характерен высокий эндемизм и некоторое сходство с южной Африкой, в частности наличием семейства растений Proteaceae». Схема С.А. Курганской отличается большей детальностью (Торресская и Басская провинции Brown и Lomolino разделены каждая на две) и гораздо большей извилистостью границ. И то, и другое стало возможным благодаря использованному методу выделения конкретных биот, тогда как схема Brown и Lomolino является, по-видимому, их экспертной оценкой и границы проведены на глаз.

Ниже перечислены наиболее известные представители биоты девственной Австралии, ныне исчезнувшие (Рис. 3.51).

Diprotodontidae. 6 ископаемых родов. *Diprotodon* несколько видов, *D. australis* достигал 3 м длины и 1,8 м высоты. *D. optatum* — 3,8 м длины и 1,7 м высоты. Вымерли

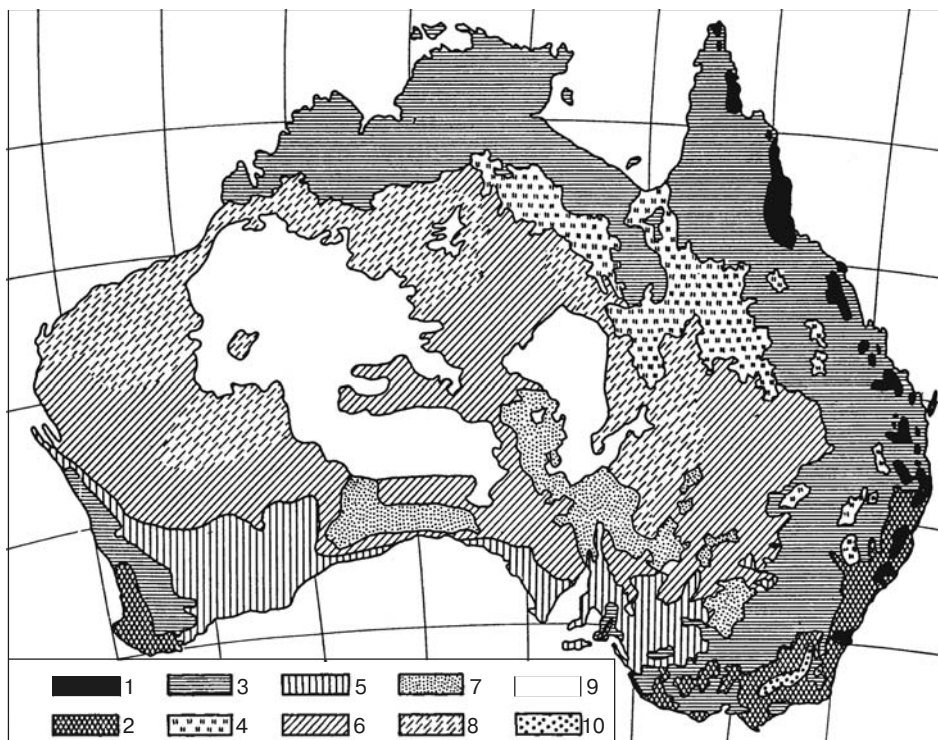


Рис. 3.49. Карта растительности Австралии по Г. Вальтеру (1986).

1 — тропически-субтропический дождевой лес с индо-малайскими флористическими элементами; 2 — влажный эвкалиптовый лес; 3 — сухой эвкалиптовый лес; 4 — злаковники, образованные *Astrelba*; 5 — разреженные заросли кустарниковых эвкалиптов (мали-скраб); 6 — заросли *Acacia aneura* и др. (мульга); 7 — солянковая полупустыня, образованная видами *Atriplex* и *Kochia*; 8 — сообщества злаков с колючими листьями (спинифекс *Triodia*); 9 — необитаемые области называемые «пустынями»; 10 — альпийские луга (только на юго-востоке, в Австралийских Альпах).

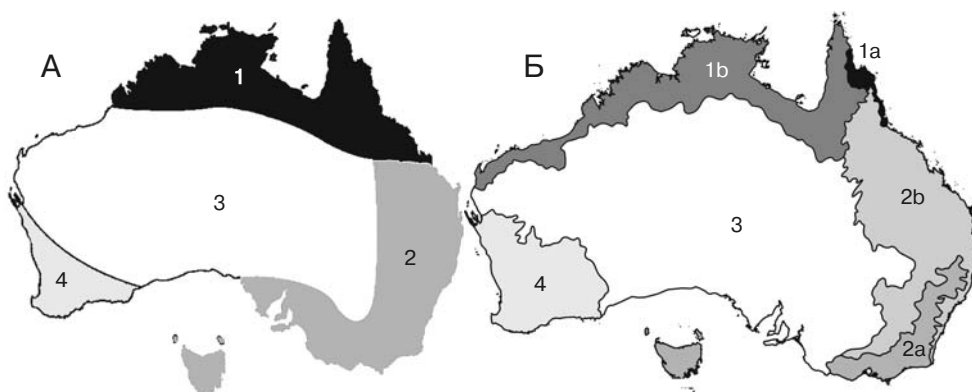


Рис. 3.50. Биогеографическое районирование Австралии.

А — биогеографические провинции по Brown, Lomolino (1998): 1 — Торреская; 2 — Басская; 3 — озера Эри; 4 — Вестралия.

Б — ботанико-географические провинции по С.А. Курганской из Разумовского, Лабунцовой (1969).

Провинции: тропических лесов: 1 — Индонезийская, 2 — Тиморская; субтропических лесов: 3 — Эремейская, 4 — Западноавстралийская, 5 — Восточноавстралийская, 6 — Тасманийская.

50–18 тысяч лет назад. Самый крупный *Zygomaturus* — *Z. trilobus* — размером с буйвола или карликового бегемота, весом 300–500 кг, вероятно околотоводный, вымер примерно 50000 лет назад. Последний представитель рода вымер 15000 лет назад.

Palorchestes azeal представитель отдельного семейства Palorchestidae. Как тапиры и южноамериканские лошади он имел короткий хобот. Достигали размера лошади.

Кенгуру. Всего в Плейстоцене вымерло 6 родов кенгуру (Дарлингтон, 1966). Коротколицые кенгуру *Procoptodon* достигали роста ~3 м. На скакательных задних ногах было по одному пальцу. Наиболее известен *P. goliath*. Относящийся к тому же семейству, что живущие ныне крупные виды кенгуру род *Propleopus* включал два плейстоценовых вида: *P. oscillans* и *P. wellingtonensis*. В отличие от остальных кенгуру, они, вероятно, были хищными.

Genyornis newtoni — последний представитель эндемичных Dromornithidae, страусоподобных нелетающих птиц. Рост его — 2 м, вес — 200–240 кг. Обитал в лесах и степях Австралии 50–30 тысяч лет назад. Исследование изотопов яичной скорлупы *G. newtoni* и страуса эму показало, что 130–59 тысяч лет назад эму ели траву, кустарник и деревья, а *G. newtoni* исключительно траву. Примерно 50 тысяч лет назад эму перестали есть траву, а *G. newtoni* вымерли.

Мейолании — огромные сухопутные черепахи, экологические аналоги Testudinidae. Этим черепах относят к иному подотряду, нежели всех остальных современных черепах (сухопутных, пресноводных и морских). Этот подотряд возник, вероятно, в триасе и был доминирующим в мезозое, но позднее изоцена известен только из Австралии и прилегающих островов (2 рода в самой Австралии плюс несколько более мелких островных видов). Самая крупная *Meiolania* имела карапакс длиной около 2,0 м (Rhodin et al., 2015), её вес, вероятно, превышал 1 т. На голове мейоланий были мощные рога, они имели длинный хвост (редкое явление у черепах) вооружённый бронированными кольцами и шипами. Дольше всего, до XVII–XIX вв. просуществовали мейолании на островах Лорд-Хау (Lord Howe, остров площадью в 13 кв. км в 550 км к востоку от Австралии) и Уолпол (Walpole, к юго-востоку от Новой Каледонии, площадью 2 км²) и на Новой Каледонии, но вскоре после открытия их человеком и там от них остались лишь кости и воспоминания.

В состав крупнейших наземных хищников входили, естественно, сумчатые. Самый крупный сумчатый хищник — *Thylacoleo carnifex*, достигал размеров современного ягуара: длина от кончика морды до основания хвоста — 110 см, высота в холке — 70 см, вес — около 100 кг. Детали скелета сумчатого льва дают основания предположить, что животное могло садиться на задние лапы, опираясь на сильный хвост, как это делают кенгуру, и залезать на деревья на манер леопарда. Интересен противопоставленный большой палец. Вымер 40–30 тысяч лет назад, после появления в Австралии человека, обнаружены наскальные рисунки

Th. carnifex (Akerman, Willing, 2009), на которых он изображён полосатым подобно тигру. Возможно, ещё более крупным хищником были уже упомянутые кенгуру *Propleopus*. Но самыми крупными хищниками Австралии были рептилии.

Megalania prisca — огромный австралийский варан (многие и включают его в род *Varanus*) длиной 5–7 метров (по другим данным до 9 метров) и 700–1500 кг весом. Вымер около 40 тысяч лет назад.

Хотя все современные крокодилы не могут долго обходиться без водоемов, где проводят почти всю свою жизнь, на рубеже кайнозоя и мезозоя, когда крупные хищные динозавры вымерли, а хищные млекопитающие ещё не возникли, их роль в Африке, Европе и Южной Америке выполняли сухопутные крокодилы, но все они вымерли миллионы лет

«Australia's megafauna included 20 or more genera of giant marsupials, monotremes, birds, and reptiles (Johnson, 2006), which were extinct by 40 thousand years ago (Roberts et al., 2001; Miller et al., 2005; Gillespie et al., 2006; Grun et al., 2008), soon after people colonized Australia, suggesting that people caused the extinction. Proposed mechanisms are overhunting (Johnson, 2006; Brook, Johnson, 2006), vegetation change due to landscape burning by people (Miller et al., 2005), or a combination thereof» (Rule et al., 2012: 1484).

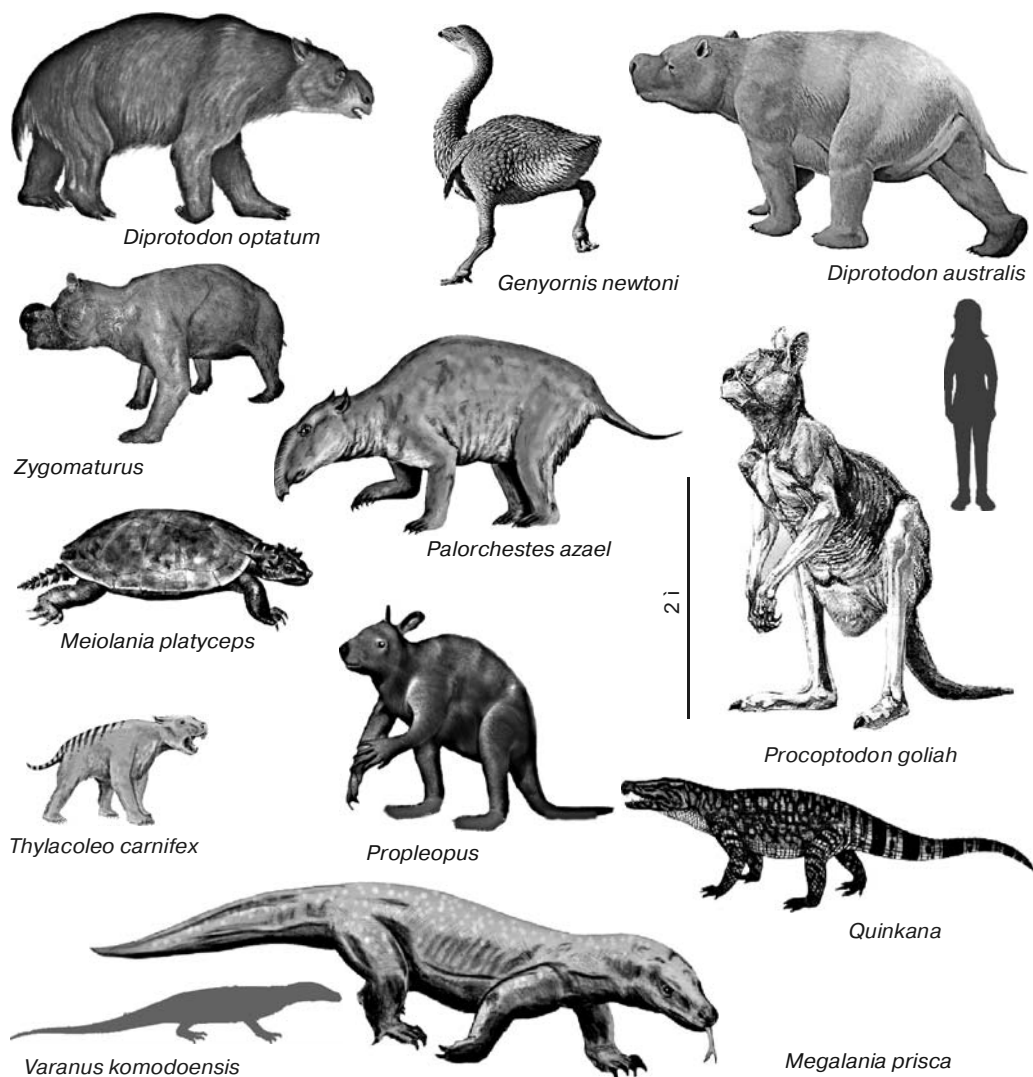


Рис. 3.51. Некоторые представители мегафауны, исчезнувшие с появлением человека в Австралии.

Рядом с *Megalania* для сравнения изображён варан о. Комодо. Рисунки с сайтов <http://donsmaps.com>, <http://uk.wikipedia.org>, <http://australianmuseum.net.au/Australias-extinct-animals#>.

назад. Лишь в Австралии и прилежащих островах они не просто сохранились, но были разнообразны. Здесь в плейстоцене жило по меньшей мере четыре рода сухопутных бегающих крокодилов — *Quinkana*, *Pallimnarchus*, *Volia* и *Mekosuchus*. Первые два рода найдены в самой Австралии; последние обитали на островах Южной Пацифики, таких как Фиджи, Вануату и Новая Каледония. Сухопутные крокодилы вели образ жизни, сходный с образом жизни современных варанов, соответственно и зубная система у них была иная, нежели у современных водных крокодилов, это позволяло им откусывать куски добычи, а не выкручивать. Некоторые виды, возможно, предпочитали питаться прибрежными моллюсками и были сравнительно мелкими — 2–3 метра в длину, хотя в плиоцене встречались и семиметровые. В плейстоцене вымирание сухопутных крокодилов происходило после появления в данной местности человека. В Австралии они вымерли примерно 40 тысяч лет назад (возможно немногим

позже); на Новой Каледонии (там обитал только *Mekosuchus inexpectatus*) — примерно в 1670 г. н.э. (Naish, 2009).

Wonambi — наземные змеи, достигавшие 6 м в длину, 30 см в поперечнике и до 600 кг весом. Принадлежали к вымершему семейству Madtsoiidae. Известно два вида. Их биология была, вероятно, сходна с удавами. Вымерли в последние 50000 лет.

Расположенный рядом с Австралией небольшой (18 575 км²) остров Новая Каледония имеет высокоэндемичную флору: пять эндемичных семейств 108 эндемичных родов, из 3061 видов 80% — эндемы (Morat, 1993). Среди них некоторые весьма примитивны: половина (шесть из 12) живущих в настоящее время на Земле родов покрытосеменных растений без сосудов в стебле (не считая групп, где они вторично редуцировались) обитает здесь. Тахтаджян (1978, 1986) выделил остров в отдельное подцарство (хотя по его же собственным критериям это не более, чем провинция). Фауна не столь уникальна, хотя, как любой длительно изолированный остров, имеет ряд эндемичных видов. Современный эндемизм биоты, как обычно, уменьшился после заселения Новой Каледонии человеком, истребившим местную мегафауну. Из мегафауны можно назвать уже упоминавшихся крупных черепах, сухопутных крокодилов, а также гигантскую большеногую курицу *Sylviornis neocaledoniae*, общей длиной 1,7 м и весом 30 кг, инкубаторы, построенные этим видом, даже сейчас, спустя 3500 лет после истребления куриц достигают 5 м высоты и 50 м в диаметре. Горные леса Новой Каледонии с *Nothofagus* заслуживают выделения в отдельный биогеографический регион.

Новозеландская область

Положение Новой Зеландии в биогеографической картине мира не вполне ясно. Во многом это объясняется длительной изоляцией Новой Зеландии, приведшей к формированию весьма специфической биоты, включая мегафауну и макрофауну. Однако ранг Новозеландского региона и его подчинение не вполне ясны. Возможно более правильно рассматривать Новую Зеландию в составе Австралийской области. В то же время не все авторы сближают Новую Зеландию с Австралией. В.В. Алёхин (1944) включает её в качестве подобласти в Палеотропис. Он пишет: «Иногда [Новозеландская подобласть] причисляется к Австралийской области, но флора её в значительной большей степени носит малезийский характер... Если ниже расположенные части Новой Зеландии носят вполне малезийский характер, то её высокогорная флора имеет целый ряд черт, сходных с горами Восточной Австралии, Тасмании и даже Южной Америки» (Алёхин, 1944: 363). Вполне возможно, что, Новая Зеландия, как и Индо-Малайский архипелаг не гомогенная территория, а состоит как минимум из двух биогеографических регионов.

Необходимо помнить также, что Новая Зеландия пережила на протяжении последних нескольких миллионов лет многочисленные периоды оледенения архипелага, из-за его малых размеров гораздо более катастрофичные по воздействию на биоту, чем оледенения Голарктики. Фауна позвоночных архипелага весьма специфична: тут полностью отсутствуют наземные млекопитающие, которых, впрочем, частично заменяют футлярокрылые летучие мыши *Mystacinidae**, которые прекрасно бегают по земле и в поисках пищи (в основном наземных беспозвоночных) часто зарываются в опад и перегной, могут даже выкапывать норы.

Самым крупным животным были птицы моа (6 родов, включавших по последним молекулярным данным 11 видов трёх семейств, два из которых эндемичны: четыре рода и шесть видов в *Emeidae*, два вида *Dinornis* в *Dinornithidae* и один вид в *Megalapterygidae*. Размеры моа колебались от 4 м высоты и массы в четверть тонны

* Ныне всего один вид, второй вымер в 1965 г.

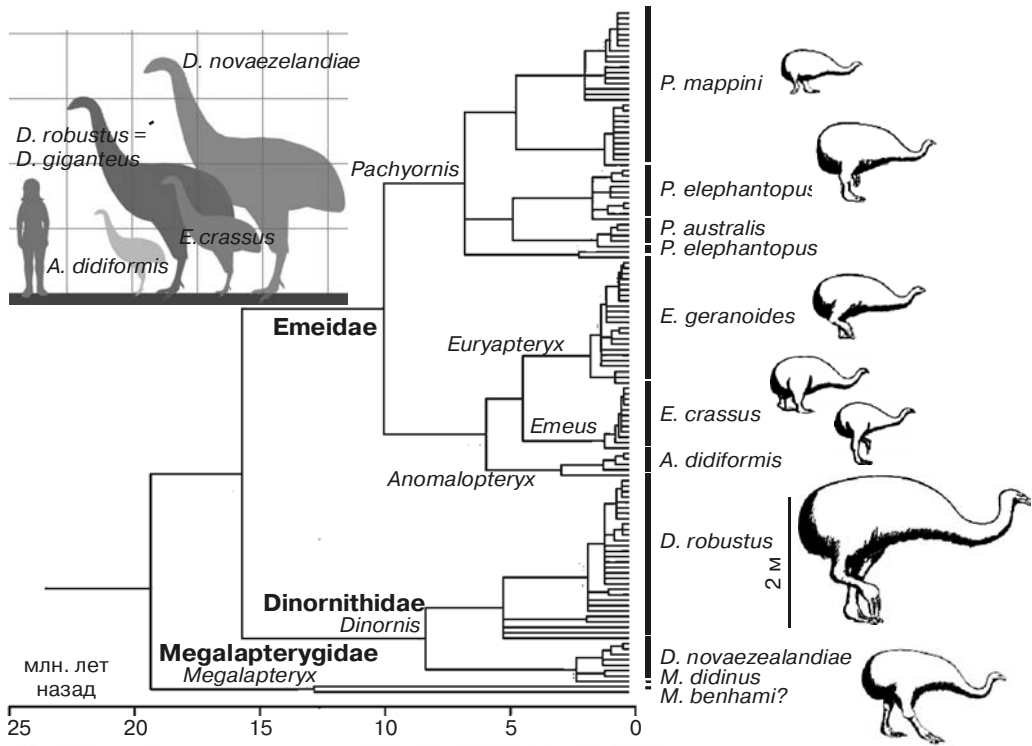


Рис. 3.52. Филогенетическое древо моа (Baker et al., 2005).

Дерево изображено в виде хронограммы. В левом углу показаны относительные размеры некоторых видов.

(*Dinornis robustus*) (Рис. 3.52) до 25 кг (*Megalapteryx didinus*). Яйца достигали длины 24 см и объёма 4,3 л (= 100 куриным). Крупнейшая современная птица — африканский страус весит вдвое меньше (до 114 кг). Для моа было характерно полное отсутствие крыльев (остальные страусы их имеют) и резкий половой диморфизм, у *Dinornis moa* он был больше, чем у какого-либо другого вида птиц: самцы весили всего 40–90 кг, тогда как самки 80–275 кг и были в полтора раза выше (<http://terranature.org/moa.htm>). Моа требовалось до десяти лет, чтобы выйти из детства, ещё несколько лет — чтобы достичь половой зрелости, тогда как остальные ныне живущие птицы готовы к размножению в возрасте одного года. Общую численность всех видов моа к моменту появления в Новой Зеландии маори (XIII в.) оценивают в 158 000. Поскольку большая часть видов новозеландской биоты имеет очень небольшие размеры (хотя к моменту появления маори крупных видов было больше), охота на моа была основным источником белка для маори. Маори потребовалось менее 100 лет, чтобы почти полностью истребить все виды моа. Последние представители моа (*Megalapteryx didinus*) были убиты примерно к XVI–XVIII вв. Процесс уничтожения моа был ускорен сбором их яиц. Пока моа было много, полинезийцы ели лишь бёдра птиц, выбрасывая остальное, позднее, вероятно на фоне уменьшения численности моа, маори стали есть и остальные части и дробить кости, доставая костный мозг (Anderson, 1984). После уничтожения моа на фоне роста населения в диете людей Новой Зеландии возник дефицит белка и маори от охоты и рыболовства перешли к каннибализму. Кроме моа в Новой Зеландии до появления маори обитало (некоторые сохранились на грани вымирания) несколько других крупных видов нелетающих птиц: гуси (до 1 м высотой и 15 кг весом), киви (несколько родов), попугаи, крупнейший (до 12 кг) пеликан и крупная нелетающая утка. Жил здесь возможно единственный нелетающий род воробьиных *Pachyplichas* (2 вида).

Крупнейшими хищниками были также птицы*. Орёл Хааста (*Harpagornis moorei*) имел размах крыльев до 3 м и массу до 15 кг. Оставшись без своей привычной пищи (моа) и преследуемый маори как потенциально опасный для человека вымер примерно к 1500 г.н.э.

Другим крупными хищными птицами были два вида *Aptornis* — нелетающих птиц, размером с маленьких моа, высотой 80 см, весом до 19 кг.

Фауна рептилий и амфибий очень бедная, но при этом включает очень древних реликтов. Амфибии представлены только родом лягушек *Leiopelma* (2–3 вида), относящемуся к наиболее примитивным из ныне живущих бесхвостых земноводных *Leopelmidae* (второй род семейства обитает в умеренной зоне западного побережья Северной Америки). *Leopelmidae* выделяют в отдельный подотряд, ископаемые остатки которых известны с верхней юры. Пресмыкающиеся более разнообразны — восемь видов, в том числе хрестоматийная гаттерия *Sphenodon*, относящаяся к особому отряду, немногим более древнему, чем *Leopelmidae* (известен с раннего мезозоя).

Насекомые высокоэндемичны, при этом многие широкораспространённые группы малочисленны (например, дневные бабочки, бражники, прямокрылые, термиты, златки, скарабеи, скакуны) или вовсе отсутствуют (бронзовки). Нет в Новой Зеландии и скорпионов. В Новой Зеландии сформировалась разнообразная фауна (около 70 видов) гигантских нелетающих кузнечиков — вета (*weta*), которые взяли на себя экологическую роль специализированных распространителей семян растений с сочными плодами, которую в остальных регионах играют млекопитающие. Кузнечики охотно поедают разнообразные плоды, и часть семян при этом действительно проходит через пищеварительный тракт неповреждёнными, их всхожесть даже немного улучшается (Duthie, Gibbs, Burns, 2006).

173 эндемичных вида дождевых червей имеют ближайших родственников на юге Южной Америки, Фолклендах, юге Африки, Новой Каледонии и Австралии. *Spenceriella gigantea* достигает длины 1,4 м и ширины 11 мм и люменисцирует столь ярко, что можно читать в её свете (<http://terranature.org/weta.htm#earthworms>).

Зато флора, хотя и высокоэндемична (порядка 50%) на видовом уровне, на родовом уровне весьма сходна с Австралийской: 85% родов тайнобрачных и 75% родов покрытосеменных общи для Австралии и Новой Зеландии. Сходство на родовом уровне с Южной Америкой вдвое ниже: 40% тайнобрачных и 43% покрытосеменных общи для Новой Зеландии и Чили.

Ареал некоторых таксонов охватывает Зондский архипелаг, включая Филиппины, Новую Гвинею, тропические леса северо-востока Австралии, и прилежащие острова (Новую Каледонию и др.). Таков ареал *Agathis* входящего в семейство Агаусиасеае. Ареал других родов этого семейства (включающего всего три рода) включает Новую Гвинею, Новую Каледонию и восточную Австралию и Южную Америку. Возможно, уничтоженные человеком хвойные леса Австралии образовывали араукарии. Одна из крупнейших новозеландских араукарий — каури *Agathis australis* — достигала 5 м в диаметре.

До заселения человеком Новая Зеландия была покрыта широколиственными лесами с лианами и папоротниками, в том числе и древовидными. Эдификатор климата — южный бук *Nothofagus*. Туссоковые злаковники Новой Зеландии имеют антропогенное происхождение и возникли в результате выжигания леса маори (McWethy et al, 2010; Bowman, Haberle, 2010).

* Создаётся впечатление, что в островных СС роль верховного хищника, как правило, переходит к гигантским орлам. Вымершие в конце плейстоцена крупные хищные птицы были описаны из Вест-Индии и даже со средиземноморских островов (Naish, 2008), недавно был описан *Stephanoaetus mahery* Goodman, 1994 с Мадагаскара, сходный с орлом Хааста. С появлением человека, ситуация, естественно, резко менялась.

Неогея

Климатические условия, а вместе с ними и биота Южной Америки крайне разнообразны. Хотя существенную часть области занимает богатейший тропический дождевой лес, здесь есть и подобие тундры, и ледники, достигающие берега моря, и горы со снежными вершинами, и плоскогорья многокилометровой высоты. Называть всё это НеоТРОПИЧЕСКОЙ областью несколько странно, поэтому здесь использовано название «Неогея».

По распространению растений к Неогее относят Южную Америку, юг Северной Америки и юг Флориды, ботаники считают Флориду анклавом тропических южноамериканских лесов. Зоологи (Smith, 1983; Лопатин, 1989) не включают Флориду в Неотропис, вероятно потому, что там отсутствуют птицы и млекопитающие, характерные для этой области. Однако весьма вероятно, что это — следствие истребления их человеком, поскольку до его появления там обитали многие южноамериканские таксоны, в том числе и такие тропические, как, например, тапиры. Анализ ареалов других таксонов животных, в частности насекомых (Крыжановский, 2002), истребить которых не так просто, показывает, что юг Флориды населён фауной Неогеи.

До начала плиоцена Южная Америка с позднего мела на протяжении десятков миллионов лет была островом. Поэтому там сформировалась своя высокоэндемичная биота. Лишь примерно 3,5 млн. лет назад после формирования Панамского перешейка возникла связь Южной и Северной Америк. Весьма вероятно, что связь не была непрерывной, поскольку даже сейчас территория между восточной Панамой и северо-западной Колумбией находится почти на уровне моря (Graham, 2011). В результате произошёл существенный обмен фаун, который подробно описал Симпсон (1983). В результате обмена в Южную Америку из Северной проникли многие таксоны. Однако много таксонов проникло и в Северную из Южной, наиболее заметны были таксоны мегафауны: гигантские броненосцы, наземные ленивцы, крупные летающие птицы и другие (подробнее см. характеристику биоты Северной Америки ниже).

Прежде всего, для Неогеи характерны два из четырёх надотрядов млекопитающих: надотряд неполнозубых Xenarthra и южноамериканских копытных Meridiungulata. Xenarthra делят на два отряда: броненосцы Cingulata и ленивцы и муравьеды Pilosa. Адаптивная радиация неполнозубых позволила им занять самые разнообразные ниши на суше, они даже попытались освоить море. Meridiungulata обычно делят на пять отрядов, три сохранившиеся по прихода человека: литоптерны (Litopterna), внешне напоминавшие лошадей или верблюдов; нотоунгуляты (Notoungulata) — наиболее разнообразный отряд, представители которого были похожи и на носорогов и на грызунов и пиротерии (Pyrotheria) — крупные животные, своими бивнями напоминавшие слонов, и два отряда, вымерших ранее: астрапотерии (Astrapotheria) — довольно крупные животные (вымерли в миоцене) и ксенунгуляты (Xenungulata) (известны только из палеоцена).

Эндемичны для Неогеи и многочисленные семейства рукокрылых (Phyllostomatidae и ещё пять, обитающих только в тропиках), два семейства сумчатых, весьма своеобразные грызуны и много других таксонов.

Безлесные ассоциации сформировались здесь ранее, чем где бы то ни было на Земле — в эоцене. Их поддерживали эдемичный автохтонный надотряд копытных (Meridiungulata) и две группы неполнозубых: наземные ленивцы и броненосцы, а также страусы и даже гигантские грызуны, некоторые представители которых (*Josephoartigasia monesi*, *Phoberomys pattersoni*) достигал 1,5 т. Эти гигантские грызуны вымерли задолго до появления в Южной Америке человека.

В состав мегафауны, как и везде, входили гигантские черепахи: длина карапакса *Hesperotestudo* sp. из Сальвадора достигала 1,5 м (Rhodin et al., 2015), стенки их карапакса были до 5 см толщины (Cione et al., 2003).

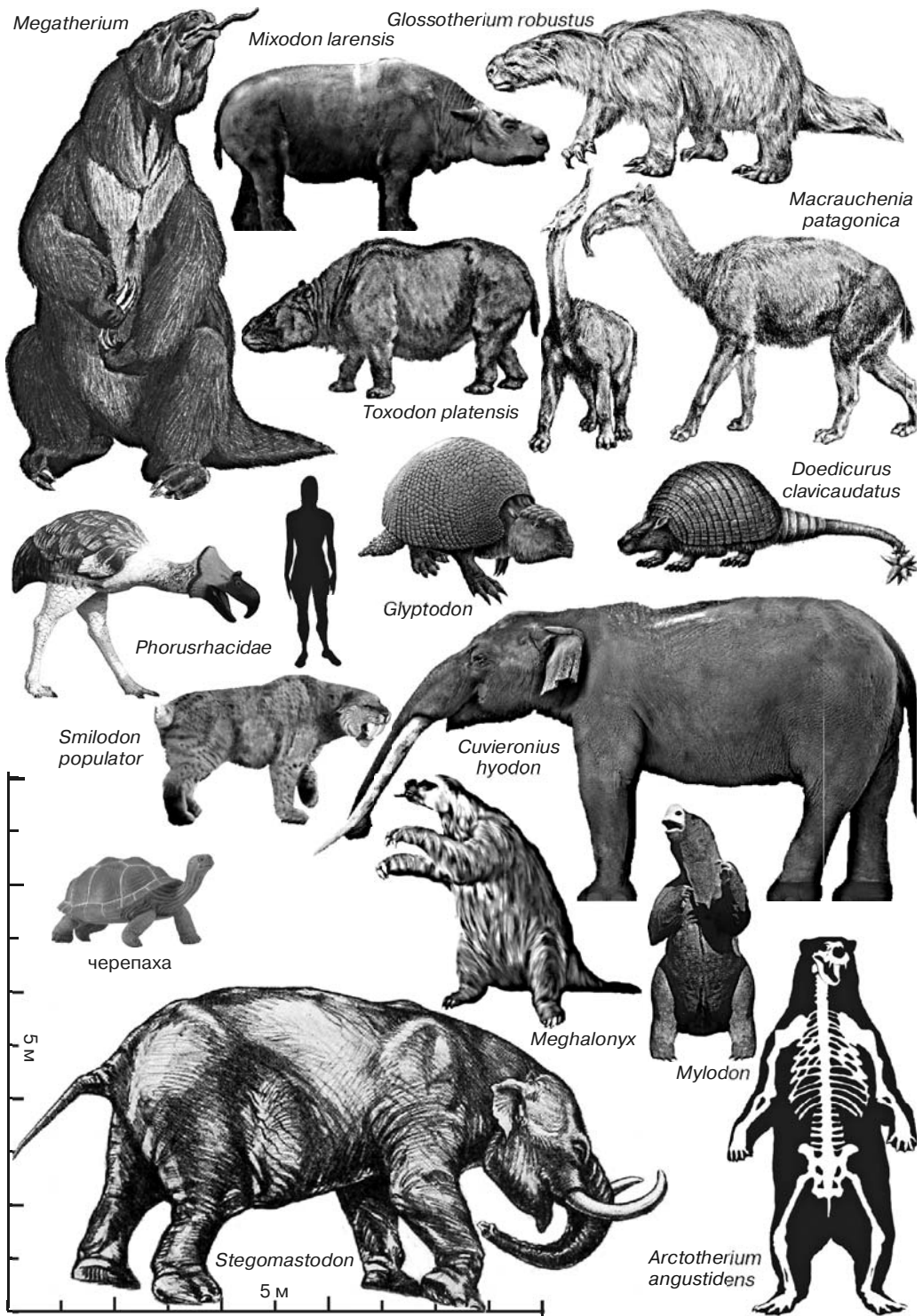


Рис. 3.53. Некоторые представители мегафауны, исчезнувшие с появлением человека в ЮжнойАмерике. Всего человек застал более 30 видов животных весом > 1 т. (*Arctotherium angustidens* по Soibelzon, Schubert, 2011, остальное по <http://en.wikipedia.org/wiki/>).

После возникновения Панамского перешейка к мегафауне добавились парнокопытные (включая мозолоногих), непарнокопытные и хоботные, но многие местные виды вымерли.

На помёте крупных южноамериканских млекопитающих развилась высокоэндемичная фауна жуков-навозников *Scarabaeinae*, включающая эндемичные трибы или подтрибы (Кабаков, 2006), что по времени существования и степени генетических отличий примерно эквивалентно семействам птиц и млекопитающих.

Итак, непосредственно перед появлением человека, фауна млекопитающих Южной Америки представляла собой смесь автохтонов и недавних вселенцев из Северной Америки. Общее число видов животных весящих более 1 т достигало 36, из них не уцелел ни один, самый крупный вид — тапир — редко достигает 300 кг. Для сравнения, в современной фауне Африки лишь четыре вида животных весят более 1 т. Исчезло также 44 вида животных весом более 44 кг, и лишь 8 видов более мелких животных (Сione et al., 2003*).

Из мегафауны, дожившей до появления человека, следует отметить следующие таксоны (Рис. 3.53).

Гигантские броненосцы *Glyptodontidae* и *Pampatheriidae* (отдельное надсемейство *Glyptodontoidea*) обитали от Патагонии до южных штатов США. Представители пяти родов имели вес более 1 т. *Glyptodon clavipes*, самый известный, достигал 3 м длины, *Doedicurus clavicaudatus*, самый крупный — 3,6 м, был вооружен костяной булавой с шипами на хвосте. Вымерли глиптондонты 11–10 тысяч лет назад.

Наземные ленивцы принадлежали к трём вымершим семействам (*Nothrotheriidae*, *Megatheriidae* и *Mylodontidae*) и *Megalonychidae*, к которому относится и два живущих ныне вида двупалых ленивцев *Choloepus*. Об экологическом потенциале наземных ленивцев свидетельствует *Thalassocnus natans*, который вёл водный образ жизни, питаясь морскими макрофитами подобно современным сиренам. Обитал этот вид в районе Перуанского апвеллинга, где во время его существования, как и ныне, на суше находилась почти безжизненная пустыня, не способная обеспечить пропитанием столь крупных и малоподвижных животных (Muizon, McDonald, 1995). Попытка эта, впрочем, не имела продолжения.

К *Megatheriidae* принадлежали *Megatherium* — самые крупные из наземных ленивцев, они имели длину до 6 м от головы до хвоста и достигали веса 4 т, т. е. превосходили по размерам многих слонов. Судя по сохранившимся следам, передвигались они преимущественно на задних лапах. К этому же семейству принадлежал *Eremotherium laurillardii*, широко распространённый в тропических и субтропических районах Южной и Северной Америк примерно от 35°S до 35°N (Cartelle, Iuliis, 1995).

К *Mylodontidae* принадлежали *Glossotherium*, *Lestodon* и *Mylodon*. Последний род истреблён столь недавно, что до сих пор находят куски шкур с рыжими волосами (Savage, Long, 1968). Причём, в отличие от шкур мамонтов и шерстистых носорогов, шкуры эта не хранились в вечной мерзлоте. *Glossotherium* достигали 4 м длины и веса 1 т. Виды *Mylodon* были сравнительно невелики, достигая всего 200 кг веса и роста в 3 м (если стояли на задних ногах).

К *Megalonychidae* принадлежал род *Megalonyx*, широко распространённый в Северной Америке (на север до Аляски включительно), но указанный и из Южной.

К *Notoungulata* принадлежали виды родов *Mixotoxodon* и *Toxodon*. Они превышали 3 м в длину, 1,5 м в холке и достигали веса в 3,8 т (Elissamburu, 2012). Фитофаги, возможно, тяготели к берегам водоёмов.

* Данная публикация имеет некоторые неточности. Так, авторы ошибочно отнесли медведей *Arctotherium* ко второй группе, хотя их вес существенно превышал 1 т, а *Canis dirus* — вид заметно более крупный, чем современный волк *C. lupus*, к животным весом <44 кг, хотя вес *C. lupus* может достигать почти 90 кг. Также они считают, что в Южной Америке обитало 5 видов хоботных, тогда как специалисты по этой группе (Prado et al., 2001) признают валидность только трёх.

Macrauchenia (три вида) принадлежали к другому эндемичному отряду копытных — Litopterna. *M. patachonica* была около двух метров ростом в плечах, весом — больше тонны; имела сравнительно длинную шею, широкую стопу с тремя опорными пальцами с подобием копытцев и небольшой хоботок. Вымерли 20–10 тысяч лет назад.

Из проникших в результате обмена с севера в Южную Америку млекопитающих следует отметить слонов семейства Gomphotheriidae, копытных и мозолоногих. Гомфотериев в Неогее было три вида: *Cuvieronius hyodon* (последние остатки 9 100 лет назад) и 2 вида *Stegomastodon* (последние остатки 6 060 лет назад в Колумбии): *S. waringi* и *S. platensis*. Представители обоих родов достигали 2,8 м высоты и веса до 6 т. Все три вида обитали в мозаичных СС, ни один не проник в тропический дождевой лес. Первый обитал в травяных СС низких широт Анд в холодном и умеренном климате, второй — в тропиках, третий — в пампе юга континента. Все виды, в отличие от более специализированных североамериканских хоботных, имели смешанное питание, с большей долей веток у *S. platensis* и большей травоядностью *S. waringi* (Prado et al., 2001). Проникновение хоботных в Южную Америку не привело к сколь-нибудь значительному вымиранию аборигенной мегафауны, аналогичному вымиранию индрикотериев после проникновения в Азию первых хоботных из Африки (Пучков, 2001), хотя способ питания ленивцев и хоботных различался не менее кардинально. В Южной, как и в Северной Америке хоботные вполне сосуществовали с непользуемыми.

Из непарнокопытных в биоту Южной Америки вошли тапиры (несколько видов) и несколько видов лошадей: эндемичные автохтонные *Hippidion principale* и 5 видов настоящих лошадей *Equus*. Для *Hippidion* были характерны тяжёлое тело, короткие и слабые ноги, тонкие и хрупкие носовые кости и сильно сдвинутый назад носовой скелет — предположительно, у них, как и у тапиров был короткий хобот. Обитали *Hippidion* в лесах и практически никогда не выходили в безлесные районы. Все лошади исчезли с приходом человека, один вид тапира сохранился ныне.

Парнокопытные представлены оленями, пекари и мозолоногими, среди последних наиболее крупной была *Hemiauchenia paradoxa*, её вес превышал 1 т.

Размеры американских грифов (родственны аистам, сходство с грифами Старого Света конвергентно), питавшихся трупами мегафауны, соответствовали пище. Кроме широко распространённых в Северной и Южной Америке грифов Cathartidae в Южной Америке и юге Северной (Калифорния, Флорида) обитали Teratornidae: *Teratornis incredibilis* и *Aiolornis*, размах их крыльев достигал 5 и 3,5, соответственно. Вымерли Teratornidae около 10 тысяч лет назад, вслед за исчезновением кормовой базы.

Как повсюду на суше, пока в формирующихся СС (в пределах всего крупного биогеографического региона) не было хищных плацентарных млекопитающих, крупнейшими хищниками были сухопутные рептилии. Но до плейстоцена эта ситуация сохранилась только в Австралии, а также на мелких фрагментах суши, например, острове Комодо и др. В Южной Америке ситуация была сходной: верховыми хищниками были сухопутные крокодилы, но в Южной Америке к ним добавились возникшие около 62 млн. лет назад фораракосы (Phorusrhacidae). Вымерли фораракосы только в плейстоцене (Alvarenga, Ofling, 2003), причём наиболее поздние остатки найдены на территории США (вероятно, из-за лучшей изученности). Рост самых крупных видов достигал трёх метров и более, а длина черепа — 716 мм (Chiappe, Bertelli, 2006). В Евразии и Африке появившиеся плацентарные хищники вытеснили птиц и крупных сухопутных рептилий. Проникшие в Южную Америку плацентарные хищники также вытеснили сухопутных хищных рептилий и нелетающих птиц. Лишь фораракосы выдержали конкуренцию и один вид — *Titanis walleri* — даже проник в Северную Америку. Впрочем, имеется мнение, основанное на индейских преданиях, что и сухопутные крокодилы дожили до человека.

Из североамериканских хищников наиболее крупные кошки просто расширили свой ареал: пума и заменивший саблезубого сумчатого *Thylacosmilus* плацентарные

*Smilodon**. Сейчас, если не считать *Homo sapiens*, на Земле нет хищника, охотящегося на сохранившиеся виды мегафауны. Ранее этот ресурс потребляли саблезубые. В частности у *Smilodon* плечевой пояс развит сильнее тазового, проксимальные отделы конечностей сильнее дистальных, позвоночник не гибок, хвост рудиментарен — всё это свидетельствует о неспособности их к быстрому бегу, т. е. о специализации их на охоте на малоподвижных животных. Строение зубов саблезубых (*Drepanodon*, *Machairodus*, *Smilodon*) не давало им возможности отгрызать мясо и обглаживать кости, как это делают современные хищные (Быстров, 1950). У настоящих саблезубых кошек нижние клыки всегда маленькие, у ряда поздних видов (*Smilodon* и др.) они размера верхних резцов (Рис. 3.54). Мощное развитие плоских верхних клыков, вероятно, было необходимо для нанесения вспарывающих ударов в незащищенное брюхо



Рис. 3.54. Скелет головы и шеи *Smilodon*. По <http://en.wikipedia.org/wiki/Smilodon>

или бок мамонта, наземных ленивцев или других представителей мегафауны: хищник протыкал брюшину жертвы и вспарывал брюхо. Мощные передние лапы, скорее всего, были нужны для того, чтобы упершись ими, сделать мощный рывок головой вниз и назад. Длинная и крайне массивная шея и мощный плечевой пояс *Smilodon* для такого приема подходили куда лучше строения обычных кошек. Во время такого рывка уплощенные клыки с выраженными задними лезвиями, покрытые вдобавок еще и пилообразными зубцами, распарывали ткани жертвы, нанося ужасные раны.

Люди были прямыми пищевыми конкурентами саблезубых. Убив крупную добычу саблезубые потом, по-видимому, достаточно долго кормились на ней. Поэтому они были весьма уязвимы для конкурирующих с ними групп вооруженных охотников. Любой вооруженной копьями группе людей выгоднее было просто ходить по следам какой-нибудь одинокой самки и последовательно отгонять её от каждой убитой добычи, чем охотиться самим. В итоге, с появлением первых же полноценных людей саблезубые кошки как минимум теряли шансы на нормальное воспроизводство. Скорее всего, слишком много детенышей умирало от голода. А может и взрослые нормально кормиться не могли, если людей вокруг было много.

Спутником *Smilodon* (аналогом современных гиен Африки) был гигантский волк *Canis dirus* (длиной до 1,5 м, вымер 10 000 лет назад).

Разнообразны были в Неогее и медведи. Все они принадлежали к эндемичному американскому (Южная+Северная Америка) подсемейству Tremarctinae (Krause et al., 2008), из которого сохранился только очковый медведь *Tremarctos ornatus*. Другой южноамериканский род этого подсемейства — *Arctotherium* — с пятью плейстоценовыми видами вымер. Медведи этого рода были, вероятно, крупнейшими когда-либо жившими, достигали роста в холке 1,8 м, веса 1 т, а по некоторым оценкам и 1,7 т (Soibelzon, Schubert, 2011) и это по оценкам немногих найденных остатков, которые, скорее отражают средний, нежели максимальный вес. Для сравнения, крупнейший из ныне живущих видов — белый медведь — редко достигает веса 1 т, обычно не более 0,5 т.

Более мелкие хищные дали эндемиков Неогее: кошачьи (ягуар и др.), собачьи, медведи и др. Любопытен гривистый волк *Chrysocyon brachyurus*. Его длинные мощные задние ноги не оставляют сомнений в способности вида к быстрому бегу, а вовсе

* Два вида дожило до прихода человека: (1) *S. fatalis* (высота до 1,2 м, вес до 300 кг, верхние клыки достигали длины 18 сантиметров), до прихода человека — самый массовый и широко распространённый крупный хищник Южной и Северной Америк, и (2) *S. populator*, обитавший на востоке Южной Америки (крупнейший вид Felidae, достигал 1,4 м в плечах, 2,6 м длиной с 30 см хвостом, вес, вероятно, превышал полтонны).

не к высоким прыжкам для обзора, как часто пишут в литературе. Современная его добыча (преимущественно роющие грызуны) вовсе не требует такой формы тела, вероятно, вид сформировался для потребления иных ресурсов, ныне отсутствующих в его ареале. Семь видов южноамериканских лисиц *Dusicyon*, потребляющие ныне весьма сходные ресурсы и симпатричные с ним, как голарктические лисы *Vulpes* и песцы *Alopex* имеют весьма короткие ноги.

Фауна птиц Неогей необычайно разнообразна: 2780 видов в 86 семействах (31 эндемично). Это в значительной степени объясняется разнообразием климатических условий на материке и, в частности, большой площадью горных систем и тропических лесов. Среди птиц очень мало доминирующих в мировой фауне по числу видов певчих воробьиных, многие палеотропические таксоны заменены на южноамериканские аналоги. Так туканы Ramphastidae (5 родов 36 видов) заменяют палеотропических птиц-носорогов Vucerotidae. Особую известность имеют колибри Trochilidae (102 рода, 329 видов), отдельные виды которых проникли далеко в Северную Америку, обитая в зоне тайги, зарегистрированы залёты даже на Чукотку.

Фауна птиц Неогей, в значительно большей степени, нежели фауна млекопитающих, сохранила своё своеобразие после возникновения Панамского перешейка в конце плиоцена. При этом, как указывает Э. Майр, родство орнитофауны Неогей и Африки необычайно мало. Лишь три семейства наземных птиц имеют циркумтропическое распространение: попугаи Psittacidae, бородатки Capitonidae и трогоны Trogonidae.

Фауна насекомых Южной Америки не уступает, а во многих таксонах и превосходит другие тропические фауны: африканскую и азиатскую, но изучена она гораздо хуже. Лишь в конце прошлого века открыли богатейшую энтомофауну верхних ярусов тропических лесов, но изучение её только началось. Здесь обитают крупнейшие по размерам насекомые, самые большие: муравей *Dinoponera* (8 видов, рабочие до 3–4 см длины), таракан *Magaloblatta blaberoidea* (10 см длины), жук *Titanus giganteus* (17 см длины), златка *Euchroma gigantea*, бабочка *Erebius agrippina* (размах крыльев 27 см), саранча *Tropidacrus albipes* (до 12 см длины, размах крыльев до 21 см). Однако средние размеры насекомых Неогей невелики, преобладают мелкие и средние (1,5–10 мм). Очень разнообразны муравьи, давая столь своеобразные формы, как странствующие эндемичные Ecitonini, уничтожающих всё на своём пути; *Oecophylla*, шивающих муравейники из листьев шелком, выделяемом их личинками; Attini, культивирующих в подземных гнёздах грибы на срезанных листьях. Зато хищные жуелицы — конкуренты хищных муравьёв — мало разнообразны, а наземные почти отсутствуют.

Флора Неогей весьма богата, в том числе и эндемичными семействами, по количеству видов она существенно превосходит флору любой другой биогеографической области Земли. Наиболее известные эндемы: суккулентные кактусовые Cactaceae, эпифитные бромелиевые, или ананасные Bromeliaceae, многочисленны эндемичные пальмы, из которых широко известны кокосовые пальмы *Cocos*, один вид которых *C. nucifera* широко расселился по тропикам, в том числе и в культуре. Не менее широко известны и почти столь же широко культивируют кокаиновые Erythroxylaceae. В цветоводстве широко известны канновые Cannaceae (1 род, 19–50 видов) и настурциевые Toraeolaceae (1–2 рода, 90 видов). Орхидеи Неогей гораздо более разнообразны, чем орхидеи остальных областей. Зато диптерокарповые весьма немногочисленны и представлены эндемичным подсемейством Pakaraimoideae с двумя видами, растущими на Гвианском нагорье и монотипичным родом подсемейства Monotoideae (подсемейство характерно для Африки). В отличие от Старого Света диптерокарповые тут не играют значительной роли в лесных ассоциациях.

Как сказано выше, СС Неогей, как и прочих частей суши, сильно антропогенно модифицированы. Антропогенное преобразование природы Южной Америки значительно больше, чем принято считать. Пожалуй истребление мегафауны здесь было более тотальным, нежели в любой из других областей Земли. Выше уже было сказано, что даже тропический дождевой лес Амазонской низменности столь сильно

преобразован в доколумбово время, что можно говорить о парке, а не о лесе (Heckenberger et al., 2003: 1710).

Не лучше ситуация и с безлесными экосистемами. Вполне вероятно, что пампа создана человеком, коль скоро «ничтожные остатки более или менее естественной растительности <пампы> можно найти лишь в полосе отчуждения железной дороги, по обе стороны автомобильных дорог» (Вальтер, 1975: 162). Представить по таким данным облик естественного растительного покрова совершенно невозможно.

В Неогее, вслед за А. Wallace, выделяют несколько подобластей, из них в двух сформировались биоты, богатые эндемичными таксонами разного ранга: в Бразильской и Патагоно-Чилийской.

1. **Бразильская подобласть** занимает север и северо-восток материка. Основные СС — тропический лес, большую площадь занимают также безлесные и мозаичные субтропические СС. Почти все неогейские таксоны достигают в этой подобласти максимального разнообразия. Эндемичны обезьяны, непарнокопытные (тапиры и лошади), пекари, ленивцы, муравьеды, туканы. Палеотропических плоядядных летучих мышей, или летучих лисиц Pteropidae экологически замещают вампиры Desmodontidae, из трёх видов которых кровью питается только один, а два — плодами. Кроме того, эндемичны ещё ряд семейств рукокрылых: Noctilionidae, Natalidae, Furipteridae, Thyropteridae. Необычайно разнообразны дневные бабочки. Эндемичны отряды птиц тинаму с одним семейством Tinamidae (8 родов 34 вида), внешне они сходны с курами, но родственны страусам.

2. **Патагоно-Чилийская подобласть** занимает юг материка, севернее поднимается в горы, простираясь до экватора. Малая площадь препятствовала биотическому обособлению подобласти в биогеографический регион, аналогичный Голарктике, но, как и последняя, она является производным субтропической биоты в умеренном климате. Вместе с тем в подобласти обитают таксоны, отсутствующие в Бразильской подобласти, ближайшие родственники которых обитают в Новой Зеландии или Австралии, реже на юге Африки или Мадагаскаре. Это сходство по большей части имеет реликтовый характер, отражая распространение этих таксонов в геологическом прошлом, когда Новая Зеландия и Австралия были объединены через Антарктиду с Южной Америкой в единый материк, а тропическая зона отсутствовала. Разнообразии СС сравнительно невелико. В основном это мозаичные СС. В умеренных широтах — это пампы, южнее на уровне моря и выше в горах — парамо. Эти СС почти без изменений по мере приближения к экватору поднимаются в горы. Виды высокогорий экваториальной зоны в основном те же, что и живут по берегам морей на юге. Поэтому какой-либо специализированной высокогорной биоты в Неогее нет. В недалёком прошлом безлесные ассоциации юга Южной Америки поддерживал крупный наземный ленивец *Mylodon*. Его волосяной покров позволял ему существовать в холодном климате. Ныне юг Аргентины занят холодными полупустынями.

«Обе открытые зоны, открытая умеренная и парамо, тянутся рядом на многие тысячи километров, фауны их живут не смешиваясь,.. хотя местами ширина той и другой зоны не превышает километра» П.П. Сушкин (цит. по: Бобринский, 1946: 279, 1951: 149).

В более увлажнённых районах, преимущественно на юге, развиты леса, с доминантами климаксов *Nothofagus* к востоку от Анд и на южной оконечности материка и лавровыми к западу от Анд, но и здесь *Nothofagus* играет значительную роль. Хвойные здесь представлены кипарисами, подокарповыми и араукариями вместо полностью отсутствующих сосновых. Здесь много таксонов беспозвоночных и растений, общих с Новой Зеландией, отчасти — с Австралией или югом Африки. Эндемичны для подобласти ценолестовые сумчатые Caenolestidae, кондоры. Обезьяны, непарнокопытные, пекари, древесные ленивцы, муравьеды, туканы, и многие другие позвоночные отсутствуют. Дневные бабочки представлены очень немногими видами. Кроме перечисленных выше автохтонов, биота подобласти имеет и некоторых эндемиков с голарк-

тическими корнями. Пример такого таксона — мозолоногие (ламы: гуанако и викунья).

Кроме этих подобластей выделяют ещё две (Бобринский, 1946, 1951): Мексиканскую, или Центрально-американскую (её выделял ещё А. Wallace) и Антильскую, биоты которых имеют явно вторичный характер, и их признают не все.

К **Мексиканской подобласти** относят тропические леса, произрастающие по бережьям Центральной Америки, и южную часть Флориды. Во Флориде в последние тысячелетия большая часть тропической биоты позвоночных была истреблена, в значительной степени уничтожены и местные СС. Ныне она заселена средиземноморскими видами, способными обитать в практически полностью окультуренном ландшафте. Однако по естественной флоре и фауне беспозвоночных и палеонтологическим данным принадлежность юга Флориды к Неогее сомнений не вызывает. Биогеографическую характеристику основной части подобласти, занимающей Центральноамериканский перешеек, дать затруднительно, поскольку по горным системам Голарктическая биота продвигается далеко на юг, а неотропическая по бережьям — на север. В сводных же работах подсчитывают число видов в отдельных странах, на территории которых расположены участки как Голарктики, так и Неогей. В результате создаётся впечатление существования смешанных биот, что вряд ли соответствует действительности.

Антильская подобласть занимает Антильские острова. Поскольку климат Антильских островов тропический, до появления человека они были заняты влажными тропическими лесами, а горы — субтропическими, были здесь и мозаичные СС, которые поддерживали наземные ленивцы и крупные грузуны (*Amblyrhiza inundata* до 200 кг). Антильские острова были островами с палеоцена—эоцена (не менее 40 млн. лет) (Хаин, 2001). На островах Вест-Индии обитала та часть неотропической биоты, которая смогла преодолеть морские пространства, из которой сформировались местные эндемы. Биота островов архипелага имеет все признаки островных биот: малое число исходных видов среди таксонов, для которых морские проливы были серьёзной преградой (млекопитающие, наземные моллюски), сравнительно высокое разнообразие таксонов с высокой расселительной способностью (птицы) и высокий эндемизм и тех, и других. Особенно высок эндемизм биот крупных островов Кубы и Гаити, размеры которых позволили сформироваться развитым СС. В целом биоты отдельных островов имеют явные неогейские корни, при этом сходство биот отдельных островов обусловлено с одной стороны отсутствием одних и тех же таксонов, с другой — наличием некоторых реликтов на крупных островах (например, щелезубов *Solenodontidae* на Кубе и Гаити, близких к мадагаскарским тенрекам и африканским выдровым землеройкам). Объединяет острова архипелага и компактное расположение. Поскольку островные популяции крупных животных малочисленны, большая часть крупных животных Вест-Индии была истреблена. Так, на Кубе были истреблены два вида собачьих (*Cubacyon transversidens* и *Indocyon cribensis*), гигантские грызуны (*Geocapromys columbianus*, возможно, в XVI в.), гигантский орёл (Naish, 2007), несколько родов наземных ленивцев (наиболее свежие остатки датированы радиоуглеродным методом XII в.), а также огромная (ростом около 1 м, вес — 8–9 кг), плохо летающая сова *Ornimegalonyx oteroi*. Когда её кости были впервые найдены в 1954 г., её отнесли к флороракосам — уж слишком крупны были останки. Только через 11 лет более подробное изучение костей показало, что принадлежали они самой крупной сове из всех когда-либо живших на планете. Вымерла 10–8 тысяч лет назад. Крупные черепахи *Chelonoidis* были уничтожены сначала на Больших Антильских островах, тогда как на некоторых маленьких и изолированных они дожили почти до исторического времени (Rhodin et al., 2015).

Неогейской по происхождению биотой населены и другие острова, расположенные вблизи Южной Америки, наиболее известными из которых являются Галапагосские, Сан-Хосе, Фольклендские. Из-за малых размеров островов, несмотря на высокую долю эндемиков, общее число эндемичных таксонов невелико, поэтому, в от-

дельные биогеографические регионы высокого ранга эти острова не выделяют.

Массовое проникновение индейцев из Северной в Южную Америку произошло 10 000 лет назад, но есть данные о заселении Южной Америки и ранее, 13–11 380 лет назад. Как бы то ни было, археологические данные показывают, что люди застали, как уже указывалось выше, значительно более разнообразную мегафауну. Андские индейцы содержали в каменных пещерных стойлах мегатериев как минимум ещё 5000 лет до н. э., а, возможно, 2000–1500 лет до н. э., в пещерах Патагонии найдены большие куски кожи наземных ленивцев (Пузанов, 1938). Были даже племена, специализировавшиеся на охоте на них. На стоянках индейцев найдено много остатков мастодонтов (Montane, 1967; Bryan et al., 1978; Correal Urrego, 1981; Dillehay, Collins 1988; Prado et al., 2001). В Венесуэле найден скелет молодого мастодонта с каменным наконечником в тазовой полости (Gruhn, Bryan, 1984). Практически вся мегафауна, населявшая Неогей к моменту вселения человека, была им истреблена. Вымерло в сумме 52 рода млекопитающих из 73 родов, которые застал человек в Южной Америке (без грызунов, зайцеобразных, сумчатых, насекомоядных и рукокрылых, т. е. отрядов, представители которых невелики по размерам) (Cione et al., 2003). Всего после проникновения людей в Южной Америке вымерло 80% видов млекопитающих весом более 50 кг (Edmeades, 2005). Оставшиеся виды — обитатели тропических лесов или хищники, многочисленные же стада, бродившие по южноамериканским равнинам, подобно тому, как это сейчас можно наблюдать в Африке, исчезли, оставив лишь кости.

На Антильских островах наземные ленивцы были уничтожены гораздо позже, чем на большей части материка, но также вслед за их колонизацией, подобно тому, как это произошло с мамонтами островов Голарктики и слонами островов Средиземного моря.

Палеотропическая область, или Палеотропис

Биоты основных частей Палеотрописа: Африки, Мадагаскара, Юго-восточной Азии и Новой Гвинеи — длительное время развивались в изоляции, что привело к формированию в них многочисленных эндемов. Часть Азиатского континента — Индостан — первоначально входила в состав Африки и к моменту её соединения с Азией сохранила многие африканские таксоны, вошедшие в состав Азиатской биоты. Но соединение Африки и Азии произошло столь давно, что таксоны с высокими расселительными способностями проникли из одной части в другую, обусловив значительное единство их биот. Проникновение человека в Азию привело к существенному уничтожению мегафауны Палеотрописа, при этом многие таксоны уцелели в Африке (бегемоты, жирафы, страусы), реже наоборот, исчезли в Африке (индийский слон); это усилило различия биот Африки и Азии. Антропогенные изменения, однако, согласно принятой здесь концепции следует игнорировать. Тем не менее, различия биот Африки, Мадагаскара и Юго-восточной Азии всё же достаточно велики, чтобы рассматривать их как отдельные подобласти. Новая Гвинея и ТДЛ Австралии включены здесь в ранге подобласти в Палеотропис, а не в Австралийскую область. Причины этого рассмотрены выше.

Наиболее сходны Африка и Юго-восточная Азия. В Азии были широко распространены слоны, бегемоты, носороги, жирафы, ящеры, плодоядные летучие мыши, или летучие лисицы Pteropidae, гиены (пятнистая, до сих пор обитающая в Азии и *Pachycrocuta brevirostris*, достигавшая 1 м высоты в плечах (пятнистая гиена около 85 см) (Turner, Anton, 1996), африканские страусы Struthionidae. В Африке и тропической Азии эти таксоны представлены часто одни и теми же или очень близкими видами. Ныне наиболее сходны биоты ТДЛ Азии и Африки, тогда как биоты мозаичных сообществ Азии сильно антропогенно обеднены и их остатки выглядят гораздо более

«Напрасно мы стали бы искать в Южной Америке... слонов» (Пузанов, 1938: 6).

отличными от мозаичных сообществ Африки, чем это было до вмешательства человека. Ареал некоторых сохранившихся видов, свойственных безлесным частям мозаичных СС охватывает также субтропические районы Голарктики.

Для лесов Африки и Юго-Восточной Азии характерно семейство диптерокарповых *Dipterocarpaceae* — это всегда деревья, высота некоторых видов достигает 75 м и более, но в Африке и Азии растут представители разных подсемейств.

Африканская подобласть

С позднего мезозоя до миоцена, т. е. на протяжении 60 млн. лет Африка была полностью изолированным единым материком. Длительная изоляция Африки и её большая площадь с разнообразными условиями привели к развитию там богатой эндемичной биоты, в том числе очень высокого ранга. Среди млекопитающих это в первую очередь *Afrotheria* — надотряда, установленного лишь в конце XX в. на основе анализа молекулярных данных. В него входят, кроме хоботных, даманов и сирен, которых сближали и ранее по морфологическим данным, также такие совсем не похожие на слонов отряды как, трубкозубы, прыгунчики и тенрековые. Большая часть этих таксонов расселилась за пределы Африки, а хоботные до того, как были истреблены человеком, были эдификаторами почти на всей поверхности суши, за исключением Австралии и Антарктиды.

Пять миллионов лет назад общее число видов хоботных Африки достигло 16 (Todd, 2006). В плейстоценовых безлесных экосистемах хоботные, кроме единственного африканского рода *Loxodonta*, были представлены видами родов мамонт *Mammuthus subplanifrons* (первый представитель рода) и индийский слон *Elephas*, а также представители двух других семейств хоботных: *Gomphotheriidae* — *Anancus* (вымер около 2 млн. лет назад) и *Deinotheriidae* — *Deinotherium bosazi**. Архаичный *Loxodonta africana* обитал во влажных лесах. Затем *Mammuthus* исчезают, и безлесными СС Восточной Африки монополюсно овладевают слоны рода *Elephas* (*E. recki*, потом *E. iolensis*); в саваннах севера и юга континента они сосуществовали с *L. atlantica*, крупным прогрессивным родичем нынешнего *L. africana*, который по-прежнему обитал во влажных тропических лесах в облике мелкого *L. africana cyclotis*. *E. recki* достигал 4,5 м в плечах и был широко распространён в Африке 3,5–1 миллион лет назад.

Виды *Elephas* формировали своеобразную «беспожарную» саванну, несовершенным аналогом которой теперь является прибрежная зона выпаса бегемотов. В вюрме от *L. africana cyclotis* возникает крупная саванновая раса *L. africana africana* (всё же уступавшая *L. atlantica* величиною), замещающая экологически два первых вида (Kingdon, 1979). Примерно 1,4 млн. лет назад от всего этого разнообразия хоботных (8–12 видов) остались сначала два (*Elephas* сохранился ещё некоторое время), а затем один современный вид *Loxodonta***.

Некоторые виды мегафауны, вымершие в это же время (Рис. 3.55):

Быкообразная жирафа сиватерий *Sivatherium maurusium* (вес около 1 т), *Ancylotherium* — один из последних халикотериев из отряда непарнокопытных, достигавший 2 м в холке, последний гиппарион (*Hipparion lybicum*), гигантская гелада

* Отдельный подотряд хоботных, противопоставляемый остальным (мастодонтам, слонам, мамонтам, стегодонам и др.). Отличались отсутствием бивней в верхней челюсти и наличием изогнутых вниз и назад бивней в нижней. Возникли в Африке, обитали и в Западной Европе. Никогда не были разнообразны. (Shoshani, Tassy, 2005). Наиболее поздние находки — 1 млн. лет назад (Кения).

**Grubb et al. (2000) показали морфологическую разницу между двумя подвидами *Loxodonta africana*, достаточную, по их мнению для повышения ранга подвигов до видового. Roca et al. (2001) показал, что молекулярные данные подтверждают это мнение. Однако Eggert et al. (2002), также основываясь на молекулярных данных показали, что нет различий между *L. cyclotis* и *L. africana*, а есть различия между географическими группами, не соответствующими группам, выделяемым по морфологии.

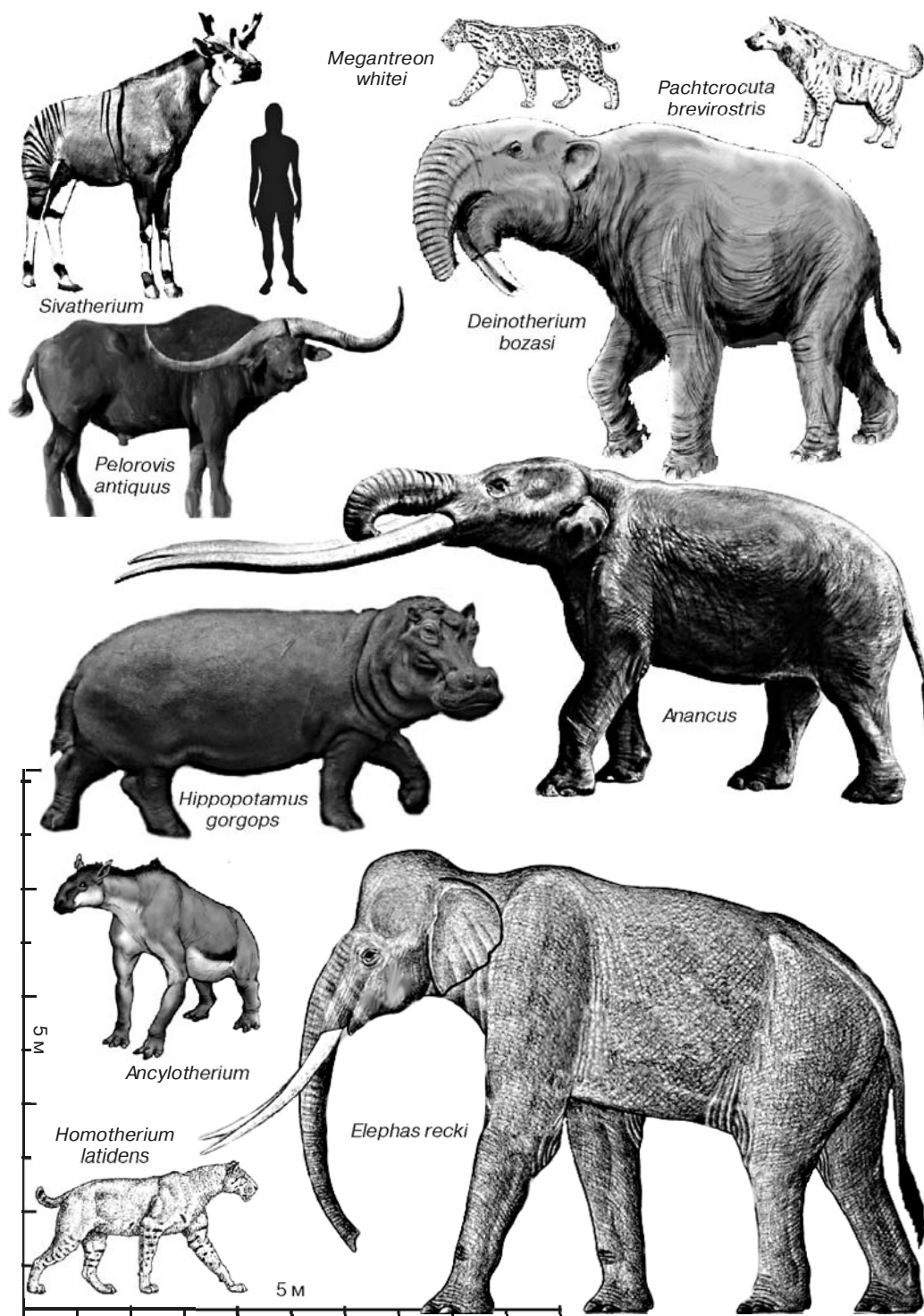


Рис. 3.55. Некоторые представители мегафауны, исчезнувшие с появлением человека в Африке.

(*Theropithecus oswaldi*), ряд антилоп, павианов (Martin, 1984). Вымерло и несколько видов свиней, тогда как нынешний бородавочник *Phacochoerus africanus*, прежде малочисленный, размножился (Kingdon, 1979), впрочем его немного более крупный родственник *Metridiochoerus* вымер. Уже ранние гоминиды, начиная с *Australopithecus* охотились на крупных черепаха, таких как "*Aldabrachelys*" *laetoliensis* (длина карапакса 1 м) исчезнувшей уже 2,6 млн. лет назад, как и многие более мелкие виды (Rhodin et al., 2015).

Поскольку на других континентах ничего подобного не происходило, связывать это катастрофическое вымирание мегафауны с климатом невозможно. Не происходило в Африке в это время каких-либо геологических процессов, способных вызвать

«While there are numerous records of Late Pliocene to Early Pleistocene fossil giant tortoises from continental Africa, none except for the somewhat smaller extant *Centrochelys sulcata* and *Stigmocheilus pardalis* have been reported from more recent deposits» (Rhodin et al., 2015: 14).

такое вымирание. Поэтому вымирание следует объяснять перестройками самой биоты. Палеонтологические данные свидетельствуют: именно в это время возник *Homo erectus* — эффективный неспециализированный хищник. Не удивительно, что в это же время вымерли и хищники: несколько видов гиен, вероятно, из-за конкуренции с человеком вымерли и медведи, ареал которых охватывал

всю Африку (ныне только в северной встречается бурый медведь Голарктики).

С появлением *Homo erectus* в Африке примерно за 300 тысяч лет вымерли все три вида африканских саблезубов *Machairodus*. Помимо конкуренции с человеком, оставшийся вид слона, скорее всего, обладал интеллектом, достаточным не только для обороны от человека, но и для более эффективной защиты от саблезубых. Это могло добавить им проблем.

После вымирания практически всех крупных хищников Африки на первые роли вышли львы. Возможно, коэволюцией львов и человека объяснимы различия в поведении львов Африки и Азии: прайды азиатских гораздо менее чётки, самцы даже часто охотятся сами. В Азии большая часть потенциальной добычи львов быстро была уничтожена конными охотниками, тогда как верховых животных в Африке не было до исторического времени. Охота на малочисленных мелких животных большими устойчивыми прайдами по-видимому не выгодна.

Следующее глобальное вымирание в Африке произошло уже почти в историческое время (4–5 тысяч лет назад) в результате опустынивания Сахары (Reed, 1970) из-за заполнения саванн Магриба стадами скота. Всего 4 тысячи лет назад вымер гигантский длиннорогий буйвол *Pelorovis antiquus* господствовавший в Африке почти весь антропоген, в юрме его заменяет более мелкий современный буйвол *Syncerus caffer* (Kingdon, 1982). Вместе с ним здесь вымерли ещё несколько видов парнокопытных и гигантская зебра *Equus capensis* (Klein, 1984).

В результате современная биота крупных позвоночных Африки на треть беднее исходной (Martin, 1984; Klein, 1984).

Вымирание мегафауны совпало с резким учащением пожаров (Kingdon, 1979; Owen-Smith, 1987, 1989) — следствием как намеренных поджогов, так и разрушения СС, в результате чего стала накапливаться несъеденная трава, которая высыхала, превращаясь в горючий материал. Этот процесс изменения экосистем хорошо документирован в Австралии (см. выше).

Опустыниванию Африки способствовало и то, что, как и в случае с Австралией, большая часть материка никогда не была покрыта морем. Поэтому биогены сотни миллионов лет лишь вымывались из почв большей части Африки и лишь в районах вулканизма они поступали с продуктами извержений. После разрушения климатических ассоциаций с запасом биогенов, хранящемся в деревьях (лесные ассоциации) или почве (безлесные ассоциации), биогены были безвозвратно утрачены и сукцессии остановились на ранних ксеросериальных стадиях (биотопический субклимакс).

Диптерокарповые представлены подсемейством монотовые Monotoideae.

В начале миоцене Африка вступила в контакт с Азией (Аравийский полуостров и западная Азия тогда не были столь засушливы, как ныне), а в конце миоцене, через Пиренейский и Аппенинский полуострова, а затем через образовавшуюся Малую Азию — с Европой. Эта новая связь привела к взаимному обогащению африканской и азиатской биот.

Африканская подобласть неоднородна. Наибольшие отличия имеют те же районы, что и обособляются по пресноводной фауне — Абиссинское нагорье и юг Африки.

В биоту Абиссинского нагорья входят голарктические вселенцы, представленные теми же видами, что и в Голарктике (кабан *Sus scrofa*) или близкими к ним (эфиопский волк *Canis simensis*, эфиопский козёл *Capra walie*). Абиссинская часть ареала этих голарктов явно реликтового происхождения, вероятно они попали сюда в периоды оледенений. При этом многие широко распространённые в Африке таксоны тут отсутствуют. Особенности биоты юга Африки и их причины рассмотрены в Главе 1.

Ориентальная, или Индо-Малайская подобласть

Многие таксоны возникли здесь, а позднее расселились шире. Например, гиены *hyaenidae* возникли в Азии в верхнем миоцене и расселились в Африку.

До позднего вюрма в регионе обитали несколько родов *Elephantidae* — семейства возникшего и эволюционировавшего в Африке: намадийский слон *Elephas namadicus*, весом до 7 т и до 3,9 м высоты в плечах, длина 8 м, не считая трёхметровых бивней) и индийский *E. maximus* (весом до 8,8 т, обычно менее 4 т и до 3,3 м, возможно даже до 3,7 м высоты в плечах, обычно менее 2,7 м). Кроме того, совместно с *Elephantidae* более 2 млн. лет обитали эндеми южной Азии (доходили на север до Корейского полуострова) — *Stegodontidae* (до 11 видов). Стегодонты, по крайней мере на юге Китая, были гораздо более обычны, чем слоны (Saegusa, 2001). Все рода хоботных давали карликовые виды на островах восточной и юго-восточной Азии (Сулавеси, Флорес, Тимор, Сумба в Индонезии, Лусон и Минданао в Филиппинах, на Тайване и в Японии). *Stegodon sondaari*, например, весил около 300 кг. Из парнокопытных обитали жирафы: *Giraffa* и сиватерий, многочисленные виды свиней, павианы *Papio* (Дарлингтон, 1966; Kingdon, 1979; 1982; Quaternary extinctions, 1984), много видов быков, как сохранившихся до сих пор, так и вымерших, например карликовый буйвол Филиппин *Bubalus cebuensis*; карликовые бегемоты *Hexaprotodon sivalensis*, *H. palaeindicus* (возможно, ещё несколько видов). Из непарнокопытных носороги (*Rhinoceros sinensis* и *R. philippinensis* принадлежащие к тому же роду, что и индийский *R. unicornis* и яванский *R. sondaicus* носороги), несколько родов тапиров (*Megatapirus augustus* — истреблён в Китае около 4000 лет назад). Многочисленные были и наземные приматы, в том числе гигантопитеки (MacKinnan, 1971 и др.). Как и во многих других районах, здесь были свои гигантские черепахи, длина карапакса крупнейшей — *Megalocheilus atlas* — достигал 210 см, вес до 800 кг. Время исчезновения крупных черепах на островах Индо-Малайского архипелага используют для датировки заселения ими *Homo*. До исторического времени сохранялся *Struthio asiaticus* — вид, близкий африканскому страусу.

Некоторые виды мегафауны, вымершие в это же время показаны на Рис. 3.56.

В плейстоцене леса захватывали, по климатическим причинам, гораздо большую площадь, чем в Африке.

Род *Homo* расселялся в Азию дважды. Сначала — 1,8 млн. лет назад — это был вид *H. erectus* (Lewin, 2005), от которого, вероятно, произошёл эндемичный вид мыслящего примата — *H. floresiensis*. Расселение произошло стремительно: при скорости движения границы ареала в 20 км за генерацию, *H. erectus* был способен расселиться из восточной Африки до восточной Азии за 25 тыс. лет.

Как *H. erectus*, так и *H. floresiensis* были сметены второй волной миграции *Homo*, на этот раз уже *H. sapiens*, произошедшей 60 тыс. лет назад. Картина вымирания би-

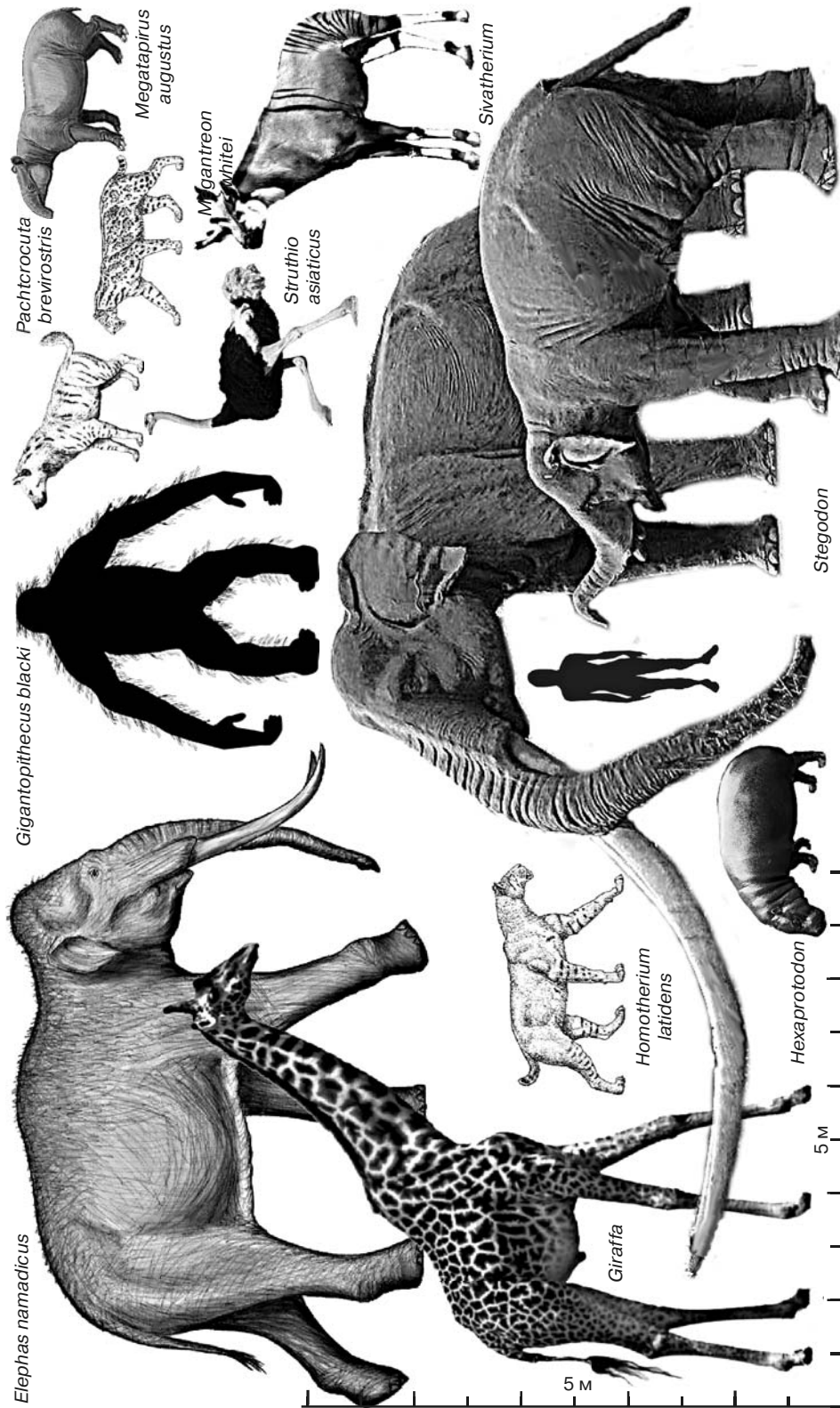


Рис. 3.56. Некоторые представители мегафауны, исчезнувшие с появлением человека в Ориентальной подобласти (в одном масштабе). Силуэт гигантопитека дан по пропорциям ближайшего из живущих видов — орангутана (найлены только зубы и нижняя челюсть).

оты в общем сходна с африканской (Hooijer, 1975; Алексеев, 1978; Misra, 1987; Olsen, 1987 и др.), но его масштаб был в тропической Азии больше, чем в Африке. Наиболее поздние остатки *Stegodon* на юге Китая датируют 4100 лет назад (Saegusa, 2001). Тогда же, по-видимому, вымерли и *Elephas namadicus* (Алексеев, 1978; Kamei, 1981). В Двуречье была найдена небольшая статуэтка, на которой, несомненно, изображен самец сиватерия *Sivatherium maurusium* (Жегалло и др., 2001). Вымерли не только виды копытных и приматов, аналогичные вымершим в Африке, но и многие, сохранившиеся там. Бегемот исчез в Азии в голоцене. Возрастной спектр костных остатков *Rhinoceros sinensis* в пещере Panxian Dadong показывает, что они — результат деятельности человека (Schepartz, Miller-Antonio, 2008). Поэтому существенная часть различий мегафауны Индо-Малайского региона и Африки имеет антропогенную природу. Большая сохранность африканской мегафауны по сравнению с азиатской, возможно, объяснима её длительной коэволюцией с гоминидами. Свою роль сыграло и то, что в Африке до исторического времени не использовали животных для верховой езды, тогда как в Азии использовали лошадь, осла, верблюдов, слона. Впрочем, сохранение индийских слонов, вероятно, объясняется тем, что в неволе они практически не размножаются. Поэтому использование их человеком возможно только при сохранении диких стад.

Фауна птиц в своей основе первично африканская.

Диптерокарповые представлены подсемейством Dipterocharpoideae.

Мадагаскарская подобласть

Мадагаскар — возвышенное горное (1000–1500 м) плато, окружённое низменностями, климат тропический на севере и субтропический на юге, осадков много на восточном побережье и сравнительно мало на западном и на плато (Полиан, 1990).

Мадагаскар отделился от Африки в раннем или среднем мелу (90–80 млн. лет назад) или даже в юре, но, возможно, ещё длительное время после этого многие сухопутные виды могли достигать острова из Африки по цепи мелких островов, переплывать пролив на деревьях или самостоятельно (вероятно, последний путь неоднократно использовали гиппототамы, образовавшие на Мадагаскаре несколько видов двух родов). В настоящее время минимальная ширина пролива, отделяющего остров от Африки, порядка 500 км, глубина — более 1 км, что исключает его осушение не только в плейстоцене, но и, по-видимому, в течение всего кайнозоя. Биота Мадагаскара, несомненно, является производной от африканской, в некоторых таксонах велико сходство и с фауной Индии (также бывшей частью Африки). Например, из 37 родов наземных моллюсков, 7 эндемичны, 6 — общие с Африкой, 4 — с Африкой и Индией и 11 — с Индией (Гриво, 1990). За время длительной изоляции острова на нём сформировалась много эндемов, часто довольно высокого ранга, а на видовом уровне эндемизм близок к 100%. Предковые формы, если сохранились, обитают в Африке, преимущественно на юге, некоторые же в Африке отсутствуют, но имеются в тропической Азии. Однако изоляция самой Африки была прервана в миоцене, и африканская биота была обогащена индо-малайскими элементами, поэтому мадагаскарскую биоту можно рассматривать как сильно обеднённую производную африканской домиоценовой биоты. Возможно, что Мадагаскар отделился от Африки до появления там млекопитающих и вся териофауна попала на Мадагаскар преодолев пролив (Полиан, 1990), это процессу способствовали и плоты из плавающих растений, выносимых реками в периоды половодья (Бенсон, 1990).

Развившаяся на Мадагаскаре биота была довольно разнообразна с большим числом эндемичных видов, иногда аналогичных видам других тропических районов (Geer et al., 2010) (Рис. 3.57). Так, место настоящих обезьян занимали полуобезьяны, или лемуры, группируемые в пять семейств. Лемуры-ленивцы *Palaeopropithecidae* были аналогом южноамериканских ленивцев. Одни из них висели на ветках подобно древесным ленивцам (*Babakotia radofilai*, *Palaeopropithecus ingens*). Огромный

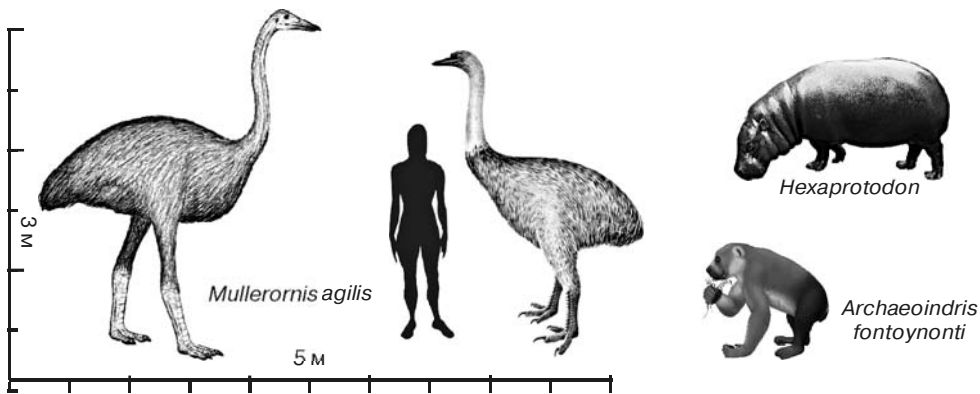


Рис. 3.57. Некоторые представители мегафауны, исчезнувшие с появлением человека на Мадагаскаре.

Archaeoindris fontoynonti весил порядка 200 кг и занимал на Мадагаскаре экологическую нишу, близкую к южноамериканским наземным ленивцам. Другой вид, *Palaeopropithecus ingens*, был размером с шимпанзе и жил на деревьях, где поедая сочные плоды и листья. Представитель монотипичных Megaladapidae, *Megaladapis edwardsi*, лазил по деревьям и был размером с крупного орангутана, а его череп с мощными челюстями достигал в длину 30 см, строение зубов доказывает, что эти животные были растительноядными и вели примерно такой же образ жизни, как и современные коала. *Megaladapis* просуществовал достаточно долго и вымер около 500 лет назад из-за активной охоты и сведения лесов. После того, как настоящие обезьяны (*Homo sapiens*) достигли острова, все крупные лемуры были истреблены, самым крупным на данный момент является индри, весом примерно 10 кг. Время истребления лемуров-ленивцев неясно, есть данные, основанные на опросах местного населения, что старики ещё видели некоторых из них. Из характерных для Африки афротериев на Мадагаскаре были только трубказуб (ныне истреблён), тенреки и вымерший эндемичный отряд мадагаскарских муравьедов *Bibymalagasia*, описанный только в 1994 г. с двумя видами. Описание биоты Мадагаскара (Flacourt, 1658) свидетельствует о существовании в то время носорога (ископаемых остатков нет) и одного–трёх видов сухопутного карликового бегемота *Hexaprotodon*, родственных африканским и азиатским видам. *Hexaprotodon* был весьма обыкновенен (Дарлингтон, 1966). Кроме того на Мадагаскаре обитали земноводные бегемоты (см. следующую Главу). Эпиорнисы Aepyornithidae — мадагаскарские аналоги моа, которых выделяют в самостоятельный отряд. Описано два рода и семь видов, самые крупные были выше 3 м и весили полтонны. Яйцо эпиорнисов достигало 35 см длины, а объём — 160 куриных (около 9 л). Субфоссильные остатки эпиорнисов обычны в южной безлесной части острова. До заселения Мадагаскара людьми у эпиорнисов не было серьезных врагов, за исключением крокодилов и орла *Stephanoaetus mahery* (мельче новозеландского орла Хааста, но всё же почти до 2 м в размахе крыльев). В полуископаемом состоянии с Мадагаскара известны гигантские черепахи (длина карапакса *Aldabrachelys abrupta* до 115 см), вероятно игравшие существенную роль в травоядной мегафауне. На Маскаренских островах и островах Мозамбикского пролива их ещё застали европейцы, но на Мадагаскаре все гигантские черепахи были уничтожены вскоре после прибытия человека из Африки примерно 2000 лет назад (Rhodin et al., 2015). Вероятно, черепахи, эпиорнисы, крупные лемуры и бегемоты и были эдификаторами мозаичных СС.

Многие таксоны, богато представленные в Африке и Палеотропике отсутствуют: из земноводных жабы, хвостатые, червяги; из рептилий агамы, вараны, настоящие ящерицы, аспидовые, гадюковые (т. е. на острове вообще нет ядовитых змей); из

птиц дрофы, трогоны, птицы-носороги, бородастики, дятлы; из млекопитающих хоботные, даманы, копытные, ящеры, зайцеобразные, псовые, кошачьи. Отличия современной биоты Мадагаскара от африканской возросли в результате истреблением человеком некоторых таксонов на Мадагаскаре.

В целом в нативной биоте Мадагаскара земноводные полностью эндемичны на видовом уровне и на 80% на родовом (Бломерс-Шлоссер и др., 1990). Среди рептилий эндемизм превышает 95% (из 260 видов); разнообразны черепахи (ныне уцелели только мелкие виды, крупные дольше сохранялись на островах), хамелеоны и сцинки, 15 эндемичных родов ужовых. Мадагаскарские игуаны, не встречающиеся в Африке (Блан, 1990), образуют эндемичное подсемейство *Oplurinae*, отделившиеся от остальных игуан, согласно данным по митохондриальной ДНК в средней юре около 165 млн. лет назад, т. е. тогда, когда Южная Америка, Африка и Мадагаскар входили в состав одного материка (Okajima, Kumazawa, 2009). Среди птиц пять эндемичных семейств пастушковые куропатки *Mesitornithidae*, 3 вида; куролюбы *Leptosomidae*, 1 вид; земляные ракши *Brachipteraciidae*, 5 видов; филепитты *Philepittidae*, 6 видов и особенно ванги *Vangidae*, 14 видов которых демонстрируют поразительную адаптивную радиацию. Среди млекопитающих наиболее разнообразны лемуры (пять семейств); тенреки *Tenrecidae* (28 видов), эндемичное подсемейство мышей *Muridae* — *Nesomyinae*, эндемичные хищные *Eupleridae* (7 родов), сходные с виверровыми *Heprestidae*, летучие мыши, эндемичные на 60%, включая эндемичное семейство *Muzopodidae* с двумя видами. Весьма любопытно богатство мадагаскарской фауны *Scarabaeinae* (180 видов, из них только 2 не эндемы), поскольку представители подсемейства обычно питаются навозом крупных млекопитающих (Крыжановский, 2002), почти отсутствовавших на острове. Большинство отрядов насекомых почти исключительно состоит из эндемиков острова, причём такой высокий эндемизм свойственен не только видовому, но и родовому уровню.

Из 12 000 видов цветковых растений, 85% видов — эндемы, из 180 семейств — 7 эндемичны, одно из них *Didiereaceae* имеет жизненную форму кактусов или молочаев. Из 1600 родов — 25% эндемичны (Гийоме, 1990). Это вполне сопоставимо с Капским регионом, который часто рассматривают как отдельное царство. Там 6 эндемичных семейств покрытосеменных, 19,5% родов — эндемы, из 8500 видов 90% — эндемы (Dyer, 1975; Goldbaltt, 1978). Диптерокарповые представлены подсемейством монотовые *Monotoideae*, общим с Африкой. Любопытно, что из 9 или 10 видов баобабов (*Adansonia*) семь — эндемы Мадагаскара (один — эндем Африки, один или два — Австралии).

Как и Австралия, Мадагаскар никогда не был морем и биогены сотни миллионов лет лишь вымывались из его почв. Поэтому после сведения разрушения климатических ассоциаций с запасом биогенов, хранящемся в деревьях (лесные ассоциации, особенно тропические дождевые леса) или почве (безлесные ассоциации) не происходит их восстановления, а, наоборот, биогены вымываются с территории ассоциаций, почва подвергается эрозии и сукцессии останавливаются на ранних ксеросериальных стадиях (биотопический субклимакс).

Время появления человека на Мадагаскаре точно не установлено, но в последнее время обнаружены данные, свидетельствующие о том, что это произошло 2000–2350 лет назад (Goodman, Jungers, 2014). Были ли это преселенцы из Африки или из Азии, неизвестно, но население острова было достаточно многочисленно, чтобы постепенно видоизменить облик острова. Всё усиливающийся их пресс на биоту при существенных климатических колебаниях привели к тому, что ныне от всей мегафауны остались лишь кости, куски скорлупы огромных яиц*, да народные сказания. Существенную роль сыграло также интродуцирование коров, крыс, мышей и мангустов. Акклиматизированные на Мадагаскаре как источник традиционной пищи французами (ко-

«Madagascar's Holocene natural history has been portrayed as a one-act morality play: a paradise of wonders destroyed by the cupidity and folly of men» (Dewar, 1997).

торым остров принадлежал до 1960 г.) лягушки — азиатская *Rana tigrina* и африканская *Ptychadena mascarensis* — существенного влияния на СС острова не оказали.

Авторы не всех биогеографических схем рассматривают Мадагаскар как подобласть Палеотрописа, некоторые выделяют его в отдельную область. Независимо от ранга, придаваемого тем или иным автором биоте Мадагаскара, этот остров, как и Новую Гвинею, обычно рассматривают как единый биогеографический выдел, несмотря на то, что на острове имеются самые разные экосистемы: влажные тропические и субтропические леса и мозаичные СС. С.М. Разумовский (1999) рассматривает остров как два биогеографических выдела, один из которых (тропические дождевые леса) он относит как отдельный район к Мозамбикской провинции, коренной породой климакса которой является *Piptadenia buchananii* с чем по составу остальной биоты никак согласиться нельзя. Оставшуюся часть С.М. Разумовский выделяет как самостоятельную субтропическую провинцию с коренной породой климакса *Ocotea madagascariensis*. Тахтаджян (1978, 1986) разделил Мадагаскар на 5 районов, но критерии этого деления, он, как обычно, не указал.

Новогвинейская подобласть

Хотя большинство зоогеографов относит Новогвинейскую подобласть к Австралийской области, здесь она включена в Палеотропис. Аргументация этого и характеристика биоты подобласти приведены выше при рассмотрении Австралийской области. Некоторые таксоны, вероятно, возникли в Новой Гвинее и позднее более или менее широко расселились за её пределы. Вполне возможно, что Новогвинейскую подобласть следует разделить на две части: горную субтропическую с *Nothofagus* с кожистыми листьями и тропическую с биомами, основанными на азиатской флоре.

Голарктика

Южная граница Голарктики является северной границей Палеотрописа (в Европе) и Неогени (в Северной Америке). В Африке границей принято считать Сахару. В действительности по фауне млекопитающих и птиц Сахара ближе к более южным районам Африки, тогда как по фауне насекомых и наземных моллюсков — к Голарктике. Как бы то ни было, учитывая недавнее и по всей вероятности антропогенное происхождение этой пустыни, следует признать, что СС Сахары были разрушены, а новые не возникли из-за крайне неблагоприятных условий и короткого времени существования Сахары. Территория эта, таким образом, является переходной областью неопределённой принадлежности.

В СС Голарктики после последнего ледникового периода произошло массовое выпадение крупных млекопитающих (Рис. 3.58), птиц и рептилий. В северной Голарктике уничтожение мамонта привело к исчезновению «слоновьего» ландшафта. Подробно «слоновий ландшафт» рассмотрен в начале этой Главы, здесь лишь можно напомнить, что африканские слоны деревья толщиной до 35 см (редко до 70 см) выворачивают с корнями; у более крупных обдирают кору — фактически почти любое дерево Голарктики хоботные могли вывернуть с корнями. Пришедшая на смену мозаичности поясность привела к распространению на огромных площадях одних ассоциаций, тогда как другие ассоциации на тех же площадях стали редкими или вовсе исчезли. В результате широко распространились диаспорические субклимаксы.

Исчезновение «слоновьего» ландшафта в умеренном климате имело и другие эффекты, отсутствующие в тропических и субтропических районах:

* По другим данным на Мадагаскаре эпиорнисы сохранялись до XVIII–XIX вв. Ископаемые останки эпиорнисов известны и из неогеновых отложений Передней Азии и Северной Африки. Вероятно, эпиорнисы и гигантские орлы стали прообразами гигантской птицы Рух арабских сказок «Тысячи и одной ночи». Имеются устные сообщения местных жителей о том, что ещё в 1976 г. в одной из отдалённых деревень жил одомашненный бегемот.

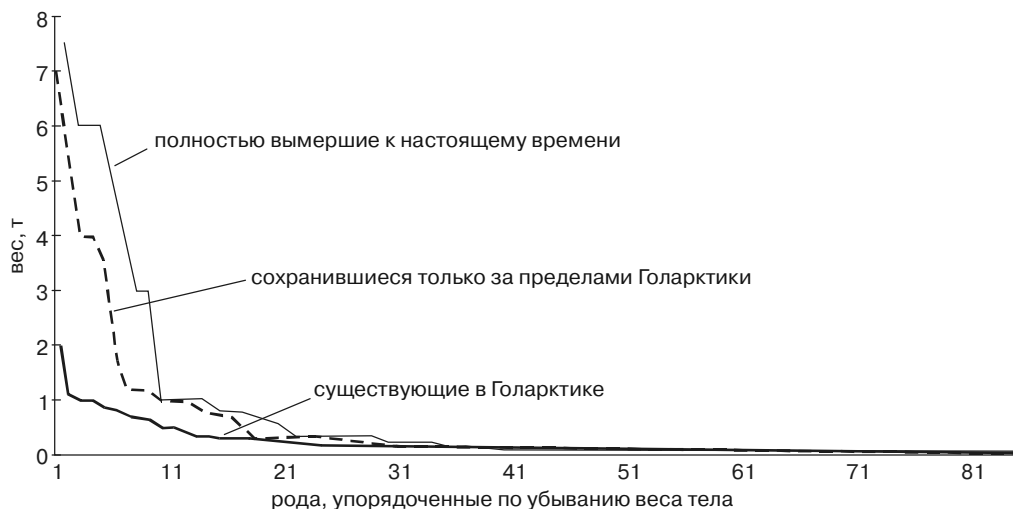


Рис. 3.58. Распределение по размеру родов крупных млекопитающих Голарктики, существовавших в течение последних 15000 лет по Жегалло и др. (2001).

Существующий на протяжении нескольких месяцев снежный покров нередко весьма глубок. Ныне глубокий снег и гололёд — одна из основных причин гибели копытных, происходящей зачастую при отсутствии недостатка корма. Частично в охотничьих хозяйствах проблема решается прокладкой дорог, однако сеть их обычно недостаточна (Данилкин, 2008). Мигрирующие стада мамонтов создавали гораздо более густую сеть троп, что улучшало условия обитания остальной мегафауны.

Другая причина массовой гибели копытных зимой — отсутствие водопоев, поскольку водоёмы зимой покрыты льдом. Нередко вскрытие трупов показывало, что их желудки заполнены спрессованным кормом, тогда как кишечника пусты, что свидетельствует о недостатке воды (Данилкин, 2008). И в этом случае стада мамонтов, которые также нуждались в воде, решая проблему водопоев для себя, решали её и для других, подобно тому, как в пустынных районах Африки слоновыми колодцами пользуются и другие животные.

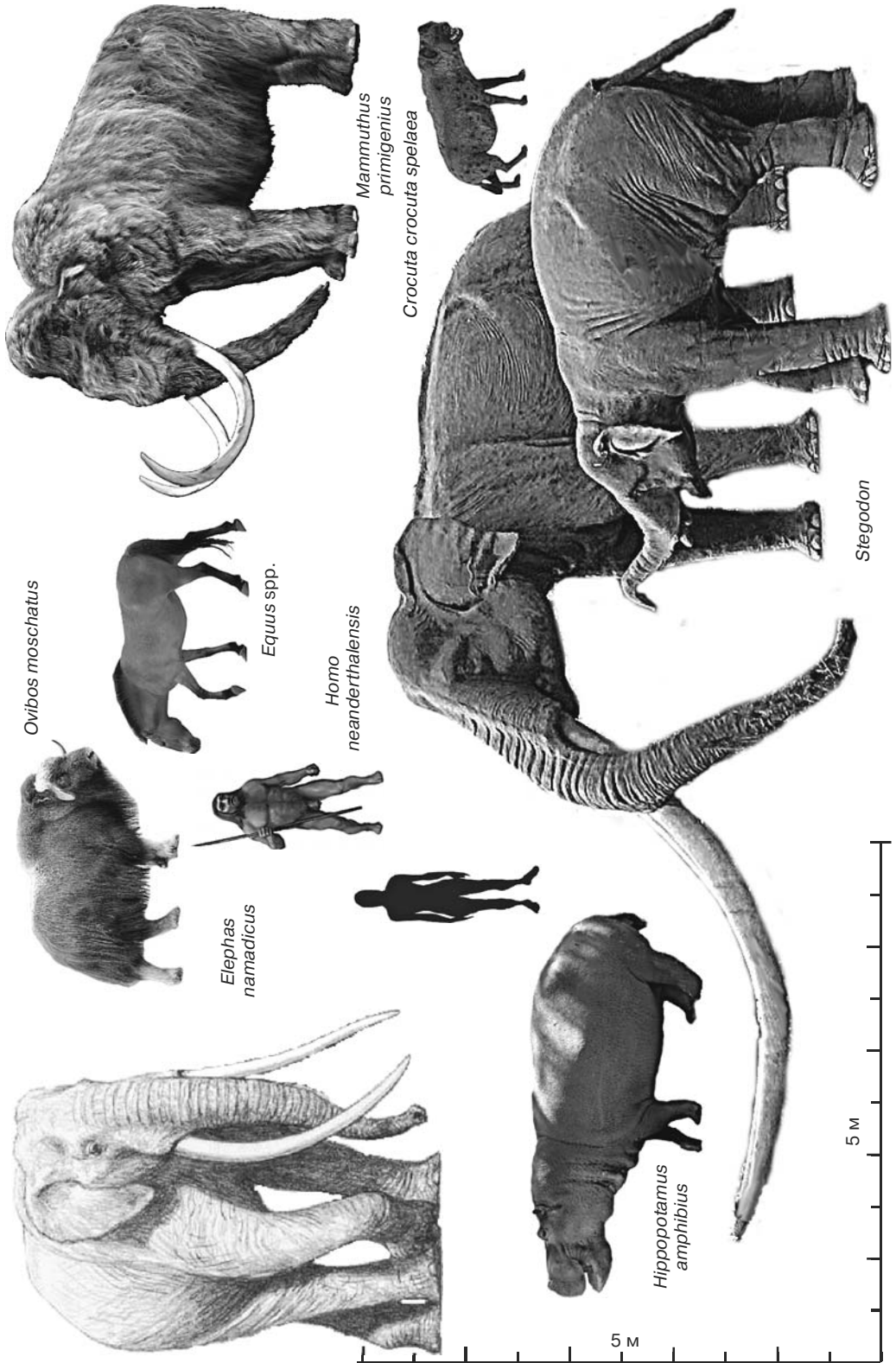
Ниже описаны виды, вымершие в Евразии и Северной Америке, и даны краткие характеристики их биологии и роли в СС.

Евразия

В северную Евразию человек (*Homo georgicus*) проник не позднее 1,8 млн. лет назад. Этим возрастом датированы его находки на территории Грузии. Наиболее древние находки *Homo* в Европе датированы 1 млн. лет назад (Carbonell, 2008). Некоторые виды животных, вымиранию которых, как минимум, способствовал человек изображены на Рис. 3.59.

Хоботные. Таксономия хоботных довольно запутана, поскольку по большей части сохранились только зубы. Были представлены несколькими родами, помимо ныне живущих индийского *Elephas* (иногда из него выделяют отдельный род лесной слон *Palaeoloxodon*), мамонт *Mammuthus*, *Phanagoroloxodon*, кроме этого, на юг Дальнего Востока из тропиков Азии заходил *Stegodon*, а в Малую Азию африканский слон *Loxodonta*.

Шерстистый (woolly) мамонт *Mammuthus primigenius* — наиболее известный вид рода. Высота до 2,75 м. Наиболее южные находки — Ливан, северные районы Казахстана, север Монголии, Китай до среднего течения Янцзы, Сахалин и Хоккайдо. В южных частях своего ареала мамонт ходил по рекам, в которых плавали крокодилы и



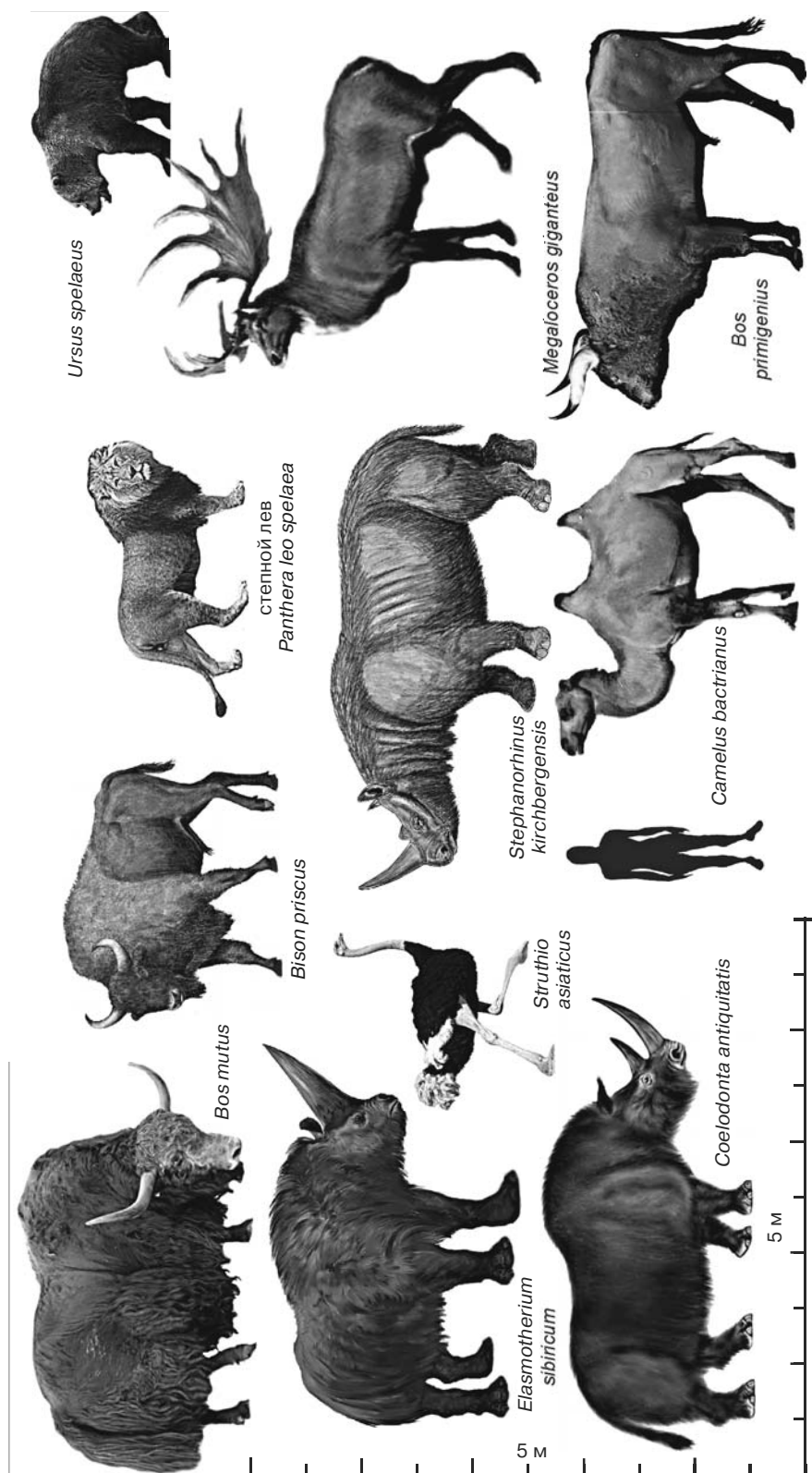


Рис. 3.59. Некоторые представители мегафауны, полностью или почти полностью исчезнувшие с появлением *Homo* spp. в Палеарктике (не показаны многочисленные виды, лишь заходившие в южные части Палеарктики из тропической Азии).

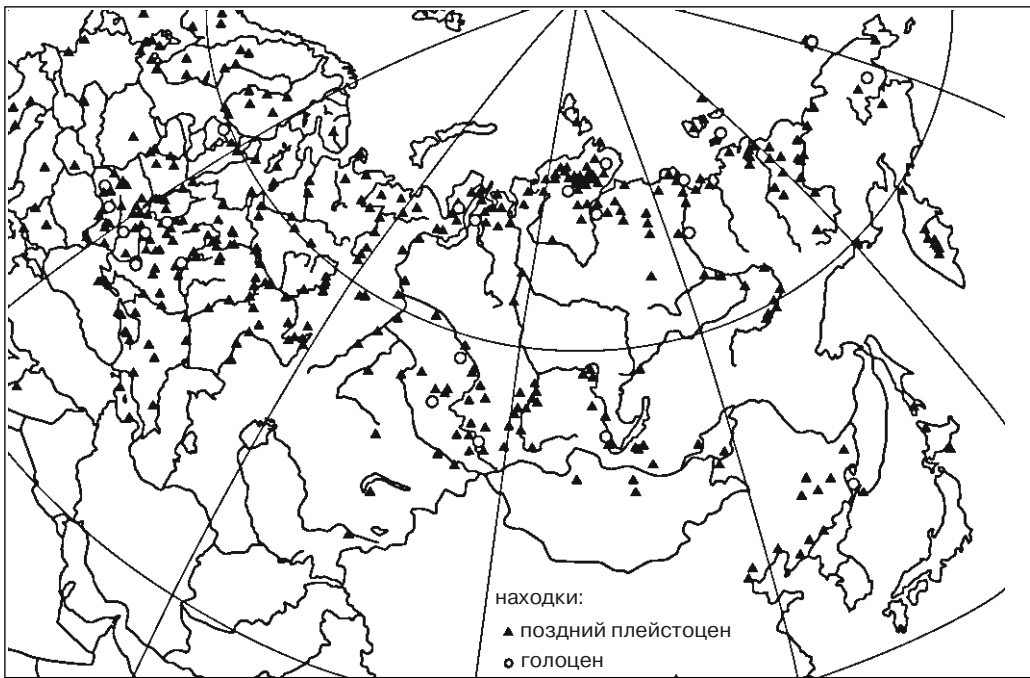


Рис. 3.60. Палеарктическая часть ареала мамонта в позднем плейстоцене и голоцене. По Калякин, Турбанова (2004).

аллигаторы. На севере распространение мамонта ограничивала береговая линия. Фактически ареал мамонта охватывал всю территорию Голарктики (Рис. 3.60).

Тем не менее, мамонта почему-то считают видом, связанным с ледником. Возможно, с этим заблуждением связано широкое распространение мнения о вымирании мамонта в связи с потеплением климата: ледник растаял, произошло изменение экосистем, в частности тундро-степь сменили леса. Рассмотрим более подробно эту аргументацию. Климатические изменения последних 400 000 лет, можно грубо схематично представить как два крупных ледниковых периода (рис и вюрм), между которыми находился теплый период — ресс-вюрм, во время которого климат Евразии был значительно теплее сегодняшнего. На Русской равнине тогда вместо ельников и березняков, росли буковые леса. Считают, что среднегодовая температура в средних широтах была выше современной примерно на 2°C (Agusti, Anton, 2002). Мамонтовая фауна в этот период ничуть не пострадала. Мамонты входили в состав самых разнообразных СС, на севере и в средней полосе Евразии и Северной Америки это были лесо-тундро-степи, южнее — криофитные саванны. Вид был эдификатором таёжных и неморальных СС. Анализ митохондриальной ДНК сибирских мамонтов показал, что все они представляли собой единую большую семью, не подразделённую на какие-то отдельные кланы или субпопуляции. Современные индийские и африканские слоны гораздо более полиморфны (Rogaev и др., 2006). Это означает, что в течение года мамонты совершали миграции через всю Сибирь. Правомочно предположить, что способность к ежегодным миграциям на тысячи километров была присуща мамонтам и других районов Голарктики. Поэтому выяснение «климатической ниши» мамонта по местам его находок (Nogues-Bravo et al., 2008) неправомочно: в разные сезоны года мамонты обитали в разных климатических зонах, выбирая в каждый конкретный момент подходящие условия. Невозможно представить, как должен был измениться климат по всей территории Евразии и Северной Америки, чтобы он стал непригоден для такого эврибионтного вида, который пережил более сильные клима-

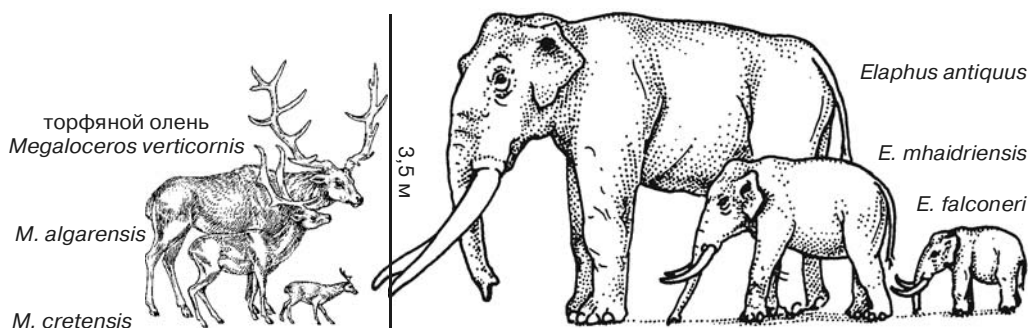


Рис. 3.61. Материковые и островные формы торфяного оленя и южного слона (по Brown, Lomolino, 1998).

тические изменения в прошлом. Если климат где-то стал для него неподходящим, мамонт просто мог туда не ходить. Палеоклиматические данные свидетельствуют о том, что и в периоды межледниковий и в периоды оледенений условия на огромных площадях Евразии и Северной Америки были вполне подходящими для мамонта. Тем не менее, в древнем и раннем голоцене мамонт исчезает почти по всей территории Северной Евразии. При этом каких-либо закономерных изменений границ ареала по сравнению с поздним плейстоценом не отмечено. Остатки костей мамонта найдены в тех же районах, где он обитал в конце плейстоцена. Анализ 310 датировок из более, чем 140 местонахождений, проведённый в Институте геологии СО РАН показал, что популяция мамонтов Сибири вплоть до 12 тысяч лет назад успешно переживала неоднократные колебания климата и соответствующее им изменение растительных зон. Лишь около 12 тыс. л.н. началось необратимое сокращение ареала мамонтов. Наиболее поздние находки мамонтов сделаны на изолированных островах: на острове Врангеля, где он обитал ещё около 4000 лет назад и на острове Св. Павла (один из островов Прибылова) на юго-востоке Берингова моря, где он вымер примерно в то же время. Островные популяции мамонтов были гораздо мельче материковых. На о. Врангеля мамонты были всего 1,8 м высотой, причем уменьшение высоты на 1 м (>40%) произошло за 5000 лет (около 100 поколений мамонтов) (Sukumar, 2003). Выживание мамонтов на этих островах в течение многих тысячелетий после окончания ледникового периода и мгновенное исчезновение после появления на них человека является дополнительным подтверждением справедливости теории blitzkreig. Выпадение из экосистем мамонтов не могло не оказать влияние на сами экосистемы. Вряд ли можно сомневаться в том, что, как и в хорошо документированных случаях по африканским экосистемам (см. выше), распространение лесов является следствием, а не причиной вымирания мамонта.

Хотя мамонт из-за плотного телосложения весил гораздо больше современных слонов, размером он уступал африканскому слону.

Лесной (прямобивневый, древний) слон *Elephas antiquus* (в Европе) и *E. namadicus* (в Азии) экологически замещал мамонта в бореальных и субтропических лесах от Британии до Северного Китая. Вымер на большей части ареала 30000 лет назад. Последними сохранились популяции мелких южных слоников (ростом менее 1 м) на островах Средиземного моря (Кипре, Сицилии, Мальте и некоторых других), их обычно выделяют в отдельный вид *Elephas falconeri* или в несколько видов, эндемичных для каждого острова (Рис. 3.61). Эти популяции перебил, вероятно, уже *Homo sapiens*.

Phanagoroloxodon irtyschensis — находки этого вида единичны и ограничены югом западно-сибирской низменности (Shpansky, 2005; Шпанский, Печерская, 2009). Не известно, причастен ли человек к его вымиранию, но, судя по возрасту находок, это вероятно.

Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* населял всю гюларктическую Евразию (от Британских островов до Камчатки), но отсутствовал, как и все прочие носороги, в Северной Америке, вероятно из-за более осёдлого, чем у мамонта образа жизни. В каждый момент времени обитал севернее остальных палеарктических носорогов. Наскальные изображения шерстистого носорога многочисленны, но за исключением ангарских стоянок, нет свидетельств того, что он был объектом активной охоты, хотя в кухонных остатках встречается постоянно. Шерстистый носорог, как, вероятно, многие другие виды, получившие широкое распространение во время ледниковых периодов, сформировался на Тибете (Тао Deng et al, 2011). Вес до 4,0 т; высота в холке до 2,0 м; длина тела до 3,6 м, хвоста до 0,6 м. Хотя его называют шерстистым, шерсть, судя по найденным замерзшим трупам, не превышала по длине шерсть современных зубров, поэтому обитание вида в каком-то месте не может быть показателем «ледниковых» условий. Исчезли шерстистые носороги уже в голоцене.

Эласмотерии *Elasmotherium*. С территории Западной Европы эласмотерии не известны, на востоке доходили до Китая (*E. peii*) или Средней Азии и юга Сибири (*E. sibiricus*) Был гораздо крупнее современных носорогов (вес до 6,0 т; высота в холке до 2,3 м; длина тела до 4,3 м). Легко отличимы от остальных носорогов одним, а не двумя рогами. Изображён на наскальных рисунках. Многие считают, что именно он послужил прототипом сказочного единорога. Судя по строению зубов обитал в окрестностях пресных водоёмов, возможно вёл полуводный образ жизни. Позднейшие находки (Южное Зауралье) 40–20 тысяч лет назад.

Носороги Мерка *Stephanorhinus*. *S. kirchbergensis* (от Европы до Китая, в том числе и в северной Азии, вплоть до Вилюя, а, возможно, и дальше), предпочитавший леса и *S. hemiotechus*, предпочитавший более открытые ландшафты и не проникавший в северную Азию. Носороги весом до 3 т, высотой до 2 м и до 4 м длиной. Строение скелета позволяет предположить, что они были хорошими бегунами.

Разнообразны были олени. Самый крупный вид — **гигантский (большегородий, торфяной, ирландский) олень *Megaloceros giganteus***. Достигал 2,1 м в плечах и веса в 700 кг. Размах рогов этого вида, достигавший 3,7 м свидетельствует о том, что он обитал в открытых и полукрытых ландшафтах. Рога этого оленя часто попадались в европейских торфяниках и хозяева средневековых замков вывешивали их на стены, создавая впечатление, что это они их убили. Ареал вида простирался от Ирландии до Байкала. На Южном Урале жил ещё 7 тысяч лет назад (Stuart et al., 2004).

Лоси *Alces*. Предпочитают мозаичные ландшафты, современная их приуроченность к лесам вторична. В плейстоцене лоси были немногочисленны, резкое возрастание поголовья в Евразии произошло, видимо, в раннем голоцене (Данилкин, 2008). Современные лоси относятся к двум видам, различающимся числом хромосом и морфологическими признаками: европейский лось *A. alces* и американский лось *A. americanus*. Ареал последнего охватывает не только Северную Америку, но и Восточную Сибирь и Дальний Восток. Виды, по-видимому, способны к скрещиванию (Боскоров, 2001).

Сайга *Saiga tatarica*. В конце плейстоцена — начале голоцена от Атлантики до Аляски и Канады, на север до Новосибирских островов. Вид — хороший индикатор малоснежных, а вовсе не степных районов (Сайгак..., 1998).

Северный олень *Rangifer tarandus*. Этот вид, как и мамонта, почему-то считают характерным для тундры. Выше уже указано, что тундра — это часть зоны тайги, занятой ранними безлесными стадиями, большей частью гидросериальными. Отсутствие древесных стадий сукцессий, вероятно, обусловлено антропогенным воздействием. Северный олень — вид, свойственным этим, а также пирогенным ксеросериальным стадиям и аналогичным стадиям сукцессий неморальных лесов. Ещё в XVIII в. в периоды зимних кочёвок он регулярно заходил на Украину, север Калмыкии и постоянно обитал в Башкирии, в XIX в. — в Ленинградской, Костромской и Горьковской областях, где до сих по находят их сброшенные рога. На юго-востоке Тверской области окончательно уничтожен в начале XX в. До настоящего времени сохранился

в Монголии, северо-западе Маньчжурии, Амурском крае, севере Сихоте-Алиня, т. е. районах, никогда и никем не относимых к «зоне тундры». Это широко и быстро мигрирующий зверь, голоценовая форма которого адаптирована к питанию прежде всего мягкими кормами (лишайниками), а не злаками. Олени уходят с пастбищ, на которых становится мало лишайников. У северных оленей очень большая площадь копыт, малый вес и мало удельное давление на грунт, поэтому они, в отличие от лошадей и бизонов не оказывают серьезного разрушающего воздействия на моховой покров и не вызывает его смену травяным.

Тип *Bos primigenius* — дикий бык из Европы и Азии, ставший прародителем большинства пород крупного рогатого скота. Это мощное животное (вес до 2 т) чёрной окраски со светлой полосой на спине полностью исчезло к 1627 г.

Бизон *Bison priscus*. Ареал первобытного бизона также охватывал всю Голарктику (если рассматривать североамериканского бизона как подвид) или, по крайней мере, всю голарктическую Евразию от Пиренеев, Апеннин, Босфора, на юге — Малая Азия, Кавказ, Прикаспийская низменность, предгорья Средней Азии, Монголия, север и северо-восток Китая, юг Приморья, Япония. В Европе исчез 10–8 тысяч лет назад, но на востоке Сибири (Приангарье) дожил до VIII–X вв. Обладал широкой географической изменчивостью, описано много подвидов. Расстояние между кончиками рогов достигало 2 м (Зубр, 1979).

Овцебык *Ovibos*. Известны изображения овцебыков на серебряных пластинках, найденных в курганах близ Улан Батора возрастом 2 000 лет. На святилище в Ненецкой тундре был найден череп овцебыка. Судя по его сохранности, череп едва ли мог быть положен на святилище до 30-х гг. XX в. (Жегалло и др., 2001).

Лошади *Equus*. Широкопалая лошадь *E. latipes* (Русская равнина, Молдавия), уральская лошадь (*E. uralensis*) Урал от севера до Каспия, лошадь Пржевальского (*E. przewalskii*) Азия до Жёлтого моря, тарпан (*E. gmelini*) Польша — южный Урал, истреблён в 1814 г., европейский плейстоценовый осёл (*E. hydruntinus*) юг Западной Европы — предгорья Средней Азии, кулан (*E. hemionus*) — Причерноморье — Колыма — северо-восток Китая, Аравийский полуостров.

Як. В настоящее время род представлен двумя видами — домашний як *Bos grunniens* и дикий як *B. mutus* (International Commission..., 2003). Анализ ДНК свидетельствует о близости яков и бизонов. Дикий як обитает в безлесных нагорьях от высоты минимум 3,5 км до 5,5 км над уровнем моря, широко кочуя по альпийским пастбищам и ледяным пустыням Тибета, питаясь мхом, лишайниками и травой. Способен спокойно переносить морозы до -40°C и многочасовые горные бури зимой и летом, однако практически не переносит высокую температуру и на два летних месяца уходит к вершинам выше уровня снега. В качестве адаптаций к горным биотам обладает особыми свойствами крови с эритроцитами значительно меньшими коровьих, и, как минимум, в три раза более многочисленными. Пищеварительный тракт яка ферментирует растительную массу при высокой температуре с большим количеством выделяемого тепла и в зимние месяцы работает как внутренняя грелка. Размеры диких яков до 2,2 м в плечах, длина до 3,3 м и до 1 т весом. Самки в три раза легче. Длина рогов самки дикого яка — 50 см. Самца — более 1 метра. Домашняя форма более чем в два раза меньше дикой. Продолжительность жизни ~ 25 лет, половая зрелость примерно в 6 лет, рождение теленка 1 раз в два года, при плохих кормовых условиях, на бедных пустынных или каменных горных пастбищах реже, 1 раз в три года. Ныне стада по 20–30 голов, изредка могут собираться по 200 особей, но ещё в XIX в. по наблюдениям Н.М. Пржевальского стада достигали численности нескольких сотен и даже тысяч голов. Взрослые самцы диких яков живут либо стадами холостяков, либо по одиночке. В плейстоцене на территории Сибири был широко распространён другой вид этого рода — байкальский як (*P. baicalensis*). В плейстоцене як (*P. mutus*) был широко распространён в Северной Азии (Жегалло и др., 2001).

Бегемот *Hippopotamus amphibius*. Высота в плечах до 1,65 м, длина тела до 5,4 м, вес до 4,5 т. Как и слоны и копытные, бегемоты, обитавшие на островах Средиземно-

го моря были гораздо мельче, их часто выделяют в отдельные виды: карликовые гиппопотамы Кипра *H. minor* (200 кг, длина 121, высота 76 см); Сицилии *H. pentlandi* (до 320 кг); Крита *H. creutzburgi*; Мальты *H. melitensis*. Бегемоты в Европе исчезли во время ледниковых периодов, какую роль в их исчезновении сыграли неандертальцы установить сложно, несомненно, однако, что карликовые виды бегемотов, эндемичные островам Средиземного моря, были истреблены человеком. Необходимо отметить, что представление о бегемотах как чисто тропических животных основано исключительно на их современном ареале, являющимся лишь небольшой частью их ареала до возникновения человека, ранее бегемоты были широко распространены по всему Палеотропису и югу евразийской части Голарктики. Бегемот в Ленинградском зоопарке пережил блокаду во время Второй мировой войны, питаясь опилками.

Африканский страус *Struthio camelus*. Во Внутренней Монголии африканский страус, возможно, встречался в II—I в. д.н.э. (Карташев, 1974), так что разведение страусов в средней полосе России — это не причуда, а реинтродукция.

Саблезубые кошки. В плейстоцене на севере Евразии обитал *Homotherium latidens* (размером со льва или тигра, до 1,2 м в плечах, вес до 350 кг).

Лев *Panthera leo*. Ареал льва в начале голоцена охватывал всю Африку, Евразию и Северную Америку. В историческое время ареал распространения львов охватывал всю Африку, Балканский полуостров и Армению, Аравийский полуостров, Турцию, Ирак, Сирию, Иран, Афганистан, Индию. В Греции львы исчезли к концу I в. н. э., в Крыму — в V–II вв., в Закавказье — в X в. н. э., в Иране последний лев был убит в 1930 г. (Соколов, 1979, 1990).

Тигр *Panthera tigris*. Останки тигра (не пещерного льва) обнаружены на просторстве от центральных районов Якутии до Юго-Восточной Азии, включая весь Дальний Восток и Японские острова (мелкая форма), на запад до Ирана и Кавказа. Тигры на Кавказе до начала XIX в. тоже были, но витязь в тигровой шкуре появился из-за безграмотности переводчика: в оригинале шкура была леопарда.

Леопард *Panthera pardus*. Ареал леопарда захватывал почти всю Европу, реликтовые популяции оставались в Крыму довольно долго. На Кавказе обитал в историческое время.

Пещерный медведь *Ursus spelaeus* и другие виды. Длина тела до 3,5 м, вес до 0,5 т.

Неандерталец *Homo neanderthalensis*. Согласно одной из точек зрения неандертальцы — потомки Каина, тогда как кроманьонцы *H. sapiens* — потомки Сифа. Это объясняет внешние различия между древними людьми как проклятье Божье каинитов (Быт. 4:11), утратившим красоту первозданного Адама, а также как действие «знамения», которое Господь «сделал» Каину, чтобы никто его не убил (Быт. 4:15) (Волков, 2008). Согласно другому мнению, *H. neanderthalensis* отделились от *H. sapiens* 350–400 тысяч лет назад. Вид населял Европу и Азию на восток примерно до Байкала. Исчез, вероятнее всего в результате вытеснения *H. sapiens*. На стоянках кроманьонцев были обнаружены обглоданные кости неандертальцев со следами зубов, характерными царапинами и разломами на костях. *H. sapiens* делали ожерелья из зубов неандертальцев. Наиболее поздние находки неандертальцев датируют 24 000 лет назад (на территории Пиринейского полуострова).

Ещё одним важным компонентом экосистем Голарктики являются бобры. Их ареал охватывал всю северную Евразию, включая северный Китай (Лавров, 1981). Семейство эндемично для Голарктики, в Евразии один вид. Весьма вероятно, что сдвигание на север границы ели и пихты в значительной степени обусловлено редукцией гидросериальных рядов СС юга из-за уничтожения бобров (об эдификаторной роли бобров см. Главу 4).

Вымирание мегафауны в евразийской части Голарктики произошло не одновременно. Численность пещерного медведя резко падает одновременно с вымиранием неандертальцев в Европе и на Кавказе задолго до начала общего кризиса мегафауны — однако примерно совпадает хронологически с экспансией нашего вида. Одновременно с этим начинается угасание лесного слона и бегемотов в Европе (около 30 ты-

сяч лет назад — некий рубеж вымирания *Elephas*, бегемотов, носорогов Мерка, европейских саблезубых кошек, почти полного вымирания неандертальцев и падения числа пещерных медведей). Эти события, в отличие от крушения мегафауны на границы голоценового потепления, мало связаны с изменениями климата, да и как-то странно связывать вымирание теплолюбивых видов с потеплением. Зато их вымирание совпадает с ростом численности *Homo*. Шерстистый носорог в Европе вымирает практически одновременно с мамонтом.

Столь стремительного вымирания, как это было в Северной Америке, в Старом Свете не было, поскольку в качестве эдификаторов «клочковатых» ландшафтов в Палеотропике и Голарктике, хоботных могут до некоторой степени заменять носороги, крупные быки и бегемоты. К несчастью, в Северной Америке бегемотов не было вообще, носороги хотя и возникли там, но к нижнему плиоцену уже вымерли, а крупные жвачные были представлены только одним родом (*Bison*), тогда как в голарктической Евразии, кроме двух видов *Bison* (зубра и бизона), были тур, а в Сибири и байкальский як. Южноамериканские по происхождению таксоны мегафауны: наземные ленивцы и, особенно, броненосцы, были беззащитны перед человеком, и, по-видимому, были истреблены столь же стремительно, как и черепахи. Более разнообразный состав мегафауны голарктической Евразии и более растянутое во времени воздействие человека на неё привело к меньшему её вымиранию. Кроме того, эволюция мегафауны Старого Света происходила в значительной степени совместно с человеком, что сделало её менее уязвимой к его воздействию, поскольку давало время для модификации поведения со скоростью, сопоставимой со скоростью изобретением человеком новых способов охоты. Фактически в голарктической Евразии исчезли только хоботные и носороги, да несколько видов крупных копытных, например большерогий олень. Остальные виды или их близкие родственники до сих пор уцелели в рефугиумах или в одомашненном состоянии. Т. е. выпадение их из СС было постепенным, длилось десятки тысяч лет, что дало возможность биоте хоть как-то адаптироваться.

Северная Америка

Механизм катастрофического вымирания североамериканской биоты в результате вселения человека был рассмотрен в общих чертах в начале главы. Обратимся теперь к деталям процесса. Охарактеризуем мегафауну континента 12000 лет назад, т.е. непосредственно перед появлением человека (Рис. 3.62).

В Северной Америке (исключая её юг, относящийся к Неогее) ещё несколько тысяч лет назад обитало три основных вида **хоботных**. Шерстистый мамонт *Mammuthus primigenius* (тот же вид, что и в Евразии) на севере, южнее обитал колумбийский мамонт (*M. columbi*) высотой до 4,3 м и бивнями до 5 м длиной и весом почти до 10 т. Мамонты доходили на юг до центральной Америки. С ними сосуществовал (за исключением Аляски) представитель другого семейства — американский мастодонт (*Mammut americanus*) высотой до 2,75 м. Мастодонты в отличие от мамонтов, имели зубы с коническими вершинами или гребнями, а не со складчатой эмалью. Такие зубы были годны для пережевывания относительно мягких побегов, хвои и листьев деревьев. Ещё южнее, в тропиках Неогее (включая Флориду) обитал другой род мастодонтов — *Cuvieronius*, заходивший сюда из Южной Америки. На островах Алеутского архипелага и Channel Islands на севере Калифорнии обитали островные популяции *M. primigenius* и *M. columbi*, соответственно. Как и на островах Средиземного моря, особи островных популяций были гораздо мельче материковых, например островной *M. columbi*, выделяемый в отдельный вид *M. exilis* был всего 1,72 м высоты при весе в 760 кг. Островные популяции сохранялись гораздо дольше материковых, но также были истреблены людьми, как только они попали на острова. Так мамонты на острове Святого Павла (Алеутская гряда) были истреблены только к 4000 г. до нашей эры.

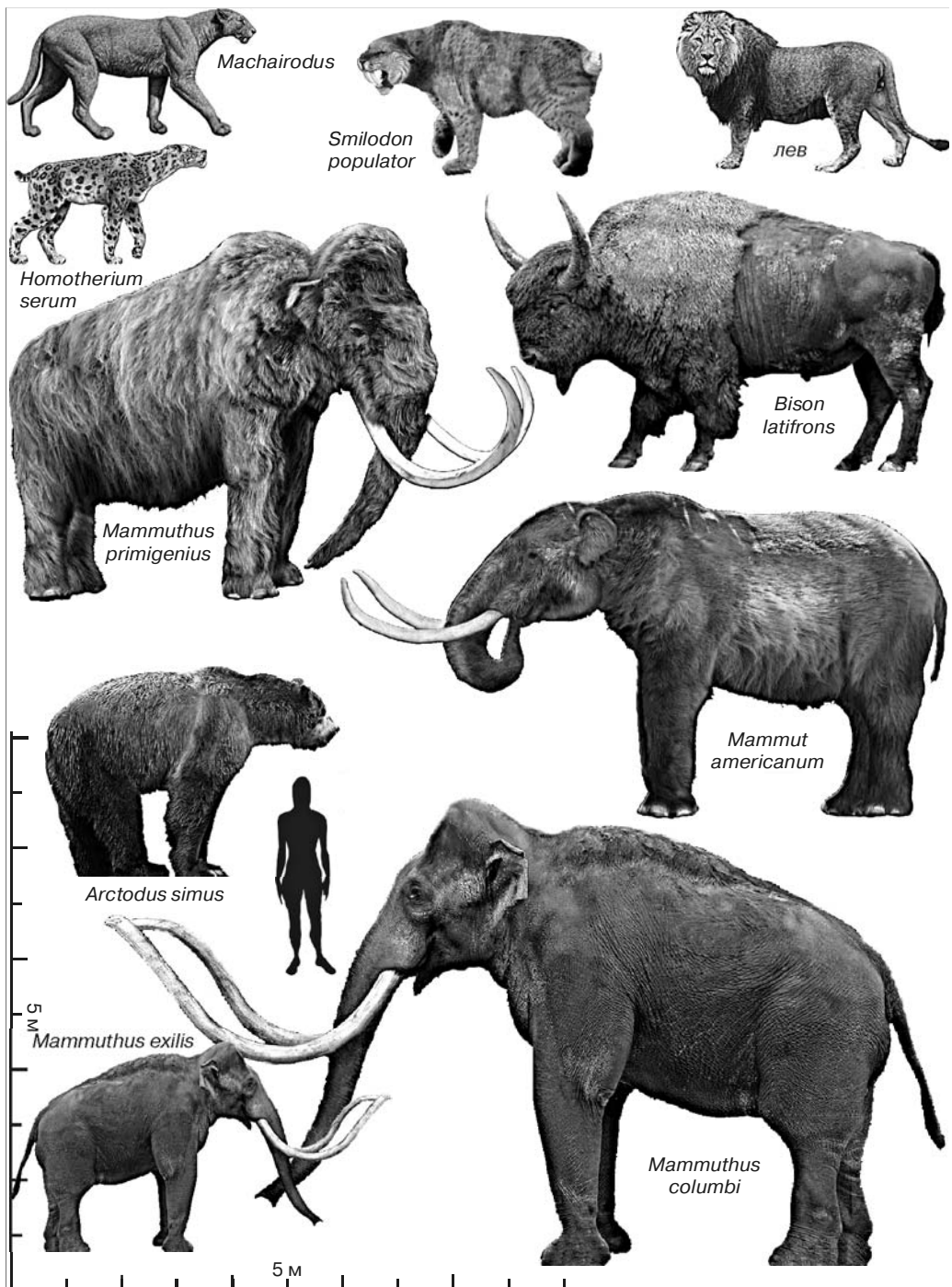
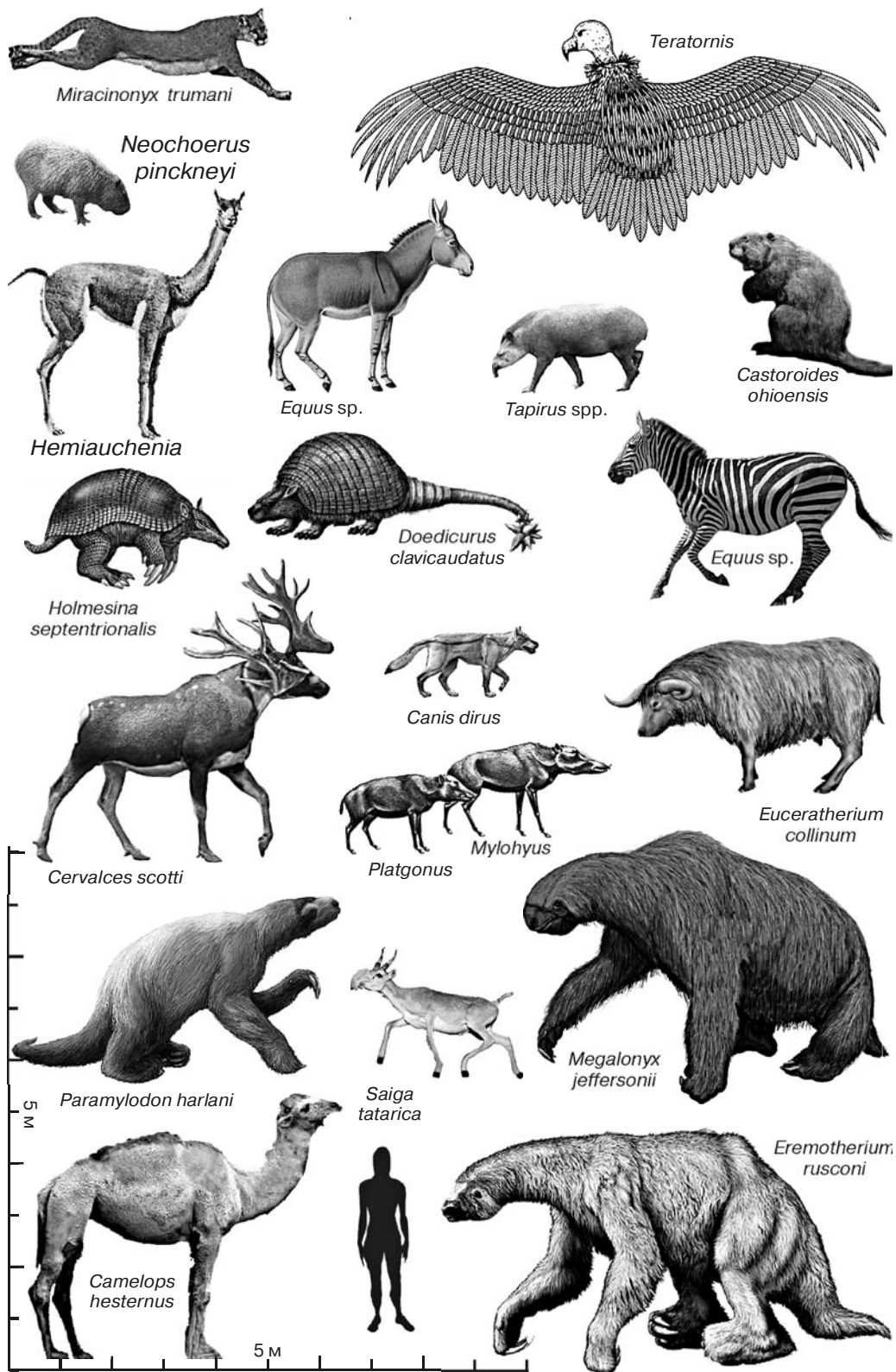


Рис. 3.62. Некоторые представители мегафауны, исчезнувшие с появлением человека в североамериканской части Голарктики.

Большая часть вымерших животных — травоядные, остальные виды — питавшиеся ими хищники или поедавшие их трупы падальщики. В современных сукцессионных системах им или нет аналогов (мамонты, гигантские ленивцы, саблезубые кошки, хищные птицы или рептилии) или их заменили более мелкие виды (гигантский бизон на бизона, тераторн на кондоров). На мелких островах крупные травоядные были представлены мелкими формами (по: Brown, Lomolino (1998), Wikipedia).



В состав СС Северной Америки входили и южноамериканские по происхождению таксоны: два семейства гигантских **броненосцев** весом до 1 т (Glyptodontidae и Pampatheriidae) и четыре семейства **гигантских ленивцев**. *Eremotherium laurillardi* (Megatheriidae) — один из самых крупных ленивцев, — достигал длины 6 м и веса более 3 т. *Nothrotheriops shastensis* (Nothrotheriidae) — один из самых маленьких ленивцев — всего в 250 кг веса, при длине 2,75 м от кончика морды до кончика хвоста, его субфоссиальный помёт находят в пещерах (к этому же семейству принадлежал упомянутый выше южноамериканский *Thalassocnus natans*, питавшийся морскими макрофитами). *Paramylodon* (Mylodontidae) достигал 3 м высоты и веса более 1 т. К Megalonychidae принадлежал одним из наиболее широко распространённых видов — *Megalonyx jeffersonii*. Он достигал длины 3 м при весе более 1 т. Имеются свидетельства об охоте на *M. jeffersonii* человека (Research reveals ..., 2012). Megalonychidae вымерли около 5000 лет назад (Steadman et al., 2005). Ареалы наземных ленивцев были обширными. *M. jeffersonii* обитал от юга от Скалистых гор (найден на высоте 2700 м до Юкона на севере. Остатки *E. laurillardi* найдены от Южной Каролины до Бразилии.

Из непарнокопытных здесь жили настоящие **лошади Equus** три вида **тапиров**: калифорнийские (*Tapirus californicus* и *T. merriami*) и флоридский *T. veroensis*.

Разнообразны были и **парнокопытные**: два рода эндемичных близких к жирафам вилорогов Antilocapridae (один выжил), два рода оленей, в том числе оленелось Скотта *Cervalces scotti*, достигавший 2,5 м высоты и веса 710 кг, овцебыки, заселившие Северную Америку в раннем плейстоцене, задолго до *Bison* и давшие адаптивную радиацию. Кроме уцелевшего арктического вида (охота на него велась в материковой тундре Канады до 1917 г.) тут обитали *Bootherium bombifrons* (от Аляски до Калифорнии, вес более 400 кг) и *Euceratherium collinum* (от северной Калифорнии до центральной Мексики, вес до 600 кг). Полностью исчезли **мозолоногие** (*Camelops hesternus*, *Hemiauchenia* spp. и *Palaeolama*).

В состав голоценовых СС входили два вида бизонов *Bison antiquus* и *B. latifrons*.

Сайга Saiga tatarica (то же вид, что ныне обитает в евразийских степях) обитала в Северо-западных территориях Канады и на Аляске до 10 000 лет назад (Harington, 1998).

Гигантские пекари. Два рода (*Platygonus* и *Mylohyus*) небольших свиней, близкие родственники современных пекари. Отличались более крупными размерами (длиной в метр и более) и длинными ногами, благодаря которым животные были хорошими бегунами. Достигали веса более 150 кг. Более мелкий (до 90 см ростом, до 70 кг весом), наоборот, имел длинную вытянутую лицевую часть головы. Жили длинноногие пекари как в Южной, так и в Северной Америке, вероятно передвигаясь по прериям и редколесьям небольшими группами, наподобие антилоп. На север доходили до Юкона. Исчезли около 12–9 тысяч лет назад.

В состав мегафауны входили даже **грызуны**, например капибара *Nechoerus pinckneyi* весом до 114 кг и **гигантские бобры Castoroides** (широко распространённый *C. ohioensis* и эндем Флориды *C. leiseyorum*). Скелет в экспозиции Chicago's Field Museum имеет почти 2,5 м длины. Животное такого размера могло весить до 200 кг. Современный бобр не длиннее 1 м и весит до 30 кг. Резцы гигантских бобров были больше клыков саблезубых тигров. Гигантские бобры процветали от Флориды до Юкона и от Нью-Йорка до Небраски, но особенно в районе Великих озёр. Вымерли около 10 000 лет назад (Harington, 1996). Нет никаких свидетельств того, что гигантские бобры строили плотины, вероятно они этого не делали, поскольку плотины такого размера вряд ли остались незамеченными.

Как и в других районах Земли (за исключением очень холодных) в состав биоты Северной Америки входили крупные **черепахи**, принадлежавшие к *Hesperotestudo*. Карапакс *H. crassiscutata* и *H. crassiscutata* достигал 1,25 м в длину (Rhodin et al., 2015).

Таким образом, биота Северной Америки была, в общем, сходна с биотой Евразии, в высоких широтах было много общих видов. Общая картина СС также была сходна: господствовали мозаичные ландшафты, в которых травоядные животные от-

крытых пространств и олени, лошади (возникшие, кстати в Северной Америке), овцебыки, верблюды и ламы сосуществовали с гигантскими бобрами и другими обитателями леса на востоке США (Guilday, 1967, 1984 и др.). Некоторое отличие состояло в том, что в Северной Америке было гораздо выше разнообразие нежвачных фитофагов, жвачные же открытых пространств умеренных широт принадлежали к бизонам и вилорогам (другие жвачные жили в лесах).

С исчезновением кормовой базы резко сократили ареал и вымерли примерно 10 тысяч лет назад питавшиеся ими хищники. Лев *Panthera leo* (тот же вид, что ныне живёт в Азии и Африке), флоридский пещерный медведь *Tremarctos floridanus*, саблезубые кошки *Smilodon fatalis* и *Homotherium serum* (немного мельче *Smilodon*, до 1 м высотой, обитал преимущественно на севере Северной Америки, но заходил и в Южную. Вымер 10 т.л.н.), американский «гепард» *Miracinonyx* (2 вида). Другой крупный хищник — короткомордый медведь *Arctodus simus* достигал примерно 1,5–1,7 м в холке и веса до 1 т. Когда он становился на задние лапы, его высота достигала примерно 3,4 м (выше баскетбольной корзины!). Из аборигенных медведей Америки *A. simus* был самым молодым (поздним) и почти самым специализированным на хищничестве видом медведей (более хищный медведь только белый, но он живёт там, где другая пища малодоступна), его длинные ноги, вероятно, позволяли ему совершать длительные погони за добычей в прериях. Наиболее поздние находки *A. simus* в Америке датируют 10–11,5 тысяч лет назад. На юге Северной Америки *A. simus* сменял близкий вид *A. pristinus*. Об относительной численности крупных хищников можно судить по данным из битумных ловушек Ла Бреа (на территории США). На две тысячи смилодонов приходилось три тысячи *Canis dirus* (тот же вид, что и в Южной Америке) и лишь около 70 арктодусов. Вымерли и многие другие крупные хищники, включая, например, обычную пуму, ареал которой в Северной Америке восстановился совсем недавно. Вымерли также такие питавшиеся трупами крупных животных падальщики как кондоры (*Gymnogyps amplus*, *Breagyps clarki*) и их более крупный родственник *Terrorornis merriami*.

Всего в Северной Америке в плейстоцене (после ледникового периода) вымерло 35 родов (55 видов) или 73% видов крупных млекопитающих (весом более 50 кг) (Edmeades, 2005). До сих пор сохранились деревья, для прорастания семян которых необходимо, чтобы они прошли по кишечнику. Однако не сохранились животные, столь большие, чтобы проглотить плоды этих деревьев.

Скорость преобразований биоты и их масштабы в Северной Америке в голоцене были гораздо больше, чем в северной Евразии и тем более в Палеотрописе. Исчезновение мегафауны произошло столь быстро, что в палеонтологической летописи не остались, да и вряд ли могли остаться свидетельства, как и почему это произошло. Синхронно с исчезновением мегафауны в Северной Америке появился человек уже в совершенстве освоивший методы охоты на мегафауну; тогда как животные были незнакомы с человеком и не боялись его. В результате, если в африканской части Палеотрописа степень воздействия человека на биоту возрастала плавно на протяжении 2–3 миллионов лет, в азиатской и в северной Евразии — десятков тысяч, то в Северной Америке травоядные гиганты были уничтожены практически мгновенно, в основном всего за тысячу лет (см. выше).

Районирование Голарктики

Зональность. На Рис. 3.63–3.65 приведено несколько схем современной зональности Голарктики. Общая смена эдификаторов лесных климаксов с юга на север вечнозелёные дубы *Quercus illes* (подзона жестколистных лесов субтропической зоны) → листопадные дубы *Quercus* (зона летнезелёных лесов) → пихта *Abies* (подзона южной тайги) → ель *Picea* (подзона северной тайги), до того, как влияние человека стало заметным, вероятно, была той же, что и ныне. При рассмотрении распределения СС надо вспомнить последовательность сукцессионных стадий (о них даёт представле-

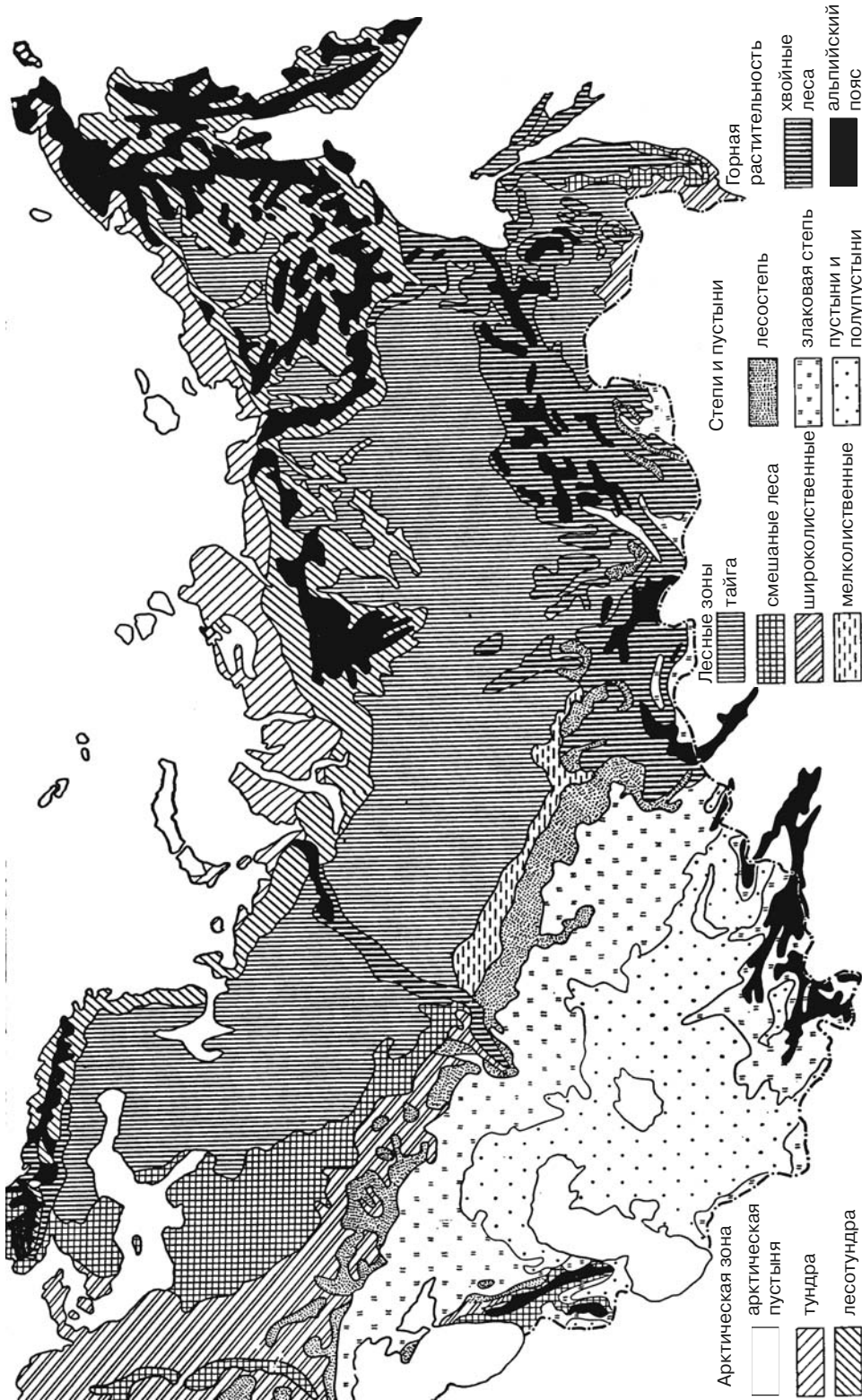


Рис. 3.63. Зональность растительности Евросибири по Г. Вальгеру (1975б).

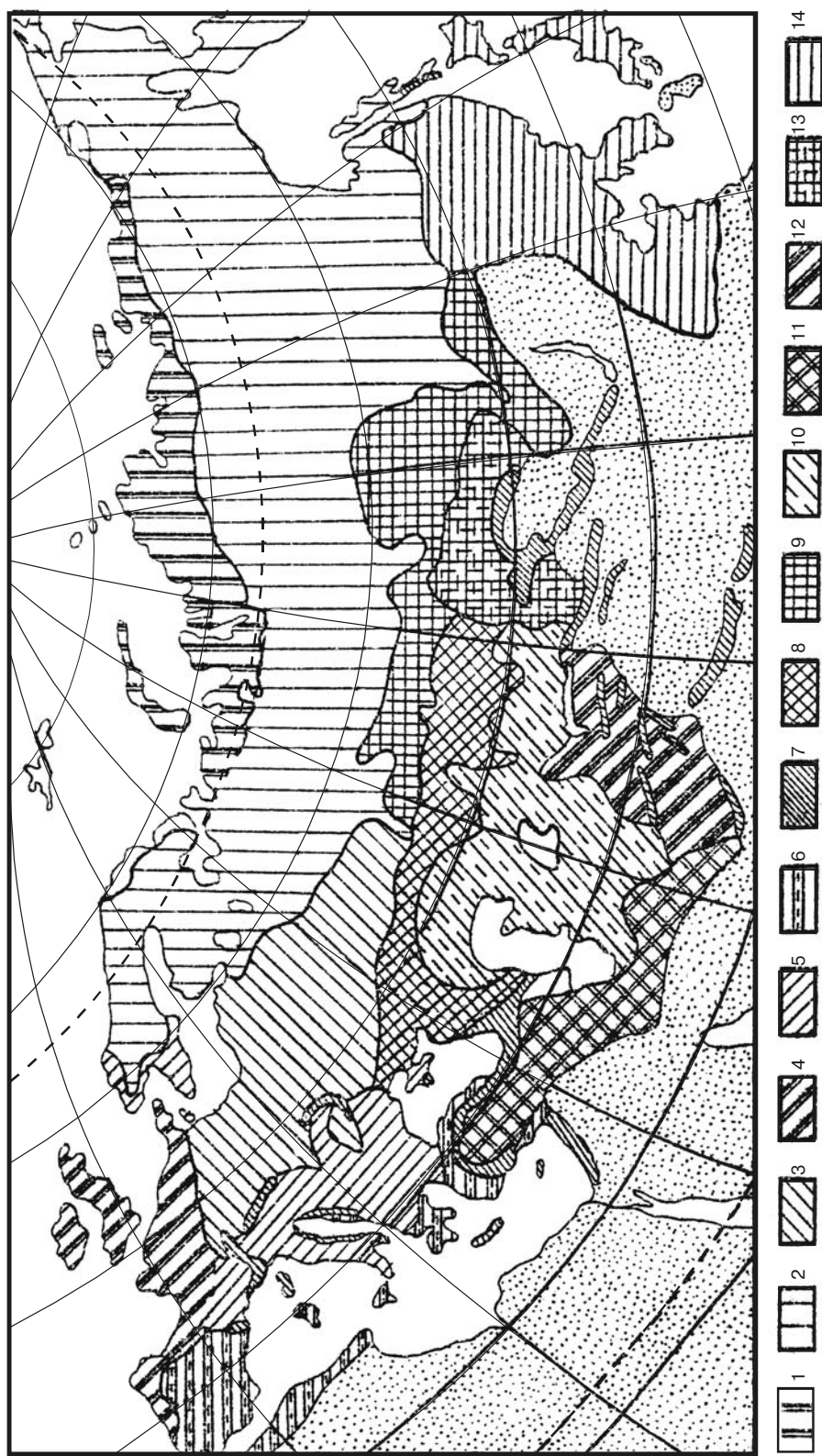


Рис. 3.64. Флористическая зональность Евросибири по Ю.Д. Клеопову (1990).

Регионы: 1 — Арктический; 2 — Борельный; 3 — Среднеевропейский (в широком смысле); 4 — Атлантический; 5 — Субсредиземноморский; 6 — Средиземноморский; 7 — Эвксинский; 8 — Понтический; 9 — Южносибирский; 10 — Туранский; 11 — Иранский; 12 — Центральносибирский; 13 — Северомонгольский; 14 — Восточноазиатский (включаяший высокогорные хребты).

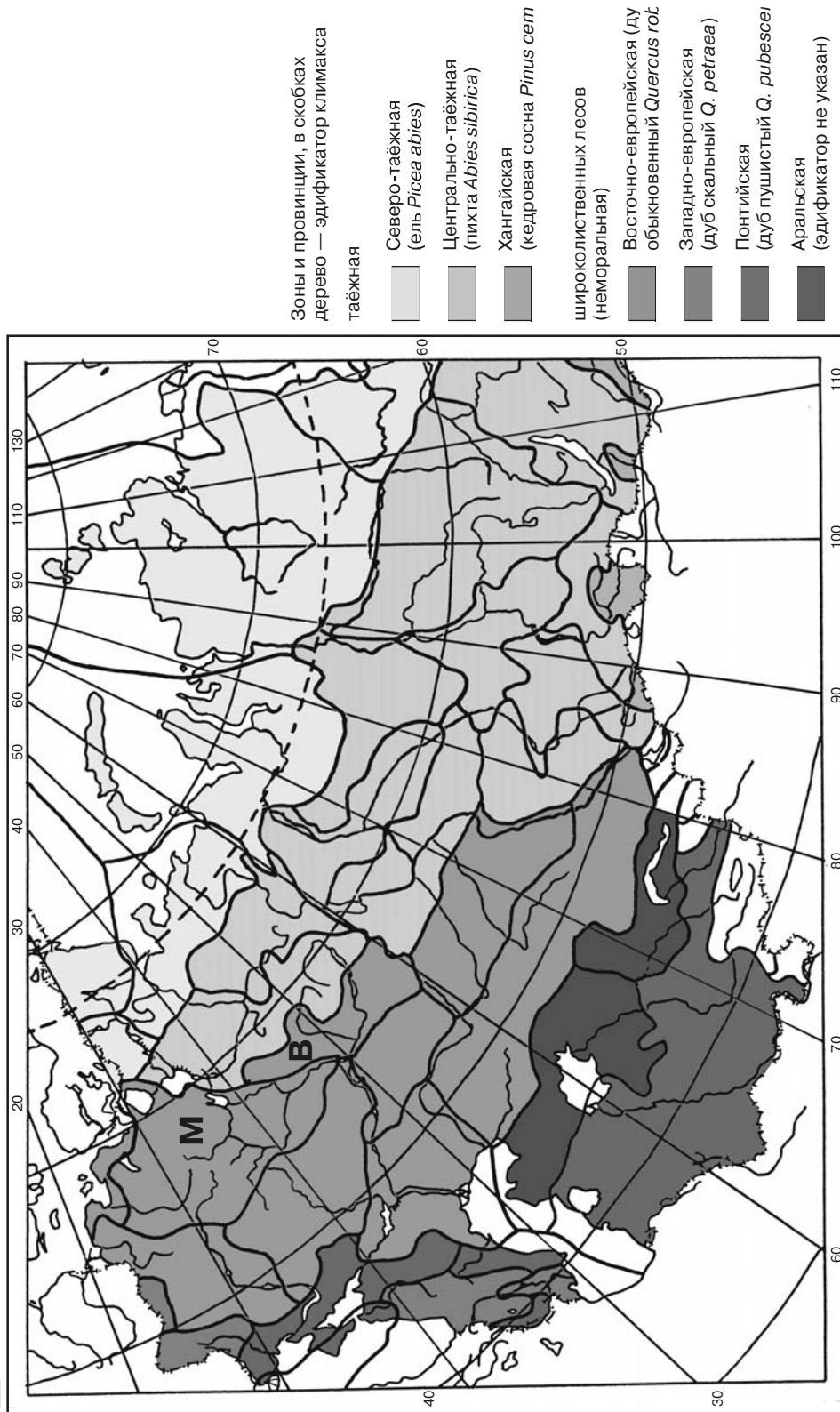


Рис. 3.65. Зональность северной Евразии по климатическим ассоциациям по С.М. Разумовскому (1999).
Сукцессионные схемы Московского (М) и Ветлужского (В) районов даны на рис. 1.34, 2.25

ние схемы сукцессий на Рис. 1.38 и 2.27) и обсуждение выше при рассмотрении тайги и широколиственных лесов биологической сути тундры и степей. Необходимо иметь в виду, что разделить подзоны тайги по имеющимся палеонтологическим данным невозможно, а субтропическая зона в Европе и ныне занимает узкую прибрежную полосу, в плейстоцене же её площадь была ещё меньше, и поэтому данных по этой зоне практически нет. Для северных районов в плейстоцене указывают сосново-берёзовые леса. Это, конечно, не следует понимать как свидетельство существования смешанного леса из сосны и берёзы, поскольку сосна и берёза входят в разные сукцессионные ряды (ксеросерию и мезосерию), а лишь как указание на то, что эти виды — наиболее массовые в исследованных образцах пыльцы. Эти СС должны были заканчиваться зональным климаксом (ель, пихта или дуб) вне зависимости от того, найдены пыльца этих видов или нет, особенно это относится к дубу, который рассеяется весьма медленно и сукцессии в СС с дубом в климаксе заканчиваются диаспорическим субклимаксом даже ныне (Главу 2). Представление о фауне млекопитающих Европы даёт Рис. 3.66. Формирование современной зональности Европы, преимущественно Восточной, происходило примерно так (Смирнова и др., 2004 а,б; Смирнова, 2006; Турубанова, 2002; Эволюция экосистем Европы..., 2008). Динамика ареалов эдификаторов различных зон и отдельных видов мегафауны отражена на Рис. 3.67–3.69.

Максимальная стадия последнего оледенения. Внутри этого интервала, между 22–18 тыс. лет, Скандинавский ледниковый щит существенно увеличился и достиг максимальных для позднего плейстоцена размеров. В результате роста оледенения ко времени его максимального развития уровень моря понизился на 120 м относительно современного (Bard et al, 1990; Sidall et al, 2003). По побережьям у ледника в этот период и позднее встречался белый медведь. В узкой полосе, прилегающей к ледниковому щиту — лесотундре — господствовали ранние гидросериальные стадии тайги с мозаикой березовых и сосновых лесов. Южнее лесные стадии тайги были более обычны, Пыльца доминантов климакса тайги (ели и пихты) встречается практически от края ледника, но, как и следовало ожидать, у ледника в небольших количествах. Большая часть видов мамонтового комплекса (шерстистый носорог, гигантский олень, сайга, первобытный бык, первобытный бизон, овцебык, гиена, лев, пещерные медведи) в лесотундре отсутствовала, на юг они были распространены до примерно широты северных берегов Чёрного моря. Южнее этой границы влияние ледника было практически не ощутимо, и господствовали неморальные СС. Впрочем, отдельные виды, характерные для неморальных лесов, шли на север почти до современных границ их распространения; предполагают, что они сохранились на территории рефугиумов. Повсеместно распространены типичные степные, и даже некоторые пустынные виды растительности, а также соответствующие виды животных (сайга, лошади, бизоны). Это служит дополнительным подтверждением отсутствия сплошных лесных зон. В это время в Европе вымирают большой и малый пещерные медведи и пещерная гиена. Более южные виды (слоны и бегемоты) к этому времени на территории континентальной Европы уже исчезли. Последние неандертальцы вымерли до 25 тысяч лет назад (в Южной Испании и, возможно, в Хорватии (Верпоорте, 2008).

Позднеледниковье (<17,0 – >=12,4 тысяч лет назад). Распределение СС в общих чертах повторяет предыдущий период, но в результате хода сукцессий в каждой зоне увеличилась роль следующих сукцессионных стадий.

Потепление бёллинг-аллерёд (<=12,8 – >10,9 тысяч лет назад). К началу этого временного интервала Скандинавский ледниковый щит сильно деградировал, но все еще существовал (Lundqvist, 1986). Его восточная часть, на северо-западе России, быстро таяла и отступала со средней скоростью около 200 м в год. В конце периода ото льда освободились такие крупные озера как Онежское и Ладожское и южная часть Белого моря (Saarnisto, Saarinen, 2001). Для этого времени характерно интенсивное торфонакопление и развитие почвенного покрова на значительной части Европы. Сплошных лесных поясов не было, неморальная растительность была распро-

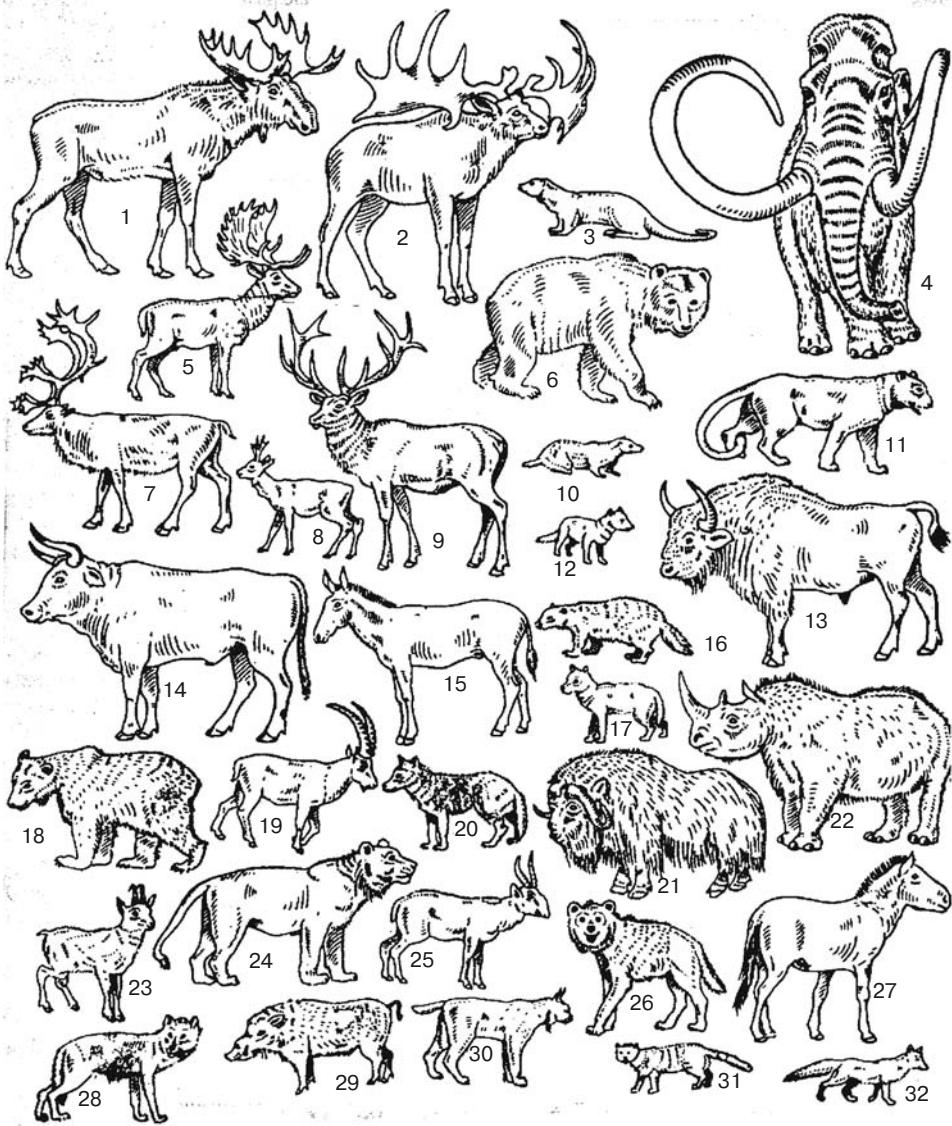


Рис. 3.66. Позднечетвертичная фауна млекопитающих Европы. По Тенуис (1962) из Парфёновой (1999).

1 — лось *Alces alces*, 2 — гигантский олень *Megaceros giganteus*, 3 — выдра *Lutra lutra*, 4 — мамонт *Mammuthus primigenius*, 5 — лань *Cervus dama*, 6 — пещерный медведь *Ursus spelaeus*, 7 — северный олень *Rangifer tarandus*, 8 — европейская косуля *Capreolus capreolus*, 9 — благородный олень *Cervus elaphus*, 10 — барсук *Meles meles*, 11 — леопард *Panthera pardus*, 12 — песец *Alopes lagopus*, 13 — бизон *Bison priscus*, 14 — тур *Bos primigenius*, 15 — европейский плейстоценовый осёл *Asinus hidruntinus*, 16 — росомаха *Gula gulo*, 17 — волк *Canis* sp., 18 — бурый медведь *Ursus arctos*, 19 — горный козёл *Capra ibex*, 20 — красный волк *Cuon alpinus europaeus*, 21 — овцебык *Ovibos moschatus*, 22 — шерстистый носорог *Colodonta antiquitatus*, 23 — серна *Rupicapra rupicapra*, 24 — пещерный лев *Panthera spelaea*, 25 — сайга *Saiga tatarica*, 26 — пещерная гиена *Crocota spelaea*, 27 — лошадь Пржевальского *Equus przewalskii*, 28 — волк *Canis lupus*, 29 — кабан *Sus scrofa*, 30 — рысь *Lynx lynx*, 31 — лесной кот *Felis silvestris*, 32 — лиса *Vulpes vulpes*.

странена значительно южнее современной границы. Виды мамонтовой мегафауны становятся более редкими и границы их ареала сдвигаются на север и/или восток.

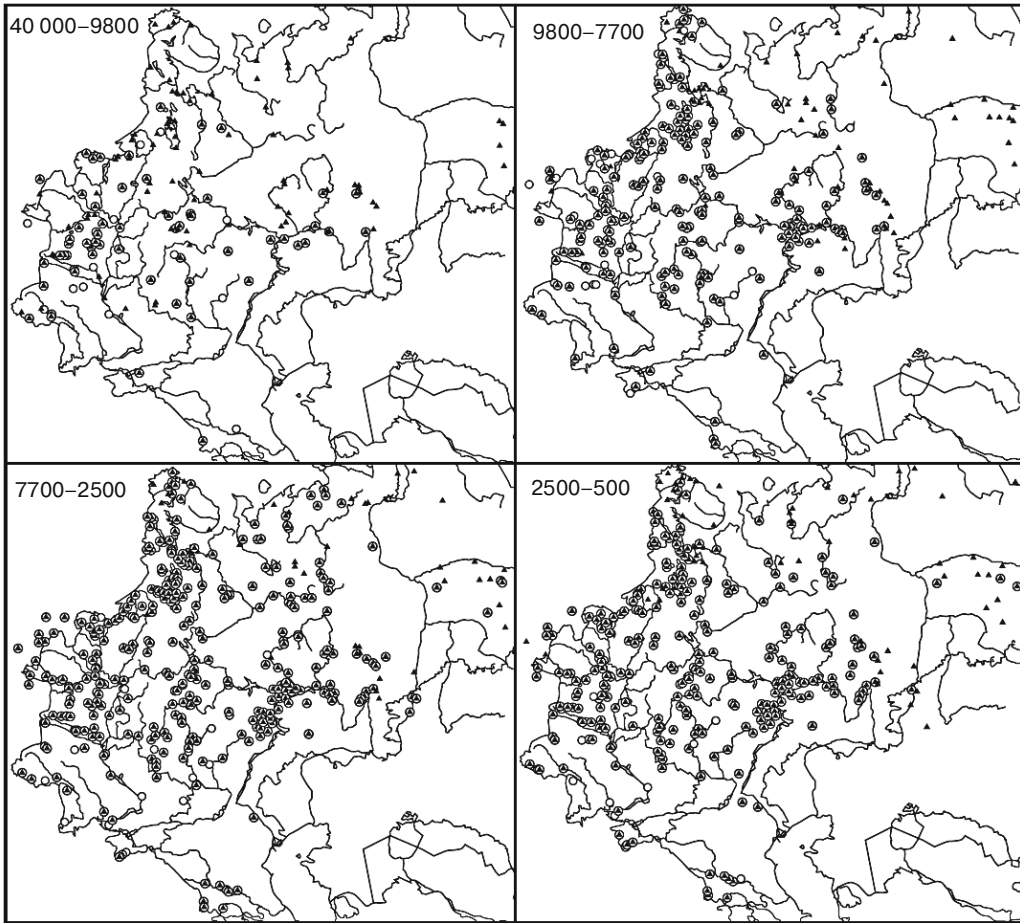


Рис. 3.67. Ареалы широколиственных (круги) и тёмнохвойных (треугольники) видов деревьев.

Широколиственные: дуб *Quercus robur*, бук *Fagus sylvatica*, клён *Acer platanoides*, ясень *Fraxinus excelsior*, липа *Tilia cordata*, вяз *Ulmus minor*, граб *Carpinus betulus*, лещина *Corylus avellana*. Тёмнохвойные: ель *Picea abies* и пихта *Abies* spp. По Смирнова, Турубанова (2004).

Поздний дриас ($\leq 10,9$ – $> 10,0$ тысяч лет назад). Короткий период похолодания. Вновь возникли ледники в Скандинавии и Шотландии. Сплошные пояса лесов отсутствуют. Виды мамонтового комплекса сохранились в виде реликтовых популяций в наименее населённых районах.

Пребореал и бореал = ранний голоцен — мезолит ($\leq 10,0$ – ≥ 8 тысяч лет назад). Ледники начали таять и около 8500 лет назад исчезли окончательно (Lundqvist, 1986). Разрозненные реликтовые популяции видов мамонтового комплекса исчезают. Вероятно, в этот период вымирают мамонт и многие кавказские виды — кавказский сурок, медведь Денингера, красный волк; очень возможно, что вымирают овцебык, шерстистый носорог, бизон; пещерный лев. Еще позднее вымирает гигантский олень. Роль эдификаторов переходит к крупным копытным (зубр, тур, лось, торфяной олень, разные виды лошадей). Эти виды подавляли развитие лесной растительности, хотя и не столь эффективно, как хоботные и носороги, но всё же препятствовали развитию сплошных лесов путём создания более или менее обширных луговых и лугово-степных зоогенных полей. Комплексы млекопитающих, характерные для современной тайги, широколиственных лесов и лесостепи, еще не сформировались

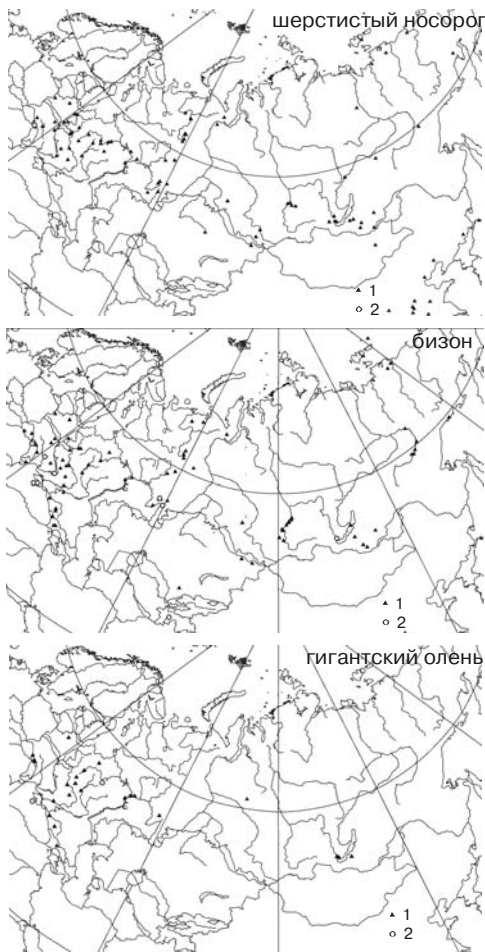


Рис. 3.68. Динамика ареала некоторых видов макрофауны. Находки: 1 — позднего плейстоцена; 2 — голоцена. По Калякину, Турубановой (2002).

«Основные изменения в составе фауны млекопитающих Европы произошли в голоцене, а не в конце плейстоцена» (Косинцев, 2008: 268).

Характерным видом тайги являлся песец, позднее, в связи с уменьшением площадей, занятых ранними гидросериальными стадиями тайги («тундрой»), сохранившийся только на севере таёжной зоны — «тундре». Наиболее поздние находки мамонта в Европе сделаны на севере Русской равнины и в Прибалтике, что свидетельствует о том, что этот вид входил в состав неморальной териофауны. Виды млекопитающих, которых ныне считают степными обитали и в наиболее северных из изученных районов (как минимум до Карелии): это свидетельствует об отсутствии сплошных зон лесов и в этот период. В комплекс млекопитающих, характерный для южных районов, ныне занятых степями, наряду с сайгой, лошадьми, бизонами и быками входили благородные олени, кабаны и бобры, что свидетельствует о значительной облесенности степей. Конец мезолита примерно совпадает с завершением ландшафтной перестройки, после чего для обеспечения всё возрастающих потребностей увеличивающегося населения произошла следующая техническая революция — было изобретено земледелие (Ламберт, 1991).

В среднем голоцене (7,7–2,5 тысяч лет назад). Хозяйственная деятельность человека, связана уже не только с охотой, но и с сельским хозяйством, что позволило резко возрасти общей численности населения. Из-за увеличения охотничьих усилий численность крупных стадных копытных и бобров была снижена настолько, что они потеряли свою эдификаторную роль, поймы рек приобрели современный облик, а бобровые пруды исчезли. Неизбежно возросшая сухость климата Восточной Европы привела к ухудшению произрастания тёмнохвойных деревьев и сдвиганию южной границы их ареала на север. Выжигание и вырубание лесов на севере привело к

расширению тундры, а в более южных районах — к широкому распространению сосновых боров и безлесных районов. Как известно, подсечно-огневая система земледелия наиболее древняя. При её использовании землю не надо было обрабатывать, т. е. не нужны ни какие-либо орудия, ни тяловая сила, поэтому, по мнению археологов, такое земледелие возникло задолго до появления железного топора. Деревья не срубали (поскольку было нечем), а окоряли, чтобы они засохли. Подготовленный участок выжигали таким образом, чтобы лес, сгорая, выжег почву на глубину как минимум 5 см, полностью уничтожая всю растительность, в том числе и семена. Посев производили в ещё тёплую золу, в этом случае на поле сорняки возникали только из засорения посевного материала. Выбор участков производили по растительности,

наиболее ценными были земли, занятые климаксными лесами — дубравами (Советов, 1867; Петров, 1968). Участки забрасывали не из-за истощения почвы, а из-за зарастания полей сорняками, с которыми могли бороться только прополкой — способом неэффективным на больших площадях, ибо урожай не окупал затрачиваемый труд. Большие затраты труда на расчистку окупали высокие урожаи: до сам-10 — сам-20, а иногда и до сам-70 (!) (Милов, 1998). Площадь климаксных лесов в северных районах была незначительной, поэтому их быстро вырубали. Масштабы подсечно-огневого земледелия не следует недооценивать: даже в такой малонаселенной стране как Финляндия (зона тайги), за XVIII—XIX вв. через подсеку прошло 85% территории (Смирнова и др., 2001). Расселение дуба, лещины и других широколиственных деревьев происходит медленно, поэтому диаспорические субклимаксы становились всё более обычными, и северная граница неморальных лесов постепенно сдвигалась на юг. Полное исчезновение на севере видов, разрушающих моховой покров, привело к его разрастанию и формированию пояса тундры. Проводимые Зимовым опыты показывают, что разрушение мохового покрова копытными (лошадьми) приводит к замене мохового покрова злаковой степью и резкому росту продуктивности растительности и всей экосистемы. Широкое распространение на юге подсечно-огневого земледелия и скотоводства привело к уничтожению лесов и формированию на их месте степной и полупустынной зон. Уничтожение лесов происходило не только в результате вырубki лесов, но и из-за выпаса скота, уничтожавшего подрост, а также использования лесной дернины для подстилки в стойлах скота (отсюда, вероятно, и двойное значение слова «подстилка»: словарь Брокгауза и Ефрона различает лесную и хлевную подстилку). В результате начинается антропогенное расслоение единого ранее пояса на четыре: тундру, бореальные (тайга) и неморальные (широколиственные) леса и степь, к которым позднее добавили кукурузный и другие пояса

Ранний железный век и средневековье (500–2500 л.н.). В начале позднего голоцена — в раннем железном веке (1600–2500 л.н.) ареалы древесных видов ещё не претерпели существенных изменений, широколиственные и темнохвойные виды практически всюду встречаются вместе. Но по сравнению со средним голоценом доля пыльцы темнохвойных видов сокращается на юге и увеличивается на севере (Нейштадт, 1957). Это свидетельствуют о начале трансформации ареалов темнохвойных и

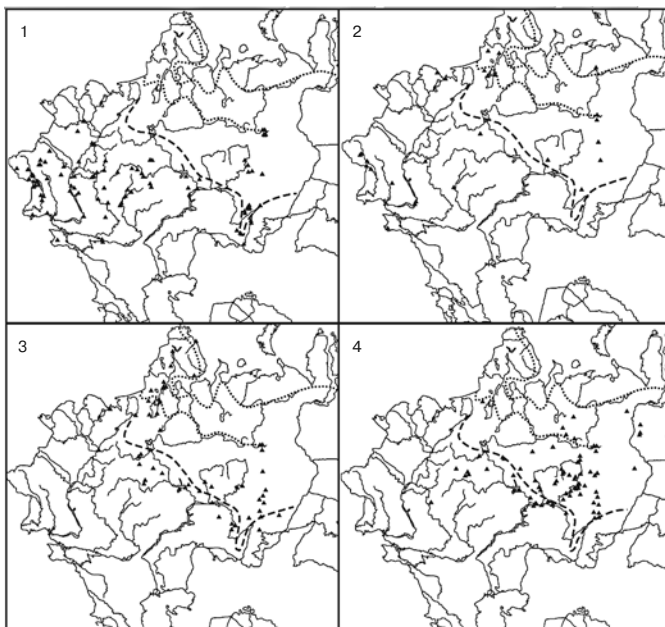


Рис. 3.69. Динамика ареала северного оленя.

Находки: 1 — поздний плейстоцен — древний голоцен; 2 — ранний голоцен; 3 — средний голоцен; 4 — поздний голоцен по Калякину, Турбановой (2002). Границы ареала по Гептнеру и др. (1961): пунктир — восстановленная в историческое время, точки — середина 1950-х гг.

«Большинство таёжных ландшафтов относительно слабо нарушено хозяйственным воздействием» (Исаченко, Шляпников, 1989: 63).

широколиственных видов (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977; Восточноевропейские..., 1994). Массовые рубки для выплавки железа и подсеčno-огневое земледелие приводили к значительному уменьшению лесистости обширных районов и было мощным фактором аридизации, особенно на юге, и привели к формированию пояса степей. Значительные перемещения на север южной границы ареалов ели и пихты в условиях более холодного и влажного климата позднего голоцена (по сравнению со средним голоценом), видимо, можно объяснить только антропогенной аридизацией юга Восточной Европы. Резко возросшие потребности металлургии и судостроения привели к перемещению на юг северной границы ареала дуба (Гмелин, 1771; Паллас, 1773).

Судя по находкам крупных деревьев или их пней леса росли на берегах Северного Ледовитого океана ещё в XVIII–XIX вв. (Городков, 1954), а на Ямале — в XIX в. (Калякин, 1985, 1991). Оленеводы регулярно устраивали палы для сведения лесов вплоть до XVIII в. (Шренк, 1855). В результате к XVIII–XIX вв. сформировался пояс тундры.

Фауна большей части Восточной Европы имела смешанный характер, местами вплоть до недавнего времени. Так, в конце XVIII в. на пространстве от нынешней Воронежской области до севера Казахстана и юга Западной Сибири еще встречались тарпаны и куланы (Гмелин, 1771); северные олени при зимних кочевках регулярно доходили до севера калмыцких степей (Паллас, 1773) и до Украины (Гепнер и др., 1961). В начале XIX в. сурки были распространены до нынешней Калужской области (Зельницкий, 1804), а в конце XVIII в. были обычны в Тамбовской губернии (Паллас, 1773).

На островах Средиземного моря (Корсика, Сардиния, Сицилия, Балеарские острова, Мальта, Крит, Кипр), климат которых вряд ли существенно отличался от климата материковых побережий Средиземного моря, но на которых не было людей, плейстоценовая биота сохранилась гораздо дольше, хотя и в модифицированном из-за малых размеров островов виде. Виды мегафауны дали карликовые формы на каждом из островов, часто выделяемых в отдельные виды. Выше уже было сказано о карликовых слониках. Бегемот (вид, идентичный современному или очень близкий) дал островных бегемотиков размером со свинью. Аналогичные карликовые формы дали и торфяные олени (<1 м и даже 0,6 м в плечах и очень маленькими рогами) и быки. При этом уменьшение размеров сопровождалось непропорционально сильным укорочением ног, поскольку из-за отсутствия крупных хищников необходимость в быстрых передвижениях отпала (Agusti, Anton, 2002). После того, как острова были открыты человеком и леса были вырублены полностью, вся эта фауна исчезла.

В других районах Голарктики аналогичные изменения могли происходить в иное время и несколько иначе. В частности, Сибирь была зоной процветания типичной «мамонтной фауны» и была богаче видами, чем сегодняшняя и даже прошлый гористый и южный Дальний Восток (где в голоцене выпало не так много животных, только мамонт и бизон, да пещерная гиена). Выше была и численность плейстоценовой макрофауны. После разрушения мамонтовых СС в конце плейстоцена и в Сибири начала формироваться отчётливая широтная зональность с зарастанием и заболачиванием прежних мозаичных ландшафтов. Возникла огромная территория бедной тайги шириной в сотни километров и длиной в тысячи и тысячи. СС представлены там преимущественно ассоциациями пирогенных рядов с лиственницей и сосной. Широкое распространение пожаров, из года в год горящих в Сибири связано как со сменой «клочковатого» ландшафта однородными лесами, так и уничтожением мегафауны, потреблявшей ресурсы, ныне питающие преимущественно огонь. От прежнего разнообразия из крупных животных остались бурые медведи, мелкие лоси (вид исходно лесостепной), северные олени и волки, местами рысь... Севернее произошло формирование обширного болота на вечной мерзлоте (тундры).

Биогеографические районы. Несостоятельность разделения Голарктики на Палеарктику и Неарктику с биологической точки зрения обсуждена выше.

Биота Голарктики образовалась в результате процессов, аналогичных тем, которые привели к образованию биогеографических районов на юге Южной Америки и Африки: адаптации биоты Евразии и Северной Америки, соединённых Беринговым перешейком в единый континент ко всё более холодному климату. Как и в остальных случаях в биоту умеренных районов не смогли войти многие таксоны, поэтому биоту Голарктики характеризуют не столько её эндемы, сколько отсутствие широко распространённых в тропиках таксонов (необходимо помнить, что многие из них, в первую очередь мегафауна — слоны, носороги, бегемоты, крупные кошки, страусы и др. — истреблены в Голарктике человеком). Число эндемиков Голарктики, распространённых как в Евразии, так и в Северной Америке, невелико. Из млекопитающих это кроты *Talpidae*, бобры, прыгунчики *Zapodidae*, пищухи, или сеноставки *Ochonotidae*. В мегафауне (как вымершей и истребленной, так и сохранившейся) эндемизм не превышает родового уровня. Из птиц: тетеревиные, гагары и чистиковые, впрочем, последние два семейства логичнее рассматривать как компоненты морской, нежели сухопутной биот. Существенную роль в почвах Голарктики играют эндемичные дождевые черви *Lumbricidae*. Эндемичны сосновые *Pinaceae*.

Конфигурация фрагментов (от одного до трёх в разные периоды времени) суши, на которых расположена Голарктика, существенно изменялась (описание событий дано в следующей Главе). Дольше всего единство суши, обеспечивавшей обмен биотами между разными её частями, сохранялся на севере, тогда как южные районы развивались в значительной степени в изоляции. Это сделало возможным образование большого числа таксонов в их южных частях. Таксоны мегафауны, возникшие в Северной Америке (лошади *Equidae* и верблюды *Camelus**), проникли в Евразию и даже в Африку. Таксоны, включающие более мелкие по размерам виды остались эндемиками или субэндемиками (проникнув в Южную Америку): вилорогие антилопы *Antilocapridae***, бровные белки *Aplodontidae*, мешетчатые крысы, или гоферы *Geomysidae*, мешетчатые мыши *Heteromyidae*, еноты *Procyonidae*. Большое число эндемичных таксонов, возникших в Северной Америке объясняется тем, что евразийская часть Голарктики всё время находилась в непосредственном контакте с гораздо более таксономически разнообразной биотой Палеотрописа. Это не способствовало образованию эндемиков (среди млекопитающих эндемичны лишь слепыши *Spalacidae* и тушканчики *Dipodidae*). Вместо этого происходило обогащение биоты палеотропическими таксонами, часть из которых (парнокопытные, хоботные, кошачьи, собаки, медведи) смогла проникнуть и в Северную Америку. Сохранявшаяся почти непрерывно сухопутная связь северных районов Евразии и Северной Америки то через Гренландию, то через Берингов перешеек привела к образованию весьма однородной биоты северных районов Голарктики, тем более однородной, чем с более северными районами мы имеем дело. К тому же в районах, покрытых во время последнего оледенения ледником (север Европы, вся Канада) жизнь восстановилась лишь в последние 10 000 лет или чуть более. Аляска была населена преимущественно азиатской биотой, поскольку она была соединена с ней широким сухопутным мостом и отделена ледником от остальной части Северной Америки, впрочем некоторые северо- и даже южноамериканские таксоны сохранились там с предшествующих межледниковий. В результате на севере зоны тайги биоты Северной Америки и Азии неразличимы, на юге зоны тайги сходство велико, но есть и специфика, а, начиная с зоны широколиственных лесов, различия превышают сходство. Но и на севере зоны широколиственных лесов многие рода общие, представленные разными видами. И лишь южнее различия биот обусловлены таксонами ранга рода и семейства и даже более высоко-

* В Южную Америку проникли только в плейстоцене (Дарлингтон, 1966). В Евразию верблюды рода *Paracamelus* проникли в нижнем плиоцене, или немного раньше.

** Известны из нижнего плиоцена Монголии (Дарлингтон, 1966).

го. Различие биот Северной Америки и Азии усилилось после образования Панамского перешейка. Его возникновение позволило многочисленным таксонам Неогена проникнуть на север (обычно до зоны тайги), но не в Азию. Это даёт основания разделить Голарктику на четыре подобласти: Бореальную, Средиземноморскую, Восточноазиатскую и Сонорскую. Последнюю, возможно, следует разделить на восточную и западную надпровинции, соответственно восточно- и западноамериканским флорам (см. Главу 1). Это деление грубо соответствует современным ареалам зоны тайги, и трёх изолированных фрагментов зоны широколиственных и субтропических лесов. Соответствие это не полное, поскольку современные границы этих зон в значительной степени — результат деятельности человека. Было ли это совпадение до изменения облика суши человеком более полным или нет, сказать в настоящее время практически невозможно. Давать более детальное районирование Голарктики по этой же причине вряд ли целесообразно.

Резюме

На суше, за исключением, вероятно, районов покрытых тропическим дождевым лесом, ни лесные, ни безлесные СС не образовывали сплошных поясов, как ныне. На месте сплошных поясов лесов и безлесных сообществ воздействие мегафауны создавало «клочковатый» ландшафт, в котором участки лесов чередовались с безлесными.

Анализ недавних изменений наземных биот разных районов Земли показывает, что с появлением человека в СС произошли катастрофические изменения, вызванные уничтожением эдификатора безлесных СС — мегафауны (хоботных и их аналогов). Хотя в настоящее время наибольшее распространение имеет политкорректная климатическая гипотеза, она не объясняет все факты. В частности, она не объясняет, чем последний межледниковый период, в который вымерла мегафауна, принципиально отличается от предшествующих межледниковий, во время которых аналогичные климатические изменения не приводили не только к существенному, но и вообще к сколько-нибудь заметному вымиранию мегафауны. Все те виды животных, вы-

«Вероятно, в силу крайней степени специализации и реликтового характера морфологии морской коровы самый северный и крупный вид отряда сирен был обречен на вымирание в изменившихся климатических и погодных условиях, причем антропогенный фактор только приблизил уход этого ограниченного по численности и распространению животного» (Ковнат, 1999: 80).

мирание которых объясняют изменениями климата, в действительности тысячи лет прожили в условиях уже изменённого климата, но в районах, где люди отсутствовали. Истребление некоторых (тура, тарпана) произошло уже в историческое время и, казалось бы, сомнению не подлежит, но даже в очевидных случаях делают попытки снять ответственность с человека. Типичные виды мамонтовой фауны (сайга, северный олень, козули, зубр, бизон, овцебык) и ныне живут в этом изменённом климате. Овцебык и бизон, вымирание которых объясняют климатическими изменениями в Евразии, в Америке в том же климате сохранились. Более того, овцебык вполне успешно ре-

интродуцирован на север Сибири во второй половине XX в., его численность приблизилась к 4–5 тыс., и вполне реально увеличение его популяции до 500–700 тыс. (Данилкин, 2009).

Сопоставление времени изменения биот разных материков показывает, что вымирание происходило на разных участках суши в разных климатических ситуациях, в разное время, на разных материках в одних и тех же климатических зонах, но всегда вслед за появлением человека.

Так, во время интенсивного вымирания мегафауны в Африке, в Южной Америке отсутствовало аналогичное обеднение до среднего вюрма (Martin, 1984; и др.), хотя эти районы находятся в одном климатическом поясе и в них происходили сходные

климатические изменения (Biogeography..., 1987). Поэтому гораздо логичнее объяснить эту смену распространением очередной технической (мезолитической) революцией (закончившейся 10 тысяч лет назад) — изобретением способов охоты на этих самых крупных животных: копья, дротика, лука и стрел и приручением собаки (ранее 50 тысяч лет назад (Оводов, Кузьмин, 2006), а не действием разных гипотетических факторов, специфичных для каждого биогеографического региона. Знание этой технологии распространялось значительно быстрее, нежели происходили миграции человека. Сыграл свою роль и выход человека из-под пресса хищников, а также воздействие человека на СС в целом, как, например резкое возрастание частоты пожаров в Австралии и Африке после появления там человека. Эта гипотеза впервые была высказана в XIX в. Альфредом Уоллесом, в конце прошлого века её развивал P.S. Martin (1967, 1973), автор теории overkill. Она приобретает всё большую популярность по мере накопления данных о действительной динамике изменений биосферы во времени и пространстве.

Лишь в одном регионе сохранилось сравнительно высокое разнообразие мегафауны — Африке, хотя как показано выше, это «высокое» разнообразие в действительности представляет крохи былого. Лишь 10% от исходной фауны хоботных — смогли уцелеть до настоящего времени: африканский *Loxodonta* и индийский *Elephas* слоны. Оба рода эволюционировали на протяжении более миллиона лет совместно с человеком. Они смогли вырабатывать эволюционным путём поведенческие навыки со скоростью, сопоставимой со скоростью изменения поведения людей. При этом в преобразованных человеком экосистемах оказалось возможным существование только по одному виду хоботных: индийский слон исчез в Африке, но смог уцелеть в Азии, где исчезли стегодоны. Возможно, в Азии слоны уцелели только благодаря тому, что индийский слон был одомашнен. Скорость их размножения в неволе недостаточна для покрытия потребностей человека, поэтому сохранение стад диких слонов — непереносимое условие сохранения одомашненного поголовья. Быстрое уничтожение мегафауны связано с тем, что у животных новые поведенческие принципиально навыки возникают только посредством эволюции, а люди способны мгновенно изобрести и распространить новые стратегии поведения. Аналогом может служить китобойный промысел. За несколько столетий бойни киты (не имеющие естественных врагов, кроме косаток) так и не научились воспринимать людей как смертельных врагов. Моби Дик Мелвилла — такая же фантазия, как и акула «Челюстей» Стивена Спилберга.

Уничтожение видов-эдификаторов неизбежно привело к глобальным перестройкам всей биогеографической картины этих районов, т. е. фактически почти всей поверхности Земли. После гибели плейстоценовых «серенгетти» и в результате хозяйственной деятельности человека в умеренных и высоких широтах возникли пояса тундры, тайги, широколиственных лесов и степей (прерий). В субтропиках Азии и Африки и, в меньшей степени, Америки возникли колоссальные пустыни, изменившие климат, процесс изменения климата происходил с положительной обратной связью: чем сильнее разрушал человек естественные СС, тем более засушливым становился климат. Пустыни покрыли и большую часть Австралии, где даже сейчас нет климатически обусловленных пустынь. В местах с большим увлажнением и в тропиках возникли саванны, безлесность которых поддерживают частые пожары.

Таким образом, как современная широтная зональность, так и общий облик экосистем суши, которые изучают в школе и которые ранее считали, а многие и до сих пор считают естественными, в действительности является антропогенными. Поскольку изучаемый нами предмет называется «биогеография», а не «экономическая география» мы должны абстрагироваться от этих изменений и рассматривать структуру биосферы до появления человека.

На суше можно выделить не более четырёх зон: тропическую, субтропическую, неморальную и тайгу. Прочие «зоны», которые выделяют многие авторы (тундра, степь, пустыни и т. д.) возникли в результате деятельности человека. Их рассмотре-

ние их в курсе биогеографии не более осмысленно, чем рассмотрение кукурузного пояса. Лишь некоторые существующие в настоящее время пустыни имеют естественное происхождение из-за крайней скудности осадков (береговые пустыни, Гоби), но они не образуют зон.

Указанные четыре зоны очень хорошо выражены в Северном полушарии. В Южном полушарии зональность на разных массивах суши выражена гораздо меньше. В Южной Америке, простирающейся на юг гораздо дальше всего, развиты все пояса, а в Африке, простирающейся на юг гораздо меньше, есть только две зоны. Степень выраженности умеренной зоны в Южном полушарии в разных таксонах обратно пропорциональна подвижности его представителей: отчётлива среди растений, прослеживается среди насекомых и намечена у высших позвоночных (птиц, рептилий и млекопитающих).

Перестройка экосистем, замена мозаичных СС чисто лесными, или, наоборот, безлесными, возникновение сплошных широтных поясов лесных или безлесных ассоциаций — всё это произошло в результате эдификаторной деятельности одного вида — *Homo sapiens* — и за очень короткое время. Вид этот возник как ценофил Африканской подобласти Палеотрописа, но в последние 10–50 тыс. лет распространился по всей суши как ценофоб-эдификатор, разрушивший почти все СС суши. Эти колоссальные перестройки резко меняли облик ландшафтов, но до недавнего времени их сопровождало сравнительно незначительное вымирание: фактически оно затронуло только виды, истреблённые человеком и тесно связанные с ними (хищники, трупоеды, навозники, паразиты). Большинство видов, входивших в БЭ, существует и поныне. Кое-где в Северной Америке и Сибири сохранились даже их остатки в виде реликтовых островков холодных степей. Возможно, незначительность вымирания связана с тем, что было уничтожено сравнительно немного СС, в большинстве произошло лишь устранение одного климакса (лесного или безлесного) и только в последние годы в связи со стремительным уничтожением СС Земли вымирание резко ускорилось. Однако ареалы видов часто существенно изменились. Существенно изменилась и биогеографическая картина мира.

Поскольку воздействие человека не прекращается, биогеографическая перестройка происходит и в настоящее время. Разрушение СС приводит к вымиранию, сопоставимого с глобальными вымираниями древности. Вероятно, разрушение и перестройка СС является одной из основных причин современного резкого изменения ареалов. Такое изменение ареалов отмечено для многих видов птиц и млекопитающих, особенно в Голарктике, которой присущи не только наибольшие антропогенные изменения, но и наибольшая интенсивность исследований их ареалов.

Глава 4. Биогеография континентальных водоёмов

Общая характеристика континентальных водоёмов как биотопа

Только 2,53% воды на Земле пресная, но 70% этой воды заключено в ледниках. Таким образом, только 0,76% воды на Земле образует континентальные водоёмы (Jorgensen, 2008). Прежде чем перейти к рассмотрению биогеографии континентальных водоёмов, кратко рассмотрим особенности разных континентальных водоёмов и населяющих их биот. Прежде всего для большинства континентальных водоёмов характерно низкое содержание растворённых солей. Граница между пресноводной и морской биотами в местах их контакта (обычно — в устьях рек) проходит примерно по 5–8 ‰ (Хлебович, 1974)*. Большинство континентальных водоёмов имеет солёность порядка 0,1 ‰, а в таких озёрах как Байкал или Телецкое ещё меньше, электропроводность же воды из тропических ручьёв как у дистиллированной. Лишь немногие континентальные водоёмы, почти исключительно бессточные озёра, имеют солёность выше океанической. Однако, из-за того, что химический состав солей солёных озёр сильно отличается от химического состава морей и из-за его непостоянства эти водоёмы населены пресноводной по происхождению биотой, даже если имеется возможность попадания в них морской биоты. Впрочем, такая возможность представляется очень редко, лишь в сильно изолированных заливах (Сиваш, Кара-Богаз-Гол и т. п.).

Природные континентальные водоёмы в первую очередь по скорости течения воды и её перемешиванию можно подразделить на стоячие водоёмы (озёра, пруды, болота) и текучие водотоки (реки и ручьи). Различие условий жизни в этих водоёмах определяет специфику их населения.

Реки

Реки — водотоки с поступательным движением воды, хотя бы во время максимального уровня воды.

В поперечном сечении выделяют следующие основные морфологические структуры реки (Рис. 4.1).

Русло — часть реки, по которой вода течёт постоянно

или, в случае пересыхающих рек, наиболее долгий период. Линию, соединяющую наиболее низкие точки реки вдоль её русла, называют **талвег**. Период, в который вода течёт по руслу, называют **меженный период**, или **межень**. Во время половодья или паводков русло не вмещает всю текущую по реке воду, и река разливается, заливая **пойму**. Пойму с боков ограничивают более или менее крутые склоны — **коренные берега**, появляющиеся в результате эрозионной деятельности реки при её разливах. Подземный сток также идёт в сторону реки, в результате у коренных берегов появляются участки с более высоким увлажнением, часто превращающиеся в болота. Вода течёт по реке из-за того, что она имеет потенциальную энергию, равную разнице вы-

«Реки вообще во всех отношениях не могут сравниться с морями» (Абдурахманов и др., 2001: 308).

Подробные сведения о жизни в разных водоёмах на территории бывшего СССР можно найти в пятитомной «Жизни пресных вод СССР» под ред. Е.Н. Павловского и В.И. Жадина. Эта монография, хотя и издана в 1950 г. до сих пор не имеет аналогов по детальности рассмотрения многих аспектов биологии континентальных водоёмов. Есть её более краткий вариант (Жадин, Герд, 1961).

* В литературе для разделения водоёмов по солёности используют и небиологические критерии (обзор см. Хлебович, 1974). Поскольку эти границы не соответствуют каким-либо изменениям биоты здесь не имеет смысла их обсуждать.

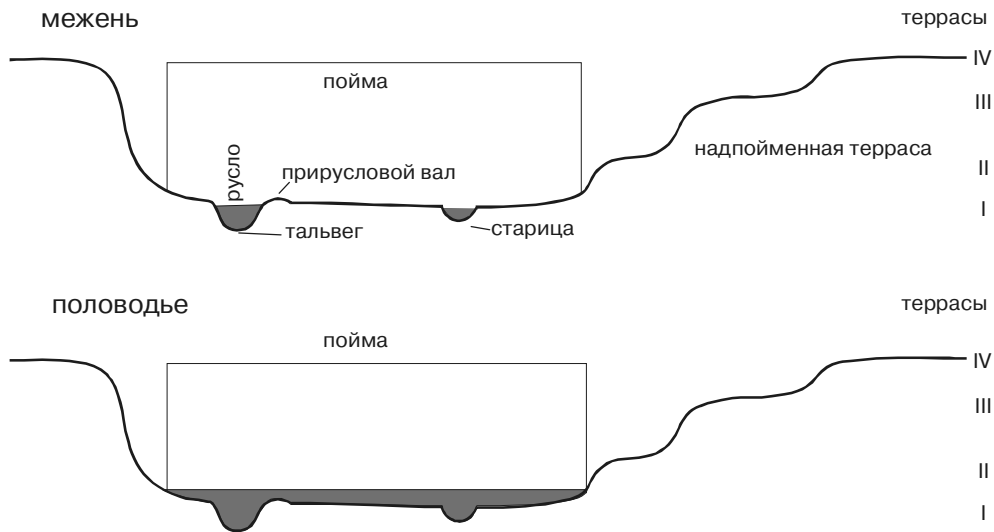


Рис. 4.1. Поперечный разрез реки Северного полушария, вид с устья на исток.

сот в данной точке и в конце реки. Высоту, на которой потенциальная энергия воды реки равна нулю, называют **базис эрозии**. Базис эрозии данной реки — это уровень воды в водоёме, в который она впадает. Общим базисом эрозии для почти всех рек является уровень моря. Реки, принадлежащие к водосборным бассейнам, не имеющим стока в Мировой океан, могут иметь иной базис эрозии. Например, базисом эрозии для Волги является уровень поверхности Каспия, расположенный в настоящее время примерно (уровень варьирует от года к году) на 28 м ниже уровня океана. Если река протекает через озеро (водохранилище), то уровнем эрозии для её участка выше озера будет уровень воды в нём. При изменении базиса эрозии (даже уровень Мирового океана не является постоянным, см. Главу 5) эрозионная деятельность реки меняется. Если базис эрозии повышается, то эрозионная деятельность реки уменьшается (река подпруживается), уровень грунтовых вод в пойме и водосборном бассейне повышается, и начинается их заболачивание. При уменьшении высоты базиса эрозии, возрастает скорость эрозии, и река начинает углублять своё русло и пойму, уровень грунтовых вод падает. Следы более высокого положения базиса эрозии являются **террасы** — следы былых пойм реки. Совокупность поймы реки и её надпойменных террас образует **долину реки**.

В плане выделяют следующие основные морфологические структуры реки. **Исток** — место, где в русле реки появляется течение. **Устье** — место, где река впадает в другую реку, озеро, море или заканчивается иным образом, как, например африканская река Окованго, заканчивающаяся обширной дельтой в пустыне. На протяжении реки сравнительно длинные, глубокие изогнутые участки (**плёсы**) чередуются с более короткими мелкими прямыми участками (**перекатами**). Из-за действия силы Кориолиса* поток воды в реке стремится отклониться вправо в Северном полушарии и влево в Южном. При этом она размывает соответствующий коренной берег. Продукты эрозии течение частично сносит вниз, частично откладывает в пойме. В результате действия эрозии в плане река стремится стать извилистой, образуя излучины, или **меандры**. В результате меандрирования река постепенно меняет русло, вся система меандр движется вниз по течению. Иногда река спрямляет русло, образуя новый **рукав**.

* По имени изучавшего её французского математика Gaspard-Gustave de Coriolis (1792–1843). Написал также работу по математической теории игры на бильярде «Theorie mathematique du jeu de billard» в 1835 г.

Старое русло постепенно отделяется от нового русла, сначала с расположенного выше по течению конца, такое полуотделённое старое русло называют **затон**. Затем затон отделяется и с нижнего края и превращается в **старицу**. Сила Кориолиса оказывает воздействие не только на русло реки, но и на пойму в целом, которая стремится сместиться в соответствующем направлении. Поэтому в Северном полушарии правые берега долины реки обычно не имеют террас (их могут имитировать оползни). Кроме русла, затонов и стариц на пойме могут быть и другие **пойменные водоёмы**, образующиеся в результате заливания рекой во время половодья понижений рельефа. Часто вдоль русла реки тянутся прирусловые валы, за которыми пойма вновь снижается.

В реку впадают **притоки** (tributaries), в них в свою очередь впадают свои притоки и т. д. Самые мелкие притоки называют реками первого порядка, реки, в которые они впадают — реками второго порядка и т. д. Совокупность всех этих рек, ручьёв и т. п., впадающих в главную реку, называют **речной системой** (riverain, или riverine system). В речную систему включают также озёра и болота, питающие своими водами реку. Помимо этого к реке относят её **дельту** или **эстуарий***. Дельтой обычно называют более или менее обширное устье, состоящее из большого количества проток и островов. Название дельта получила из-за сходства с греческой буквой Δ (дельта). Эстуарием же обычно называют морской залив, в вершину которого впадает распресняющая его река. Деление это, конечно, не строгое. Дельты образуют реки со сравнительно большим твёрдым стоком (количеством влекомых водой твёрдых частиц: песка, детрита, остатков растений и т. д.), у которых базис эрозии находится в современном положении сравнительно долго. Образованию дельты способствуют также примыкающие к ней морские (озёрные и т. п.) мелководья. Эстуарии образуют реки, базис эрозии которых сравнительно недавно поднялся, в результате чего море затопило часть бывшего русла. В местах бывшего оледенения реки обычно впадают в долины, выработанные ледником (фьорды). У рек с небольшим стоком речные наносы, обычно в совокупности с морскими вдольбереговыми наносами, могут образовывать вал, полностью отделяющий эстуарий от моря. Такой эстуарий называют **лагуна**. Реки соединяют озёра и болота в единую сеть. Площадь, с которой происходит сток в реку, называют **водосборным бассейном** (drainage). Водосборные бассейны рек разделяют **водоразделы** (watershed, water divide). Главный водораздел Земли, проходящий по основным горным хребтам, делит Евразию, Америки и Африку на два главнейших водосборных бассейна (slope) — аркто-атлантический и индо-пацифический, Австралия целиком находится в индо-пацифическом водосборном бассейне (Рис. 4.2); при этом аркто-атлантический водосборный бассейн значительно богаче реками, чем индо-пацифический. Антарктида практически лишена населённых пресноводных водоёмов.

Некоторые морфометрические характеристики крупнейших рек России и мира приведены в Табл. 4.1. Обратите внимание на то, что твёрдый сток мало связан с общим. Река с наибольшим стоком — Амазонка — имеет твёрдый сток в пять раз мень-

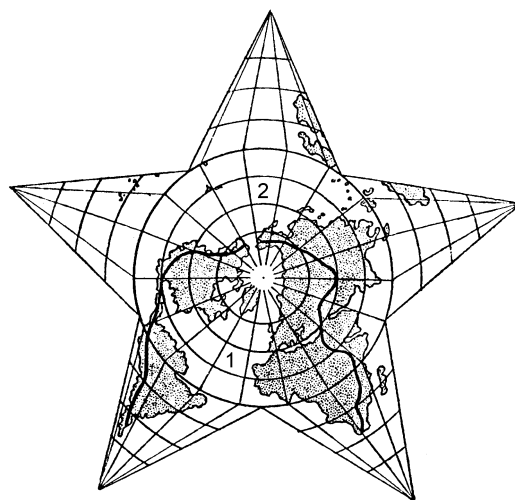


Рис. 4.2. Водосборные бассейны Земли. По: Тилло из В.И. Жадина (1950).
1 — аркто-атлантический, 2 — индо-пацифический.

* В бассейне Чёрного и некоторых других морей эстуарии называют **лиманами**.

Табл. 4.1. Морфометрические характеристики крупнейших речных систем и речных систем, упоминаемых в тексте.

Хотя теоретически географы и гидрологи могут измерить приведённые в таблицы величины с высокой точностью (по крайней мере приводят их с тремя или более значащими цифрами), данные, особенно по среднему годовому стоку, приводимые в разных источниках, могут различаться на десятки процентов. Так англоязычная версия Википедии приводит для Сырдарьи площадь водосборного бассейна 402 760 кв. км, а русскоязычная — 219 000 кв. км (https://en.wikipedia.org/wiki/Syr_Darya; <https://ru.wikipedia.org/wiki/Сырдарья>). Поэтому приведённые в таблице значения ориентировочны.

река	площадь водо- сборного бассейна, млн. кв. км	средний годово й сток, тыс. куб.м/сек	длина, тыс. км	твёрдый сток, млн. т/год
Амазонка	7050	219	6,40	498
Конго, или Заир	3400	41,80	4,70	64,7
Миссисипи	3268	18,4	5,97	500
Парана	3100	25,7	4,38	129
Обь	2990	12,3	5,41	15
Нил	2870	2,83	6,65	110,5
Лена	2736	17	4,40	15,4
Енисей	2580	19,8	5,54	19,6
Нигер	2092	9,57	4,20	67
Ганг с Брахмапутрой	2055	38	2,51	2177,2
Амур	1855	11,4	4,44	24,9
Янцзы	1808	34	6,30	500
Маккензи	1805	10,3	4,24	15
Волга	1360	8	3,54	25,8
Замбези	1330	4,88	2,69	100
Дарлинг-Муррей	1160	0,77	3,75	31,9
Св. Лаврентия	1030	10	3,06	
Ориноко	994	29	2,73	86,5
Окованго	994	0	1,60	
Инд	960	7,16	3,18	435,4
Евфрат	884	0,86	3,60	
Юкон	850	6,43	3,18	88
Дунай	817	7,13	2,85	67,5
Меконг	810	16	4,35	169,6
Хуанхэ (Жёлтая)	752	2	5,46	380
Колумбия	668	7,5	2,00	
Колыма	644	3,8	2,51	
Сан-Франциско	610	3,3	3,18	
Рио Гранде	570	0,082	3,06	
Аму-Дарья	534	2,0*	2,62	
Днепр	516	1,67	2,29	
Salween	324	3,153	3,06	
Печора	322		1,81	
Урал	273	0,475	2,43	
Сыр-Дарья	219	0,4**	2,12	
Оленёк	219	1,21	2,29	
Огове	216		4,7	
Нева	0,281	2,5	0,074	

* Близ г. Атамурат, далее реку полностью разбирают на орошение и до Аральского моря не доходит.

** До 1960 г., ныне 0,03 тыс.куб.м/сек.

ший, чем у Ганга с Брахмапутрой, сток которых почти в 6 раз меньше, чем у Амазонки. Удельная же величина твёрдого стока (количество твёрдого стока на единицу объёма) Амазонки на три порядка меньше, чем у протекающей в наиболее населённой стране мира Хуанхэ. Из-за очень высокого содержания взвеси воды Хуанхэ имеют жёлтую окраску (название в переводе с китайского означает Жёлтая) и плотность *большую*, чем плотность морских вод. Поэтому, если обычно пресные воды в устье растекаются по поверхности моря (в Северном Ледовитом океане в результате пресного стока образуется распреснённая линза, покрывающая почти весь океан, см.

Табл. 4.2. Основные характеристики разных частей водотоков. По Dodds, Whiles (2010).

характеристика	верховья	среднее течение	большие реки
характеристики абиотического окружения			
порядок реки	1–3	4–7	>7
сток	маленький	средний	большой
разливы	нерегулярные	промежуточные признаки	регулярные
градиент	высокий	средний	низкий
температура	низкая, постоянная при затенении	средняя, изменчивая	тёплая, постоянная
дно	каменистое, крупные части деревьев	промежуточные признаки	ил, песок
древесный полог	плотный, закрывающий русло	прикрывающий края русла	играет существенную роль только в пойме за пределами русла
мутность	низкая	низкая	высокая
освещенность дна	низкая	высокая	низкая
роль продуцентов			
перифитон	средняя	высокая	низкая
фитопланктон	низкая	низкая	сравнительно высокая
макрофиты	низкая, роль мхов часто существенная	средняя	низкая, за исключением стариц и затонов
роль беспозвоночных			
измельчители	высокая	средняя	низкая
фильтраторы	низкая	средняя	высокая
скоблильщики	средняя	высокая	низкая
собиратели	средняя	средняя	высокая
хищники	средняя	средняя	средняя
рыбы			
разнообразие	низкое	среднее	высокое
термофильность	холодноводные		тепловодные
кормовые объекты	беспозвоночные	беспозвоночные/рыбы	беспозвоночные/планктон/рыбы
интегральные характеристики экосистемы			
фотосинтез	низкий	высокий	от среднего до низкого
продукция/дыхание	<<1	<1	<<1
размер органических частиц	крупные	промежуточные признаки	мелкие
соотношение крупные/мелкие органические частицы	>1	<1	<<<1
древесный детрит	крупные части деревьев, часто образует плотины	вдоль краёв русла	сравнительно редко, но важный субстрат рек с песчаным или илистым дном

Главу 5), то воды Хуанхэ «подныривают» под морские. Всего лишь 15 крупнейших рек дают 90% общего твёрдого стока в Мировой океан (Сафьянов, 1977).

Из водосборного бассейна в реку может попасть больше органического вещества, чем может быть окислено, и в реках могут возникать заморы. Например, зимой в Оби поступлению кислорода препятствует ледовый покров. Поступающая с болотистого водосбора вода богата органикой. На окисление этой органики расходуется весь кислород, после чего начинаются заморы, распространяющиеся на десятки и сотни километров по течению. Заморы наблюдают и в Амазонке в начале сезона дождей, когда река заливают богатые органикой почвы. Аналогичные заморы возникали и в водохранилищах при их заполнении.

Русло реки отличается от водоёмов со стоячей водой рядом особенностей, важнейшие из них:

- Постоянное течение.

- Обычно постоянно высокое содержание кислорода и одинаковая температура по всему створу реки.

- Сравнительно большое количество минеральной взвеси. Это предъявляет определённые требования к фильтрационному аппарату фильтраторов. В частности, характерные для стоячих водоёмов *Cladocera* в реках весьма редки из-за того, что они не приспособлены к фильтрации взвесей с большим количеством минеральных примесей.

Облик, состав и структура экосистем водотоков меняется по их течению. Характер этих изменений просуммирован в Табл. 4.2.

Организмы, обитающие исключительно или преимущественно в реках называются **реофильными**. Растительность текучих вод умеренных широт образована укоренившимися вегетативными побегами, принесёнными из водоёмов со стоячей водой. В дальнейшем размножение их происходит также только вегетативно. Виды растений, для которых текучие воды были бы основным местообитанием есть только в тропиках (Вальтер, 1975б). Примечательно крупное исключительно водное семейство *Podostemaceae*, 330 видов которого обитают исключительно в быстротекущих водах (перекаты, водопады), где они сидят, прочно прикрепившись к покрытым водой камням. У этих покрытосеменных растений нет ни проводящей ткани, ни приспособлений, предохраняющих их от потери влаги. Особенно разнообразны *Podostemaceae* в Южной Америке. Большое число видов в семействе объясняется их узкими ареалами, иногда ограниченным единственным водопадом.

Озёра

В озёрах, в отличие от рек, скорость течения воды незначительна. Условия жизни в озёрах обычно весьма сильно отличаются от условий жизни в водотоках. Более 99% озёр имеют площадь менее 10 га, обычно продолжительность их существования не превышает нескольких веков.

Применительно преимущественно к условиям умеренного климата А. Thienemann (1925) и Е. Naumann (1921) разработали классификацию озёр по трофности, которую широко используют в нашей стране. Первоначально основанием для классификации служили характер вертикального распределения кислорода, содержание биогенов (Лепнёва, 1950; Константинов, 1972; Фёдоров, Капков, 2006) (Табл. 4.3). Затем в качестве показателя стали использовать величины первичной продукции (суточной или годовой) (Табл. 4.4). В последнее время получает распространение классификация на основе величин концентрации хлорофилла *a*, которую полагают менее зависящей от погодных условий, чем величины первичной продукции, которые определяют в течение короткого времени (Бульон, 1994). Позднее эту классификацию расширили так, чтобы включить в неё озёра за пределами умеренных широт (Бульон, 1983, 1994; Likens, 1975) (Табл. 4.4). Эту классификацию используют и для характеристики стоячих водоёмов, созданных человеком (прудов, водохранилищ).

Существенное влияние на трофность водоёма оказывает глубина водоёма: продуктивность мелких озёр в значительно большей степени чувствительна к уровню биогенов.

Дистрофные озёра. Мелководные (глубиной в несколько метров), часто хорошо прогреваемые озёра, берега которых образованы сфагновыми сплавинами, а дно — торфом. Продуктивность этих озёр невелика, вода их насыщена кислородом до максимальных глубин. В воде высокая концентрация гуминовых кислот, из-за чего она имеет характерную коричневую окраску и кислую рН (опускается до 4–3). Население дистрофных озёр малоразнообразное и довольно специфичное. Из-за низкой рН в них отсутствуют моллюски, раковины которых растворяются в кислоте. Дистрофные озёра — ранняя стадия развития верховых торфяных болот. Поэтому они характерны для юга тундры, бореальных (тайги) и неморальных (широколиственных листопад-

Табл. 4.3. Типология водоёмов по содержанию общего фосфора, хлорофилла а и средней биомассе фитопланктона. По Фёдорову, Капкову (2006).

тип водоёма	фосфор общий, мкг/л	хлорофилл а, мг/м ³	биомасса фитопланктона, мг/м ³
олиготрофный	<10	1,5	<1
мезотрофный	10–35	1,5–10	2–10
эвтрофный	35–100	10–30	10–20
гипертрофный	>100	>30	20–50

Табл. 4.4. Типология пресных водоёмов по продуктивности. По Бульон (1983, 1994); Likens (1975).

тип водоёма	гС/м ² в год (Бульон, 1983)	мгС/м ² в сутки (Likens, 1975)	хлорофилл а, мкг/л летом
Ультраолиготрофный	2–10	<50	
Олиготрофный	10–30	50–300	0,1–1
Дистрофный		50–500	
Мезотрофный (S<5 м) и вторично олиготрофный (S> 5 м)	30–200	250–1000	1–10
Эвтрофный	100–300	600–8000	10–100
Гиперэвтрофный	300–1100		>100

Где S — прозрачность воды в метрах по диску Секки

Переходный коэффициент от гС к кДж 1 гС = 44,2 кДж (Бульон, 1983) = 10.56 ккал.

ных) лесов, северной степи, иногда встречаются в горах, т. е. везде, где имеются такие болота. В.В. Бульон (1983) предложила назвать малопродуктивные озёра Севера **ультраолиготрофными**. Величина первичной продукции в ультраолиготрофных озёрах настолько мала, что основной источник sestона — аллохтонная, а не автохтонная органика, экосистемы таких озёр можно назвать гетеротрофными. Впрочем, преобладание аллохтонной органики характерно и для многих небольших водоёмов (лесных, стариц и т. п.).

Олиготрофные озёра. Обычно — глубоководные (глубиной до нескольких сот метров) сравнительно холодные озёра севера Евразии и Северной Америки и высокогорные, занимающие тектонические или эрозионные котловины, а также образующиеся в результате запруживания горных ущелий. Их скалистые берега сложены преимущественно кристаллическими породами. Эти озёра имеют большую глубину и, соответственно, большой запас кислорода в гипolimнионе, который не расходуется целиком в периоды стратификации, поэтому их вода до самого дна насыщена кислородом, рН таких озёр близок к нейтральной. Кроме озёр такого типа, также известны олиготрофные озёра на сильно выщелоченных песках (Карельский перешеек, северная Германия), рН таких озёр всегда меньше 7 (до 4,5). Продуктивность олиготрофных озёр сравнительно невелика, цветение воды для них не характерно. Основной первичный продуцент — фитопланктон, роль макрофитов невелика. Крупные олиготрофные озёра (Онежское, Ладожское, Севан, Иссык-Куль, Телецкое и др.) из-за своих больших размеров обладают достаточно высокой рыбопродукцией*, и рыбный промысел на них имеет экономическое значение. Олиготрофные озёра имеют сравнительно разнообразное население, а крупные — обладают и эндемичными таксонами, обычно подвидового ранга.

Эвтрофные озёра. Обычно мелководные (глубиной в несколько метров, крупные — первые десятки метров) хорошо прогреваемые озёра, расположенные в рав-

*В первом приближении вылов рыб составляет 0,10–0,15% первичной продукции озера (Бульон, 1994). Продукцией макрофитов при этом пренебрегают, поскольку в крупных озёрах их доля в суммарной продукции, обычно, невелика, а в мелких рыбопродуктивность экономического значения не имеет.

нинных или слабохолмистых районах, сложенных осадочными породами. Для эвтрофных озёр характерна высокая первичная продукция, часто сопровождающаяся «цветением». Существенную долю первичной продукции создают макрофиты, образующие густые прибрежные заросли. Нередки заморы. Дно покрыто толстым слоем ила, часто с запахом сероводорода. Вода с рН, близкой к нейтральной. Эвтрофными озёрами являются пойменные озёра и старицы рек, а также такие сравнительно крупные озёра как Ильмень, Чудское, Переяславское, Неро. Великие африканские озёра Танганьика и Ньяса также являются эвтрофными, но их основной продуцент — фитопланктон. Эвтрофные водоёмы с очень высокой первичной продукцией (обычно в низких широтах) выделяют в особый тип **гипертрофных**, или **гиперэвтрофных** озёр, годовая продукция фитопланктона в них может достигать 1100 гС/кв. м (Sreenivasan, 1972).

Концентрация фитопланктона в эвтрофных озёрах на несколько порядков превышает концентрацию в море (Рис. 5.48).

Мезотрофные озёра. Как явствует из названия, занимают во всех отношениях промежуточное положение. К мезотрофным озёрам принадлежит и Байкал, который, хотя имеет низкие значения первичной продуктивности в 1 м^3 , в пределах этого показателя для олиготрофных озёр, однако, из-за очень высокой прозрачности воды и большой глубины, продуктивность под 1 м^2 соответствует значениям мезотрофных озёр. Озёра такого типа называют также вторично олиготрофными.

Разные части крупных озёр, особенно с изрезанной береговой линией, могут относиться к разным типам. Так, мелководные полузамкнутые заливы олиготрофных озёр могут иметь все свойства мезотрофных и даже эвтрофных.

Изучение палеонтологических данных (Жерихин, 2003) заставляет иначе взглянуть на причины, обуславливающие специфические особенности озёр разных типов. В мезофите существовали озёра, которые обладали невозможным в настоящее время сочетанием свойств: гипотрофные и псевдоолиготрофные.

Гипотрофные озёра. Мелководные (глубиной до нескольких метров) хорошо прогреваемые пойменные озёра (старицы) с нейтральной реакцией среды и большим количеством аллохтонного детрита, представляющего собой остатки растительности окружающих их лесов. В настоящее время в таких условиях формируются эвтрофные озёра с жидкими илами с сероводородом. Бентос в них практически отсутствует и появляется лишь с увеличением проточности, улучшающей водообмен и снабжение кислородом придонных слоёв воды. В мезофите же в этих условиях существовали высокопродуктивные (т. е. эвтрофные) озёра с обильным оксифильным бентосом, в котором доминировали детритофаги: пеллофильные личинки веснянок (ныне вымершая жизненная форма) и подёнок. Парадоксальным образом увеличение проточности угнетало оксифильный бентос, что однозначно свидетельствует об ухудшении снабжения придонных слоёв кислородом. В современных водоёмах, напротив, увеличение проточности приводит к увеличению содержания кислорода в придонных слоях. Следовательно, наличие обильных растительных остатков само по себе не приводит к исчезновению кислорода. По-видимому, дело в том, что в современных старицах кислород расходуется на окисление этих остатков бактериями. В мезофите же растительные остатки образовывали голосеменные, ткани которых обладают сильной антибактериальной активностью: листья современного *Ginkgo biloba* не начинают разлагаться в воде даже спустя год, тогда как листья ивы осеннего опада к лету разрушаются на 17–20% (Yamamoto, 1972). Поэтому разложение растительных остатков проводили не бактерии, а детритофаги. При усилении проточности кислородный режим ухудшался из-за снижения концентрации антибиотиков и соответственного роста бактериальной активности. Бактериальная активность подавляется и в дистрофных водоёмах, но там это происходит из-за низкого значения рН. Регулярное наличие тонкостенных раковин моллюсков однозначно свидетельствует о близкой к нейтральной или даже слегка щелочной рН гипотрофных озёр. В случае гипотрофных озёр мы имеем дело с «горизонтальным» взаимодействием между сообществами.

Если интерпретировать озёра как первую стадию гидросерий наземных сукцессионных систем (СС), то взаимодействующие сообщества принадлежат к одной СС. Если же интерпретировать озёра как дискретные участки пресноводных СС, то перенос происходит между разными СС.

Псевдоолиготрофные озёра. Крупные (длиной до нескольких десятков километров) тектонического происхождения глубоководные (несколько десятков метров) озёра с нейтральной или слегка щёлочной рН и очень высокой первичной продукцией. В мезофите отсутствовали сосудистые водные макрофиты, поэтому вся первичная продукция производилась водорослями, преимущественно планктонными, отчасти — бентосными. Следующий трофический уровень был представлен обильным зоопланктоном, а в бентосе — потребителями донных водорослей: личинками подёнок и ручейников, и фильтраторами: крупными *Conchostraca**, мелкими *Bivalvia*, клопами-гребляками *Corixidae*. Зоопланктоном питались личинки *Chaoboridae* (к этому семейству принадлежит коретра), весьма многочисленные: количество их остатков (головных капсул) достигает сотен на 1 кв. дм. Хищники были представлены рыбами, клопами-гладышами, водяными жуками, крупными нектонными личинками стрекоз, личинки которых не обладали внекишечным пищеварением (ныне эта жизненная форма вымерла). Заморы в эпилимнионе, несмотря на высокую продукцию, не было, хотя отмечены бескислородные условия в гиполимнионе. Последнее происходило, вероятно, из-за того, что озёра располагались в тёплом климате, и поверхностный слой воды, не остывал достаточно для развития сезонной вертикальной циркуляции.

После экспансии покрытосеменных исчезли условия, обеспечивающие существование гипо- и псевдоолиготрофных озёр и их биоты. Как сами покрытосеменные, так и продукты их распада биохимически отличаются от голосеменных и продуктов их распада, причём распад этот происходит гораздо быстрее и с участием бактерий, поскольку ткани покрытосеменных не обладают бактерицидной активностью. Результатом смены покрытосеменными голосеменных в позднем мелу — раннем палеогене было сильное экзогенное эвтрофирование водоёмов, резкое падение в них концентрации кислорода, особенно в придонных слоях, появление частых заморы. Оксифильная фауна озёр мезофита большей частью вымерла, частью отступила в реки. Озёрные отложения верхнего мела содержат много органики при практически полном отсутствии останков пресноводных животных.

Лишь во второй половине палеогена происходит формирование сообществ погруженных макрофитов, по-видимому, стабилизировавших кислородные условия в озёрах. В это время в озёра возвращаются из рек оксифильные формы. Параллельно возникают новые пресноводные группы, среди которых значительно большую роль играют насекомые, получающие кислород из воздуха, а не из воды: жуки-водолюбы и плавунцы, комары, клопы, разнокрылые стрекозы.

Интересно, что в море сообщества макрофитов-покрытосеменных сформировались уже в мелу (Phillips, Menez, 1988).

Рассмотренную выше классификацию можно дополнить ещё одним типом озёр, **галотрофным**. Галотрофные озёра — солёные озёра бессточных областей с аридным климатом. В зависимости от состава солей в воде различают содовые озёра (с резко выраженной щёлочной рН), хлоридные и сульфатные. Состав солей, в свою очередь определяет состав материнских пород водосбора озера. Так, в Африке, большая часть которой никогда не была покрыта морем, отсутствуют хлоридные озёра, зато распространены содовые. Хрестоматийным примером содового озера является озеро Натрон. Функционирование экосистем галотрофных озёр определяет не баланс биогенов, а динамика солёности. Галотрофные озёра населяет эвригалинная, пресноводная по происхождению биота.

* Близкий к щитням подотряд ракообразных немногочисленные представители которого ныне обитают преимущественно в горных и эфемерных водоёмах.

Табл. 4.5. Морфометрические характеристики крупнейших озёр и озёр, упоминаемых в тексте.

русское	название		площадь, тыс. кв. км	глубина, м		объём, куб. км	высота над уровнем моря, м	солёность‰
	английское			max	средняя			
Верхнее	Superior		82,4	406	146	12100	180	
Виктория	Victoria		68	80	40	2780	1134	
Мичиган	Michigan		58	281	85	4900	176	
Танганьика ¹	Tanganyika		32,893	1470	575	18900	773	
Байкал ²	Baikal		31,5	1620	749	23600	456	
Большое Медвежье	Great Bear		31,08	446	72	2236	186	
Ньяса ³	Malawi		30,044	706	280	8400	500	
Большое Невольничье	Great Slave		28,93	614	72	2090	156	
Эри	Erie		25,719	64	19	489	174	
Виннипег	Winnipeg		23,553	36	12	283	217	
Гурон	Huron		23,01	229	59	3540	176	
Балхаш ⁴	Balkhash		17–22	28	5,8	112	340	до 3,5–6
Онтарио	Ontario		19,477	244	87	1639	75	
Ладожское	Ladoga		18,13	260	70	908	5	
Маракайбо ⁵	Maracaibo		13,21	60	21	280	0	
Чад	Chad		11–50	10,5	1,5	10,8	240	
Онежское			9,891	120	28	280	33	
Эйр ⁶	Kati Thanda – Eyre		9,5		1,5–4	14–38	-15	
Титикака ⁷	Titicaca		8,372	284	140–180	893	3812	
Никарагуа	Nicaragua		8,264	70	13	108	32	
Атабаска	Athabasca		7,92	243		204	213	
Туркана, или Рудольф	Rudolf, или Turkana		6,4	109	30,2	203,6	360	2,5
Олень	Reindeer		6,33	337	17	95,25	340	
Иссык-Куль			6,2	668	278	1,7	1609	5,9
Венерн	Vanern		5,545	106	27	153	44	
Виннипегосис	Winnipegosis		5,37	18	12		254	
Альберт	Albert		5,3	51	25	132	615	
Урмия	Urmia		5,2–6	16	5	30	1280	150–230
Мверу	Mweru		5,12	27	7,5	38,2	917	
Неттилинг	Nettilling		5,066	132			30	
	Nipigon		4,843	165	54,9	248	260	
Манитоба	Manitoba		4,7	7			247	
Большое Солёное	Great Salt		4,4	7–13	4,3	19	1280	137–300
Ханка			4,07	10,6	4,5	18	69	
	Donting		2,8–20					
Тонлесап	Sap		2,7–16	10	1	40	5	
Эдуард	Edward		2,325	112	17	39,5	912	
Кьога	Kioga		1,72	5,7	3	5	914	
Севан			1,24	79,7	26,8	33,2	1900	
Мёртвое море	Dead Sea		0,81	330	120	147	-427	337
Натрон	Natron		0,85	3	1,5	0,35	800	65
Товути	Towuti		0,561	203			293	
Охрид	Ohrit		0,358	286	155	55,4	693	
Преспа	Prespa		0,273	54			853	
Бива	Biwa		0,670	104	41	27,5	85,6	
Ланао	Lanao		0,340	112	60		700	
Посо	Poso		0,323	450		21,6	485	
Матана	Matano		0,164	590			382	
Эльтон			0,152	1,5	0,05		-15	до 500
Ассаль	Assal		0,054	40	7,4	0,4	-155	350
	Vanda		0,0052	75	30,8	0,16	143	>350

Примечания:

1 — глубина аэробной зоны 250–300 м.

2 — глубина аэробной зоны 1620 м.

3 — глубина аэробной зоны 35–50 м.

4 — пролив шириной в 3 км делит Балхаш на две резко различающиеся части: западную, пресную и мелководную, и восточную глубокую и солёную.

5 — эстуарий в Венесуэле.

6 — самоосадочное.

7 — сток — только 5%, остальное — испарение.

В приведённых выше классификациях озёр по трофности рассматривают только продукцию фитопланктона. Между тем в озёрах существенную часть продукции могут образовывать макрофиты (Бульон, 1994), их продукция в умеренных широтах достигает 50–200 гС/кв.м в год, в тропиках может быть гораздо выше. В озёрах, заросших макрофитами не более, чем на 5–20% продукция макрофитов в пересчёте на всё озеро сопоставима с продукцией фитопланктона или меньше. Если макрофиты покрывают 85–100% площади озера, то их продукция превышает продукцию фитопланктона (продукция которого, к тому же, в условиях затенения невелика). В тропиках продукция макрофитов может быть основной, при этом создаваемая биомасса достигает колоссальных величин. Так, по скоплениям водяного гиацинта *Eichhornia crassipes* у плотины в Хартуме можно перейти Нил. Существует ряд макрофитов, плавающих по поверхности воды. В средних широтах это различные виды ряски *Lemna*, в тропиках они гораздо более разнообразны. Скопления *Salvinia auriculata* в водохранилищах Родезии достигают толщины 25 см и на них поселяется камыш. Естественно, что продукция фитопланктона под столь плотными зарослями практически отсутствует.

Необходимо учитывать, что органическое вещество макрофитов используется экосистемой гораздо менее интенсивно, чем фитопланктона, а потребители его другие — не фильтраторы, а травоядные, насекомые, птицы, млекопитающие и т. п. Существенная часть продукции макрофитов превращается в детрит.

Некоторые морфометрические характеристики крупнейших озёр России и мира приведены в Табл. 4.5.

Если сравнивать озёра разных широт, то можно выделить несколько их типов, по особенностям их вертикальной циркуляции (подробно рассмотренным в Главе 5). Для озёр умеренных широт характерно наличие двух периодов гомотермии (весной и осенью) и двух периодов стратификации (зимнего и летнего), во время которых, в зависимости от трофности водоёма заморы наблюдаются или нет. Такие озёра называют **димиктическими**. С продвижением к полюсам (а также с поднятием в горы), летний прогрев воды становится всё меньше, тогда как весенний и осенний периоды гомотермии всё более сближаются во времени. При очень малом поступлении в водоём тепла два пика гомотермии сливаются и летний период стратификации исчезает (**мономиктические** озёра). При дальнейшем уменьшении поступающего тепла, исчезают и периоды гомотермии, и озеро остаётся покрытым льдом практически круглый год. Дальнейшее снижение поступления тепла даст нам постоянно замёрзшее озеро, т. е. ледник.

В обратном направлении — к экватору, осенний и весенний периоды гомотермии постепенно сближаются, затем сливаются и исчезают (мономиктические озёра). В результате в тропических озёрах перемешивание происходит редко (олигомиктические озёра) или имеют постоянную стратификацию, перемешивание происходит лишь за счёт ветра и других воздействий атмосферы (сейши и т. п.), в результате колебания уровня воды по сезонам (засушливый и дождливый) и воздействия рек, впадающих в водоём или берущих из него начало. При глубине озера, превышающей глубину такого перемешивания, формируется анаэробная зона (**меромиктические** озёра).

Постоянный термоклин характерен для достаточно глубоких озёр низких широт (из рассмотренных ниже это Танганьика и Ньяса).

Меромиктические озёра могут также формироваться, если в них образуется галоклин, препятствующий перемешиванию воды. Обычно галоклин образуется за счёт растворения горных пород (обычно гипса). В результате в нижнем слое возрастает минерализация, тогда как верхний слой, который формирует речной сток, остаётся менее минерализованным. Галоклин может возникать в озёрах, имеющих сообщение с морем. Возможно формирование галоклина и в результате антропогенного

«Наиболее богатой эндемичными видами и родами в Байкале является не прибрежная мелководная зона, а область глубин от 8 до 200 м» (Кожов, 1962: 283).

загрязнения. Независимо от причин, формирующих пикноклин (термоклин или галоклин) в гипolimнионе меромиктических озёр возникает анаэробная зона.

Организмы, обитающие исключительно или преимущественно в озёрах называют **лимнофильными**.

Специфика биот крупных озёр

Условия жизни в крупных озёрах обычно весьма сильно отличаются от условий жизни в мелких. Площади крупных озёр превышают площади речных ЦС (естественно, самих водотоков, а не водосборных бассейнов), а постоянство условий принципиально выше. Время существования большинства озёр — всего лишь несколько тысячелетий, крупные же озёра существуют часто миллионы лет. Монографии, опубликованные по двум крупным озёрам — Байкалу (Кожов, 1962; Кожова, Измествева, 1998) и Танганьике (Coulter, 1991), — позволяют рассмотреть на их примере особенности биот крупных озёр. Приведённые ниже характеристики основаны на этих обзорах (ссылки на них часто опущены) и дополнены данными, взятыми из отдельных статей и более частных обзоров.

Озеро Байкал

В Байкале содержится около 20% всей жидкой пресной воды Земли (столько же, сколько в водоёмах и водотоках Амазонки). Возраст Байкала оценивают в 28–24 млн. лет. Это — одно из древнейших озёр Земли, больший возраст имеют только Эри (20–50 млн. лет) и Маракайбо (36 млн. лет) (Roth, 2009). Возникновение Байкальского рифта, вероятно, синхронно возникновению рифтовой системы восточной Африки, где ныне располагаются озёра Танганьика, Ньяса и ряд более мелких. Озёра на территории современного Байкала и его окрестностей существовали постоянно, но это были мелкие озёра, биота которых не отличалась от биот окрестных водоёмов. Глубоководные озёра глубиной в несколько сотен метров начали возникать в начале олигоцена (не ранее 30 млн. лет назад). Они пережили сложную историю объединений и изоляций, сопровождавшихся значительными колебаниями их уровня. Палеонтологические данные показывают, что в плиоцене, а, возможно, даже в миоцене, байкальская фауна была экологически и таксономически отлична от фауны мелководных сибирских озёр. Это означает, что Байкал уже существовал как большое и глубокое озеро (или система таких озёр). На границе плиоцена–плейстоцена (2–1,5 млн. лет назад) прогрессирующее похолодание климата привело к появлению льда зимой, т. е. аэрации всей толщи воды озера до дна, сделав возможной возникновение глубоководной биоты. В плейстоцене менялась протяжённость ледового периода, но постоянного ледового покрова не было.

В настоящее время Байкал — озеро бассейна Енисея, но присоединение Байкала к этому бассейну произошло недавно, в раннем плейстоцене (800 тыс. лет назад), до этого он принадлежал бассейну Лены. Байкал летом прогревается до 12–16°C, зимой замерзает, поэтому, вертикальное перемешивание охватывает всю его толщу и высокая концентрация кислорода (до 75%) сохраняется до самого дна на протяжении всего года. Впрочем, деятельность Байкальского целлюлозно-бумажного комбината привела к образованию обширных площадей, покрытых лигнином и лишённых кислорода. Летом термоклин в открытой части находится на глубине, по крайней мере, 10–20 м, зимой — занимает толщу воды 50–100 м. Сезонные колебания температуры прослеживаются до глубины 300 м. В открытых частях озера придонная температура редко превышает 12–13°C и то лишь на несколько дней в августе. В сорах и мелких закрытых и полужакрытых заливах придонная температура достигает 22–23°C и превышает характерные для озера летом 12–13°C, по крайней мере, 3,5 месяца в году.

Фауна озера образована более чем 2500 видами, преимущественно эндемичными. Но эта цифра характеризует биоту озера в целом. Анализ ареалов видов показывает, что в географических пределах озеро населено двумя разными биотами. Мелко-

водные хорошо прогреваемые заливы (соры) и дельты впадающих в Байкал рек, географически относимые к озеру, биогеографически и экологически к нему не принадлежат. Они населены ценозами, не отличающимися от ценозов окрестных сибирских озёр, существующие в условиях идентичных тем, к которым они адаптированы. Эндемичные виды тут практически отсутствуют. Остальная (большая) часть Байкала населена эндемичными ценозами. В их составе многие обычные и разнообразные в окрестных водоёмах группы редки, малоразнообразны или вовсе отсутствуют: подёнки, веснянки, стрекозы, жуки, клопы-водомерки (заменены на эндемичных бескрылых ручейников Рис. 4.3) и скорпионы,

Chironomidae, наяды* (единственный встречающийся в Байкале вид — *Colletopterum ponderosum* обитает только в сорах (Слугина, Старобогатов, 1999), дышащие лёгкими гастроподы Viviparidae, Decapoda, Branchiopoda.

Основу эндемичных ценозов создают Gammaroidea, донные Cyclopoida, Harpacticoida, Ostracoda, Nematoda, Oligochaeta, Bathynellidae, бычки Cottoidei и многие другие таксоны, для них характерно наличие большого числа эндемиков. Разнообразны в Байкале бокоплавцы, 363 эндемичных вида и подвида которых описаны из самого озера и ещё 12 из вытекающих из него рек, это в полтора раза больше, чем известно видов бокоплавцов из Южной Америки, Африки, тропической Азии и Австралии вместе взятых (Рис. 4.37). Эти виды относятся к 72 родам и 7 эндемичным семействам (Камалтинов, 2002), образовавшимся, вероятно, из голарктического *Gammarus* (Englisch et al., 2003; Macdonald et al., 2005). Ихтиофауна озера включает 56 видов и подвидов рыб 14 семейств (Sideleva, 1994), из них 37 эндемичных видов (Павлов, Остроумов, 1998). Примечателен букет видов бычков Cottoidei, состоящий из 29 эндемичных видов (11 родов). Анализ их возраста методом генетических часов показывает, что они начали дивергировать только в плейстоцене, не ранее 2 млн.л.н. (Sherbakov, 1999). Высокий эндемизм свойственен и другим группам. В то же время насекомых, доминирующих по числу видов в окрестных водоёмах, кроме 17 видов эндемичных ручейников в Байкале нет.

Тщательное изучение распределения отдельных видов показывает, что, хотя некоторые активно передвигающиеся сибирские виды могут быть найдены в байкальском биогеографическом районе, а наиболее эврибионтные байкальские эндемы выходят за его пределы, граница биогеографического региона, населённого эндемичной байкальской биотой, весьма резка.

Предложено несколько объяснений существования столь резкой границы между байкальской и сибирской биотами:

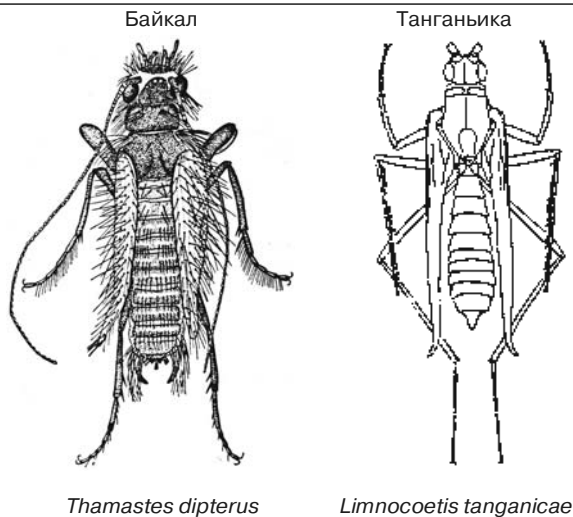


Рис. 4.3. Пелагические виды ручейников озёр Байкала и Танганьика, связанные с поверхностной плёнкой (по: Кожов (1962); Heckey (1991), Tobias, Tobias (2008) и Marlier (1955).

* Наяды — крупные пресноводные двусторчатые моллюски, которых объединяют в отряд (или надсемейство) Unioniformes. В Голарктике обитают Unionidae (перловицы, беззубки) и пресноводные жемчужницы Margaritiferidae.

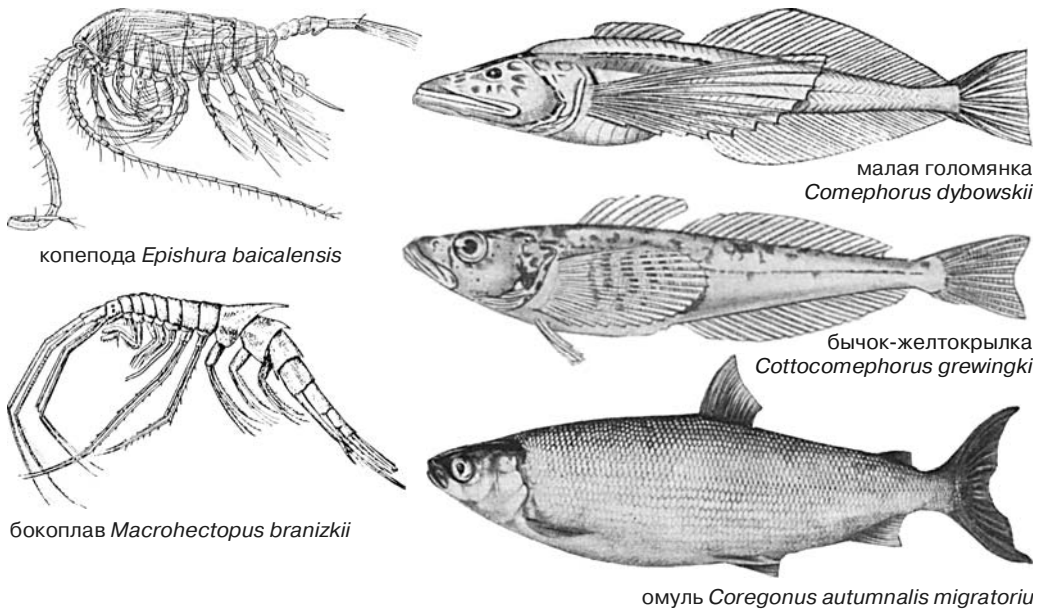


Рис. 4.4. Основные виды животных пелагиали Байкала (из: Кожов, 1962).

- изменение строения воды из-за большой глубины озера (Верещагин, 1935, 1940b; Бирштейн, 1946; Берг, 1949б);
- отличия в температуре воды и содержании в ней кислорода;
- взаимодействие голарктической и байкальской фаун (Леванидова, 1948).

Первое объяснение ныне можно воспринимать лишь как курьёз. Относительно второго можно отметить, что действительно, многочисленные эксперименты по выживаемости и размножению видов обоих биот (обзор см. Кожова, Измestьева, 1998) показывают, что для байкальских видов, в отличие от сибирских, предпочтительна более низкая температура и более высокое содержание кислорода. Как обычно в таких экспериментах было также показана разная степень стенобионтности отдельных видов. Поэтому различие в аутоэкологии отдельных видов не способно объяснить, почему граница между комплексами видов столь резка. Лишь третье объяснение объясняет все факты. Биогеографическая граница проходит не по глубине, придонной температуре и т. п., а по градиенту комплекса абиотических факторов и разделяет акватории, в которых та или иная ЦС получают конкурентные преимущества, поскольку их экологические амплитуды различны. Поэтому анализ распределения видов по одному из факторов (например, по глубине) даёт, как обычно, искажённую картину, размывая эту биогеографическую границу. Более того, как было показано выше, для существования такой границы вовсе не обязательны различия ни в аутоэкологии, ни в абиотических факторах.

В Главе 1 было сказано, что многие исследователи объясняют высокий эндемизм байкальской биоты гипотезой реликтов, суть которой в том, что Байкал — рефугиум ранее широко распространённой биоты. Но существует и противоположное мнение, согласно которому эндемичная байкальская биота имеет местное происхождение (Андрусов 1903; Дорогостайский, 1923; Ламакин, 1955). Очевидно, что аллопатрическое видообразование не было главным способом видообразования, хотя и могло иметь место, поскольку ранее в районе Байкала было несколько крупных глубоководных озёр. О.М. Кожова и Л.Р. Измestьева (1998: 190–193) приводят многочисленные примеры несомненного происхождения глубоководных и пелагических

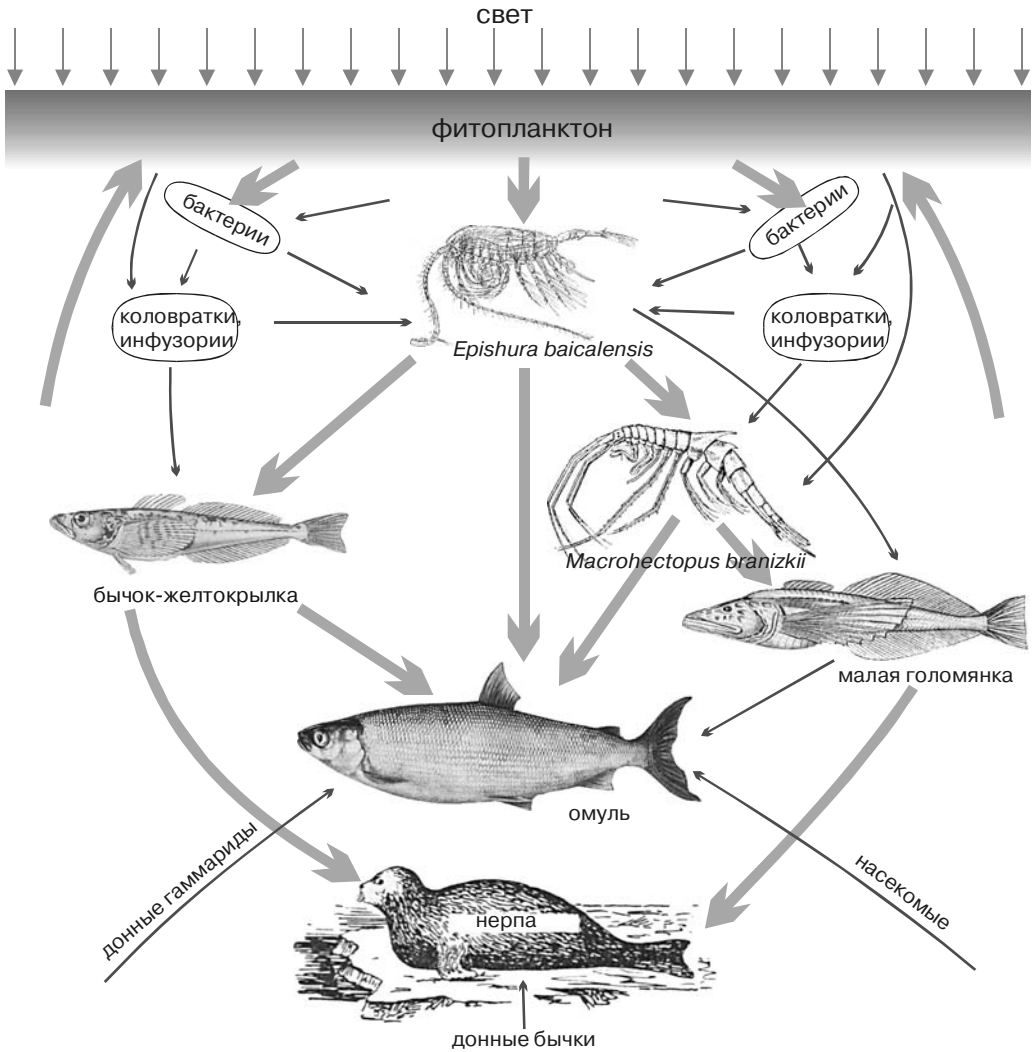


Рис. 4.5. Схема пищевых связей пелагиали Байкала (по Кожов, 1962).

Толстые линии — главные связи, тонкие — второстепенные.

видов от мелководных бентических. По их мнению в этом случае аллопатрический путь видообразования совершенно невозможен.

Анализ видовых ареалов эндемичной биоты показывает, что в Байкале можно выделить три биогеографических района: пелагический и два бентических: мелководный (в эпилимнионе) и глубоководный (в гиполимнионе).

Для озёр, прежде всего, специфично наличие пелагиали. Видообразование среди рыб начинается с образования эндемичных пелагических рас, которые в зависимости от особенностей наличных ресурсов могут превратиться в новые виды, рода или семейства, вероятно, сходно это происходит и в других таксонах. Пелагиаль Байкала в полной мере соответствует этой закономерности (Рис. 4.4). Основу первичной продукции Байкала дают диатомовые, из которых наибольшую роль играет эндемичная *Aulacoseira baicalensis* (ранее её относили к роду *Melosira*); роль её столь велика, что говорят о «мелозирных» годах. Первая вспышка фитопланктона происходит ещё до вскрытия льда, когда ещё сохраняется обратная стратификация, а количество света резко возрастает. В этот период создаётся порядка 80% органического вещества

Табл. 4.6. Вертикальная зональность Байкала по разным авторам.

глубина, м	авторы						
	Совинский (1915)	Дорогостайский (1923)	Кожов (1931, 1947, 1962)	Базикалова (1946)	Верещагин (1949)	Старобогатов (1970)	Кожова, Измъстьева (1998)
0	литораль	литораль	верхний отдел литорали	литораль	зона прибоя		литораль
1.5			средний отдел литорали				
5					зона малых глубин		
10							
15			нижний отдел литорали			сублитораль	
20	сублитораль	сублитораль		сублитораль			сублитораль
50			сублитораль		сублитораль		
70							
100	переходная	переходная	супраабиссаль (переходная)				супраабиссаль
150						супраабиссаль	
200				переходная	переходная		
250	супраабиссиль						
300			верхний отдел абиссали	профундаль	субабиссаль		
500						псевдоабиссаль	
1700	абиссаль	абиссаль	нижний отдел абиссали	абиссаль	абиссаль		абиссаль

(Экосистема..., 1993). После разрушения ледового покрова разрушается и стратификация, что не позволяет возникать высоким концентрациям фитопланктона. Следующие вспышки (менее интенсивные) происходят после возникновения прямой стратификации, их обеспечивают синезелёные (летом) или диатомовые (осенью). Суммарная первичная продукция фитопланктона Байкала составляет 127 гС/кв. м в год (Растительный мир..., 1978), т. е. Байкал является мезотрофным озером. В зоопланктоне отчётливо доминирует растительный эндемичный веслоногий рак эпишура *Epischura baicalensis* (Calanoida), дающий до 90% биомассы и численности зоопланктона и эврифаг бокоплав *Macrohectopus branizkii* (Тереза и др., 2006). *M. branizkii* принадлежит к эндемичным монотипическим Macrohectopidae. Внешне он напоминает мизиду или зуфаузииду (Рис. 4.4) и обитает исключительно в пелагиали, причём среди 363 эндемичных видов и подвидов бокоплавов Байкала это — единственный пелагический вид. Следующий трофический уровень образован рыбами, основной поток энергии идёт через исключительно пелагических голомянок *Comephoridae* и более прибрежных, но тоже преимущественно пелагических бычков-желтокрылок *Cottocomephorus*, которых, хотя и относят к бычкам *Cottidae*, но выделяют в отдельное подсемейство *Cottocomephorinae*, к которым относят ещё два бентических рода. Голомянки (два вида: большая *Comephorus baicalensis* и малая *C. dybowskii*) (Рис. 4.4), несомненно, также являются специализированной ветвью *Cottidae*. Малая — планктофаг, большая — хищник. Оба вида голомянок предпочитают гиполимнион, это — единственные рыбы, обычные там, остальные предпочитают эпилимнион, лишь омуль изредка спускается до глубины 200 м. Голомянки предпочитают эпилимнион лишь на ранних стадиях развития. Кроме морфологических особенностей, их отличает от бычков и способ размножения. Если бычки откладывают ик-

ру на дно, то голомянки перешли к живорождению. Бычков-желтокрылок тоже два вида и они принадлежат к роду, обитающему только в пелагиали Байкала. Венчает трофическую сеть Байкала (Рис. 4.5) омуль *Coregonus autumnalis migratorius* и эндемичный вид нерпы *Pusa sibirica*. Таким образом, пелагическая биота, хотя и немногочисленна, но её эндемы имеют наиболее высокий таксономический ранг, вплоть до семейства (голомянки Compheroridae, бокоплавцы Macrohectopidae). Ни для одной из остальных ЦС Байкала не свойственен эндемизм столь высокого ранга, вероятно, переход к жизни в пелагиали требует существенных перестроек морфологии и биологии. Ведущие таксоны пелагиали голарктических озёр: коловратки, веслоногие раки Cyclopoida, Cladocera — не играют сколь-нибудь существенной роли в открытой пелагиали Байкала: из 32 эндемичных видов коловраток только один (*Synchaeta pachypoda*) обычен там, а среди 23 эндемичных видов Cyclopoida и 8 Cladocera таких вовсе нет. Cladocera встречаются только в некоторых заливах и летом в прибрежных районах (Афанасьева, Шамараев, 2006). Примечательно, что карповые Cyprinidae и окуни Percidae, которые часто образуют пелагические таксоны, в Байкале не входят в состав пелагической ЦС. В целом пелагическая ЦС Байкала включает весьма небольшое число видов, многие из них имеют близких видов в больших реках и горных озёрах Евразии (*Rotifera*, *Cyclops*, *Epischura*).

В бентали разные авторы выделяли разное число вертикальных зон (районов), обзор дан М.М. Кожовым (1962) (Табл. 4.7). Выделение этих зон, однако, проводят на основе гидрологии, геоморфологии, состава грунтов и многим другим параметрам, но только не по составу биоты, в лучшем случае нам лишь сообщают, какие виды характерны для тех или иных зон, причём зачастую одни и те же виды указывают как характерные для разных зон. М.М. Кожов (1962) постоянно указывает на плохую изученность распределения биоты при характеристике каждой выделенной им зоны: сублитораль — «распределение животных ... изучено недостаточно» (стр. 165), супраабиссаль — «донное население... изучено слабо» (стр. 169), абиссаль — «бентос... исследован... ещё очень недостаточно» (стр. 172); а при характеристике нижней подзоны абиссали он пишет: «фауна... состоит почти сплошь из своеобразных глубоководных форм, большая часть из которых перечислена выше» (стр. 173), т. е. в характеристиках вышележащих зон. Даже авторы последней сводки по Байкалу (Кожова, Измestьева, 1998) выделяют зоны преимущественно по тем же гидрологическим критериям, лишь за границу сублиторали—супраабиссали принимают предел распространения бентосных диатомовых. Конечно, уклон дна озера, достигающий 40–60° и даже более, и обилие площадей, занятых выходами скальных пород, очень затрудняют изучение бентоса. Фактически ни одно из стандартных орудий лова бентоса в таких условиях не работает, исследования же с помощью подводных аппаратов («Миров») эпизодически и преследуют совершенно иные цели. К тому же дночерпатели очень плохо улавливают весьма разнообразных в озере бокоплавов и рыб, которые имеют весьма неравномерное распределение. Накопленные знания особенностей разных глубин не позволяют составить биологически обоснованную схему вертикальной зональности озера. На данном уровне наших знаний по составу биоты можно выделить, по-видимому, не более двух вертикальных зон: мелководную и глубоководную. Мелководная ЦС населяет эпилимнион. Большая часть эндемиков озера входит в её состав. Глубоководная ЦС населяет глубины гиполимниона и сравнительно малоразнообразна и состоит исключительно из эндемиков. Глубоководная зона, по-видимому, гомогенна, а мелководную, возможно, следует разделить на две*: северную и южную (Кожова, Измestьева, 1998), но различия эти незначительны, а, возможно, и несущественны.

Итоговая схема биогеографического районирования Байкала следующая: (1) прибрежный район (мелководные заливы, соры и т. п.), (2) пелагиаль открытого озера, (3) мелководный бентический район (возможно, его следует поделить на север-

* Я.И. Старобогатов (1971: 231) выделял четыре.

ный и южный) и (4) глубоководный бентический район. Прибрежный район является частью окружающего озера биогеографического района, тогда как остальные следует рассматривать как биогеографический регион высокого ранга (вероятно, подобласти). При этом все бентические районы следует противопоставить пелагическому, что можно отразить, присвоив бентали и пелагиали ранги провинций.

Озеро Танганьика

Ныне — озеро бассейна р. Конго, связь с бассейном р. Конго устанавливалась неоднократно, ранее вместе с оз. Ньяса входило в систему р. Замбези. Это самое старое и глубокое из великих африканских озёр. В глубинах озера кислород отсутствует; нижняя граница аэробной зоны расположена в среднем на 70 м на севере и на 240 м на юге. Термоклин расположен примерно на глубине 40–50 м. Температура на поверхности может превышать 27°C, на глубине 1 км — около 23°C (Coulter, Spigel, 1991). Впервые водоёмы на месте современного озера начали формироваться примерно 14 млн. лет назад, в миоцене. Это были мелкие маленькие изолированные озёра. Примерно 5 млн. лет назад (с середины плиоцена) рифт, в котором расположено озеро, начал интенсивно развиваться и озёрная котловина постепенно углублялась, что привело примерно 2 млн. лет назад к формированию глубоководного озера. В плейстоцене (последние 1,5 млн. лет) уровень озера временами существенно понижался, при понижениях до 400 и 600 м относительно современного уровня озеро распадалось на два. Но даже меньшие падения уровня озера приводили к существенному сокращению мелководий и, вероятно, частичному вымиранию озёрной биоты. Последнее существенное понижение уровня озера (на 300 м относительно современного уровня) было 16–14 тыс. лет назад (Coulter, 1991; Tiercelin, Mondegue, 1991).

Из примерно 200 видов обитающих здесь рыб 95% — эндеми (Roberts, 1975). Наиболее высок эндемизм среди цихлид (вероятное число эндемичных видов цихлид оценивают в 325 (Leveque et al., 2008)). У обитающих в Танганьике цихлид строение зубов выходит за пределы варибельности даже не семейства, а всего класса (Рис. 1.31). Кроме того, здесь имеются эндемичные рода и виды семи других семейств рыб, особенно для Танганьики (но не для других великих африканских озёр) характерно разнообразие Bagridae, Mochokidae, Mastacembelidae и Centropomidae. Богатой эндемичной ихтиофауне соответствует богатая эндемичная фауна паразитов рыб. Из пяти родов Unionidae, обитающих в Африке, два — эндеми Танганьики (ещё один обитает в верхнем течении р. Конго, вытекающем из оз. Танганьика), имеются здесь эндемичные виды и широко распространённого *Caelatura*; эндемичны три вида

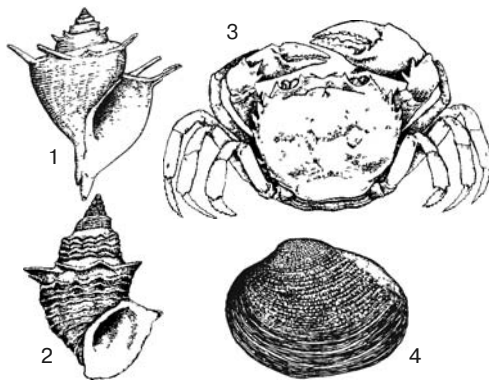


Рис. 4.6. Некоторые эндеми озера Танганьика

1 — *Paramelania damoni*, 2 — *Tiphobia horei*; 3 — *Potamonautes (Platythelphusa) armata*, 4 — наяда *Caelatura burtoni* (по Coulter, 1991).

Mutelidae. Фауна гастропод насчитывает 83 вида, из которых 65 — эндемичны, наиболее разнообразны *Paludomidae*, образовавшие 18 эндемичных родов (Strong et al., 2008). Эндемичны три рода креветок (*Limnocaridina*, *Caridella* и *Atyella*), 8 видов крабов. Эндемичных насекомых мало, в частности описано два эндемичных рода водяных клопов (*Paskia* и *Idiocoris*), но клопы озера изучены ещё недостаточно (Polhemus, Polhemus, 2008), все эндемичные насекомые, за исключением двух пелагических ручейников приурочены к прибрежью. Из 69 видов копепоид 34 (49%) — эндеми (Coulter, 1991; Boxshall, Strong, 2006).

Табл. 4.7. Эндемы некоторых таксонов в разных частях оз. Танганьика: число (процент от фауны данной части) (по: Coulter, 1991).

	пелагиаль и глубоководная биота	мелководная биота	ассоциированные водоёмы (лагуны, марши, дельты рек и т.п.)
губки	2 (100%)	7 (100%)	2 (0%)
мшанки	3 (67%)	4 (25%)	0
Gastropoda	13 (92%)	35 (97%)	25 (0%)
Bivalvia	0	8 (100%)	7 (14%)
Cladocera	0	6 (0%)	23 (0%)
Copepoda			
Calanoida	1 (0%)	0	0
Cyclopoida	7 (43%)	43 (33%)	9 (33%)
Harpacticoida	0	16 (88%)	0
Ostracoda	0	56 (100%)	31 (68%)
Decapoda			
креветки	3 (100%)	14 (100%)	1 (0%)
крабы	5 (100%)	7 (100%)	2 (0%)
рыбы			
Cichlidae	66 (100%)	149 (100%)	14 (64%)
не Cichlidae	21 (90%)	59 (73%)	72 (15%)
Insecta*	2 (100%)	58 (16%)	44 (14%)

* В фауне озера отмечено 155 видов (12% фауны), но данные по распределению по анализируемым районам приведены только для 94 видов.

Приведённые в начале раздела цифры, как и в случае Байкала, характеризуют биоту озера в его географических границах. Анализ видовых ареалов показывает, что в пределах озера можно выделить те же три ЦС, что и в Байкале: мелководную (населяющую эпилимнион), глубоководную (населяющую гиполимнион) бентические и пелагическую. Плюс к тому здесь, как и в Байкале, прибрежные лагуны, заливы, марши и дельты впадающих в оз. Танганьика рек, географически относимые к озеру (associated water bodies), биогеографически и экологически к нему не принадлежат. Их населяет биота, мало отличающаяся от биоты окрестных водоёмов со сходными условиями (Табл. 4.7). Среди макрофитов озера нет ни одного эндема. Биота многих таксонов остальной части озера почти целиком эндемична, в других (например, Cladocera) эндемиков нет нигде. Среди дышащих воздухом гастропод (прудовики Lymnaeidae, катушки Planorbidae, ампулярии Ampullariidae = Pilidae) также нет ни одного эндемичного вида, все они обитают в ассоциированных водоёмах. Эндемы имеются только среди дышащих жабрами гастропод, почти все они обитают за пределами ассоциированных водоёмов: из 36 эндемичных видов гастропод, только четыре встречаются в ассоциированных водоёмах, и только три — исключительно в них. Согласно сводке Coulter (1991) из 4 подсемейств переднежаберных гастропод Thiaridae два эндемичны для Танганьики и оба они не встречаются в ассоциированных водоёмах. Поэтому мнение о происхождении эндемиков на ранней стадии развития озера, когда на месте глубоководного озера существовало множество мелких изолированных озёр (см. Coulter, 1991) крайне мало правдоподобно: условия в таких озёрах соответствовали ассоциированным водоёмам, которые ныне населены широко распространённой в тропической Африке биотой, тогда как эндемы для них не характерны. Предполагать, что ранее всё было наоборот, нет никаких оснований. В то же время следует отметить, что некоторые таксоны моллюсков, ныне эндемичные для озера, ранее были распространены гораздо шире и найдены в отложениях соседних озёр. Размеры этих озёр с тех пор значительно уменьшились, что, вероятно, и послужило причиной обеднения их биоты.

Постоянная стратификация озера ведёт к медленному возврату биогенов из гиполимниона в эпилимнион, хотя во время сухого сезона на юге озера происходит

подъём глубинных вод из-за сильных стонных ветров (апвеллинг). Время полного обмена воды озера оценивают в 1000 лет, тогда как в Байкале вертикальное перемешивание происходит каждый год. Тем не менее, уровень первичной продукции фитопланктона в пелагиали озера примерно вдвое больше, чем в Байкале, около 300 гС/кв. м в год (Неску, 1991), что позволяет характеризовать озеро Танганьика как эвтрофное. Необычно высока роль в фитопланктоне (по числу видов и биомассе) хризофитовых водорослей. В формировании первичной продукции озера, вероятно, существенную роль играют инфузории *Strombidium cf. viride*. Инфузории этого рода — фитофаги, питающиеся водорослями, но хлоропласты проглоченных водорослей *Strombidium* включают в свою протоплазму, где они долго функционируют. *Strombidium* озера Танганьика имеют в своих клетках водоросли, которые, возможно, являются их симбиотами. Биомасса *Strombidium* достигает 0,5 г/куб. м и даже выше, временами в несколько раз превышая биомассу всех водорослей вместе взятых. Особенно много *Strombidium* в дождливый период, когда стратификация максимальна (Неску, 1991). В гетеротрофном зоопланктоне доминируют копеподы — широко распространённая *Tropodiatomus simplex* (взрослые стадии — хищники) и несколько видов мелких Cyclopoida. Cladocera, как и в Байкале, полностью отсутствуют. Крупный зоопланктон образуют несколько видов эндемичного рода креветок *Limnocaridina* и гидромедуза (эндем или нет, в зависимости от таксономиста). Здесь нет коретры (*Chaoborus*), потребляющей существенную часть первичной продукции пелагиали других тропических озёр, в частности озера Ньяса. Продуктивность гетеротрофного зоопланктона оценивают в 50–60 г С/кв. м в год, что составляет около 20% продуктивности фитопланктона (Неску, 1991). Пелагические рыбы Танганьики, в отличие от Байкала, не образовали отдельного эндемичного семейства, а лишь эндемичные рода. Вряд ли это стоит объяснять различием в возрасте озёр. Причина скорее в другом. В Байкале пелагическими стали исходно бентосные бычки, это потребовало их существенного изменения. В Танганьике же пелагические рыбы принадлежат к исходно пелагическим сельдям Clupeidae. Они относятся к двум родам, один из которых танганьикский «шпрот» *Stolothrissa tanganyicae* эндемичен для озера, а другой — танганьикская «сардина» *Limnothrissa miodon* — встречается ещё только в верхнем течении р. Конго, гидрологически связанном с озером. *S. tanganyicae* более мелкий вид, продолжительность жизни 99% особей не превышает одного года. *S. tanganyicae* становится половозрелым при размере 75 мм (самки) и 64 мм (самцы). Молодь (менее 50 мм) питается фитопланктоном, более взрослые переходят на питание копеподами и креветками, день они проводят в гиполимнионе, ночью поднимаются на поверхность. *L. miodon* гораздо крупнее, максимальная его длина 175 мм, продолжительность жизни 2–3 года. Верхний трофический уровень пелагической ЦС образует два вида *Lates* (Centropomidae): *L. microlepis* и *L. stappersi*. *L. microlepis* достигает 80–100 см, *L. stappersi* — полуметра. В озере обитают ещё два вида этого рода, также эндемичные, но их основным объектом питания являются придонные рыбы (то, что они не быстрые пловцы, видно даже по их хвостовым плавникам, лишённым выемки). Впрочем, они способны подниматься по ночам в поверхностные слои для питания сельдёвыми. Протяжённость вертикальных суточных миграций может достигать 200 м. Продолжительность жизни всех видов *Lates* более 10 лет. Продуктивность рыб пелагиали озера оценивают в 650–700 кг/га в год (= 65–70 г/кв. м в год). Схема пищевой цепи пелагиали озера показана на Рис. 4.7.

Оба вида сельдёвых являются основными промысловыми видами рыб озера. *Limnothrissa miodon* успешно акклиматизировали во многих африканских озёрах и водохранилищах, но там она не достигает столь крупных размеров, как в Танганьике. Промысловыми являются также все четыре эндемичных вида *Lates*. Общий объём промысла рыб в озере достиг в 1995 г. 180 тыс. т, и в нём занято более 100 000 человек, выходящих в озеро на более 12 тысячах каное, около 1000 крупных лодок и около сотни более крупных специализированных судов. Мелких сельдёвых после вылова

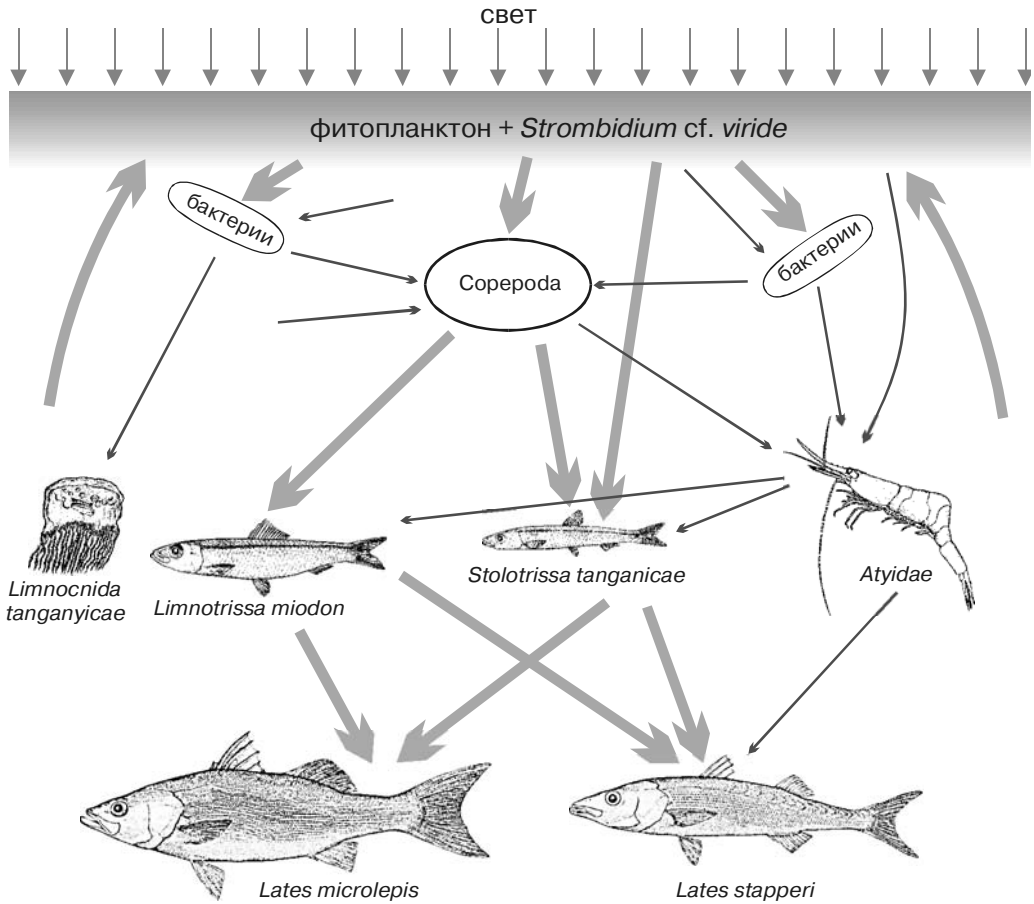


Рис. 4.7. Схема пищевых связей пелагиали озера Танганьика (ориг., по данным Hesseky, 1991). Толстые линии — главные связи, тонкие — второстепенные.

сушат, раскладывая на пляже, сушёных рыб транспортируют на несколько тысяч километров.

В пелагической ЦС Танганьики, как и Байкала есть виды, связанные с поверхностной плёнкой (Рис. 4.3) — гипонейстон. Хотя карповые *Syrphinae* обитают в озере и образовали там 10 эндемичных видов, представители семейства ограничены ассоциированными водоёмами. Лишь *Chelaethiops minutus* вошёл в состав пелагической ЦС, где он стал единственным потребителем специфического ресурса — насекомых, снесённых в озеро с берега. Интересным представителем зоопланктона пелагиали озера является ручейник *Limnoecetis tanganyicae*. Его крылья редуцированы и он передвигается по поверхностной плёнке, являясь полным аналогом байкальского ручейника *Thamastes dipterus*. *L. tanganyicae* в массе собирается на свет при ловле пелагической рыбы.

Некоторое развитие получили в озере обитатели пелагиали, живущие только в гиполимнионе (не поднимающиеся в эпилимнион). К таковым можно отнести по крайней мере 10 видов цихлид. Для всех характерно слабо развитие шипов, сильное развитие глаз, мелкие размеры (до 20 см, обычно менее 10 см длиной) и хорошее развитие органов боковой линии. Все они зоопланктофаги.

Как явствует из батиметрической карты, чтобы достичь глубин в 1 км во многих местах достаточно отойти на лодке от берега на это же расстояние. На столь крутых

склонах невозможно отложение осадков, поэтому большая часть дна в пределах аэробной зоны занята выходами скальных пород. С другой стороны, плоский или с малым наклоном шельф также занимает значительную площадь: только на южной оконечности озера более 1000 кв. км. Бенталь озера (если не считать ассоциированных с озером водоёмов) гетерогенна: эпилимнион и гиполимнион населены сильно различающейся фауной бентоса и придонных рыб, различия эти нередко родовые. Имеющиеся данные по составу биоты разных частей мелководий озера не позволяют разделить их на разные биогеографические регионы, поскольку все они могут быть объяснены различием в неравномерном распределении разных биотопов в разных частях озера (Coulter, 1991), в противоположность тому, что утверждал Я.И. Старобогатов (1971: 231).

Итоговая схема биогеографического районирования озера Танганьика следующая: (1) прибрежный район (ассоциированные водоёмы: мелководные заливы, дельты рек и т. п.), (2) пелагиаль открытого озера, (3) мелководный бентический район, (4) глубоководный бентический район. Прибрежный район является частью окружающего озера биогеографического района, тогда как остальные следует рассматривать как части другого биогеографического региона высокого ранга (вероятно, подобласти), занимающего большую часть озера. При этом все бентические районы следует противопоставить пелагическому, что можно отразить, присвоив бентали и пелагиали ранги провинций.

Общие черты Байкала и Танганьики и других крупных озёр

Как видно из приведённых выше характеристик биот Байкала и Танганьики в крупных озёрах формируются собственные ЦС. По-видимому, для ЦС крупных озёр можно считать характерным наличие трёх ЦС: (1) пелагической, (2) мелководной и (3) глубоководной бентосных. Кроме того, прибрежные мелководные заливы, дельты впадающих рек и т. п. ассоциированные с озером водоёмы населены биотой, мало отличающейся от биот соседних водоёмов. Основную продукцию этих ассоциированных водоёмов создают макрофиты прибрежных зарослей, а также сносимые в водоём из окружающих экосистем остатки, преимущественно растений. Согласно парадигме структурализма, если в ареале ЦС водосборных бассейнов выделяются некоторые участки со стабильными условиями, отличающимися от условий на остальной территории, то в них начинает формироваться собственная ЦС. Сравнительно крупные и глубоководные озёра, обычно, в полной мере отвечают этим требованиям. Это находит выражение в возникновении эндемичных для них видов. Некоторые озёра имеют одного или несколько эндемов, другие — весьма богатую эндемичную биоту, иногда включающую эндемов высокого ранга (рода или даже семейства). Часто количество видов в таких озёрных ЦС существенно выше, чем в окружающих их ЦС водосборных бассейнов.

Наиболее постоянной и наиболее специфической является пелагическая ЦС, что, впрочем, неудивительно, поскольку озёра отличаются от рек прежде всего наличием планктона, что связано с уменьшением скорости течения. В крупных и даже многих не очень крупных озёрах так же, как и в морях, основную продукцию создаёт фитопланктон. Это позволяет формироваться голопланктону (которого нет в реках). В состав голопланктона входят почти исключительно облигатно водные животные, амфибийных видов очень мало. Для планктона крупных озёр, в отличие от мелких, характерна низкая роль Cladocera и Rotifera. Даже в небольших и молодых озёрах происходит образование планктофагов, а затем и питающихся ими хищников. Так в водохранилищах волжского каскада отделение воблы от плотвы происходило за несколько лет после их создания. При этом плотва также сохранялась. Таксономическое разнообразие пелагических ЦС невысоко, вероятно, из-за сравнительно однородных условий. Но таксономический ранг специфичных для пелагиали таксонов часто высочайший для водоёма. В пределах пелагической ЦС можно выделить эпи-

лимническую и гиполимническую части, вряд ли заслуживающих рассмотрения в качестве отдельных ЦС.

В бентали значительно уменьшается интенсивность нарушений и увеличивается разнообразие биотопов и ресурсов. Соответственно число эндемичных видов в бентали значительно больше, чем в пелагиали. Однако, поскольку отличия бентали озёр и рек значительно меньше, ранг эндемичных таксонов в бентали ниже, чем в пелагиали. Однако сравнение бентали крупных озёр и соседних водоёмов, в том числе ассоциированных (заливов, дельт рек и т. п. показывает существенные отличия). Первое, что бросается в глаза — пренебрежимо малая роль насекомых, дающих в целом для пресных вод около 2/3 видов (Табл. 4.8), тогда как в составе ЦС крупных озёр их практически нет. К тому же эндемичных видов среди них очень мало, за исключением единичных видов, освоивших открытые участки озера (например, бегающих по поверхности воды бескрылых ручейников). Невелика роль и других вторичноводных животных, например, лёгочных моллюсков

Анализ биогеографии других озёр показывает, что наличие трёх ЦС (пелагическая и мелководная и глубоководная бентосные) — их характерная черта, мелководные ЦС иногда (в Байкале) различны в разных частях озера, впрочем, реальность этих различий нуждается в дополнительных подтверждениях. Наименее постоянным компонентом является глубоководная бентосная ЦС. Это, по-видимому, связано с тем, что в силу малых, сравнительно с морями, размеров озёр площадь, на которой может формироваться глубоководная ЦС, невелика. Часто и эту небольшую площадь уменьшает сероводородное заражение гиполимниона. Лишь в гиполимнионе Байкала кислород есть на всей поверхности дна, в Танганьике аэробные условия есть лишь на 15% поверхности дна. Поэтому в глубоководных частях большинства озёр с эндемичной биотой имеется лишь небольшое число эндемиков или они вовсе отсутствуют.

Число эндемичных видов положительно связано:

- Со степенью отличий озера от окружающих водоёмов.
- С потоком энергии через него (эндемизм озёр низких широт и равнин при прочих равных больше и формируется быстрее).

В тоже время следующие факторы, которыми обычно объясняют эндемизм, по-видимому, не очень важны:

- Размер. Великие американские озёра населены биотой, не отличающейся существенно от биоты расположенных рядом более мелких озёр. Причина такого сходства биот — сходство условий.

- Время. Возраст Байкала, Танганьики, Ньяса и Виктории различается в две тысячи раз: Байкал — 24 млн. лет, Танганьика — не старше 5 млн. лет, Ньяса в современном виде существует не более 50 тыс. лет, Виктория — не старше 12 тыс. лет. Тем не менее, в каждом из таких озёр сформировалась несколько собственных ЦС, причём степень видового эндемизма примерно одинакова. Эндемизм таксонов более высокого ранга имеет тенденцию увеличиваться с возрастом озера, возможно увеличивается и набор таксонов высокого ранга, образующих эндемиков. Длительно существующие крупные озёра могут иметь также черты рефугиумов.

В озёрах, в которых формируются свои биоты, как и в других островных ЦС основу биоты образуют потомки нескольких видов. Видообразование, очевидно, происходит большей частью симпатрически.

Озёра, даже населённые высокоэндемичной биотой, ниже рассмотрены в составе тех биогеографических выделов, биота которых послужила основой для их образования, ранг озёрных биот может быть, конечно, различен, соответственно их своеобразию, но вряд ли целесообразно выделять специфические области, как это иногда делают.

Крупные озёра со своей биотой в бассейнах почти всех крупных рек формировались один или несколько раз (Рис. 4.15). После исчезновения этих озёр большая часть специфичной биоты вымирала, но некоторые виды приспособлялись к существованию в реках и мелких озёрах. Такие процессы приводили к повышению биоти-

ческой обособленности бассейнов рек, связанных с этими озерами, и росту их биоразнообразия, на эту особенность указывали Я.И. Старобогатов (1970: 114) и Пор с соавторами (1986). Специализации, возникшие в крупных озёрах, могут быть полезными и в речных биотопах, поэтому для некоторых таксонов вполне вероятно вселение их в реки из озёр. Так, для цихлид *Lamprologus s. lato* предполагают их вселение в реки из озера Танганьика, где происходила их адаптивная радиация (Coulter, 1991). Многие байкальские по происхождению виды найдены далеко за пределами озера в бассейнах Енисея и Лены, вплоть до побережья Северного Ледовитого океана.

Болота

Болота занимают промежуточное положение между сушей и водными объектами, т. е. являются предметом изучения, как гидробиологов, так и наземных экологов.

В гидробиологической и геоботанической литературе болота иногда интерпретируют как водоёмы, возникающие в результате заболачивания леса. Так, например, в хрестоматийной «Жизни пресных вод» под ред. В.И. Жадина (1950) И.А. Киселев подробно описывает превращение леса в болото и утверждает, что «большинство наших торфяных болот образовалось не путём заболачивания озёр, а на местах прежних лесов» (Киселёв, 1950: 629). Однако работами геоботаников установлено, что в действительности ничего подобного в природе не происходит (см. обзор: Разумовский, 2012).

В гидрологической литературе описывают эндогенный переход низовых болот в верховые. Описание этого перехода (см. например, Михайлов, Добровольский, Добролюбов, 2008) также является продуктом чистого разума, поскольку совершенно не соответствует фактам. В действительности болота разных типов являются ранними стадиями разных сукцессионных рядов, т. е. сукцессионно между собой никак не связаны (Рис. 4.8). Верховые болота являются стадией олиготрофной гидросерии, а низовые — мезотрофной и эвтрофной, причём в Московском ботанико-географическом районе восьми (!) различных инициальных стадий, т.е. низовые болота с биологической точки зрения даже не являются естественной категорией. Любой, кто бывал на верховых болотах знает, что для них весьма характерно наличие сфагновой плавнины над заросшим водоёмом, на ранних стадиях с окнами. Каких-либо следов стадии низового болота при этом обнаружить не удаётся. Болота Западной Европы и Северной Америки имеют возраст не более 15 000 лет, все они возникли в результате заболачивания озёр, образовавшихся при отступании ледника. В то же время из-за исходной мозаичности подстилающей поверхности вполне возможно существование комплексных болот, имеющие участки, принадлежащие разным экогенетическим сукцессионным сериям. Каждый из таких участков имеет собственное сукцессионное развитие и никогда не переходит один в другой. Переход болота одного типа в другой или заболачивание леса возможно только в результате экзогенного воздействия, обычно это воздействие имеет антропогенный характер. Например, поднятие уровня грунтовых вод, вызванное подпруживанием дренирующего местность водотока, верховое болото или лес превратит в низовое. Более сильное подпруживание приведёт к превращению низового болота в водохранилище. Говорить в этих случаях о развитии нет никаких оснований. При ненарушенном ходе сукцессий болото — конечная стадия зарастания водоёма (озера, реки), последующие стадии сукцессии принадлежат уже наземным ЦС.

Подземные водоёмы

Имеют много особенностей, одни из основных — отсутствие света и колебаний температуры в течение года. Обитателей подземных водоёмов называют **троглобионты**. Подземные водоёмы смогли освоить не все таксоны, а те, что сумели нередко имеют довольно высокий таксономический ранг. Вероятно причина этого та же, что и в пелагиали: из-за значительных отличий используемых ресурсов. Наиболее разно-

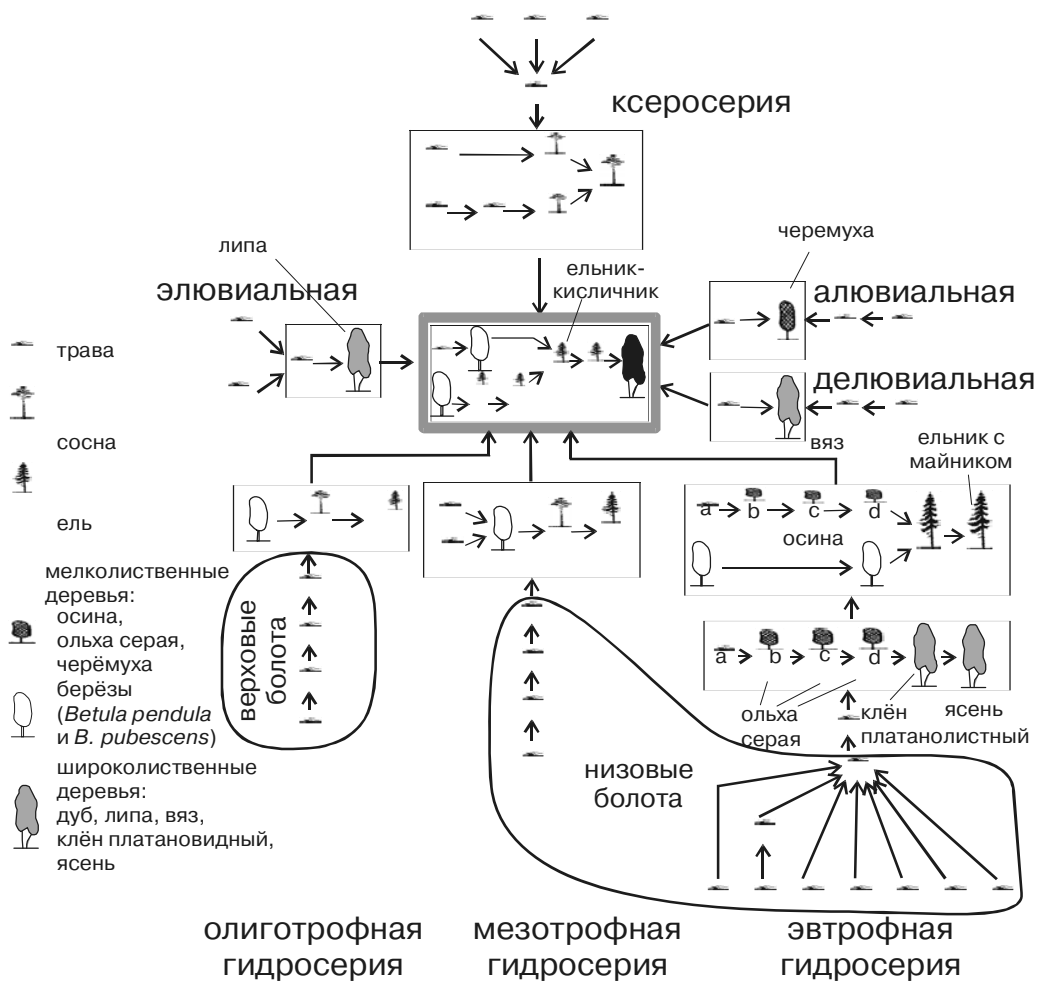


Рис. 4.8. Положение болотных стадий в сукцессионной системе Московского ботанико-географического района. По С.М. Разумовскому (1982).

Расшифровку терминов см. Рис. 1.38.

образны в подземных водоёмах ракообразные. Среди них можно назвать слепых изопод Stenasellidae, близких к Asellidae. Много троглобионтов среди бокоплавов, Decapoda, мизид, брюхоногих моллюсков и рыб. Есть троглобионты даже среди полихет — почти исключительно морского таксона. Это связано с тем, что среди троглобионтов много таксонов, изначально обитавших в море, в частности в морских пещерах. После понижения уровня моря они были или вынуждены приспособиться к обитанию в пресной воде, или вымереть. Необходимость выработки адаптаций к обитанию в подземных водоёмах привела не только к бедности их биот, но и к довольно консервативному их составу, в результате чего подземные водоёмы богаты реликтами. Типичной для троглобионтов является редукция органов зрения. Также из-за меньших возможностей для расселения ареалы отдельных видов троглобионтов нередко малы, ареалы же таксонов высокого ранга, наоборот, часто весьма велики и отражают очень древние связи массивов суши.

Искусственные водоёмы

Созданные человеком водоёмы разнообразны и многочисленны. Размеры крупнейших водохранилищ сопоставимы с крупнейшими озёрами: водохранилище Вольта имеет площадь 8 482 кв. км, а водохранилище Кариба объём 180 куб.км. Искусственные водоёмы могут иметь весьма разнообразные свойства в зависимости от степени вмешательства человека в их функционирование и задач, для которых их используют. Особенности их функционирования представляют собой сочетание природных и антропогенных свойств. Биоты создаваемых человеком водоёмы (пруды, водохранилища, каналы и др.) не имеют принципиальных отличий от естественных. Вмешательство человека может лишь стабилизировать или вернуть какую-то стадию сукцессии, но не прекратить сукцессию вовсе. Изучение природных, не изменённых антропогенно водоёмов, составляющее основное содержание данного курса, позволяет понять естественную сукцессионную динамику и механизмы, лежащие в её основе, т. е. в конечном итоге, более эффективно осуществлять человеку своё вмешательство для создания водоёмов с определёнными, нужными ему свойствами, а также понять к чему это вмешательство приведёт. Изучение антропогенно изменяемых и поддерживаемых водоёмов относится к предмету технической гидробиологии. В дальнейшем они не рассмотрены.

Временные водоёмы

Подобного биотопа нет ни в одном из остальных основных биотопов Земли. К временным водоёмам относятся как пересыхающие лужи, ручейки и речушки, так и скопления воды в пазухах листьев бромелиевых или жидкость в ловчих кувшинах *Nepenthes*. Временный характер водоёмов обуславливает их специфические черты: (1) динамика биоты — функция высыхания; (2) сукцессии отсутствуют; (3) вряд ли будет большим допущением полагать, что их население состоит исключительно из ценофобных видов, способных преодолевать сушу. В первую очередь, это насекомые, а также ракообразные и моллюски. Способность к заселению временных водоёмов существенно различна у разных таксонов. Например, комары *Culicidae* представлены большим числом видов как в постоянных, так и во временных водоёмах. С другой стороны наяды во временных водоёмах редки, чего не скажешь о другом семействе двусторчатых моллюсков — *Sphaeriidae* (McMahon, 1991).

Различные группы пресноводных видов

Хотя континентальные водоёмы занимают всего лишь 0,8% поверхности Земли, там обитает по крайней мере 100 000 видов, или почти 6% от их общего числа на Земле (Dudgeon et al., 2006). Число пресноводных видов в некоторых таксонах дано в Табл. 4.8. Эти данные показывают, что, хотя по числу видов в пресноводных водоёмах преобладают амфибийные животные, это преобладание создают исключительно насекомые. Из облигатно пресноводных животных наибольшее разнообразие дают рыбы и ракообразные.

Myers (1951: 12) выделял 6 типов распространения рыб, встречающихся в пресных водах:

1. **Первично пресноводные** (primary). «Абсолютно не переносят солёную воду (современные *Dipnoi*, *Polypteridae*, *Osteoglossidae*, *Cyprinidae* ...)».

2. **Вторично пресноводные** (secondary). «Довольно-таки строго приурочены к пресным водам, но очевидно способны время от времени пересекать узкие морские участки; способность переносить морскую воду в течение короткого периода известна для многих *Lepisosteidae*, большинство *Cyprinodontidae*, *Poeciliidae* и *Cichlidae*, *Synbranchidae* и др.)».

3. **Диадромные** (diadromous). «Рыбы, которые регулярно мигрируют между пресными и солёными водами в определённые периоды их жизненного цикла». Сюда относят не только хорошо известные ана- и катадромные виды, но и любые виды,

Табл. 4.8. Число пресноводных видов в некоторых таксонах (по: Balian et al., 2008b).

таксон	число видов
Annelida	1 761
Mollusca	4 998
Crustacea	11 990
Arachnida	6 149
Collembola	414
Insecta	75 874
подёнки Ephemeroptera	3 000
стрекозы Odonata	до 7 000
веснянки Plecoptera	3 500
клопы Heteroptera	4 656
ручейники*	12 627
двукрылые	38 111
жуки	12 600
Vertebrata:	
рыбы**	13 000
амфибии***	4 117
черепахи	250
змеи	153
крокодилы	24
птицы****	560
млекопитающие*****	7
остальные	6 109
Всего животных	около 125 000
макрофитов	2 614

*Общее число видов отряда. Почти все виды имеют личинок, обитающих в воде, хотя и не всегда пресной, лишь *Enoicyla* spp. (Limnophilidae) на всех стадиях обитают вне воды.

** Только строго пресноводные, кроме того, имеется около 2300 солоноватоводных видов.

*** Проводящие хотя бы одну стадию жизненного цикла в воде.

**** Биологически тесно связанные с водой, строго водных нет.

***** Только строго водные: три вида тюленей (байкальский *Pusa sibirica*, подвиды кольчатой нерпы *Pusa hispida* в озёрах Ладожском и Saimaa, подвид *Phoca vitulina* в реках Квебека), южноамериканский ламантин (остальные виды ламантинов лишь заходят в пресные воды) и три вида дельфинов (южноамериканские *Inia geoffrensis* и *Sotalia fluviatilis* и индийский слепой *Platanista gangetica*, другие виды дельфинов лишь заходят в пресные воды, китайский дельфин *Lipotes vexillifer* объявлен вымершим в 2008 г.). Кроме того, имеется около 120 видов, биологически тесно связанных с водой, особенно тесно связаны выдры Lutrinae (15 видов, не считая двух морских) и бобры *Castor fiber* (американских часто выделяют в отдельный вид *C. canadensis*).

часть жизненного цикла которых проходит в море, например, тропические Gobiidae или некоторые новозеландские Galaxidae, которые живут и размножаются в пресных водах, а в море обитают только ювенильные особи.

4. **Замещающие** (vicarious). «Преимущественно не диадромные пресноводные представители частично или преимущественно морских групп (*Siniperca*, *Lota*, *Plagoscion*, пресноводные Ariidae, Plotosidae, Apogonidae, Atherinidae и Syngnathidae, ограниченные в своём распространении пресными водоёмами или не диадромные Galaxiidae и др.)».

5. **Дополнительные** (complementary). «Пресноводные рыбы, которые часто или обычно диадромные и принадлежат к морским группам, которые становятся доминантными в пресных водах только при малочисленности или отсутствии первично, вторично и вероятно также замещающей пресноводной фауны (*Agonostomus*, *Joturus*, *Cestraeus*, *Sicydium*, *Sicyopterus*, *Stiphodon*, некоторые американские Gobiesocidae и др.)».

6. **Спорадические** (sporadic). «Рыбы, которые способны жить и размножаться как в солёной, так и пресной воде или проникают в пресные воды только иногда и не в

результате настоящих миграций (многие Lutianidae и Sciaenidae; вероятно многие Mugilidae, *Gasterosteus*, *Mollienisia* и др.)».

Banarescu (1990, 1992, 1995) объединил их в три группы. К первым двум он отнёс виды, имеющие континентальное распространение. Кроме видов первой группы Myers'a P. Banarescu сюда отнёс и большую часть его четвёртой группы. Виды этой группы — облигатно пресноводные, они способны обитать исключительно в пресных водоёмах. Для них преградами к расселению будут не только границы между водосборными бассейнами на суше, но и морские акватории. P. Banarescu (1990, 1992, 1995) различает:

(1) **первично пресноводные** таксоны, возникшие и эволюционировавшие в пресных водах,

(2) вторично пресноводные, хотя и исключительно пресноводные (не способные к жизни в морской воде), но принадлежащие к таксонам (семействам, отрядам), возникшим и эволюционировавшим в море. Эти группы не всегда легко различимы, поскольку морские (способные жить в морской воде) представители вторично пресноводных групп могли вымереть. На практике, основной критерий, по которому различают первично и вторично пресноводных таксонов — время начала их обитания в пресных водах. Время же часто оценивают по рангу таксона, хотя ранг таксона является функцией не только времени.

(3) **Периферические**. Виды, способные обитать как в пресных, так и в морских водах. Для них преградами к расселению будут только границы между водосборными бассейнами на суше, тогда как морские акватории будут для них мостами, а не преградами. Важно подчеркнуть, что эвригалинность в данном случае — свойство не отдельных видов, а таксона более высокого ранга. Отдельные его виды могут быть и облигатно пресноводными, особенно часто там, где первично пресноводных видов мало или вовсе нет, но генетическая способность периферических видов к обитанию в морской воде делает возможным расселение таксона по морским акваториям между пресноводными водоёмами. Виды этих групп заселяют пресные воды из моря, т.е. с периферии пресных вод, отсюда и название. Вторично пресноводные группы часто имеют периферическое распространение.

Первично пресноводные таксоны более сходны в пределах одного континента, нежели бассейна одного океана, тогда как периферические более сходны по берегам одного океана, нежели у берегов разных океанов, но одного континента. Например, северо-австралийская и ново-гвинейская первично пресноводные биоты более сходны с южно-австралийской, тогда как периферические — с южно-азиатской.

Насекомые, многие таксоны фито- и зоопланктона, рептилий, амфибий, птиц и млекопитающих и некоторых других групп имеют в оттогенезе стадию, способную расселяться по воздуху или по суше. Их распространение не укладывается в эту классификацию. Как и периферические виды, они способны расселяться вне связи с существующей гидрографической сетью, но не через море, а через сушу. Поэтому необходимо выделить ещё одну группу таксонов, которые можно назвать **амфибийные**. В англоязычной литературе используют термины «water-dependent» и «paraquatic» (Balian et al., 2008).

Таким образом, можно выделить три основные группы пресноводных организмов, различающиеся способностями к миграции между водосборными бассейнами вследствие особенностей их биологии, приводящим к существенным различиям биогеографических схем, построенных на основе этих групп.

1. **Облигатно пресноводные**, способные распространяться только по гидрографической сети (пресным водоёмам). Две подгруппы: первично и вторично пресноводные.

2. **Периферические**, способные распространяться как по гидрографической сети, так и по морям, с которыми она соединена.

3. **Амфибийные**, способные распространяться как по гидрографической сети, так и по суше и воздуху.

Поскольку облигатно пресноводные группы возникли в разное время, возможности их распространения различны, ибо они зависят не от биологии видов, а только от геологической истории, в частности от существовавшей в момент возникновения этих таксонов конфигурации суши. Поэтому особенности их распространения, а, следовательно, биогеографические выделы, полученные на основе анализа ареалов таксонов, возникших в разное время, будут с неизбежностью различны. Подобное явление практически неизвестно в Мировом океане, представляющего собой один непрерывный водный бассейн, причём происходящие время от времени изменения его гидрологии обеспечивают сравнительно частый обмен биотами между разными его частями, а способности морских организмов к распространению не различаются столь радикально. В то же время многие наземные группы, имеют разные способности к распространению и разный геологический возраст. Влияние на распространение таксонов облигатно пресноводных и наземных животных геологической истории приводит к сходству биогеографии суши и пресных вод.

Облигатно пресноводные и периферические таксоны — это **первичноводные**, а амфибийные — большей частью **вторичноводные**, их предки были наземными животными. Роль вторичноводных видов выше в эфемерных водоёмах и в водоёмах часто подвергаемых нарушениям. Обитание в таких местах — один из показателей ценофобности. Конечно, не все обитающие в таких местах виды — ценофобы, но то, что их там относительно больше — несомненно.

При анализе распространения крупных облигатно пресноводных таксонов, имеющих, как правило, большой геологический возраст, следует учитывать динамику связи водосборных бассейнов за последние 100 млн. лет и даже более (с юры и ранее). Наиболее глобально влияние сухопутных соединений, т. е. геологическая история данных участков суши (дрейф континентов, горообразовательные процессы, регрессии и трансгрессии моря и т. п.). Конечно, не любая сухопутная связь давала возможность расселяться пресноводным организмам, необходимо было установление связи пресноводных водоёмов. Так, несмотря на сравнительно давно установившуюся связь Северной и Южной Америк, обмена пресноводными фаунами между ними почти не произошло, ибо не было пресноводной связи.

Я.И. Старобогатов (1970) выделял три основные группы по времени их вселения в пресные воды:

- **палеолимнические**, самые древние вселенцы, за это говорит их приспособленность «ко всему разнообразию условий жизни в континентальных водоёмах, в том числе к пересыханию, недостатку кислорода, колебаниям температуры и т. п... и отсутствию сколь-нибудь близких морских родичей» (стр. 406). Сюда он отнёс гастропод Viviparidae, Pilidae, Valvatidae, Bithyniidae, двустворок Pisidiidae, губок, гидроидов Hydridae, олигохет отряда Naidomorpha, мшанок отряда Phylactolaemata, ракообразных отряда Anostraca и большинство Phyllopoda, отряда Cladocera (некоторые его представители вторично вернулись в море), часть отряда Copepoda (Cyclopidae, Diaptomidae), из рыб — циприноидных.

- **мезолимнические**, вселившиеся в пресные воды позже. За их более позднее вселение говорит то, что им «необходимо высокое содержание кислорода в воде...» (стр. 406), поэтому «очевидно, виды второй группы вселились в континентальные водоёмы позже видов первой и не успели полностью приспособиться ко всему разнообразию условий жизни в них». Виды этой группы приурочены «к районам мезозойских геосинклиналей» (стр. 406). «Эти виды относятся к семействам, близким к морским или к обособленным родам морских семейств (Baicalidae, Melanopsidae, Theodoxus, Dreissena, Corbicula)... сюда же можно отнести и наяд» (стр. 406), мшанки подотряда Gymnolaemata, из рыб — осетровые, Cichlidae.

- **неолимнические**, недавние выходцы из моря, часто солоноватоводные.

Критерии, по которым определён возраст групп, не имеющих палеонтологических данных, недостаточно убедительны. Оксифильными были и виды раннемеловой пресноводной биоты. Во второй половине мела произошёл кризис пресноводной

биоты. Причина этого кризиса — выход покрытосеменных на лидирующие позиции в наземной биоте. Многие таксоны, игравшие главные роли в раннемеловых пресноводных сообществах полностью или почти полностью вымерли. Уцелевшие отступили в биотопы, богатые кислородом. Например, в раннем мелу *Conchostraca* были одной из основных групп пресноводного планктона. Ныне их представители обитают почти исключительно в высокогорных реках. Поэтому оксифильность никак не может свидетельствовать о времени вселения группы в пресные воды. Количество освоенных биотопов зависит от слишком многих причин, а не только от времени вселения группы в пресные воды, как полагает Я.И. Старобогатов.

Сходную терминологию предложил Patterson (1975):

- **архилимнические** — возникшие в пресных водах и всегда там обитавшие;
- **телолимнические** — обитающие исключительно в пресных водах ныне, но не ранее.

При такой классификации к архилимническим следует отнести таксоны, возникшие в пресных водах независимо от времени возникновения. Например, архилимническим следует считать байкальского тюленя — вид, возникший в пресных водах, вероятно, лишь в плейстоцене, и наяд, возникших в пресных водах в мезозое. Поэтому информационная ценность подобных классификаций незначительна, а для биогеографии — ничтожна.

По-видимому, более правильно выделять только две группы:

- **палеолимнические**, проникшие в пресные воды (или возникшие там) до середины мела и входившие в состав мезозойских пресноводных ЦС;
- **неолимнические** — ныне обитающие исключительно в пресных водах, но ранее, в кайнозое, преимущественно во второй его половине, в морских водах обитали или они сами, или их предки (если группа возникла сравнительно недавно).

Эти две группы, безусловно, не строго разделены, но их удобно выделять при анализе истории формирования пресноводных биот.

При этом мезолимнические, в смысле Я.И. Старобогатова (1970), следует отнести частью к палеолимническим и частью — к неолимническим.

Возникновение палеолимнических таксонов в мезозое, когда материки Земли были объединены в единый массив Пангею дало возможность многим из них расселиться по всем фрагментам Пангеи. Это позволяет при отсутствии палеонтологических данных делать и обратное заключение: явно древняя по происхождению первично пресноводная группа, обитающая на всех или большинстве фрагментов Пангеи, имеет, вероятно, мезозойский возраст. Палеолимническими являются: рыбы надотряда *Osteoglossomorpha*; наяды; гастроподы (живородки *Viviparidae* и надсемейство *Lymnaeacea*, а среди них катушки *Planorbidae*); амфиподы надсемейств *Crangonyctoidea* и *Niphragoidea*; синкариды *Bathynellacea*; *Vlepharoceridae*, некоторые семейства ручейников. Некоторые таксоны, хотя и возникли в мезозое, остались приуроченными к каким-либо частям Пангеи, например, крабоиды *Aeglidae* или пресноводные жемчужницы *Margaritiferidae*.

Я.И. Старобогатов (1970) полагает, что возраст вселения таксона в пресные воды определяет и другие особенности его биологии, в частности переход от развития с пелагической личинкой к прямому развитию.

Биогеографическое районирование

Особенности биогеографии континентальных водоёмов

Хотя в обзорах, монографиях и учебниках по общей биогеографии биогеографию континентальных водоёмов обычно рассматривают лишь вскользь, опубликовано достаточно много схем их биогеографического районирования (Рис. 4.9 — 4.12 и Ц7). Правда, все они основаны на анализе таксономического состава. Анализ большинства ЦС континентальных водоёмов — дело будущего. Это связано с объектив-

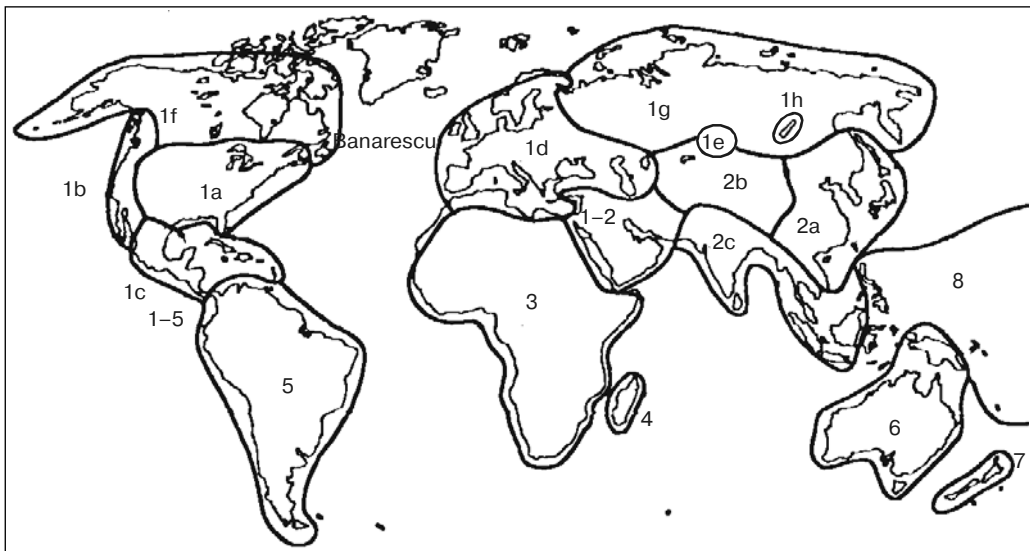


Рис. 4.9. Схемы биогеографического районирования пресных вод Р. Ванареску (1992).

Области (подобласти): 1 — Голарктическая (1а — Восточная североамериканская, 1б — Западная североамериканская, 1с — Центрально-мексиканская, 1д — Евро-средиземноморская, 1е — Западная монгольская, 1ф — Арктическая североамериканская, 1г — Сибирская, 1h — Байкальская); 2 — Индо-китайская (2а — Восточноазиатская, 2б — Высокогорная азиатская, 2с — Южноазиатская); 1–2 — Западноазиатская переходная; 3 — Африканская; 4 — Мадагаскарская; 5 — Южноамериканская; 1–5 — Центрально-американско-анtilльская переходная; 6 — Австралийская; 7 — Новозеландская; 8 — Индо-западнотихоокеанская.

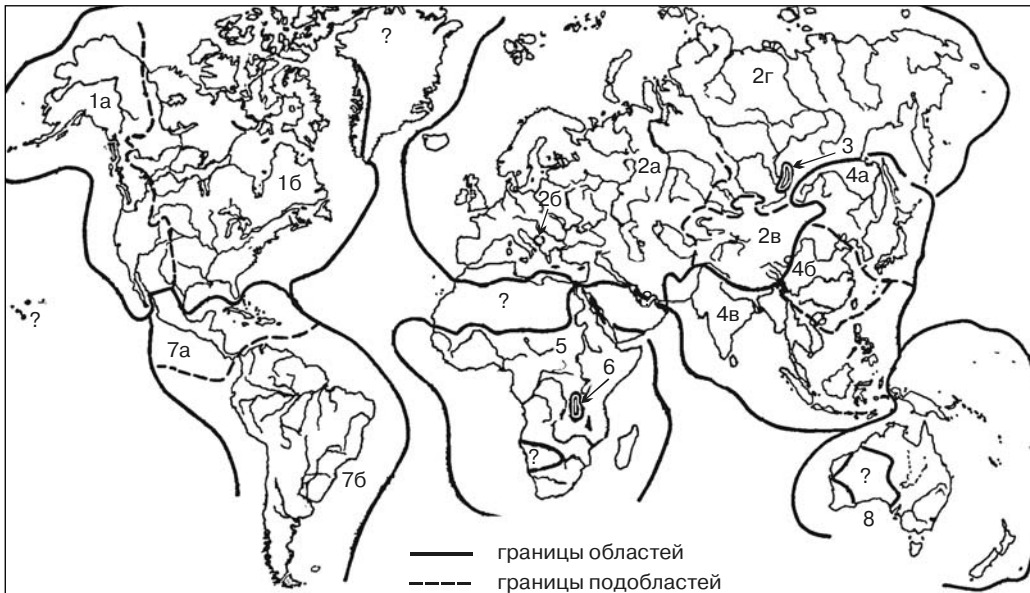


Рис. 4.10. Схема биогеографического районирования пресных вод Я.И. Старобогатова (1970) по распространению моллюсков.

Области (и их подобласти): 1 — Неарктическая (а — Тихоокеанская, б — Атлантическая); 2 — Палеарктическая (а — Европейско-Сибирская, б — Охридская, в — Нагорноазиатская, г — Восточносибирская); 3 — Байкальская; 4 — Сино-Индийская (а — Амуро-Японская, б — Китайская, в — Индо-Малайская); 5 — Эфиопская; 6 — Танганьикская; 7 — Неотропическая (а — Центральноамериканская, б — Южноамериканская); 8 — Австралийская. Ранг регионов присвоен на основании значений индекса Престона, т. е. фактически не обоснован.

На карте не показана выделяемая Я.И. Старобогатовым Каспийская солонатоводная область, поскольку здесь она отнесена к объектам биогеографии моря.

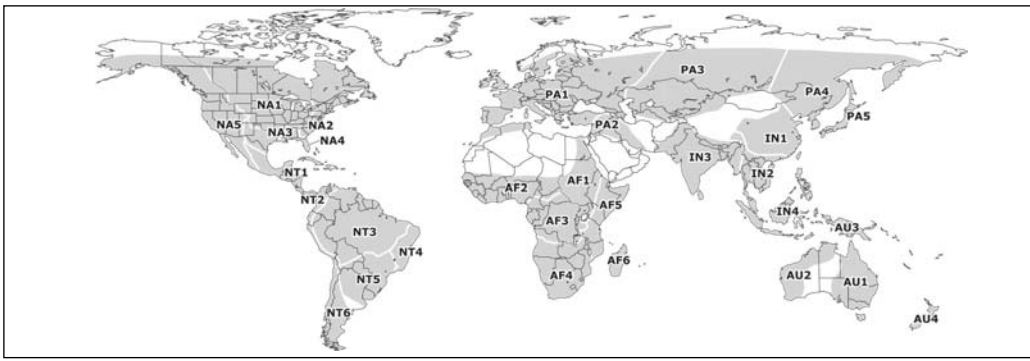


Рис. 4.11. Схема биogeографического районирования пресных вод Graf, Cummings (2007) по распространению наяд.

Области (подобласти): NA — Нearerктика (NA1 — Внутренняя, NA2 — Атлантическая, NA3 — Мексиканского залива, NA4 — Флоридская, NA5 — Тихоокеанская); PA — Палеарктика (PA1 — Европейская, PA2 — Ближневосточная, PA3 — Центральноазиатская, PA4 — Амурско-беренгийская, PA5 — Японо-сахалинская); IN — Индотропическая (IN1 — Янцзы-Ганга, IN2 — Индокитайская, IN3 — Индийская, IN4 — Зундо-филиппинская); AF — Афротропическая (AF1 — Нильская, AF2 — Западная, AF3 — Конго, AF4 — Южная, AF5 — Восточная, AF6 — Мадагаскарская) NT — Неотропическая (NT1 — Мезоамериканская, NT2 — Трансандская, NT3 — Амазонки и Ориноко, NT4 — Атлантическая, NT5 — Парано-парагвайская, NT6 — Патагонская) AU — Австралозийская (AU1 — Восточная, AU2 — Западная, AU3 — Новогвинейская, AU4 — Новозеландская).

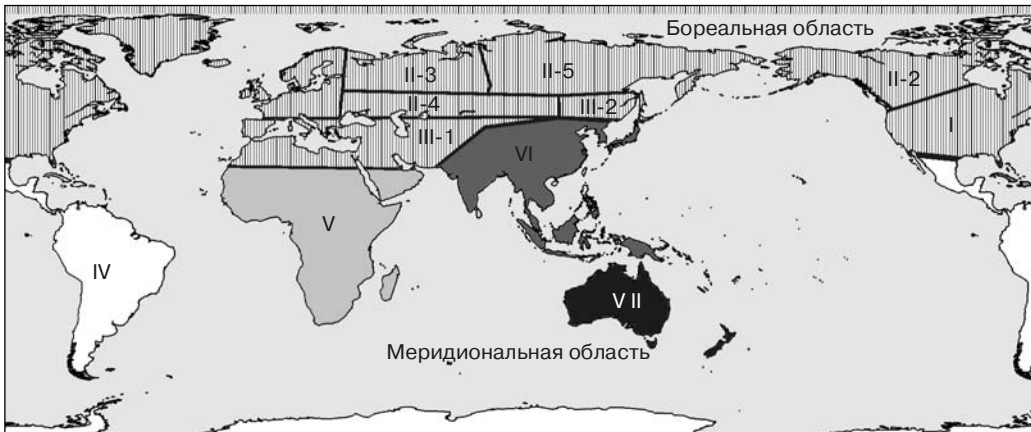


Рис. 4.12. Схема биogeографического районирования пресных вод Бельшева, Харитонова (1981) по распространению стрекоз.

Подобласти (провинции): I — Сонорская; II — Голарктическая (1 — Канадская, 2 — Европейская, 3 — Европейско-Сибирская, 4 — Монголо-Казахская, 5 — Сибирская); III — Субголарктическая (1 — Средиземноморская, 2 — Восточно-Азиатская = Амурская); IV — Неотропическая; V — Эфиопская; VI — Ориентальная; VII — Австралийская.

ной сложностью его проведения. Причины этого — во-первых, гораздо большая, чем в морских и наземных ЦС частота и распространённость экзогенных нарушений. Во-вторых, к континентальным водоёмам относят водоёмы с резко различающимися условиями: крупные реки и озёра, родники, ручейки, речушки, подземные воды, лужи и воды в пазухах листьев или в кувшинах *Nepenthes* и т. д., и т. п. Многие из них, например, водоёмы в пазухах листьев бромелиевых, мелкие ручьи и лужи эфемерны, а следовательно, населены по преимуществу или исключительно ценофобами. Поэтому следует ожидать, что доля ценофобных видов в фаунах континентальных водоёмов разных регионов значительно выше, чем в ЦС бентали и суши и даже пелагиали. Большая доля ценофобных видов создаёт шум мешающий познанию биogeогра-

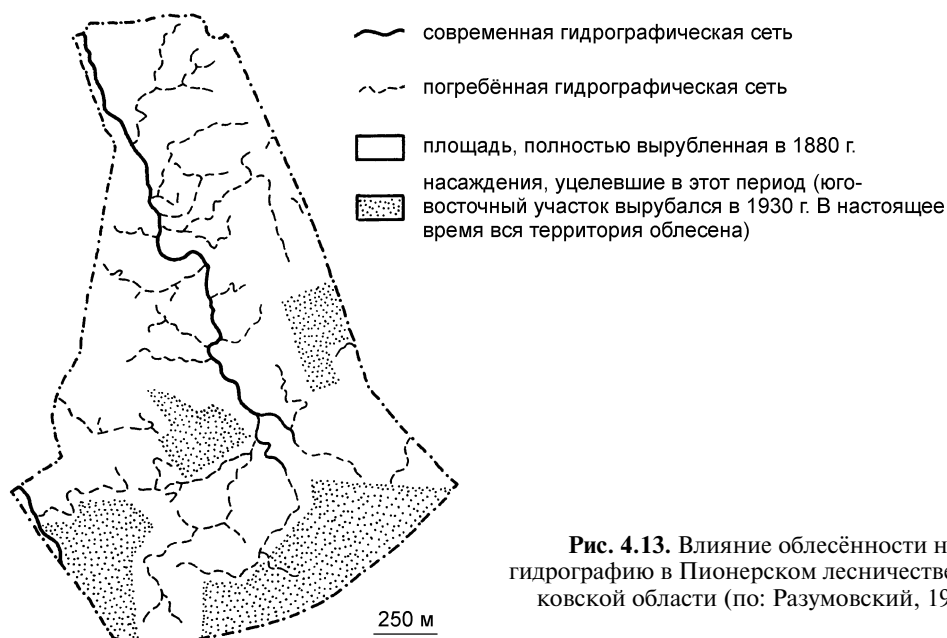


Рис. 4.13. Влияние облесённости на гидрографию в Пионерском лесничестве Московской области (по: Разумовский, 1982).

фии континентальных водоёмов. Это затрудняет познание закономерностей сукцессий и особенностей функционирования пресноводных водоёмов как единых экосистем различных районов Земли. Однако биоты различных регионов сравнивают тотально, не делая различий по типам водоёмов, биотическим взаимоотношениям и т. д., и т. п. Результаты биотического районирования основаны на распространении всех видов, как ценофильных, так и ценофобных. Районирование, основанное на выделении ЦС проведено только для некоторых крупных озёр (Байкал, Танганьика, Ньяса).

Ситуация осложняется тем, что ценофильные виды — преимущественно облигатно пресноводные и периферические, тогда как ценофобные — преимущественно амфибийные, т. е., как показано выше, обладают различными способностями к расселению.

Биогеография пресных вод строилась в первую очередь на основе изучения рыб. Прочие группы использовали в значительно меньшей степени, прежде всего из-за того, что их таксономия разработана значительно хуже. Многие группы насчитывают гораздо меньшее число видов и/или имеют более ограниченное распространение или наоборот, виды имеют весьма широкое, чуть ли не всесветное распространение, это снижает их ценность для биогеографических построений.

Как уже говорилось, ЦС возникает только на крупных территориях, условия жизни в которых в течение длительного времени достаточно постоянны. Рассмотрим с этой точки зрения пресноводные водоёмы. Несмотря на колоссальные площади, которые занимают водосборные бассейны крупных рек (Табл. 4.1), площадь самих пресноводных водоёмов незначительна. Суммарно пресные водоёмы занимают чуть более 1% поверхности суши. Площади морского дна и пелагиали превосходят площадь пресноводных водоёмов ещё более.

Общеизвестны схемы зарастания озера, превращения его в лес. Аналогичные процессы происходят и с речушками и ручьями. С.М. Разумовский (1982, 1999: 529) так описывает процесс исчезновения мелких рек в одном из районов Подмосковья (Рис. 4.13): «в 1880-х годах леса были вырублены почти целиком. В настоящее время она (территория — ИЖ) вся покрыта лесом. Несмотря на хорошо развитый рельеф, эрозионные явления сейчас совершенно отсутствуют, а гидрографическая сеть пред-

ставлена единственной речкой (3 порядка по отношению к реке Москва), находящейся на стадии отмирания. Она разбилась на «бочаги», связь между которыми восстанавливается лишь весной... Однако специальные исследования обнаружили очень развитую погребённую сеть речек и ручьёв, густо покрывающую некогда безлесные склоны... водотоки функционировали, по крайней мере, несколько десятилетий назад».

Таким образом, мелкие реки и озёра являются эфемерными станциями, в которых невозможно образование самостоятельных ЦС. Их можно рассматривать и как пионерные стадии наземных сообществ, и как площадь, населённую ценофобами и пионерными стадиями пресноводных ЦС. Но, учитывая эфемерность и сукцессионную динамику маленьких водотоков и водоёмов, это скорее ранние стадии развития наземных ЦС с примесью пресноводных видов-ценофобов. Поэтому пресноводные ЦС занимают только часть площади пресноводных водоёмов. При этом на значительной части даже постоянно существующих водотоков нарушения столь обычны и постоянны, что сукцессия не может зайти далее нескольких первых стадий. Из-за эфемерности большей части водоёмов формирующиеся в пресных водах ЦС сравнительно с наземными и морскими бентическими обычно гораздо менее зрелые. Именно по этой причине инвазионные виды проникают в ненарушенные пресноводные ЦС гораздо легче, чем в ненарушенные морские и наземные ЦС.

Резюмируя можно сказать, что как ЦС следует рассматривать не отдельные озёра (за исключением некоторых гигантских) или реки, а их совокупность. Аналогично тому, как вид существует в форме отдельных особей, биотоп пресноводных ЦС — отдельные озёра, старицы, реки, ручьи и речушки, однако климакс достигим только в крупных реках и озёрах.

В отличие от наземной и морской среды пресная вода сильно фрагментирована. Пресные воды разбиты на огромное количество в разной степени изолированных участков — водосборных бассейнов отдельных рек, разделённых водоразделами. Её можно представить как архипелаг, в отличие от непрерывного океана или почти сплошного пространства суши.

Это приводит к нескольким следствиям.

1. В каждом водосборном бассейне аллопатрически могут формироваться свои виды.

2. Бассейны эти неоднородны: условия в низовьях крупных рек существенно отличаются от условий в верховьях.

3. При климатических изменениях возможности для миграции в более низкие или более высокие широты ограничены. Поэтому распространение пресноводной биоты гораздо более связано с историей таксонов, чем наземной.

4. Необходимый рост биоразнообразия при формировании пресноводных ЦС может происходить двумя путями: за счёт видообразования и за счёт вселения в пресные воды морских видов. Последний путь реализуется в районах, где аборигенные пресноводные таксоны отсутствуют или немногочисленны, например на островах. Поскольку морская биота гораздо более разнообразна, чем пресноводная, повышенная доля недавних вселенцев в пресные воды наблюдается также и там, где аборигенная биота попадает в условия, приближающиеся к границам их экологической амплитуды, а миграция из областей, где такие условия нормальны, затруднено или невозможно. Для тропических районов это — умеренные районы, для умеренных — арктические и тропические.

Наблюдаемая в настоящее время гидрографическая сеть в недавнем прошлом (плейстоцене) имела довольно сильно отличающуюся конфигурацию. Весьма часто (в геологическом смысле) происходит перехват верховьев одной реки другой (river capture). Подобные процессы обычны как в горных системах, так и на обширных равнинах (Валдай, Амазонская низменность и прилегающие территории, верховья Нила и др.), где нет выраженного водораздела. В качестве примера такого изменения можно назвать сравнительно недавнее образование стока Байкала в Енисей, вместо

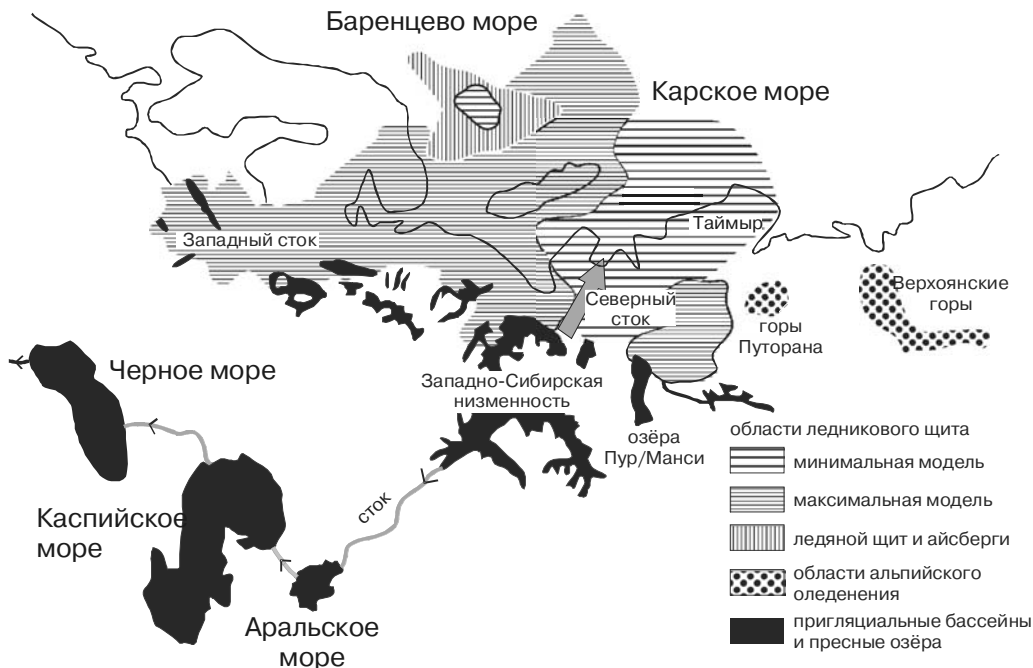


Рис. 4.14. Поздневалдайское оледенение на территории бывшего СССР (по: Dawson, 1992 из Аладин, Плотников, 2004).

существовавшего ранее в Лену. Другой пример — образование стока верхнего течения р. Конго в нижнюю её часть вместо существовавшего ранее стока в Нил. Однако перехват верховьев способствует обмену сравнительно бедных биот верховьев, тогда как более богатые биоты низовьев в этом процессе, обычно, не участвуют. Их обмен происходит, преимущественно, во время регрессий моря, когда объединяются нижние течения соседних рек. Внутренние моря, являющиеся ныне барьером, ранее бывали пресными и служили путями расселения (Балтийское, Чёрное, Средиземное). В особых условиях опресняться могут и окраинные моря. Так, все северные европейские и сибирские водосборные бассейны, начиная от Енисея на запад до Волги, во время плейстоценовых оледенений неоднократно объединялись системой огромных ледниковых плотинных озёр (Рис. 4.14). При сравнительно небольшой средней глубине (<100 м) площадь этих озёр достигала огромных размеров. Например, озеро в низовьях Оби и Енисея 60–50 тыс. лет назад имело площадь почти в 1 млн. кв. км, т. е. в 30 раз больше Байкала (Mangerud et al., 2004). Периодически эта система имела связь и с водосборным бассейном Понто-Каспия, образуя, вероятно, величайшую из существовавших рек на Земле, длиной превосходившей Нил или Амазонку. Её водосборный бассейн включал всю Западно-Сибирскую низменность, Восточную и часть Западной Европы и реки бассейна Арала, Каспия и Чёрного моря, Центральной и Малой Азии (Mangerud et al., 2004). С другой стороны, даже биота одной реки может сильно различаться из-за наличия крупных водопадов, непроходимых для облигатно пресноводных видов. Например, состав последних в р. Замбези выше и ниже водопада Виктория весьма различен.

Другой причиной, объективно усложняющей биогеографическое районирование континентальных водоёмов (понимаемого как районирования ЦС), является наличие эфемерных водоёмов, не связанных с гидрографической сетью. К таким водоёмам относятся лужи, водоёмы в дуплах деревьев, пазухах листьев, кувшинах *Nepentes* и т. п. Население подобных водоёмов не связано с населением местных ЦС, но раз-

деление их требует досконального знания биологии отдельных видов и при обзорных работах практически невозможно.

В качестве минимального биогеографического выдела обычно рассматривают водосборный бассейн, иногда мелкие водосборные бассейны объединяют. Исключение делают лишь для крупных озёр, которые обычно рассматривают в качестве отдельных выделов. Таким образом предлагаемые схемы районирования построены методом сравнения списков биот и имеют все его недостатки. В частности, биогеографическую однородность этих выделов постулируют, но не доказывают.

Предложенные схемы биотического районирования континентальных водоёмов фаунистические. Причина этого не только в том, что сосудистых пресноводных растений насчитывают всего 2614 видов (2% от видов животных см. Табл. 4.8) в примерно 412 родах (Chambers et al., 2008). Главное — эдификаторная роль макрофитов в континентальных водоёмах значительно меньше, чем в наземных ЦС. К тому же большая часть видов растений отчётливо местного происхождения и отражает сравнительно недавние региональные события и поэтому малоинформативна для глобального биогеографического районирования. В то же время ареал отдельных широко распространённых видов охватывает несколько зон, иногда он почти космополитический (ряска *Lemna minor*, тростник *Phragmites communis*).

Доля ценофобных видов в разных таксонах также по-видимому неодинакова. Поэтому схемы районирования, построенные на основе таксонов с преобладанием или существенной долей ценофобов отражают специфику распространения этих таксонов в большей степени, чем специфику ЦС. При биотическом районировании (методом сравнения списков биот) существенно преувеличивается роль ценофобных видов, многие из которых — насекомые). В относительно зрелых ЦС (например, ЦС крупных озёр) роль насекомых существенно меньше, часто незначительно или пренебрежимо мала. Поскольку доля ценофобов выше среди вторичноводных видов, чем у первичноводных, районированию по первичноводным организмам следует придавать больший вес, нежели районированию по вторичноводным.

Из существующих схем районирования континентальных водоёмов наиболее детально проработана схема румынского ихтиолога Petru Banarescu (1990, 1992, 1995), описанная им в 1617-страничной трёхтомной монографии «Zoogeography of fresh waters» (нумерация страниц сквозная). Монография эта исключительно богато иллюстрирована: в ней 401 карта, причём на картах показаны не только ареалы таксонов (до 13 на одной карте), но и часто — их филогенетические отношения. В ней проанализировано распространение рыб, пресноводных моллюсков, высших и некоторых низших ракообразных, ручейников, подёнок, водных клещей и ряда других групп. Эта монография положена в основу данного раздела, и ссылки на неё большей частью опущены. Регионы и субрегионы P. Banarescu в дальнейшем тексте для унификации терминологии названы областями и подобластями. К сожалению, как это обычно в биогеографической литературе, методические вопросы освящены им недостаточно полно, не всегда ясны критерии выделения районов и проведения границ, что делает выделенные регионы и его схему не всегда хорошо обоснованными. К тому же, P. Banarescu категорически отвергает возможность симпатрического видообразования, что заставляет его делать сложные и не всегда правдоподобные предположения о развитии биоты того или иного района.

В отечественной литературе широкую известность получили также схемы районирования пресных вод Земли на основе моллюсков Я.И. Старобогатова (1970) и Евразийской части Голарктики на основе рыб Л.С. Берга (1949). Они также учтены при составлении данного обзора. Надо отметить, что биогеографические построения Я.И. Старобогатова сделаны на основе его собственных таксономических представлений, которые мало кто в мире разделяет. Так, автор последнего обзора по биогеографии двустворчатых моллюсков А.Е. Vogan прямо пишет, что «we have chosen to ignore... the overinflation of taxonomic levels by the Russian malacologist of the Staroboga-

тов school» (Bogan, 2008: 140). Кроме того, для обоснования рангов биогеографических выделов Я.И. Старобогатов использовал индекс Престона, дающий весьма сомнительные результаты (Жирков, 2001; Азовский, 2010). К тому же моллюски, хотя и составляют существенную часть пресноводных ЦС, не являются единственной группой пресноводных организмов. Анализ географического распространения других таксонов нередко даёт весьма отличную от моллюсков картину. Так, Я.И. Старобогатов выделил в отдельную область озеро Танганьика, в отдельную провинцию озеро Малави, а озеро Виктория объединил в одну провинцию с несколькими соседними озёрами. Между тем число эндемичных видов рыб в озере Виктория в то время, когда Я.И. Старобогатов писал свою докторскую диссертацию (на основе которой и была создана упомянутая монография) было в полтора раза больше, чем в озере Танганьика. Распространение насекомых сильно отличается от распространения облигатно пресноводных рыб, ракообразных и моллюсков. В последнее время предложены схемы по распространению стрекоз (Белышев, Харитонов, 1981, 1983) и ручейников (Moog, Ivanov, 2008). На мой взгляд, общее биогеографическое районирование должно отражать не особенности распространения отдельных групп, а характеризовать биоты в целом, причём предпочтительно отражать распределение ЦС, а не представлять результаты не критического сопоставления сводных фаун, т. е. фаун районов выделенных не по биотическим критериям и гомогенность которых не доказана. В этом отношении схема P. Banarescu также выглядит предпочтительнее. Поэтому схема Я.И. Старобогатова использована только как дополнительная.

В недавно опубликованной коллективной монографии, созданной в рамках проекта The Freshwater Animal Diversity Assessment (FADA) (Hydrobiologia, 2008) анализ распространения пресноводных таксонов делают путём сравнения биографических регионов, а *prigoi* выделенных С.В. Сох (2001). Такой подход следует признать неприемлемым потому, что схема биогеографического районирования должна быть итогом, а не предложена а *prigoi*. К тому же схема С.В. Сох основана на анализе распространения наземных млекопитающих — т. е. компонента совершенно иных ЦС. Хотя схемы биогеографического районирования суши и пресных вод во многом сходны, они всё же не идентичны, а в некоторых отношениях различаются кардинально (Табл. 4.8). Тем не менее, несмотря на очевидную неадекватность подхода FADA, этот 637-страничный обзор 58 таксонов (от растений до млекопитающих) широко использован здесь. Некоторые авторы этого обзора, по-видимому также не удовлетворённые прокрустовым ложем схемы С.В. Сох, предложили свои схемы районирования, существенно отличающиеся от схемы С.В. Сох. Наиболее детальная схема С. Leveque с соавторами (2008) по рыбам, схема эта мало чем отличается от схемы P. Banarescu. В то же время опубликованная в этой же монографии схема F.C. de Moog и В.Д. Иванова (Moog, Ivanov, 2008), построенная на основе анализа распространения ручейников (цветная вкладка), весьма сильно от них отличается. Эти схемы также учтены в приведённом ниже обзоре.

Начатый по инициативе WWF (Abell et al., 2008) проект по созданию новой карты биогеографии континентальных водоёмов основан на распространении рыб, большую часть из которых следует считать ценофильными компонентами ЦС. В результате многосторонней оценки распространения рыб, включая не только их ареалы, но и видовой состав, все континентальные водоёмы сгруппированы в 830 первичных выделов. Однако на данной стадии развития проекта никакая группировка этих выделов не произведена. Это определило ограниченную ценность данного проекта для нашего обзора.

P. Banarescu выделяет восемь областей. Из них в Ориентальной, Австралийской, Новозеландской областях и в большей части Карибского переходного региона пресноводная фауна включает много периферических таксонов. Пресноводная биота Индо-Вест-Пацифического региона (как, впрочем, и других островов, не имевших связи с материками) почти исключительно периферическая. Все области, которые принято рассматривать как тропические (Ориентальная, Южноамериканская, Эфиоп-

ская, Австралийская), кроме тропических включают субтропические и даже умеренные регионы.

Изученность разных регионов очень различна. Наиболее хорошо изучена Голарктика, в результате во многих таксонах число таксонов, отмеченных только из Голарктики, выше, чем из любого другого региона (Balian et al., 2008b). Нет никаких сомнений, что во многих случаях это — артефакт. Вместе с тем, некоторые таксоны в умеренных широтах действительно не менее разнообразны, чем в тропических, а некоторые широко распространённые и разнообразные в умеренных широтах таксоны в тропиках (не в низких широтах!) отсутствуют.

Число ЦС в пресных водах из-за их сильной фрагментированности и сравнительно слабой оформленности оценить сложно. В качестве оценки можно принять число выделенных экорегионов (Abell et al., 2008) — 830. Число пресноводных ЦС, возможно, немного больше, поскольку в крупных озёрах, которые были приняты за один экорегион, ЦС несколько. Впрочем, возможно, что некоторые ЦС разделены на несколько экорегионов. Вероятное число пресноводных ЦС — 500–1000 — как минимум половина ЦС Земли, но структурно они развиты в наименьшей степени.

Обзор биогеографических областей и их подразделений начнём с материков, образовавшихся в результате распада Гондваны, поскольку их биогеография и история проще.

Схемы биогеографического районирования

Африканская (Эфиопская) область

История Африканской области и её биоты

Африканская область занимает большую часть Африки, за исключением районов, примыкающих к Средиземному морю, которые принадлежат к Голарктике.

Гондвана, образовавшаяся после распада Пангеи, объединяла Южную Америку, Африку, Индостан, Мадагаскар, Антарктику, Австралию, Новую Зеландию и несколько более мелких островов. Африка находилась в её центре. Многие, если не почти все возникшие в то время таксоны обитали в её пресных водах, вполне возможно, что Африка была местом возникновения многих из них. В частности, становление костистых рыб как класса происходило в значительной степени здесь. Эндемизм ихтиофаны Африки необычайно велик даже на уровне отрядов. Африкой ограничено распространение подкласса *Brachiopterygii*, здесь обитают двоякодышащие *Dipnoi* (*Lepidosirenidae*) и многие примитивные первично пресноводные семейства настоящих костистых рыб, 8 из которых эндемичны для области. Не удивительно, что во многих таксонах прослеживаются древние связи Африки с Южной Америкой и/или Австралией и Индостаном. В мелу произошёл распад Гондваны и Африка (включая Аравийский полуостров и даже часть Ирана) отделилась от Южной Америки, Индостана, Антарктики, Австралии и Мадагаскара. Относительности событий распада Гондваны среди палеогеографов нет единодушия. Большинство считают, что отделение Индостана (вместе с Мадагаскаром) произошло в раннем или среднем мелу, раньше, чем обособление Южной Америки (в позднем мелу), хотя есть и противоположное мнение. Следы существовавшей в то время общности биот являются таксоны, родственные или общие у африканской биоты с биотами Южной Америки и Индостана (частично расселившимися в Азии и за его пределы). Они проявляются, обычно, на уровне сестринских таксонов высокого ранга, один из которых обитает в тропиках Южной Америки, другой — в тропиках Африки. Многие из этих древних по происхождению таксонов дали многочисленные виды в Африке. Их распространение вовсе не приурочено к редким местообитаниям с низким таксономическим разнообразием (с вероятным низким давлением конкурентов). Наоборот, они вполне процветают и конкурентоспособны. Вместе с тем они



Рис. 4.15. История гидрографической сети Африки.

миоцен по: Р. Banarescu (1992); плейстоцен по: Я.И. Старобогатову (1970): 1 — озёра в моменты их максимального развития; 2 — возможные направления стока по ныне существующим речным долинам; 3 — современные реки; 4 — районы, залитые морем в периоды трансгрессий.

приурочены к западной части Африки, богатой разнообразными водоёмами. В восточной части Африки они ныне практически отсутствуют, хотя там найдены их ископаемые остатки. Вероятно, это связано со сравнительно существенной аридизацией этой части континента, приведшей к существенному изменению условий в её водоёмах.

После обособления, с позднего мезозоя до миоцена, т. е. на протяжении 60 млн. лет, Африка была полностью изолированным единым материком. Длительная изоляция Африки и наличие большого числа разнообразных пресных водоёмов, в том числе и очень крупных озёр привели к развитию там богатой эндемичной пресноводной биоты. В начале миоцена Африка вступила в контакт с Азией. Эта новая связь привела к взаимному обогащению африканской и азиатской биот (Аравийский полуостров и западная Азия тогда не были столь засушливы, как ныне). Это проявляется, обычно, на уровне сестринских таксонов низкого ранга (не выше родового), один из которых обитает в тропиках Азии, другой — в тропиках Африки. Примеры групп, проникших из Азии в Африку и широко расселившихся там с образованием многочисленных африканских таксонов: из рыб *Syngnathidae*, *Anabantidae*, из двусторчатых моллюсков *Unionidae*, из гастропод — *Bellamyinae*. Нередки случаи, когда тропики Азии и Африки населены одним родом, например, гастроподы *Bellamyia*. Наличие многочисленных потомков древних линий не препятствовало проникновению и последующему видообразованию мигрантов. Возможно, это связано с тем, что мигранты обитают преимущественно в восточной части континента, тогда как потомки древних линий — в западной.

В конце миоцена, через Пиренейский и Аппенинский полуострова, а затем через образовавшуюся Малую Азию Африка получила возможность обмениваться фауной и с Европой. Однако влияние европейской (голарктической) биоты ограничено, почти исключительно севером Африки (Марокко и низовья Нила), причём, северо-западный район Африки населён голарктической биотой и его всегда включают в Голарктику. В бассейне же Нила обитают лишь отдельные голарктические таксоны. Изменение биогеографического статуса Северной Африки произошло в миоцене. Однако биота подземных водоёмов Северной Африки до сих пор содержит многие таксоны, свойственные остальной Африке, например два рода изопод *Stenasellidae* *Magniezia* и *Metastenasellus*.

Современное распространение таксонов в пределах Африки преимущественно определяли изменения гидрологической сети континента (Рис. 4.15). В общих чертах оно состояло из двух процессов: увеличения и уменьшения площади пресноводных

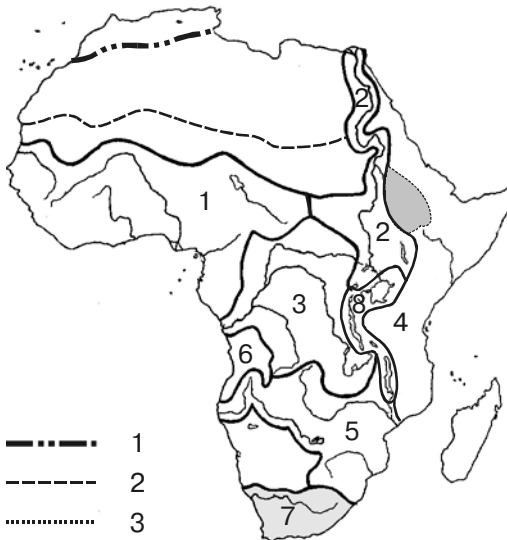


Рис. 4.16. Схема биогеографического районирования Африканской области Р. Banarescu (1995). Провинции: 1 — Западная Африка к северу от Конго, 2 — Бассейн Нила, 3 — Бассейн Конго, 4 — Восточная Африка, 5 — р. Замбези, оз. Нгами и р. Лимпопо, 6 — р. Кванза (Ангола), 7 — Южная Африка, 8 — Великие озёра.

1 — граница между Африканской областью и Голарктикой; 2 — граница проникновения большинства европейских видов в Сахару (за исключением недавних вселений); 3 — граница эфиопского высокогорья.

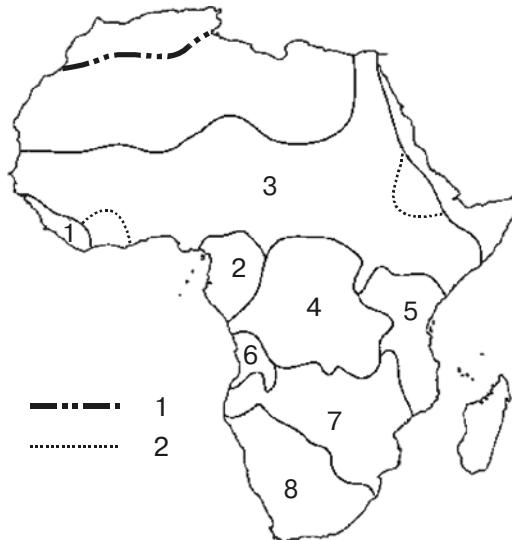


Рис. 4.17. Схема биогеографического районирования Африканской области С. Leveque *et al.* (2008) по ихтиофауне.

Провинции: 1 — Верхнегвинейская, 2 — Нижнегвинейская, 3 — Нило-Суданская, 4 — Конго, 5 — Восточного побережья, 6 — Кванза, 7 — Замбези, 8 — Южная. 1 — граница между Африканской областью и Голарктикой; 2 — граница эфиопского высокогорья.

бассейнов и количества воды в них вслед за изменениями климата и постепенному укрупнению водосборных бассейнов и перераспределению стока в бассейн Атлантического океана. Наиболее заметными событиями последней группы были удлинение рек Нила, Конго и Оранжевой.

Биогеографическое подразделение Африканской области

После распада Гондваны Африка длительное время, как и Южная Америка, была изолированным континентом, она никогда не была разделена на фрагменты. Здесь нет протяжённых горных цепей, центральная часть Африки довольно равномерно увлажнена (нет значительных регионов без пресноводных бассейнов как на севере Африки или в центральной Австралии), поэтому контакты между бассейнами различных рек на протяжении её истории были обычными. Таким образом, это — область с наиболее простой историей, расположенная почти целиком в тёплом тропическом климате, лишь крайний юг и север — в субтропическом. Вероятно это обусловило её большую гомогенность.

На Рис. 4.16 – 4.18 приведены три схемы районирования области. Как обычно различия, выявляемые при сравнении схем, во многих случаях методические: границы районов сходны, но ранг их разный и объединены районы по-разному. Например, Я.И. Старобогатов выделяет Западносуданскую, Чадскую, Нильскую и Сомалийскую провинции, которые Р. Banarescu рассматривает как единую Нило-Суданскую. Необходимо подчеркнуть, что Нил, хотя и самая длинная река в мире, имеет очень малую водность: его расход в пятнадцать (!) раз меньше, чем у Конго и чуть больше, чем у Невы (Табл. 4.1).

Две провинции на всех трёх схемах фактически идентичны: Абиссинского, или Эфиопского высокогорья (Гаушская) и Южноафриканская (Мыса Доброй Надежды). **Абиссинская подпровинция** занимает бессточные бассейны Эфиопского нагорья. Хотя её биота весьма бедна, здесь обитают некоторые голарктические рода моллюсков, отсутствующие на большей части Эфиопской области: *Unio* (два эндемичных вида) и *Ancilus*. Ихтиофауна включает только 18 видов 4 семейств. 11 видов эндемичны, наиболее разнообразны Cyprinidae, из них 1 вид обитает также на Аравийском полуострове, общие у Абиссинского нагорья и Аравийского полуострова некоторые моллюски, хотя фауна Аравийского полуострова крайне бедна, что неудивительно, поскольку почти весь полуостров занят пустынями. Только в Абиссинской провинции обитают вьюны Cobitidae — одно из крупнейших семейств пресноводных рыб, ареал которого охватывает только евразийскую Голарктику и Ориентальную область. Большинство неэндемичных видов рыб и моллюсков обитают также в Нильской провинции, особенно в нижнем течении Нила, где также довольно многочисленны голарктические виды. Сходство Абиссинского нагорья с Голарктикой показывает и анализ наземной биоты. По-видимому, этот регион — рефугиум голарктической биоты, оставшейся тут с ледниковых периодов*.

Для **южноафриканской провинции** также характерна относительная бедность. Здесь обитают представители только четырёх—пяти семейств первично пресноводных рыб из 27 обитающих в области. Цихловые, составляющие основу ихтиофауны области, в провинции отсутствуют. Напротив, Cyprinidae и Anabantidae, проникшие недавно в Африку из Азии, широко распространены и составляют более половины ихтиофауны провинции. Austroglanididae эндемичны для провинции. Только здесь обитают южные аналоги лососёвых (и их близкие родственники) — галаксиды (один вид). Фауне моллюсков свойственны те же черты, что Абиссинскому нагорью: многие характерные тропические семейства отсутствуют, наяды представлены только голарктическим родом *Unio*. Таким образом эта провинция, как и Абиссинская, также имеет ряд «умеренных» черт. Декаподы представлены немногочисленными эндемичными видами (некоторые заходят в южные части более северных провинций), но речные раки Parastacidae отсутствуют (хотя есть на Мадагаскаре). Зато фауна перикарид богаче, чем в других районах Африки. Бокоплавы Paramelitidae (26 видов) кроме этой провинции обитают только в Австралии, а Sternophysingidae (8 видов) эндемичны для провинции. Оба этих семейства принадлежат к надсемейству Crangonustoidea, ареал которого ограничен умеренными районами обоих полушарий. Ареал изопод



Рис. 4.18. Схема биogeографического районирования Африканской области Я.И. Старобогатова (1970) по моллюскам.

Провинции: анг — Ангольская, ваф — Восточноафриканская, вгв — Верхнегвинейская, гам — Гамбийская, гау — Гаушская, зам — Замбезийская, зс — Западносуданская, либ — Либерийская, млв — Малавийская, нвг — Нижнегвинейская, нил — Нильская, сом — Сомалийская, уг — Угандийская, чад — Чадская, юаф — Южноафриканская, мад — Мадагаскарская. Стрелками показаны пустынные районы, тяготеющие к соседним провинциям.

*В связи с довольно сильным отличием биоты Эфиопии от остальной части Африки название области «Эфиопская» не очень удачно и поэтому здесь заменено на «Африканская».



Рис. 4.19. Ареал эндемичного африканского семейства наяд Iridinidae (43 вида). По Graf, Cummings (2007).

подотряда Phreatoicidea в Африке также ограничен этой провинцией; кроме того, они обитают также в Индостане, Австралии и Новой Зеландии. Специфичны и насекомые, образующие здесь многочисленные эндемичные таксоны ранга рода и выше, включая 3 олиготипичные семейства ручейников (всего 8 видов). Специфичность эта столь велика, что по распространению ручейников этот регион объединяют с Малагасийской областью (Moog, Ivanov, 2008) и противопоставляют остальной Африке. Другие группы насекомых также образуют большое число эндемиков, например подёнки Ephemeroptera (Barber-James et al., 2008).

Столь сильные отличия этих двух провинций (на Рис. 4.16 залиты серым), на мой взгляд, требуют присвоения им ранга подобластей.

Первично пресноводная фауна **остальных провинций** Африканской области весьма сходна: большинство семейств и даже многие рода провинций общие. Из рыб здесь примечательно большое число примитивных таксонов, большее, чем в какой-либо другой области. Одни из них эндемичны, другие — общие обычно с Южной Америкой. В частности весьма примитивные эндемичные Polypteridae и Denticipitidae и общие с тропической Южной Америкой Lepidosirenidae. Вторично пресноводные Cichlidae необычайно разнообразны: 88 родов и 675 видов, но на 2/3 это разнообразие обеспечивают эндемы трёх великих африканских озёр (Виктория, Ньяса, Танганьика). Первичнопресноводные Decapoda представлены тремя эндемичными семействами крабов, из которых наиболее разнообразны Potamonautidae (115 видов), Deckeniidae и Platythelphusidae насчитывают вместе только 11 видов (Yeo et al., 2008). Наяды представлены эндемичными для этих провинций (их нет ни в Эфиопской, ни в Южноафриканской провинциях) Iridinidae (= Mutelidae) (Рис. 4.19) и Etheriidae (= Aetheriidae) и родом *Caelatura* (Unionidae)*. Род этот широко распространён и представлен многочисленными видами в западной части Африки и в остальных великих африканских озёрах, но малочислен в бассейне Нила и практически отсутствует в самом Ниле. Периферические же таксоны, напротив, различны в восточных и западных тропических районах. Западные районы богаче фаунистически, поскольку здесь больше пресных водоёмов и они более разнообразны. То, что богатство атлантического водосборного бассейна объясняется именно богатством и разнообразием водоёмов следует из того, что многие таксоны, обитающие только на западе континента, имеют индо-пацифические корни. Более того, часть из них известна в ископаемом виде на востоке. Это означает, что они освоили пресные воды изначально на востоке, затем распространились на запад и вымерли на востоке. Такой группой являются, в частности весьма разнообразные Clupeidae, все 13 обитающих в Африке строго пресноводных родов принадлежат к Индо-Тихоокеанским морским Pellonulinae. Их современный ареал охватывает реки, впадающие в Гвинейский залив. Периферические гастроподы, в частности Thiaridae, также особенно разнообразны в реках Гвинейского залива, где они обитают в микробиотопах, богатых кислородом, встречающихся только в больших и полноводных реках с быстрым течением. Африка, вероятно, является местом происхождения Paradiaptominae — подсемейства Diaptomidae (Calanoida), представители которого, в отличие от Diaptominae, обычно обитают в эфемерных водоёмах, типа временных луж. Кроме Африки они встречаются только в южной Европе и юго-западной Азии.

В реках западной Африки обитает ламантин *Trichechus senegalensis*. Субэндемичны для Африки (включая юг континента) черепахи Pelomedusidae, обитающие

* По Я.И. Старобогатову (1970) — отдельное подсемейство с множеством родов.

также на Мадагаскаре, раньше их объединяли в одно семейство с южноамериканскими Podocnemididae (также встречающимся на Мадагаскаре).

Не вдаваясь в детальную характеристику подразделений Африканской области, можно отметить необычайно высокое разнообразие биоты бассейна Конго (без оз. Танганьика) — крупнейшей реки континента (Табл. 4.1), сопоставимое с разнообразием Великих Африканских озёр. Только рыб там обитает около 700 видов, из которых более 80% — эндемы. Высокое разнообразие этого бассейна обусловлено несколькими факторами: длительным существованием реки, высочайшим разнообразием биотопов, огромной площадью как самих водоёмов речной системы Конго, так и водосборного бассейна и недавний перехват верховьев Нила вместе со сформировавшейся там в изоляции от бассейна р. Конго биоты. В результате прорыва верховьев Нила в бассейн Конго образовались стремнины длиной 350 км, которые ныне населяет весьма специфическая биота. Разнообразие и степень эндемизма бассейна р. Конго в несколько раз превосходят таковые остальных речных систем континента.

Особняком стоят три крупнейших озера Африки, принадлежащие к крупнейшим озёрам Земли: Танганьика, Малави (Ньяса) и Виктория. Для них характерен очень высокий эндемизм, вполне сопоставимый с Байкалом. Каждое из этих озёр заслуживает выделения в отдельную провинцию. Рассмотрим особенности озёр Малави (Ньяса) и Виктория (озеро Танганьика было рассмотрено выше).

Озеро Ньяса (Малави)

Озеро речной системы р. Замбези. Температура на поверхности 24–29°C, в эпилимнионе 22°C. Озеро возникло примерно 500 тыс. лет назад, но, судя по анализу донных отложений, около 90 тыс. лет назад оно было мелководным эвтрофным, глубиной не более 100 м. Современные условия установились в озере только 90–50 тыс. лет назад. Это позволяет утверждать, что многие таксоны современной высокоэндемичной биоты озера весьма молоды. Из примерно 250 видов обитающих здесь рыб 90% — эндемы, это преимущественно также цихлиды (около 200* эндемичных вида, половина из которых принадлежит к 23 эндемичным родам), большая часть из которых образовалась (Roberts, 1975) из двух исходных видов родов *Haplochromis* и *Pseudocrenilabrus*. Цихлиды озера известны в торговле аквариумными рыбами, особенно виды с коммерческим названием «хапхромысы», обитающие на песчаных открытых мелководьях, их самцы имеют яркие цветные пятна, а самки серебристые, иногда с чёрными пятнами; у более мелких видов оба пола ярко окрашены, хотя коричневатые самки могут быть тусклее. Эндемизм моллюсков менее высок, чем в Танганьике, возможно, это связано с гораздо более тонкой аэробной зоной (35–50 м). Гастропод в озере 28 видов, из них 16 эндемичных, наиболее разнообразны Ampullariidae и Thiaridae (Strong et al., 2008). Наяд — 7 видов, из них 1 эндемичный, один из Unionidae (*Nyassunio nyassaensis*) и один Iridinidae (*Mutela alata*), один вид (*Chambardia nyassaensis*) общий с озером Танганьика (Oliver, 2013; MUSSELp, 2013). Некоторые другие эндемичные виды рыб и моллюсков принадлежат к родам, ареал которых ограничен озёрами Ньяса и Танганьика.

Озеро Виктория

Эвтрофное озеро бассейна Нила. Самое молодое, самое большое по площади и самое мелководное из великих африканских озёр. Его возраст оценивают в 50–200 тыс. лет (Brooks, 1950), но имеются данные (Johnson et al., 1996; Roth, 2009), что в позднем плейстоцене, примерно 12 тысяч лет назад, оно полностью высохло. Очевидно, что как минимум большая часть видов биоты существовавшего до того озера вымерла. Тем не менее, современная биота озера богата эндемами, особенно среди цихлид, хотя оценки числа эндемиков сильно различны и очень быстро растут по мере ис-

* Вероятное число эндемичных видов цихлид оценивают в 800 (Leveque et al., 2008) и даже 1000 (Kornfield, Smith, 2000).

следования биоты озера (впрочем, возможно, это связано с «дробительским» трендом в таксономии рыб озера):

1983 г. — 160–170 видов цихлид, из них лишь три — неэндемичные (Махлин, 1983);

1995 г. — около 200 видов, из которых 169 — эндемы (Banarescu, 1995);

1998 г. — более 300 только эндемичных видов (Brown, Lomolino, 1998);

2008 г. — около 550 только эндемичных видов цихлид (Leveque et al., 2008).

2009 г. — 600 видов (Roth, 2009).

Banarescu (1995) указывает, что из 169 эндемичных видов цихлид, 160 принадлежит к роду *Haplochromis*, ещё четыре к четырём специализированным монотипичным родам, несомненно произошедшим от *Haplochromis*.

С экономической точки зрения цихлиды очень мелкие и костистые. Поэтому в 1950-х гг. в озере был акклиматизирован нильский окунь *Lates niloticus* (виды этого рода являются важными компонентами ЦС озера Танганьика). Нильский окунь гораздо крупнее эндемичных цихлид (вес достигает нескольких десятков килограммов), которые стали его основной пищей. Если до его вселения 80% биомассы рыб озера составляли цихлиды, то ныне 80% создавал окунь, 20% интродуцированные тилпии, а цихлиды — <1%. Местное население традиционно заготавливало рыбу впрок вялением на солнце, но из-за больших размеров (обычно 1 м, до 2 м) окуня этот способ заготовки впрок для него неприменим. Поэтому окуня стали заготавливать, используя копчение, для этого стали усиленно сводить окрестные леса, что вызвало эрозию и дальнейшее ухудшение состояния экосистемы озера. Продажу филе

окуня оценивают в 100 млн. \$. Усиливающаяся эвтрофикация привела к возникновению после 1978 г. постоянных зон гипоксии и увеличению роли цианобактерий. Прозрачность воды, исходно составлявшая до 7 м по диску Секки, ныне составляет <2 м, а местами — <1 м. В результате численность многих эндемичных видов снизилась, некоторые виды находятся на грани вымирания, число уже вымерших за последние 30 лет оценивают в 200. Был разработан специальный план для сохранения в аквариумах.

«A community of more than 400 fish species collapsed to just three co-dominants: the Nile perch, the Nile tilapia, and a single indigenous species, the omena» (Kaufman, 1992, цит. по Roth, 2009: 180).

Кроме цихлид тут обитает 45 рыб других семейств, основной планктофаг — омена *Rastrineobola argentea* (Cyprinidae), обитающая также в Ниле и оз. Куога. Длина

омены редко достигает 8 см. Из-за исчезновения питавшихся ею цихлид, обилие омены резко возросло: её вылов по данным ФАО возрос с 5,6 тыс. т в 1976 г. до 111,3 тыс. т в 2010. Также эндемичны два подрода Unionidae рода *Caelatura* и ещё один вид этого же рода. Обитают здесь и два вида Mutelidae (один эндемичен). Имеются и другие эндемичные виды двустворчатых. Брюхоногих моллюсков — 28 видов, из них 13 — эндемичны, особенно разнообразны сравнительно недавно вселившиеся из Азии (?) Viviparidae, Planorbidae (Strong et al., 2008). Среди высших ракообразных нет ни одного эндема.

В зоопланктоне доминируют копеподы и один вид креветок, последний на мелководьях входит в состав бентоса.

Некоторые другие африканские озёра имеют эндемичные виды: малые озёра Рифтовой долины (Киву, Альберта, Эдварда и Туркана), некоторые кратерные озёра Камеруна и озеро Тана в Эфиопии в верховьях Нила. Однако число эндемичных видов там незначительно, поэтому их как самостоятельные биогеографические выделы не рассматривают.

Эндемичные виды в каждом из Великих африканских озёр образовывались для потребления специфических для него ресурсов. В разных озёрах эти ресурсы разные, поэтому, хотя донорские биоты трёх великих африканских озёр сходны, если не идентичны, различен не только таксономический состав их биот, различны и группы, давшие наибольшее разнообразие. В Танганьике высокий эндемизм свойственен

пяти семействам рыб, тогда как в Ньяса и Виктория высокий процент эндемиков свойственен только цихлидам. Бентос Танганьики также значительно более разнообразен, чем в сходном геоморфологически Ньяса, вероятно, из-за того, что толщина аэробного слоя (250–300 м) здесь на порядок больше, чем в Ньясе (35–50 м). Наименьшее разнообразие и эндемизм свойственны бентосу мелководного озера Виктория, бенталь которого, по-видимому, более сходна с бенталью соседних озёр, чем бенталь Ньяса и Танганьика.

Катастрофическое изменение ЦС оз. Виктория, принципиально отличается от ситуации в других Великих африканских озёрах, ЦС которых не претерпели сколь-нибудь значительных изменений. Возможно это связано с разным их возрастом ЦС.

Малагасийская область

О-в Мадагаскар отделился от Африки (вместе с Индостаном) в раннем или среднем мелу. Изоляция в течение 90–80 млн. лет привела к развитию на острове весьма специфической пресноводной биоты. Основу пресноводной фауны острова образуют периферические таксоны. При этом вторично пресноводные родственны африканским, а периферические имеют индо-западнотихоокеанские корни. Первично пресноводные таксоны малоразнообразны, но весьма специфичны. Десятиногие ракообразные (Parastacidae) представлены эндемичным родом *Astacoides* с 9 видами (наиболее близкий к нему род обитает в Новой Зеландии). Бокоплавы представлены тремя видами эндемичных Austroniphargidae. Первично пресноводных рыб и наяд совсем нет. На острове обитали (Veron et al., 2008) два эндемичных водных вида бегемотов, истреблённые уже в историческое время: *Hippopotamus lemerlei* и *H. laloumena*. Фауна ручейников бедна и по её составу Мадагаскар должен быть объединён с южноафриканской провинцией в единый регион (Moog, Ivanov, 2008). Бедность фауны Мадагаскара связана, по-видимому, не с тем, что многие пресноводные таксоны не смогли сюда попасть, а с их вымиранием из-за малого размера острова. Здесь мало пресноводных водоёмов, а те, что есть, невелики, и не обладают необходимым разнообразием биотопов. Это не позволяет существовать там многим группам рыб и беспозвоночных. О существенном вымирании биоты Мадагаскара свидетельствует и то, что многие таксоны, попавшие в Азию с Индостаном, т. е. несомненно, обитавшие на фрагменте Гондваны, образованном Мадагаскаром и Индостаном, ныне на Мадагаскаре отсутствуют.

Южноамериканская область (Неотропическая)

Южноамериканская область занимает один материк — Южную Америку. Отделившись от Гондваны в мелу, Южная Америка была изолирована до конца плиоцена. Климат здесь от тропического до умеренного и даже холодного. Через весь материк с юга на север идёт протяжённая горная цепь Анд. Анды начали формироваться ещё в юре, но современный облик приобрели в неогене. Около 40% площади Южной Америки занято бассейном Амазонки. До третичного периода Праамазонка впадала в Тихий океан. Тогда в пределах Бразильской плиты существовал геосинклинальный прогиб; позже начали вздыматься Анды, и на месте впадины образовалось отделенное от Тихого океана внутреннее море. В среднем миоцене замкнутый морской бассейн получил сток Праамазонки. В плейстоцене направление стока переменялось на обратное, и у современного города Абунан впервые воды указанного замкнутого моря направлялись через Амазонку в Атлантику (Damuth, Kumar, 1975; Grabert, 1971 a, b).

Ни одна другая область не имеет столь богатую ихтиофауну, как южноамериканскую: здесь обитает 4035 видов (Leveque et al., 2008). Вместе с тем, почти все первично пресноводные рыбы относятся к харациновым Characiformes (описано 1500 видов, вероятное число — 2000) и сомам Siluriformes (описано 1400 видов, вероятно 2000), тогда как карповые Cypriniformes отсутствуют полностью. Харациновые включают 11 южноамериканских и 3 африканских семейства, сомы — 40 семейств, из ко-

торых 13 эндемично для Южной Америки, 4 из них образуют эндемичный подотряд электрических угрей *Gymnotoidei*, остальные семейства обитают в Северной Америке, Евразии и Африке. Остальные таксоны (всего четыре семейства) первично пресноводных рыб дали только 13 видов, они показывают древнее родство с фауной Африки. По-видимому, первично пресноводные рыбы Южной Америки попали сюда из Африки до распада Гондваны. Briggs (1995) указывает, что, хотя южноамериканские первично пресноводные рыбы более всего родственны африканским, отнюдь не все таксоны рыб, бывшие в Африке к моменту отделения Южной Америки, попали в последнюю. На этом основании он сомневается в существовании единой системы пресноводных водоёмов Африки и Южной Америки. Подобные сомнения выглядят не очень обоснованными, поскольку вполне вероятно, как пишет P. Banarescu (1995), что не все таксоны были широко распространены к моменту разделения Южной Америки и Африки. Даже, если впоследствии таксон широко распространился, в момент распада Гондваны он мог иметь небольшой ареал. Довольно разнообразны в Южной Америке *Cichlidae*, хотя и не столь как в Африке. Только в Южной Америке обитает единственное первично пресноводное семейство хрящевых рыб — скаты *Potamotrygonidae*. Обычно хрящевых рыб считают исключительно морскими обитателями, и на этом основании все виды, встречающиеся в пресных водах считали недавними вселенцами из моря. Однако скаты *Potamotrygonidae* имеют столь глубокие физиологические адаптации к обитанию в пресной воде, что P. Banarescu (1990) считает их первично пресноводными.

Характерно для южноамериканской ихтиофауны обилие очень маленьких рыб (20–30 мм), с другой стороны некоторые рыбы весьма велики, крупнейшие — сом Амазонки *Brachyplatystoma* (до 3 м длины и до 140 кг) и *Arapaima gigas* (до 4,5 м длины и 200 кг). Любопытные семейство пресноводных летающих рыб *Gasteropelecidae*.

На Рис. 4.21 и 4.22 приведены две схемы районирования Южной Америки (Banarescu карты не даёт). Распространение современной биоты пресных вод Южной Америки позволяет выделить здесь две подобласти: одну, занимающую тропическую часть материка и другую, занимающую его умеренные и холодные районы. Последняя подобласть никак не может быть названа тропической, поэтому здесь и вся область названа не Неотропической, а Южноамериканской.

Тропическая подобласть. Почти всё разнообразие пресноводной ихтиофауны Южноамериканской области приурочено к тропической подобласти. Это разнообразие обеспечивается примерно поровну (по 40%) харациновые и сомы. Богатство рыб вызывает и богатство их паразитов, в частности изопод *Cymothoidae* (более 40 видов) (Wilson, 2008). Наяды (Рис. 4.20) приурочены к тропической подобласти и представлены эндемичными *Mycetopodidae* (близки к африканским *Iridinidae* = *Mutelidae*), эндемичным подсемейством *Hyrriidae* (два других подсемейства *Hyrriidae* обитают в Австралазии) и двумя видами *Etheriidae* (в семействе всего 4 вида). Из брюхоногих моллюсков весьма разнообразны *Ampullariidae* (50–113 видов) и *Cochliopidae* (176 видов). Весьма разнообразны креветки и, особенно, крабы, представленные эндемичными первично пресноводными *Pseudosquilla* (278 видов) и *Trichodactylidae* (51 вид) и четырьмя вторично пресноводными семействами (Yeo et al., 2008). В южной части

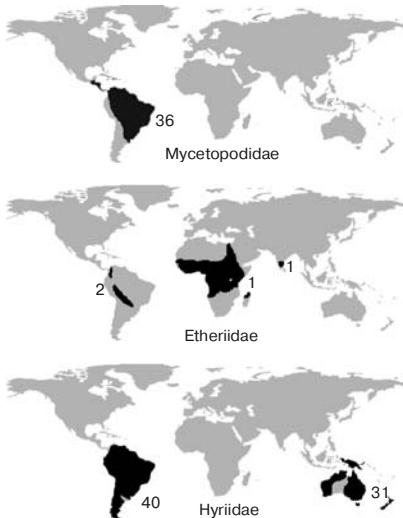


Рис. 4.20. Ареалы семейств южноамериканских наяд. Цифры — число видов. По Graf, Cummings (2007).



Рис. 4.21. Схема биогеографического районирования Южноамериканской области С. Леуэче с соавторами (2008) по ихтиофауне.

Подобласти: 1 — Южнопатагонская (12 видов и 1 эндемичный); 2 — Северопатагонская (23 и 5); 3 — Южная Трансандская (19 и 13); 4 — озера Титикака (32 и 30); 5 — Паранская (847 и 517); 6 — Юго-восточная Бразильская (194 и 90); 7 — Восточная Бразильская (131 и 50); 8 — Амазонская (2416 и 2072); 9 — Северной Венесуэлы (61 и 9); 10 — Северная Трансандская (423 и 326).

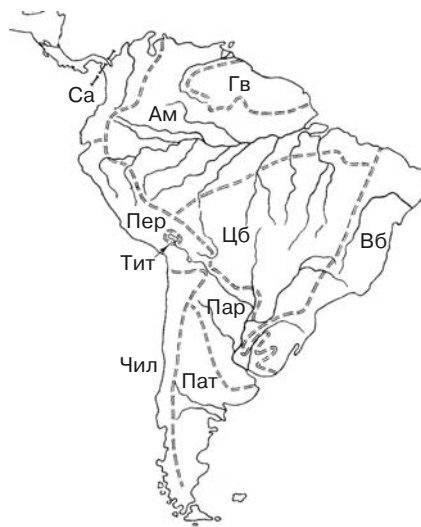


Рис. 4.22. Схема биогеографического районирования Южноамериканской области Я.И. Старобогатова (1970), по моллюскам (без Центральной Америки).

Подобласти: Ам — Амазоно-Ориночская, Вб — Восточнобразильская, Гв — Гвианская, Пар — Паранская, Пат — Патагонская, Пер — Перуанская, Са — Североандийская, Тит — Титикакская, Цб — Центральнобразильская, Чил — Чилийская.

тропической подобласти обитает и единственное на Земле пресноводное семейство крабоидов Aeglidae, его даже выделяют в отдельное надсемейство. Возраст Aeglidae оценивают как мезозойский, их современный ареал весьма узкий (Рис. 4. 23), но их ископаемые остатки известны за его пределами: в Мексике и Новой Зеландии, в последнем случае из морских отложений (Feldmann et al., 1998). Несмотря на большой возраст таксона, известен только один современный род с 63 видами. Это любопытный пример весьма древней группы, не склонной к вымиранию, но оказавшейся неспособной ни к адаптивной радиации, ни к сколь-нибудь значительному расширению своего ареала. Все они обитают в богатых кислородом озёрах (до глубины 320 м в высокогорных озёрах Чили), быстринах и пещерах, поднимаются в горы до 3,500. В подобласти встречаются единичные пресноводные виды мизид, танаидид, изопод и бокоплавов. Довольно много периферических таксонов, в том числе таких экзотических, как акула *Carcharhinus leucas* (до 4000 км от устья). Эндемичны для подобласти облигатно пресноводный амазонский ламантин *Trichechus inunguis*, амазонский дельфин, или бото (*Inia geoffrensis*) и *Sotalia fluviatilis*. В реки, в частности в Ориноко, заходит эстуарно-прибрежный вид *S. guianensis*.

На территории тропической подобласти между Западными и Восточными Кордильерами расположено высокогорное (около 4000 м) плато Altiplano с крупнейшим южноамериканским озером Титикака. Площадь озера около 8100 кв. км, глубина — 275 м, содержание хлорофилла 1–5 мкг/л (олиготрофное — слабо мезотрофное озеро). Фауна озера и плато в целом (где имеется несколько рек и мелких озёр) довольно специфична и заслуживает выделения как минимум в отдельную провинцию. С одной стороны, здесь практически отсутствуют группы, создающие основу тропической подобласти: харациновые, наяды, крабы, креветки. Зато другие группы имеют

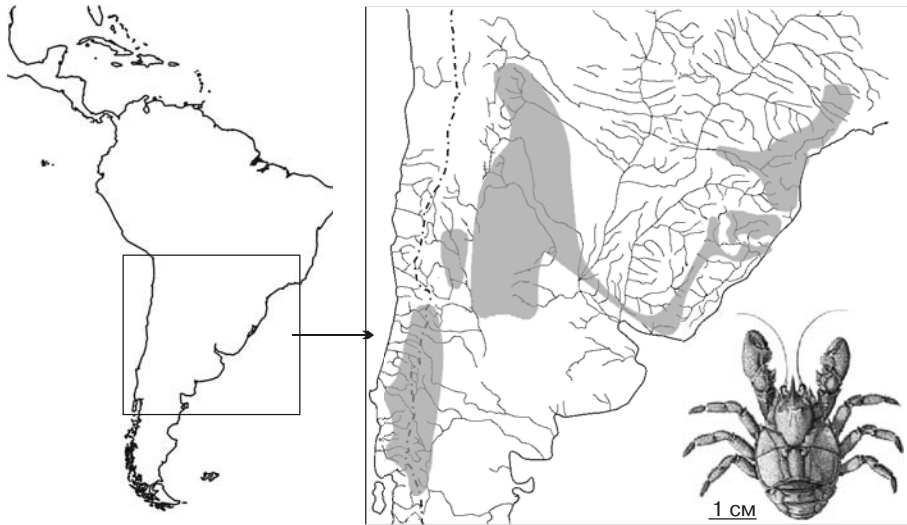


Рис. 4.23. Ареал крабоидов Aeglidae (по: Bond-Buckup, 2008) и <http://www.riosysenderos.com/baul/lapancora2.htm>.

многочисленные эндемичные виды и даже рода. Из рыб наиболее интересен *Orestias* с 42 видами (по другим данным — 10–20 видов), обитающий только в Андах, более половины видов этого рода эндемично для озера Титикака. Это — единственный южноамериканский род (триба или даже подсемейство), ближайшими родственниками которого считают средиземноморские рода. В озере разнообразны эндемичные для Южноамериканской области бокоплавы Hyalellidae, из 27 видов единственного рода *Hyalella*, 11 обитают в озере Титикака. Из 24 видов гастропод, обитающих в озере, 15 — эндемы, особенно разнообразны Hydrobiidae и Planorbidae (Strong et al., 2008).

Умеренная подобласть. Харациновые, создающие значительную часть фауны первичнопресноводных рыб Южной Америки, в умеренной подобласти почти отсутствуют (отдельные виды могут заходить в её северные районы). То же относится и к большинству других групп, в частности периферическим Clupeidae и почти 20 другим семействам. Зато только в умеренной подобласти встречаются Galaxiidae (2 рода, один — эндемичный), Aplochitonidae и Geotriidae. Только здесь (за исключением крайнего юга) обитают южные речные раки Parastacidae (обитают также в Австралии) и на Мадагаскаре (Рис. 4.24) и бокоплавы Ingolfiellidae (также в Средиземноморье и Африке). В подземных водах обитают реликтовые Anaspidacea, обитающие также в Австралии (поверхностные и подземные водоёмы) и Новой Зеландии. Длина поверхностных форм 7–50 мм, подземных — 1,4–14 мм, всего известно около 20 видов (Westheide, 2008). В то же время Unionidae полностью отсутствуют. Очень характерны для этого района архаичные гастроподы Chilinidae, некоторые виды которых заходят на юг тропической подобласти. Ареал многих семейств ручейников в Южной Америке ограничен умеренной подобластью, например, Philopotamidae, Stenopsychidae, Kokiriidae (= Rhynchopsychidae), многие рода Hydrobiosidae, а Anomalopsychidae даже эндемичны для подобласти. В то же время распространение других семейств (Hydro-psychidae, Xiphocentronidae) приурочено к тропической подобласти. Специфичность ручейников южной части Южной Америки столь велика, что по их распространению этот регион сближают с Австралией, а не с тропической Южной Америки (Moog, Ivanov, 2008) (цветная вкладка). Другие группы насекомых также образуют большое число эндемиков, например подёнки (Barber-James et al., 2008). В реки подобласти заходит дельфин Ла-Платы *Pontoporia blainvillei*, обитающий преимущественно в эстуа-

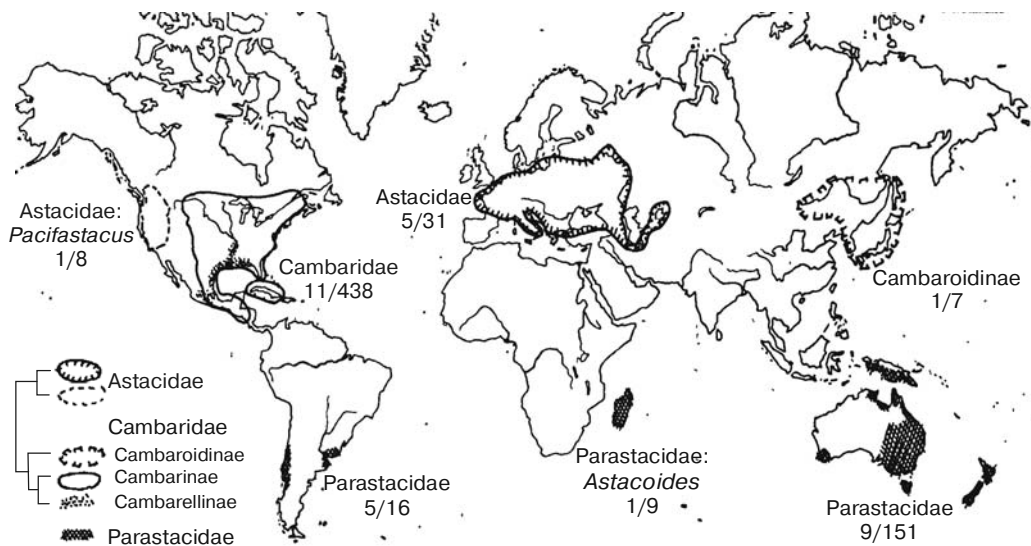


Рис. 4.24. Распространение пресноводных раков (подотряд Astacida). Ареал и филогенетические отношения по Banareescu (1990). Число родов/видов по Crandall, Buhay (2008).

риях и прибрежных морских водах. Ещё беднее биота рек Чили. Так, рыб здесь обитает всего 23 вида.

Бедность аборигенной биоты юга материка обусловила весьма успешную интродукцию почти всех видов проходных лососей, ставших ныне существенным компонентом пресных водоёмов подобласти. Их добыча, в первую очередь культивирование разными способами, стало существенной отраслью экономики Аргентины и Чили.

Итак на фоне единой для Южной Америки биоты, имеются существенные различия умеренных и тропических районов, и при этом фауна тропической подобласти имеет многочисленные родственные связи с тропической Африкой, реже и Азией, тогда как в умеренной подобласти, наоборот, обычны связи с Новой Зеландией и Австралией (также, преимущественно, умеренными районами). Некоторые авторы пытаются объяснить это былым разделением материка эпиконтинентальными морями на несколько частей. Подобные спекулятивные предположения неизбежны при отрицании того, что виды распространяются как компоненты ЦС, хотя они противоречат имеющимся геологическим данным (Хаин, 2001). Вероятнее причина этих различий в климате. В биогеографии Азии, где также есть умеренные и тропические районы, предположения о существовавшей изоляции Голарктики от тропической регионов пока не делали.

Пресноводная биота Центральной Америки лишена многих первично пресноводных таксонов Южной Америки. Её облигатно пресноводная часть состоит почти исключительно из периферических и вторично пресноводных таксонов. Здесь расположено крупное пресноводное озеро Никарагуа (табл. 4.4). В нём обитают, по крайней мере, 16 эндемичных видов цихлид. Популяцию заходящей в это озеро широко распространённой акулы *Carcharhinus leucas* (той же, что заходит в Амазонку, а также в Ганг, Замбези и Миссисипи и другие крупные реки) ранее выделяли в самостоятельный вид (*C. nicaraguensis*), поскольку полагали, что здесь она — реликт того времени, когда озеро было соединено с морем. Мечение акул показало, что они способны преодолевать пороги, мигрируя как лососи из озера в море и обратно (поверхность озера выше уровня океана всего на 26 м). Пресноводная биота островов Вест-Индии образована почти исключительно периферическими видами. Лишь немногие таксоны не относятся к периферическим, например, обитающий на Кубе речной рак

Procambarus. P. Banarescu (1995) предполагает, что он попал на остров из Северной Америки на плавнике, а не является реликтом, указывающим на возможное мезозойское соединение Кубы с Северной Америкой (во что поверить гораздо сложнее, учитывая его малую таксономическую обособленность). В реках Центральной Америки, Вест-Индии и Флориды встречается заходящий из моря ламантин *Trichechus manatus*.

Австралийская область

Существуют несколько точек зрения на последовательность распада Гондваны. Анализ пресноводной биоты показывает, что в Австралии отсутствуют многие первично пресноводные группы, распространённые в Южной Америке, Африке и Индостане. Это позволяет утверждать, что Австралия отделилась от Гондваны, когда Южная Америка, Африка и Индостан ещё свободно обменивались своими биотами. В Австралии их место заняли вторично пресноводные и периферические группы.

Тем не менее, и для Австралийской области указывают ряд первично пресноводных таксонов, в частности шесть семейств рыб, из которых четыре — эндемичные, остальные имеют представителей в Азии, Африке или Южной Америке. Из эндемичных наиболее известны *Ceratodidae* — один из изблюбленных примеров, иллюстрирующих древние гондванские связи Австралии. Однако, как отмечает Briggs (1995) все семейства австралийских рыб, которые P. Banarescu (1990, 1995) считает первично пресноводными или имеют морских ископаемых представителей (*Ceratodidae*), или близки к морским семействам. Поэтому нет оснований полагать, что какие-либо первично пресноводные рыбы заселили Австралию в то время, когда она была соединена с другими материками. Вполне возможно, что они заселили пресные воды Австралии из моря после её обособления, хотя и очень давно. Немногие первично пресноводные таксоны, которые всё же успели попасть в Австралию до её отделения от Гондваны, не встречая конкуренции, дали многочисленных эндемиков в результате адаптивной радиации (некий аналог наземных сумчатых), тогда как в остальных частях их ареала они вымерли или стали реликтами. Таковы речные раки *Parastacidae* (Рис. 4.24), бокоплавы *Paramelitidae* (Рис. 4.25) и изоподы подотряда

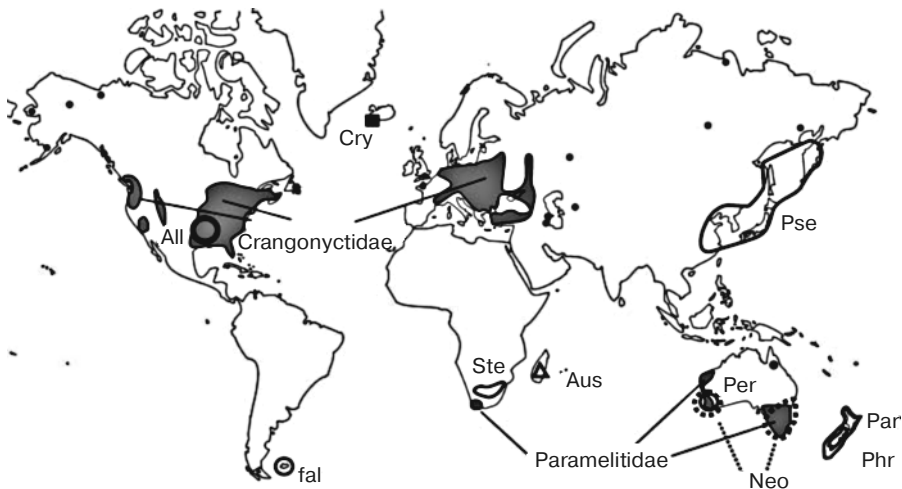


Рис. 4.25. Ареалы семейств бокоплавов надсемейства Crangonyctoidea.

Этот первичнопресноводный таксон возник, по-видимому, до распада Пангеи. Crangonyctidae и Paramelitidae широко распространены первый на континентах Лавразии, второй — Гондваны, остальные семейства имеют реликтовые ареалы, преимущественно в умеренных районах обоих полушарий: All — Allocrangonyctidae, Aus — Austrocrangonyctidae, Cry — Crymostygiidae, fal — "falklandiellids", Neo — Neoniphargidae, Par — Paracrangonyctidae, Per — Perthiidae, Phr — Phreatogammaridae, Pse — Pseudocrangonyctidae, Ste — Sternophysingidae. По: Vainola et al., 2008). Ранее к этому надсемейству относили и индостанский *Indoniphargus*.

Phreatoicoidea (Рис. 4.26). Из 15 родов Parastacidae, 8 — эндемы Австралии, а из 176 видов — 149 (85%) (Crandall, 2008). Из 31 рода мировой фауны Phreatoicoidea 26 — эндемы Австралии (Wilson, 2008). Эти таксоны в других областях имеют весьма ограниченное распространение (в Африке и Южной Америке — только на крайнем юге, встречаются они также в Новой Зеландии, а изоподы — и на Индостане). Сходное распространение имеют бокоплавы Paramelitidae (Австралия — 43 вида, юг Африки — 26). Все рыбы, которых некоторые считают первично пресноводными, речные раки и изоподы обитают в восточной Австралии и её юго-западном углу и отсутствуют в реках остальной её территории, а в Новой Гвинее обитают только на юго-востоке. Бокоплавы обитают исключительно на юге Австралии. Наяды широко распространены по всей Австралии и принадлежат к двум подсемействам Nugiidae, оба они обитают и в Новой Зеландии, Nugiidae также разнообразны в Южной Америке, но южноамериканские относятся к двум другим подсемействам (Рис. 4.20). Лишь на западе Новой Гвинее обитают два вида Unionidae. Все 6 семейств первично пресноводных гастропод способны обитать во временных водоёмах, к ним относится примерно 20% фауны гастропод области. Бедность пресноводной фауны Австралии прослеживается и на других беспозвоночных, так тут практически отсутствуют Diaptomidae (Calanoida). Во вторично пресноводной биоте Австралии интересно полное отсутствие сумчатых млекопитающих. Вероятно это связано с бедностью Австралии водоёмами, поскольку в Южной Америке есть ведущий водный образ жизни водный опоссум *Chironectes minimus* с развитыми плавательными перепонками на лапах.



Рис. 4.26. Ареал изопод Phreatoicoidea. Цифры — число видов.

Сравнительная с другими материками бедность первично пресноводной фауны Австралии связана, по-видимому, не только с её ранним отделением от Южной Америки, т. е. с тем, что многие первично пресноводные таксоны не смогли сюда попасть, но и с их вымиранием из-за сравнительно малого размера континента и маловодности его водоёмов. В частности в водоёмах Австралии невозможно обитание столь крупных рыб, как на других материках.

Как и на других южных материках (Южной Америке и Африке) по пресноводной биоте в Австралии можно выделить две подобласти: тропическую и умеренную.

Для тропической подобласти характерно гораздо большее разнообразие рыб. Почти все первично(?) и вторично пресноводные, равно как и большинство периферических рыб обитает только в тропической подобласти. Для умеренной подобласти специфичны периферические Galaxidae и первично(?) пресноводные Lepidogalaxiidae и Gadopsidae.

Районирование по распространению ручейников (Moog, Ivanov, 2008) (Рис. Ц7) совсем иное. Почти вся Австралия вместе с Новой Зеландией объединены в одну область, резко отличающуюся от северной Австралии и Новой Гвинее, которые объединены в одну область с Зондскими и Филиппинскими островами и Индокитаем. В этом схема сходна со схемами биогеографического районирования суши (см. Главу 3).

Новозеландская область

Новая Зеландия — группа из двух больших и множества мелких островов площадью более 250 тыс. кв. км, расположена в почти 2000 км от Австралии. Крупных рек и озёр нет, но мелкие водоёмы благодаря океаническому климату многочисленны.

Р. Banarescu (1995) из-за того, что новозеландская пресноводная фауна имеет общие корни не только с австралийской, но и с южноамериканской и даже с южноазиатской, считает, что Новую Зеландию правильнее выделять в отдельную область, нежели объединять с Австралией, как это часто делают, и, в частности Я.И. Старобогатов (1970).

Первично пресноводные таксоны рыб, и гастропод (за исключением Pulmonata) в Новой Зеландии отсутствуют. Нет здесь и широко распространённых Diaptomidae (Calanoida), впрочем, их австралийская фауна которых также весьма бедна. Первично пресноводные двустворчатые и лёгочные моллюски, речные раки Parastacidae и другие высшие ракообразные, обычно, обнаруживают наибольшее родство с Австралийскими (особенно Тасманийскими) таксонами, десятиногие раки Parastacidae близки также и к мадагаскарским. Р. Banarescu (1995) объясняет это тем, что изначально Австралия + Новая Зеландия располагались ближе к полюсу и климат там был более холодным. Позднее они сместились к экватору и многие холоднолюбивые группы смогли выжить в Австралии только в более высоких широтах. Эта теория не вполне соответствует современным представлениям о палеогеографии и палеоклимате. Согласно им пока Австралия и Южная Америка не отделились от Антарктиды (т. е. пока они не начали смещаться на север) температурный градиент экватор—полюс был значительно ниже и в Антарктиде в то время было теплее, чем сейчас в Тасмании. Некоторые из эндемичных таксонов имеют высокий ранг: таковы лёгочные моллюски Latiidae и бокоплавы Phreatogammaridae. Основу пресноводной фауны острова образуют периферические таксоны. Из рыб здесь разнообразны Galaxiidae и близкие к ним Retropinnidae, встречающиеся также в юго-восточной Австралии, Тасмании и о. Чатам. Среди периферических таксонов любопытно сравнительно высокое разнообразие в новозеландских пресных водах такого типично морского таксона как немертины: из 22 видов, известных в мире из пресных вод, три — эндемы Новой Зеландии. Как и в первично пресноводных таксонах, таксоны общие с Австралией, в Австралии обитают преимущественно только на юге или/и на Тасмании, но уже из-за того, что ареал их морских предков ограничен этим районом (некоторые там обитают и ныне).

Обычно бедность биоты Новой Зеландии объясняют тем, что она отделилась от Гондваны первой, 110–80 млн. лет назад. Р. Banarescu (1995) считает, что на богатство новозеландской биоты не менее существенно, как и в случае Мадагаскара и даже Австралии, повлияло вымирание многих пресноводных таксонов из-за малых размеров рек и озёр.

Индо-Вест-Пацифический островной регион

Этот регион расположен на многочисленных островах Тихого океана и в Зондском архипелаге. Пресные водоёмы здесь малочисленны и невелики. Единичные виды первично пресноводных таксонов встречаются только на немногих островах, которые когда-то были соединены с материками и где они смогли сохраниться. На большей же части островов они вовсе отсутствуют. Фактически отдельные острова этой области объединяет не то, что есть общего в их биоте, а то, чего там нет. Поэтому выделять его в биогеографический регион какого-либо ранга вряд ли целесообразно.

Следующие две области расположены на двух материках, образовавшихся в результате распада Лавразии: Северной Америке и Евразии. Но, в отличие от предыдущих областей, их ареалы совершенно не совпадают с материками: Ориентальная область занимает только часть Азии, тогда как Голарктика — Северную Америку, Европу и оставшуюся часть Азии и часть Африки. При этом в прошлом конфигурация материков была совершенно иной, нежели сейчас, но тоже не соответствовала границам современных областей.

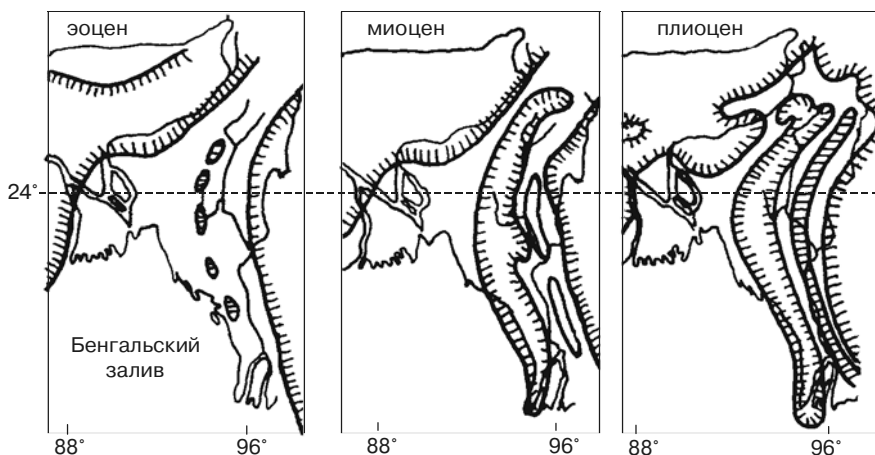


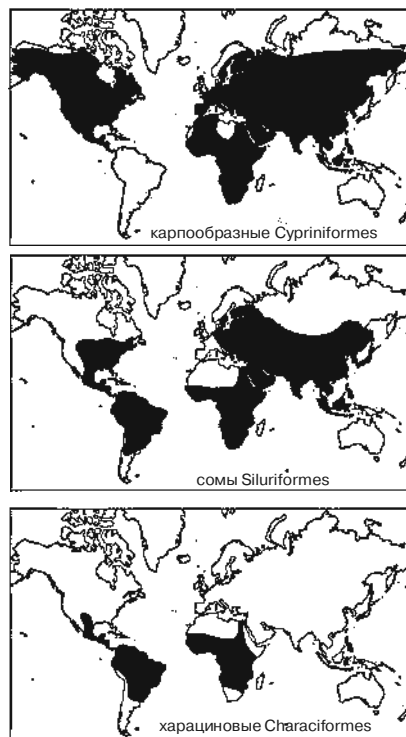
Рис. 4.27. Палеогеография юго-восточной Азии в кайнозое (по: Banarescu, 1991).

Ориентальная область

Территория Ориентальной области в отличие от рассмотренных выше областей изначально была разделена на множество фрагментов. Большая её часть расположена на территории, входившей в Лавразию, Индостан первоначально входил в Гондвану, затем, отделившись от неё ранним или средним мелу переместился к Азии и, начиная с конца палеоцена до среднего эоцена (50–45 млн. лет назад) (Хаин, 2001), постепенно соединился с Азией. Следствием этого соединения в кайнозое было не только появление горной системы Гималаев, но и обширные горообразовательные процессы в смежных районах. Юго-восточная часть (Индокитай) была архипелагом, подобным современному Зондскому (Рис. 4.27). Область весьма богата реками, в том числе одними из величайших в мире (Табл. 4.1). В период муссонов реки становятся очень полноводными, в русле некоторых образуются огромные озёра, крупнейшими из которых являются озёра в пойме Меконга: Donting (площадь возрастает с 2,8 до 20 тыс. кв. км) и Tonle Sap (с 2,7 до 16 тыс. кв. км). Глубины этих озёр невелики, хотя озеро Tonle

Рис. 4.28. Распространение семейств рыб надотряда циприноидных Cyprinomorpha [= костнопузырных Ostariophysii] (без Ariidae и Plotosidae). По Leveque et al., 2008.

К этому надотряду принадлежит около 6000 видов. За исключением двух семейств сомов (Ariidae и Plotosidae) надотряд включает лишь облигатно пресноводных рыб, т. е. надотряд включает почти 2/3 видов пресноводных рыб. Надотряд разделяют (Fink, Fink, 1981) на 2 группы: карпообразные Cypriniphysi и харациновые Characiphysi. В Cypriniphysi входит отряд карпообразные Cypriniformes, включающий два основных семейства: карповые Cyprinidae и вьюны Cobitidae. К Characiphysi относят два отряда: хараксовидные, или харациновидные Characiformes и сомы Siluriformes. Надотряд появился в нижнем мелу, когда Антарктида, Австралия и Мадагаскар уже отделились, что помешало им их заселить.



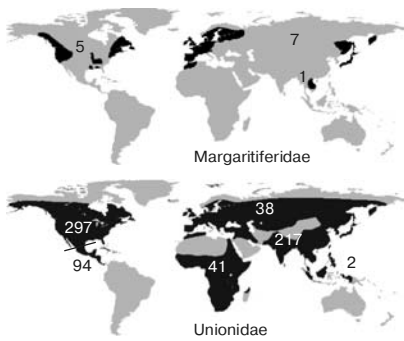


Рис. 4.29. Ареалы наяд Margaritiferidae и Unionidae.

Цифры — число видов. По Graf, Cummings (2007).

Сар и расположено в прогибе, образованном в результате столкновения Индостана с Азией. Ихтиофауна очень разнообразна: из области известно 121 семейство, из которых 34 первично и вторично пресноводных (18 эндемичны для юго-восточной Азии), однако здесь нет примитивных таксонов, как в Африке, Южной Америке и даже Австралии. Периферические семейства многочисленны (87), но, обычно представлены только немногими видами (Leveque et al., 2008). Ориентальную область (её юго-восток) считают родиной карпообразных *Surginiiformes* (Рис. 4.28). Этот отряд самый большой по числу видов среди пресноводных рыб (около 3500 видов), карпообразные — одна из ведущих групп пресных водоёмов большей части Земли. Он включает пять–шесть семейств, группируемых в три надсемейства: вьюны *Cobitoidea*, чукучановые *Catostomoidea* и карповые *Surginoidea*. Возникнув сразу после разделения Пангеи и пройдя длительный период эволюции и адаптивной радиации, заселив территории нынешних Евразии и Северной Америки, карповые после соединения Африки с Азией вселились и туда. Будучи облигатно пресноводными, они не смогли проникнуть в Южную Америку даже после её соединения с Северной. Тем более не смогли они проникнуть в Австралию. Кроме Евразии, Северной Америки (за исключением наиболее холодных районов) и Африки, ареал карпообразных охватывает также острова, которые за этот период соединялись с их ареалом (Зондские, Филиппинские и др.). Наибольшего разнообразия в Ориентальной области достигают карпообразные (1381 вид), из них наиболее разнообразны собственно карповые *Surginidae* (свыше 1000 видов). Разнообразны и сомы *Siluriformes* (около 200 видов). Зато цихлиды представлены единственным родом *Etoplus* (близкородственному мадагаскарскому *Paretroplus*) с тремя видами, обитающими на Индостане и Цейлоне, очевидно, что они попали в Азию как «пассажиры» Индостана и так и не смогли расселиться более широко. Как и в Южной Америке очень много мелких рыб, длиной порядка 1 см. Также есть очень крупные рыбы: в Меконге водятся гигантский электрический скат (*stingray*) *Himantura chaophraya* (до 2 м длиной и шириной, до 600 кг) и гигантский сом *Pangasianodon (Pangasius) gigas* (до 3 м длиной и 300 кг, что вдвое меньше голарктического сома *Silurus glanis*).

Другой первично пресноводный таксон, разнообразный в Ориентальной области — *Unionidae*, 38 родов со 120 видами обитают здесь (Рис. 4.29). Однако группировку родов в семействе, не только ориентальных, но всего семейства, разные авторы проводят каждый на свой манер, их классификации столь сильно различаются, что какие-либо выводы о путях эволюции и расселении делать преждевременно. Ареалы других семейств наяд области носят явно реликтовый характер: единственный вид *Muelleriidae* обитает только на Индостане (остальные виды в Южной Америке), а ареал единственного местного рода жемчужниц *Margaritiferidae* (бассейн Меконга, верхняя Бирма) отчётливо изолирован от остального голарктического ареала семейства. *Muelleriidae*, вероятно, являются реликтами биоты «приплывшей» на Индостане из Африки, где они впоследствии вымерли, впрочем таксономическое положение двух азиатских видов этого семейства неясно, не все авторы относят их к этому семейству. *Margaritiferidae*, вероятно, являются реликтами гораздо более позднего времени — ледниковых периодов плейстоцена.

Фауна первично пресноводных десятиногих ракообразных, напротив, весьма богата. Особенно разнообразны крабы: более половины видов пресноводных крабов Земли обитают здесь. Наиболее разнообразны первично пресноводные *Potamidae* и

Parathelphusidae. Ареалы обоих семейств захватывают и прилежащие районы Голарктики и, согласно Yeо et al. (2008) и Австралийской области, но там они на порядок менее разнообразны. Речные раки (Cambaridae), напротив, ограничены северо-восточной частью области (бассейн Амура, водоёмы северного Китая, Кореи и Японии) (Рис. 4.24).

Во время «путешествия» Индостана от Африки к Азии это был крупный остров, по размерам сопоставимый с Мадагаскаром. Несомненно, что за время этого «путешествия» большая часть изначально богатой первично пресноводной биоты Африки вымерла, как это произошло и на Мадагаскаре и даже, отчасти, в Австралии. Поэтому, несомненно, что до Азии «доплыла» только сильно обеднённая биота Африки. Эта биота частично расселилась по Азии более широко (иногда вымерев на самом Индостане), частично вымерла и частично сохранилась только на Индостане, придавая специфику его биоте.

В области обитают 4 вида пресноводных дельфинов. Два вида облигатно пресноводные: *Lipotes vexillifer* (Янцзы, окончательно истреблён уже в XXI в.) и слепой дельфин *Platanista gangetica* (Инд, Ганг, Брахмапутра, Meghna и Karnaphuli). Ареал *Neophocaena phocaenoides*, *Orcaella brevirostris* (также в Австралии) охватывает и море, но в Ирравати, Меконге и Янцзы есть пресноводные популяции.

Пресноводная фауна Ирана, Ирака и Передней Азии бедна, что связано как с малым числом водоёмов и рек, так и гораздо меньшим геологическим возрастом территории. Фауна имеет смешанный характер, поскольку кроме ориентальных таксонов здесь много Африканских и Голарктических.

На территории области расположены несколько озёр с повышенным эндемизмом, наиболее известно из них озеро Ланао (Lanao), расположенное на Филиппинах. Оно сравнительно молодо (около 10000 лет). Известность ему создали работы Nerre и Myers, согласно которым в озере обитает 13 эдемичных видов карповых Cyprinidae, относящихся к одному широко распространённому и четырём эндемичным родам, три из последних монотипичны, а один включает два вида. Для озера эндемичен краб *Archipelothelphusa wolterecki* (подробнее см. Главу 1). Относительно малакофауны Я.И. Старобогатов отмечает, что «почти все виды, отмеченные здесь, эндемичны для озера» (1970: 210). Эндемизм свойственен ихтио- и малакофаунам тектонических озёр центрального Сулавеси (Индонезия), в частности озера Посо и озёр бассейна р. Малили (Товути, Матана и др.) (Старобогатов, 1970; Strong et al., 2008; Leveque et al., 2008).

Я.И. Старобогатов (1970: 198) разделяет область на три подобласти: Амуро-Японскую, Китайскую и Индо-Малайскую, почему-то указывая при этом, что так же поступал и Л.С. Берг (1939), который в действительности Амуро-Японский регион выделял в отдельную Амурскую переходную область, а не относил к Ориентальной области. Р. Vanareescu (1991) выделяет три основных провинции: Восточноазиатскую, Южноазиатскую и Амуро-Японскую. В то же время авторы схем районирования по стрекозам (Белышев и Харитонов, 1981) и наядам (Graf и Cummings, 2007), напротив, переходную область Л.С. Берга (1939) относят к Голарктике.

Голарктика

Районы с умеренным климатом в Южном полушарии в пределах каждого крупного массива суши, вероятно из-за их сравнительно небольших размеров, населены сравнительно однородной биотой. В Северном полушарии умеренные районы занимают площадь, превосходящую на несколько порядков площадь всех умеренных районов Южного полушария вместе взятых. Это позволило сформироваться не просто собственной умеренной биоте Северного полушария, но биоте, существенно различающейся в разных районах, вполне заслуживающих выделения их в отдельные подобласти, а в совокупности дающую биоту, заслуживающую выделения в отдельную область.

Границы области разные авторы проводят по-разному (Рис. 4.9–4.12, 4.30, Ц7,8), особенно велики различия в положении границ на Дальнем Востоке. Где проводить границу между Голарктикой и Ориентальной областью остаётся неясным до решения концептуальных вопросов, в частности вопроса о том, на чём надо основывать биогеографическое районирование. Подсчёт преобладания тех или иных географических элементов в регионах, выделенных по географическим признакам имеет все врождённые пороки метода сравнения списков биот и не способен существенно помочь в решении этого вопроса. Бесперспективным являются попытки заменить решение концептуальных вопросов бездумным вычислением разных коэффициентов. Формальные математические процедуры не могут заменить содержания. Точность науки определяет не степень использования математического аппарата, а точность теорий, лежащих в её основе, т. е. непротиворечивость ее исходных посылок, точность и достоверность следствий из них. В этом математика обычно помочь не в состоянии. Как правило, критерием служит «очевидность на качественном уровне» для автора теории и его последователей. Математика может сказать только, КАК считать, но не может сказать, ЧТО считать. Схемы, основанные на механическом вычислении коэффициентов обычно способны только вызвать удивление своей неадекватностью. Например, на схеме Четрупруда (2010), несмотря на то, что она постулирована как единая для макробентоса, нет какого-либо биогеографического выдела, соответствующего Байкалу.

Из авторов, использующих биологический подход, Л.С. Берг (1939) проводит границу области по южным границам ареалов таксонов, распространённых преимущественно

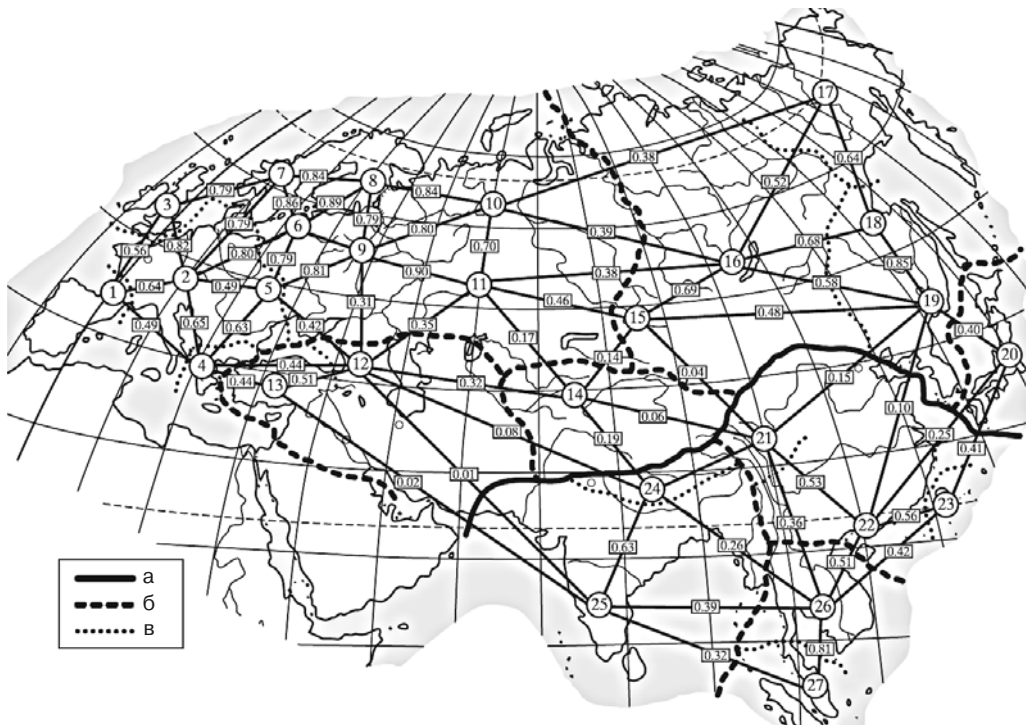


Рис. 4.30. Сходство регионов Евразии по всей фауне макробентоса и обобщенная схема биогеографического районирования. По Чертупруду (2010).

Границы: а – областей, б – подобластей, в – провинций. Цифры в кружках – районы выделенные по произвольно выбранному небиологическим критериям «имеющие в составе горный массив и прилегающие равнинные участки; при прочих равных – более изученные фаунистически и удаленные от соседних регионов» (Чертупруд, 2010: 146) В прямоугольных рамках – значения индекса сходства Хаккера-Дайса. В анализе по неуказанной в статье причине использована только треть фауны рассматриваемых групп.

щественно на севере Евразии и Северной Америки. Эти таксоны становятся поэтому её эндемиками, что позволяет ему писать, что она «характеризуется распространением исключительно ей свойственных семейств Salmonidae <лососёвые>*, Thymallidae <хариусовые>, Umbridae, Esocidae <щуковые>, Percidae <окунёвые> и др., родов *Petromyzon* <морские миноги>, *Lampetra* <речные миноги>, подсем. Scaphirhynchini**, родов *Cottus* <бычок-подкаменщик>, *Lota* <налим> и других» (Берг, 1939: 1238). Понимаемая таким образом область должна была включать и бассейн Амура, но он выделяет его в отдельную переходную область. Другие авторы (Старобогатов, 1970; Banarescu, 1992) придают большее значение наличию таксонов, идущих с юга и общему облику биоты. Оба этих автора бассейн Амура (включая ранее также входивший туда Сахалин) относят не к Голарктике, а к Ориентальной области. Более того, P. Banarescu пишет: «водораздел между бассейнами Амура и Лены — одна из наиболее резких границ пресноводных фаун в мире — разделяет Голарктику и Индо-Китайскую область» (Banarescu, 1992: 527). Авторы схем по насекомым: стрекозам (Бельшев и Харитонов, 1981) и ручейникам (Moog, Ivanov, 2008), напротив, переходную область Л.С. Берга (1939) относят к Голарктике. Т. е. фактически различия схем состоят в том, к какой из областей относят бассейн Амура и прилегающие территории (Корею, Японию, Китай).

Независимо от положения границы области на Дальнем Востоке, некоторые таксоны явно приурочены к Голарктике. Из рыб это лососёвые Salmonidae и близкие сиги Coregonidae и хариусы Scaphirhynchinae, отряд щуковидные Esociformes (Esocidae, Umbridae, из которых некоторые выделяют Dallidae), окунёвые Percidae, бычки Cottidae, некоторые представители очень примитивных семейств рыб, ранее широко распространённые в умеренных водах Голарктики: осетровые Acipineroidei, ныне исключительно североамериканский надотряд Holostei с двумя семействами: панцирные щуки Lepidosteidae (два рода с 10 видами)*** и ильные рыбы Amiidae (1 вид) и другие. Из беспозвоночных это северные речные раки Astacoidea (Cambaridae и Astacidae), гастроподы Valvatidae, водяные ослики Asellidae и многие другие. Некоторые первично пресноводные таксоны возникли в Голарктике. Таковы Margaritiferidae s. str.****, возникшие, судя по экстраполяциям на основе анализа ДНК в самом начале мезозоя (минимум 230 млн. лет назад), т. е. задолго до распада Пангеи. Их ареал всегда был ограничен её северными районами, хотя их климат на протяжении этого времени существенно менялся. Ареал Unionidae охватывает все

«It is worth mentioning that the water divide between the basin of the Amur and Lena Rivers is one of the clearest boundaries for freshwater faunas in the world, separating the Holarctic from the Sino-Indian region» (Banarescu, 1992: 527)

«Переход щуковых от морского к пресноводному образу жизни, видимо, произошёл в Сарматском море при его опреснении. Щуковидные распространились по пресным водам Лавразии, дав три семейства: щуковых (Escidae), дальневых (Dallidae) и Умбровых (Umbridae)» (Микулин, 2003: ***). Мнение о принадлежности австралийских *Lepidogalaxias* к щуковидным в последнее время оставлено (Leveque et al., 2008).

* Проходные виды лососёвых встречаются и в Индо-Китайской области, в низовьях Нила и в реках Персидского залива.

** Лопатоносы, современное правильное написание Scaphirhynchinae, окончание -ini ныне используют для триб.

*** Ископаемые остатки современных и близких к ним родов известны из палеоцена Европы, мела Индии и Африки.

**** Я.И. Старобогатов (1970) включал в состав Margaritiferidae много родов из Азии, Европы и Северной Америки, которые он отнёс к подсемействам Arcidopsinae и Pseudodontinae. Эта классификация никем не была признана, а рода отнесены к Unionidae.

материки, но почти половина видов (мировая фауна — 621 вид) эндемична для Голарктики. Правда, такое высокое их разнообразие обусловлено исключительным их богатством на востоке Северной Америки (почти 300 видов) (Bogan, 2008).

В Голарктике велико таксономическое разнообразие амфибийных насекомых. Если на суше число видов насекомых в каждом отряде в тропических областях существенно превосходит число видов в Голарктике, то соотношение видового богатства водных насекомых показывает сильно отличную картину: число видов в Голарктике превосходит число видов в любой из остальных областей, каждая из которых включает тропические районы (Рис. 4.38–4.40). В то же время таксономическое разнообразие облигатно пресноводных видов таких групп, как рыбы, десятиногие ракообразные, моллюски невелико. В первую очередь это, вероятно, связано со значительным обеднением биоты в периоды оледенений. В пользу такого предположения говорит то, что биота единственной провинции, на которой оледенения сказались мало — Восточноамериканской провинции — значительно богаче биот всех остальных провинций

вместе взятых, её таксономическое разнообразие сравнимо с таксономическим разнообразием тропических районов. Другим существенным фактором является наличие бесчисленных эфемерных водоёмов: родников, ручьёв, речек и речушек, часто антропогенного происхождения.

Весьма любопытен ареал двух основных подсемейств Viviparidae. Viviparinae широко распространены по Голарктике (за исключением запада Северной Америки), тогда как Bellamyinae почти исключительно ориентальный таксон, обитающий также в Африке и Австралии, где он, несомненно, сравнительно недавний вселенец. При этом Viviparidae (представители чисто американского подсемейства Lioplacinae = Campelomatinae) в ископаемом виде известны из Южной Америки, где впоследствии вымерли (Старобогатов, 1970).

Эндемичны для Голарктики и хвостатые земноводные.

Мелких рыб, как в тропиках Южной Америки и Азии, в Голарктике практически нет, но максимальные размеры рыб примерно те же: сом *Silurus glanis* достигал 5 м длины и 300 кг веса, осетровые достигали ещё более крупных размеров, но они не всю жизнь проводят в пресных водах.

До появления человека в поймах Голарктики в массе селились бобры. Влияние их деятельности на пойменные водоёмы можно оценить на примере р. Унжы. Этот левый приток Волги имеет ширину в межень до 100 м и более, в половодье же заливаet пойму шириной несколько километров. Водосборный бассейн покрыт лесами, площадь полей незначительна. В лесах обитают многочисленные бобры, охоты на которых практически нет. Судя по моим личным впечатлениям,

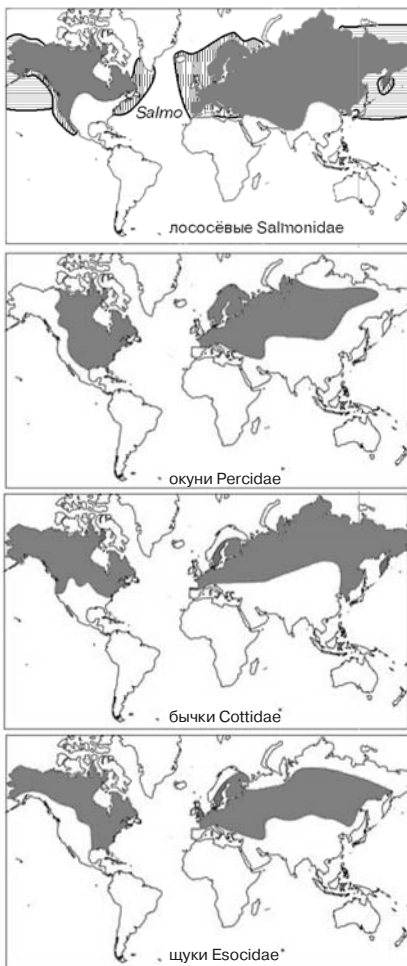


Рис. 4.31. Ареалы некоторых голарктических семейств рыб.

Oncorhynchus — тихоокеанские лососи (горбуша, нерка, кета, чавыча, кижуч и др.), *Salmo* — настоящие лососи (сёмга, кумжа и др.) Распространение лососёвых в море

после стремительного падения численности населения и полного развала сельскохозяйственного производства, все пойменные сенокосы (их также называют пойменные луга) были заброшены и стали быстро зарастать. Одновременно произошло резкое увеличение плотности поселений бобров в пойме реки. Они перегородили плотинами все мелкие ручьи и в результате уровень грунтовых вод в пойме возрос на метр и более. Проходящие по пойме дороги и сенокосы превратились в малопроездимые болота. Таким образом, вместо отдельных водоёмов (русла, старицы, затоны), чередующихся с сенокосными лугами, пойма реки в норме, вероятно, должна представлять почти сплошное низовое болото, с зеркалами воды, соответствующими руслу, старицам и бобровым прудам, над которым возвышаются прирусловые валы (русла и стариц). Задерживание воды в пойменных водоёмах, должно снижать как общую водность реки, так и разность уровней воды в межень и половодье. К аналогичным выводам пришли американские исследователи, изучавшие гидрологическую сеть Среднеатлантических штатов США. Они показали, что в результате деятельности трёх–четырёх поколений поселенцев, построивших мельничные плотины, быстрые реки превратились во множество мелких меандрирующих речушек (Walter, Merritts, 2008). Хотя число мельничных плотин было несомненно меньше, чем бобровых, эти антропогенные изменения всё же дают некоторое представление о масштабах влияния деятельности бобров на речную сеть. Возможно, что роль бобров в естественных условиях не столь существенна. В заповеднике «Кологривский лес» численность бобров на мелких речушках эффективно снижают волки. Нелишне напомнить, что, кроме бобров голарктического рода *Castor* (их вес редко превышает 20–30 кг), в Северной Америке обитали другого рода бобров — *Castoroides*, вес которых достигал 200 кг, и названные, вероятно, из-за своих крупных размеров *C. ohioensis*, эти бобры были истреблены ещё индейцами. Впрочем, свидетельств того, что *C. ohioensis* строили плотины нет.

При анализе ареалов голарктических таксонов необходимо помнить о влиянии плейстоценовых оледенений. Во время ледниковых периодов граница Голарктики в Азии и Африки сдвигалась на юг, что привело к возникновению рефугиив на их территории (Абиссинское нагорье, Margaritiferidae в юго-восточной Азии). Одновременно произошло существенное вымирание на обширных площадях. Площади, покрытые ледниками, естественно, полностью лишились своей биоты. Но и не покрытые ледниками территории в той или иной степени испытали влияние оледенения. В первую очередь оледенение привело к снижению температуры воды и споряжённой миграции биоты на юг. До определённой степени эти миграции облегчало подпруживание рек ледником и развитие обширных приледниковых озёр. В низовьях рек разнообразие ресурсов и биотопов значительно выше, чем в верховьях, поэтому население низовий всегда значительно разнообразнее. Однако на большей части Евразии реки текут с юга на север, поэтому миграции вынужденно совершались из низовьев в верховья. Это привело к катастрофическому вымиранию евразийской пресноводной биоты. Наиболее сильным вымирание было в бассейне Северного Ледовитого океана.

Характерной особенностью районов, подвергшихся влиянию оледенения, является наличие ледниковых реликтов (Рис. 4.32) — эвригалинных таксонов морского происхождения, оставшихся в озёрах после последнего оледенения, когда эти озёра были заливами океана. К этим таксонам относятся бокоплав *Gammaracanthus lacustris*, *Pontoporeia affinis*, *Palassea*, пять видов мизид рода *Mysis* (в литературе часто как *Mysis relicta*) (Audzijonyte, Vainola, 2005, 2007), изопода *Mesidotea entomon* (крупные озёра Швеции, России и Аляски, этот же вид широко распространён в распределённых районах умеренных и холодных вод Северного Ледовитого, Атлантического и Тихого океанов), веслоногий рак лимнокалянус, бычок-рогатка *Myoxocephalus quadricornis labradoricus* и нерпы: байкальская и два подвида кольчатой (ладожская (*P. hypsida ladogensis*) и сайменская *Pusa hypsida saimensis*, эндемичная для оз. Сайма, два других подвида обитают в Балтийском море и Северном Ледовитом океане). Большая

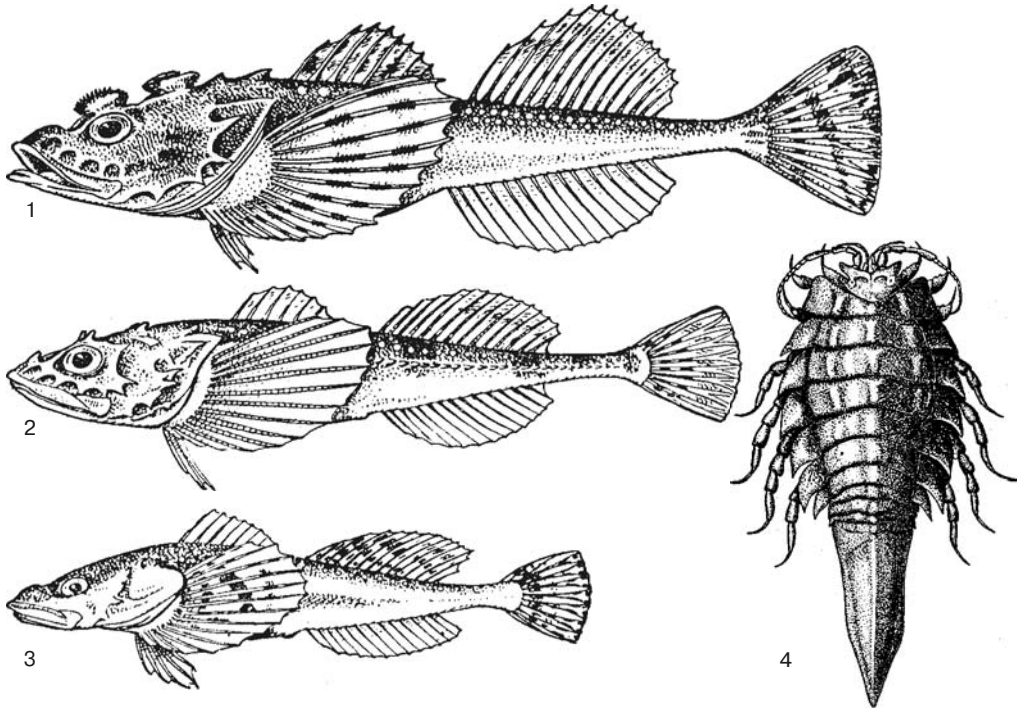


Рис. 4.32. Ледниковые реликты

1–3 — морской четверёхрогий бычок (1) и его озёрные формы: ладожская (2) и онежская (3) рогатки (по Жадин, Герд, 1961), 4 — *Mesidotea entomon* (по Kaestner (1959) из Кусакин (1982)

часть этих видов предпочитает низкие температуры и высокое содержание кислорода. Все они имеют близкие виды (подвиды) в Северном Ледовитом океане, Балтийском море, многие и в Каспии.

И, наконец, изменение ареалов видов происходило в результате деятельности человека. Это не только многочисленные инвазии (которые при биогеографическом районировании следует игнорировать), но и менее известные случаи. Так, фрагментация ареала *Margaritifera* в Европе произошла уже в историческое время. В частности, на Среднерусской возвышенности существовал промысел речного жемчуга из пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera*. Позднейшее увеличение эрозии в результате сведения лесов и распашки земель привело к резкому увеличению концентрации минеральной взвеси в реках и вымиранию жемчужницы в этой части её ареала. Ныне она сохранилась только в районах, где эрозия из-за особенностей геологического строения местности не может быть столь большой (в частности в области Скандинавского щита) или где площадь лесов по-прежнему велика.

Голарктика прервана двумя океанами. Атлантический океан широкий, хотя и возраст его не очень велик (палеоцен или ранний эоцен). До этого времени Европа составляла с восточной частью Северной Америки единый континент — Евроамерику. Западная часть Северной Америки была отделена от восточной проливом, существовавшим с раннего мела до раннего палеоцена. С другой стороны с поздней юры до олигоцена Европа была отделена от Сибири эпиконтинентальным Тургайским проливом, располагавшимся примерно в районе Урала. Этот пролив и Паратетис отделяли Европу от большей части Азии (Анатолия была частью Европы). Хотя Тургайский пролив окончательно исчез только в олигоцене, весьма вероятно, что существовал он не непрерывно. В то же время Сибирь с позднего мела составляла единый континент с западной частью Северной Америки (время объединения с южной Азией не



Рис. 4.33 Азиатско-американский тип ареала.

Веслоносы Polyodontidae (*Psephurus*, вероятно уже полностью уничтожен). По Banarescu (1990).



Рис. 4.34 Азиатско-американский тип ареала.

Лопатоносы Scaphirhynchinae По Banarescu (1990).

вполне ясно). Таким образом, территория, нынешней Голарктики, по крайней мере на протяжении части мела, была расположена на двух или трёх материках, очертания которых очень сильно отличались от современных. Такая конфигурация суши привела к значительному сходству раннекайнозойской пресноводной биоты Евроамерики и объясняет распространение некоторых таксонов, например речных раков Astacidae (Рис. 4.24) и веслоносов Polyodontidae (Рис. 4.33) и лопатоносов Scaphirhynchinae (Рис. 4.34).

В то же время, Берингов пролив только в последние 5 млн. лет иногда создавал препятствия для обмена пресноводными биотами Сибири и Северной Америки, по большей же части через сушу, находившуюся на его месте (Берингию) происходил

достаточно свободный обмен биотами. Результатом этого обмена являются не только многочисленные ареалы видов, охватывающих крайний северо-восток Сибири и Аляску, но и общность биоты на гораздо более высоком таксономическом уровне. Берингов пролив отсутствовал в периоды, когда температурный градиент экватор—полюс был значительно ниже, а температура в его районе была гораздо выше. Это позволяло мигрировать из Азии в Америку и обратно гораздо более тепловодной фауне, например *Cambaridae* (Рис. 4.24). В то же время Скалистые горы, возникшие на границе мезозоя и кайнозоя, были гораздо более серьёзной преградой. Поэтому свобода обмена между Азией и Северной, а через неё и Восточной частями Северной Америки была гораздо выше, чем с западом Северной Америки. В пределах Сибири также длительное время существует водораздел Яблоневого и Станового хребта, затрудняющий расселение через него облигатно пресноводных видов. Обмен биот через эти два водораздела путём перехвата верховьев рек был малоинтенсивным и не препятствовал дивергенции биот по их разные стороны.

Голарктика — единственная область, которая имеет границы с тремя областями. Через эти границы происходил обмен. Через границу с Ориентальной областью обмен был интенсивным в обе стороны. Взаимодействие с африканской биотой привело преимущественно к вытеснению её из одних северных районов и обогащением голарктическими видами в других (Нил, Эфиопское нагорье), *Unio* даже достиг южной оконечности Африки, миграции же африканских видов на север не было. Взаимодействие с Южноамериканской биотой привело к многочисленным обменам периферическими видами (или одновременному их вселению в оба района), обмена первично пресноводными видами не было совсем.

В предложенных схемах районирования Голарктики существует много различий. Во-первых, одни авторы разделяют Голарктику на Палеарктику и Неарктику (Старобогатов, 1970; Graf, Cummings, 2007), тогда как другие (Banarescu, 1992) этого не делают. Особняком стоит схема районирования по ручейникам (Moog, Ivanov, 2008), в которой территория Голарктики разделена на 7 областей, равных по рангу Африканской, Австралийской и Южноамериканской, при этом ни одна из этих областей не соответствует Палеарктике или Неарктике (Рис. Ц7).

Во-вторых, различно положение южной границы Голарктики (Палеарктики) на востоке Азии. Старобогатов (1970: 198) территорию Китая и бассейн Амура относит к Ориентальной области (две подобласти: Амуро-Японская и Китайская), почему-то указывая при этом, что так же поступал и Л.С. Берг (1939), который в действительности Амуро-Японский регион выделял в отдельную Амурскую переходную область, а не относил к Ориентальной области. Banarescu (1991) проводит границу Голарктики и Ориентальной области так же, как и Я.И. Старобогатов. В то же время авторы схемы районирования по наядам (Graf, Cummings, 2007), напротив, эти территории включают в состав Палеарктики.

Сравнивая приведённые выше схемы (Рис. 4.9–4.12 и Рис. Ц7,8) можно найти много других отличий. Ниже принята схема районирования Голарктики Р. Banarescu (1992) с незначительными изменениями. Он выделяет в Голарктике 8 провинций.

Фаунистически богатейшей является **Восточноамериканская провинция**. Это связано в первую очередь с тем, что на территории провинции не было оледенений. При похолодании теплолюбивые виды могли отступать по Миссисипи на юг (из верховий в низовья!), а затем возвращаться на север. Поэтому биота провинции пострадала от оледенений гораздо меньше, чем биоты других провинций Голарктики. Большая часть провинции занята водосборным бассейном крупнейшей реки провинции — Миссисипи. Эта река, хотя и не очень полноводна (по среднегодовому расходу воды находится на 8 месте, уступая многим рекам, в том числе Енисею), но по площади водосборного бассейна занимает третье место. Группа Великих озёр — крупнейшее в мире скопление пресной воды площадью 245 тыс. кв. км и объёмом воды 23 тыс. куб. км (столько же, сколько в Байкале). Климат провинции от умеренного до субтропического. Из рыб наиболее разнообразны карповые, хотя и не столь как в Ев-

разии. Есть и несколько эндемичных семейств, среди которых выделяются весьма примитивные Amiidae с единственным видом *Amia calva*, ископаемые представители семейства известны из Европы. Зато пресноводные виды лососёвых отсутствуют на большей части территории провинции, в частности в бассейне Миссисипи, встречаясь лишь на севере, проходные виды встречаются шире, но тоже отсутствуют на большей части провинции, в реках бассейна Мексиканского залива и южных реках Атлантического побережья. Очень разнообразны черепахи провинции: 55 видов 16 родов, что вдвое превышает их разнообразие в Африке, включая Мадагаскар (25 видов 6 родов). Весьма разнообразны и беспозвоночные. Unionidae представлены почти 50 родами (почти 300 видами), Amblesminae, представленными тремя эндемичными трибами. Речные раки представлены Cambaridae, образующими 11 эндемичных родов (374 видов) (Crandall, Buhay, 2008).

Биота **Западноамериканской провинции** резко отличается от Восточноамериканской. Общими для них являются только один вид рыбы и несколько видов лёгочных гастропод и нет ни одного общего вида наяд, переднежаберных гастропод и речных раков. Более того, речные раки представлены не Cambaridae, а эндемичным родом Astacidae (*Pacifastacus*). Unionidae представлены эндемичной монотипичной трибой Gonideini. Фауна провинции гораздо беднее фауны Восточноамериканской провинции, особенно фауна первично пресноводных таксонов. Так, из рыб здесь отсутствуют встречающиеся во всех других провинциях Голарктики окунёвые Percidae, щуки Esocidae, сомы Siluridae (отсутствуют и в Арктической американской). Даже в общих (или викарирующих) таксонах число видов значительно меньше, а ареал таксона часто не охватывает всю провинцию (как у водяных осликов Asellota). Зато пресноводные и проходные виды лососёвых распространены по всей провинции, компенсируя малое разнообразие первично пресноводных рыб.

Фауна **Евро-Средиземноморской провинции** сравнительно бедна и включает многие широко распространённые по Голарктике или даже Голарктике виды или рода, образующие здесь немногочисленные эндемичные виды. Особо следует отметить осетровых, фауна которых хотя и немногочисленна, но в реках Понто-Каспийского бассейна гораздо более разнообразна, чем где бы то ни было. Речные раки представлены Astacidae.

На территории провинции расположено озеро Охрид (площадь 348 км², глубина до 285 м), самое древнее озеро Европы, являющееся очагом локального эндемизма и рефугиумом доплейстоценовой биоты. Многие виды рыб, широко распространённые в Голарктике, но отсутствующие на Балканах, сохранились здесь. К тому же специфика жизни в озере, как обычно, способствовала вспышке эндемизма. Для озера характерно наличие эндемов в разных таксонах (некоторые из них выделяют иногда в самостоятельные рода), но особенно — высокий эндемизм гастропод Hydrobioidea, представленных 33 эндемичными видами и 20 эндемичными родами и даже двумя эндемичными подсемействами. Второе по величине озеро Балкан, Prespa (площадь 285 км², глубина до 54 м), расположенное в 16 км к юго-востоку от оз. Охрид и имеющее в него подземный сток, также является центром эндемизма тех же таксонов, что и Охрид, но гораздо менее выраженным.

Наличие температурного градиента экватор—полюс вызывает возникновение широтной зональности и в пределах провинций. И здесь при прочих равных биоты более южных районов более разнообразны. Увеличение числа таксонов может происходить как путём видообразования, так и благодаря миграциям из прилежащих районов более южных областей. Однако обмен биоты Голарктики с более южными областями в южных районах Северной Америки и Европы был затруднён физико-географическими особенностями этих районов. Аборигенные таксоны по какой-то причине не смогли обеспечить необходимый рост разнообразия биоты. Это привело к тому, что для этих районов Голарктики характерна повышенная доля вторично пресноводных и периферических таксонов. Это характерно для Евро-средиземноморской провинции, но из-за общей её бедности, а также из-за наличия понто-кас-

пийского центра таксонообразования, создающего фаунистический градиент почти в том же направлении, выделение отдельных регионов здесь обычно не проводят (Старобогатов, 1970; Banarescu, 1992). В гораздо большей степени это явление характерно для юга Северной Америки, который Р. Banarescu (1992) выделяет в отдельную **Центральноамериканскую провинцию**, охватывающую как атлантический, так и тихоокеанский склоны материка.

Из-за короткого вегетационного периода продуктивность водоёмов Крайнего Севера и Сибири понижена, в таких условиях не все таксоны могут давать виды, способные поддерживать жизнеспособные популяции. В результате низовья рек бассейна Северного Ледовитого океана беднее, чем их верховья, хотя обычно картина обратная: низовья значительно богаче верховьев. Дополнительная причина обеднения северных районов — голоценовые оледенения, в результате которых вымерла значительная часть биоты, поскольку большинство видов биоты низовьев не могло отступить в верховья, ибо там нет подходящих биотопов (ситуация обратная той, что была в Восточноамериканской и даже Средиземноморской провинциях). Та же ситуация была и в реках, текущих в Охотское и Берингово моря, климат которых не мягче климата на побережьях Северного Ледовитого океана. В Беринговом море, кроме того, возможно, образовывался шельфовый ледник. Это привело к существенному вымиранию доплейстоценовой биоты. Ныне в водоёмах Крайнего Севера повышена доля вторично пресноводных таксонов, в частности из рыб доминируют лососёвые.

В Северной Америке таким районом с обеднённой биотой является **Арктическая американская провинция**. Почти вся территория, занимаемая этой провинцией, во время последнего оледенения была покрыта ледником, поэтому была полностью лишена какой-либо жизни. Граница оледенения примерно совпадает с южной границей провинции, проводимой Р. Banarescu (1992). Её биота, за исключением перечисленных выше биогеографических групп, является сильно обеднённой биотой Восточноамериканской провинции. В Евразии таким районом является **Сибирская провинция**. Её биота также имеет очень незначительное число эндемиков и представляет собой сильно обеднённую биоту Евро-средиземноморской провинции, на юго-востоке с примесью видов, идущих из бассейна Амура, а на востоке — из Северной Америки. Из отрицательных черт провинции можно отметить бедность карповыми, Unionidae, Isopoda, а десятиногие ракообразные вообще отсутствуют. Из карповых в провинции широко распространены только голянь *Phoxinus phoxinus*, пескарь *Gobio gobio*, плотва *Rutilus rutilus*, елец *Leuciscus leuciscus*, язь *L. indus*, линь *Tinca tinca*, карась *Carassius carassius*, *Eupalassela percnura*, *Orthrias barbatulus*. Unionidae представлены только *Anodonta* (широко — только *A. cygnea*), Isopoda — только викарирующими видами *Asellus*. Сибирской провинции принадлежат бассейны рек Азии, впадающие в Северный Ледовитый океан (биота европейских имеет переходный характер), а также в Берингово и Охотское моря и реки Камчатки.

Сходные с арктическими провинциями условия свойственны **Высокогорной провинции**, занимающей центр Азии (Гималаи, Тибет, Тянь-Шань и др.). Для этого района характерно подсемейство карповых Schizothoracinae и некоторые рода других семейств, а также полное отсутствие десятиногих ракообразных и Unionidae, бедна и фауна остальных первично пресноводных таксонов. Зато насекомые относительно разнообразны, особенно ручейники. Эту провинцию выделяют в отдельный на всех схемах, но объединяют её то с Голарктикой (Берг, 1939; Старобогатов, 1970), то с Ориентальной областью (Banarescu, 1992). Из-за сложного рельефа района её пресноводные водоёмы часто сильно изолированы. Поэтому многие виды имеют локальные ареалы, ограниченные верховьями тех или иных рек. В то же время, из-за непрерывно идущих горообразовательных процессов, провинции свойственно частое изменение речной сети (перехват верховьев рек), что, наряду со сходством абиотических условий и способствовало сравнительной однородности биоты района. Необходимо также помнить, что вся провинция весьма молода: ещё в эоцене на месте этой крупнейшей на Земле горной системы были моря. Горы возникли лишь 45–25 млн.

лет назад в результате присоединения Индостана к Азии. К моменту их возникновения пресноводная биота окружающих районов была весьма разнообразной и многие таксоны оказались способны участвовать в формировании биоты Высокогорной провинции. Это объясняет сравнительно низкий эндемизм её биоты.

На территории Голарктики расположено озеро Байкал. Его биота резко отличается от биот окружающих районов. Как во многих озёрах такого размера образовались свои ЦС, состоящие в значительной степени из эндемов. Кроме того, вымирание сибирской биоты в ледниковые периоды усиливало контраст биоты Байкала и Сибири. Поэтому во всех биогеографических схемах пресных вод Байкал выделяют в отдельный регион ранга равного перечисленным выше провинциям (Берг, 1949; Banarescu, 1992) или всей Голарктике (Старобогатов, 1970). Биогеография озера была рассмотрена выше.

На территории Сибирской провинции имеются и другие районы, для которых свойственен локальный эндемизм. Это или крупные озёра (Зайсан, Иссык-Куль, Балхаш), или верховья рек, или территории, на которых расположены группы озёр и связанные с ними речные системы. В простейшем случае эндемизм озёр связан, как обычно, с локальным видообразованием. Но эндемизм некоторых районов, как например западной Монголии с озёрами Убса-Нор, Киргиз-Нор и верховьями Оби, по видимому связан с тем, что эти районы также являются и рефугиумами. Берг (1949) выделил западную Монголию в отдельную провинцию, которую он объединил с высокогорноазиатским районом. Р. Banarescu (1992) принимает его районы, но объединяет западную Монголию с Сибирью, а высокогорноазиатский регион относит к индокитайской области. Я.И. Старобогатов (1970) выделил в отдельную провинцию чуть ли не каждый бассейн, если в нём имелось хотя бы незначительное число эндемов. По моему мнению, выделение многочисленных регионов для районов, имеющих незначительное число эндемов, на данной стадии развития биогеографии нецелесообразно.

На территории Голарктики расположено известное озеро с повышенным эндемизмом — Бива (Biwa). Площадь озера 670,4 кв. км, глубина 103,58 м. Это озеро находится на Хонсю (Японские острова) около древней столицы Японии — Киото. Озеро воспето в японской культуре, что и обеспечило ему широкую известность. Озеро возникло как мелкое маленькое озерко 5—6 млн.л.н., современная глубоководная котловина имеет возраст около 300 тысяч лет. Для него эндемичны 19 видов гастропод (50%) из родов *Heterogen* (Bellamyinae), *Semisulcospira*, *Radix*, *Gyraulus*, 9 (из 16) двусторчатых моллюсков *Anodonta*, *Corbicula* и *Pisidium*, монотипичные олигохеты *Biwadrilinae*, эндемичный род пьвовок *Ancyrobdella*, и 6 видов и подвидов рыб (около 10%): сомы *Silurus biwaensis* и *S. lithophilus*, бычок *Gymnogobius isaza*, донно-пелагические *Nipponocypris sieboldii*, *Sarcocheilichthys biwaensis*, *Squalidus chankaensis biwae*, *Gnathopogon caeruleus* (Старобогатов, 1970; Banarescu, 1991; Leveque et al., 2008, fish-base; http://www.panda.org/about_our_earth/ecoregions/lake_biwa.cfm). Впрочем, возможно, эндемизм озера сильно преувеличен (см. разбор методов биогеографии), .

Резюме

Биоту каждого биогеографического региона, как обычно, определяет история: исходная биота и возможность элементам других биот попасть на акваторию данной. В целом биогеографическое районирование пресных вод сходно с биогеографическим районированием суши. Вместе с тем имеются и существенные отличия.

Основой биогеографии суши является растительность, в биогеографии же континентальных водоёмов данные по растительности не имеют почти никакого значения.

Широтная зональность имеет свою специфику, связанную как с древностью многих пресноводных таксонов, так и их малой по сравнению с наземными таксонами, расселительной способностью. В континентальных водоёмах столь ясно выра-

женное увеличение видового разнообразия в низких широтах есть только среди некоторых первично пресноводных таксонов (Рис. 4.35, Табл. 4.9). Районы высоких широт, биота которых не была существенно обеднена в периоды оледенений обладают видовым разнообразием, не уступающим таковому тропиков, наиболее ярко выражено это в бассейне Миссисипи (Рис. 4.36).

Высокое таксономическое разнообразие тропических регионов, в первую очередь обеспечивают первично и вторично пресноводные таксоны. Многие древние первично пресноводные таксоны часто ограничены приэкваториальной зоной, хотя такие таксоны есть и в умеренных районах. Роль периферических таксонов возрастет только в районах, первично- и вторичнопресноводная фауна которых обеднена: Центральная Америка и острова

Напротив, фауна умеренных районов Северного полушария, в первую очередь облигатно пресноводных, значительно менее разнообразна, нежели тропическая, а многие тропические таксоны полностью отсутствуют. В этом континентальные водоёмы сходны с суши, бенталью и пелагиалью. Но некоторые первично и облигатно пресноводные таксоны наоборот, в умеренных районах гораздо более разнообразны, чем в тропиках. Подобные явления известны и в других частных биогеографиях, но там они обычно свойственны таксонам низкого ранга или олиготипичным, а не богатым видами таксонам высокого ранга, как это наблюдается в континентальных водоёмах. Таковы бокоплавы и изоподы, особенно первично пресноводные (*Asellota* и *Phreatoicidea*) (Рис. 4.37). Высокое разнообразие изопод в Южной Америке наполовину обусловлено высоким разнообразием эктопаразитов рыб (*Sumnothoidae*, 40 видов), в Африке 77% видов обитают в Южноафриканской провинции, а в тропической Азии 2/3 — на Индостане, это те же таксоны, что и в Южной Африке, т. е. они, вероятно, попали в Азию с Индостаном. Из десятиногих ракообразных: речные раки обитают только в умеренных широтах (кроме Австралии, причины этого рассмотрены выше), тогда как крабы (Рис. 4.35) и креветки приурочены к тропикам (за исключением *Potaminae*, приуроченных к восточному Тетису) (Darren, Peter, 2004).

Любопытно также сравнительно равномерное распределение амфибийных видов, и, в частности, насекомых по областям (Рис. 4.38–4.40). Разнообразие одних групп в Голарктике значительно

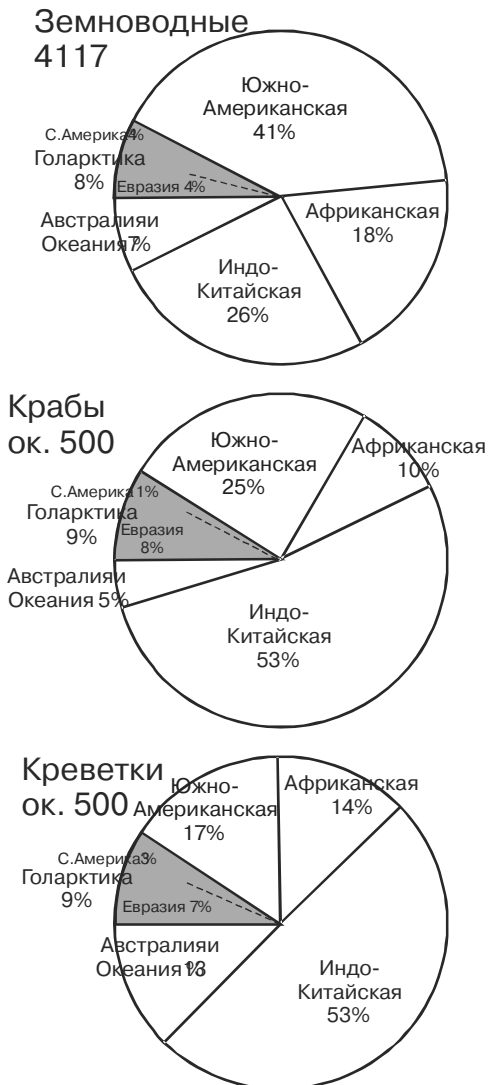


Рис. 4.35. Число видов амфибий и крабов в разных биогеографических регионах. Земноводные Amphibia (только чисто водные виды) по Venes, Kohler (2008), крабы Brachyura по Yeo et al. (2008), креветки Caridea по Grave et al. (2008). Цифры при названии таксона — число видов.

Табл. 4.9. Общее число видов основных таксонов пресноводных животных в разных районах (по Balian et al., 2008).

	PA	NA	AT	NT	OL	AU	PAC	ANT	Мир
Annelida	870	350	186	338	242	210	10	10	1,761
Mollusca	1,848	936	483	759	756	557	171	0	4,998
Crustacea	4,499	1,755	1,536	1,925	1,968	1,225	125	33	11,990
Arachnida	1,703	1,069	801	1,330	569	708	5	2	6,149
Insecta*	15,190	9,410	8,594	14,428	13,912	7,510	577	14	75,874
Vertebrata**	2,193	1,831	3,995	6,041	3,674	694	8	1	18,235
прочие	4,013	1,721	1,194	1,365	1,239	956	184	112	6,523
Итого	30,316	17,072	16,789	26,186	22,360	11,860	1,080	174	125,530

Биогеографические области по схеме наземной биоты (Сох, 2001): PA — Палеарктика, NA — Неарктика, AT — Афротропическая; OL — Ориентальная; AU — Австралазийская; PAC — Пацифическая; ANT — Антарктическая.

* Данные по некоторым семействам двукрылых неполны.

** Включены только строго пресноводные рыбы (кроме того есть около 2,300 солоноватоводных).

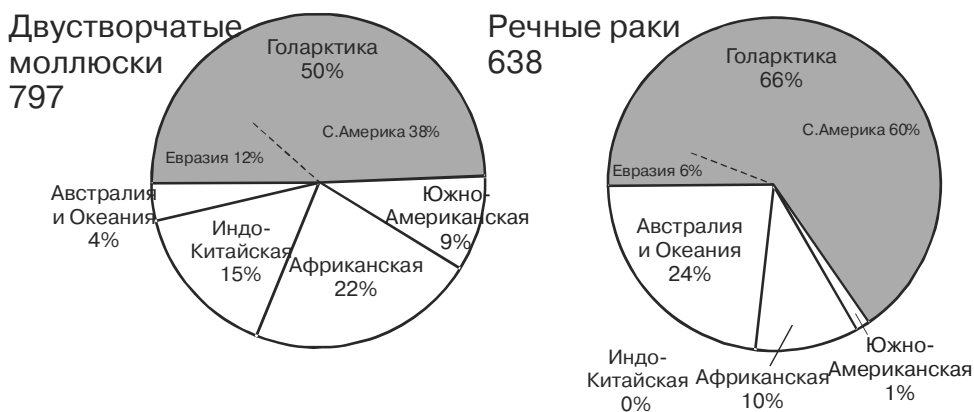


Рис. 4.36. Число видов двух отрядов ракообразных в разных биогеографических регионах. Равноногие раки *Isopoda* по Wilson (2008), бокоплав *Amphipoda* по Vainola et al. (2008). Цифры при названии таксона — число видов.

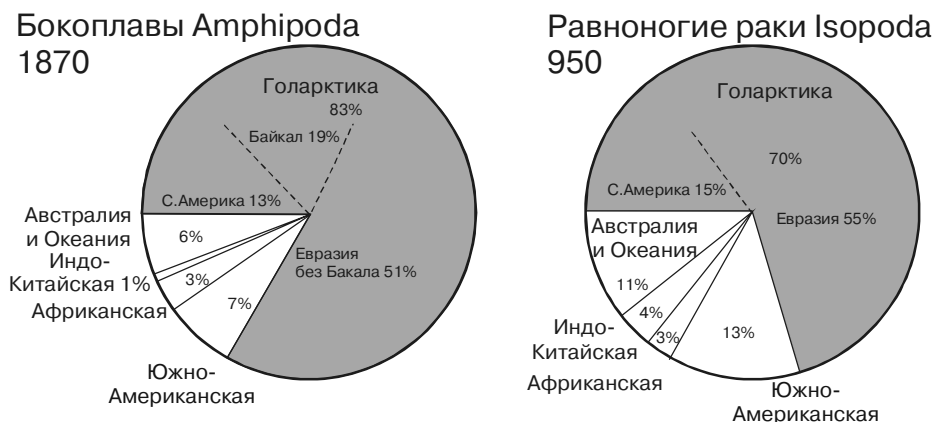


Рис. 4.37. Число видов двух отрядов ракообразных в разных биогеографических регионах. Равноногие раки *Isopoda* по Wilson (2008), бокоплав *Amphipoda* по Vainola et al. (2008). Цифры при названии таксона — число видов.

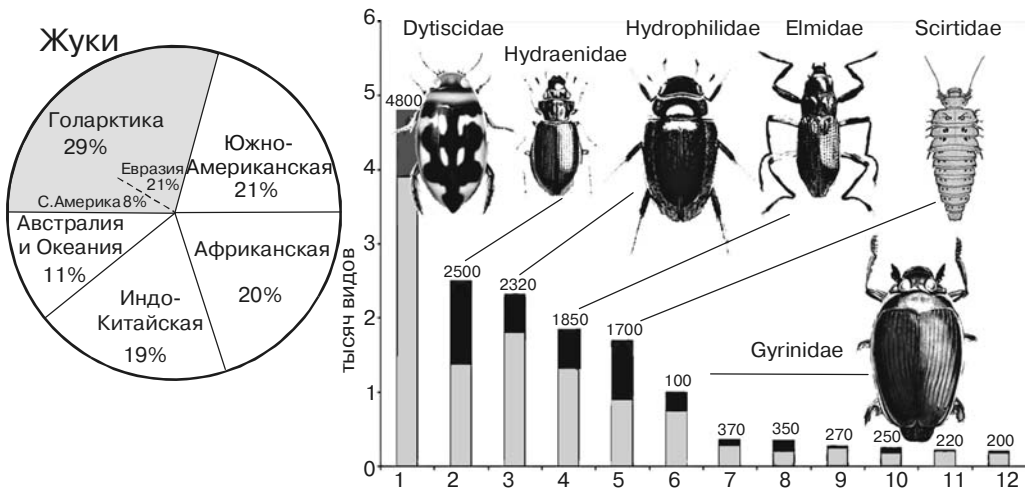


Рис. 4.38. Число видов жуков в разных биогеографических регионах и ожидаемое число видов семейств водных жуков в мировой фауне.

1 — Dytiscidae, 2 — Hydraenidae, 3 — Hydrophilidae, 4 — Elmidae, 5 — Scirtidae, 6 — Gyrinidae, 7 — Psephenidae, 8 — Dryopidae, 9 — Noteridae, 10 — Hydrochidae, 11 — Haliplidae, 12 — Helophoridae (по: Jach, Balke, 2008). Цифры при названии таксона — число видов. По мнению Yee (2014) Dytiscidae только 4200 видов.

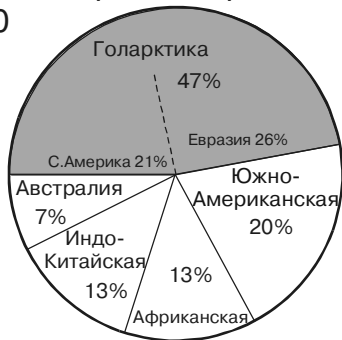


Рис. 4.39. Число видов веснянок и лёгочных моллюсков в разных биогеографических регионах. По Fochetti, Figueoa (2008) и Strong et al. (2008). Цифры при названии таксона — число видов.

выше, чем в других областях, особенно веснянок. Разнообразные как в постоянных, так и во временных водоёмах жуки, ручейники и подёнки разнообразны и в Голарктике (29–47% мировой фауны). Стрекозы, бабочки и клопы дают практически идентичную картину: они сравнительно бедны в Голарктике (15–18% мировой фауны). Можно даже утверждать, что водные насекомые, в отличие от наземных, разнообразнее в умеренных широтах. Возможно, это связано с тем, что амфибийные виды — большей частью ценофобы, приуроченные к эфемерным водоёмам и водоёмам с высокоизменчивыми условиями. В стабильных условиях ЦС крупных озёр безраздельно доминируют ценофильные виды, роль насекомых там незначительна. В условиях умеренного климата к высокоизменчивым и/или эфемерным водоёмам относится большая часть мелких водоёмов (лужи, родники, ручьи, речушки). В низких широтах из-за менее изменчивого климата биота подобных водоёмов может включать больше ценофильных видов.

Распределение отрядов насекомых по постоянным и временным водоёмам

Подёнки Ephemeroptera 3000



Стрекозы Odonata ок. 8000



Вислокрылые Megaloptera 328



Бабочки Lepidoptera 740



Ручейники Trichoptera 12627



Клопы Heteroptera 4656

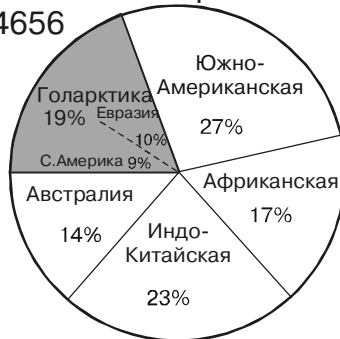


Рис. 4.40. Число видов разных отрядов насекомых с личинками и/или imago обитающими в воде в разных биогеографических регионах.

По: подёнки — Barber-James (2008), вислокрылки — Cover, Resh (2007), ручейники — Moog, Ivanov (2008), стрекозы — Kalkman et al. (2008), бабочки — Mey, Speidel (2007), клопы — (Polhemus, Polhemus (2008). Цифры при названии таксона — число видов.

показано на Рис. 4.41. На Рис. 4.42 показано распределение отрядов насекомых по водотокам разного типа.

Сходно распределены *Gastropoda*. Логично допустить, что дышащие воздухом гастроподы более приурочены к нарушенным местообитаниям, нежели дышащие жабрами, т.е. среди первых доля ценофобов, вероятно, существенно выше. Как отмечено выше в оз. Танганьика дышащие воздухом гастроподы (прудовики *Lymnaeidae*,

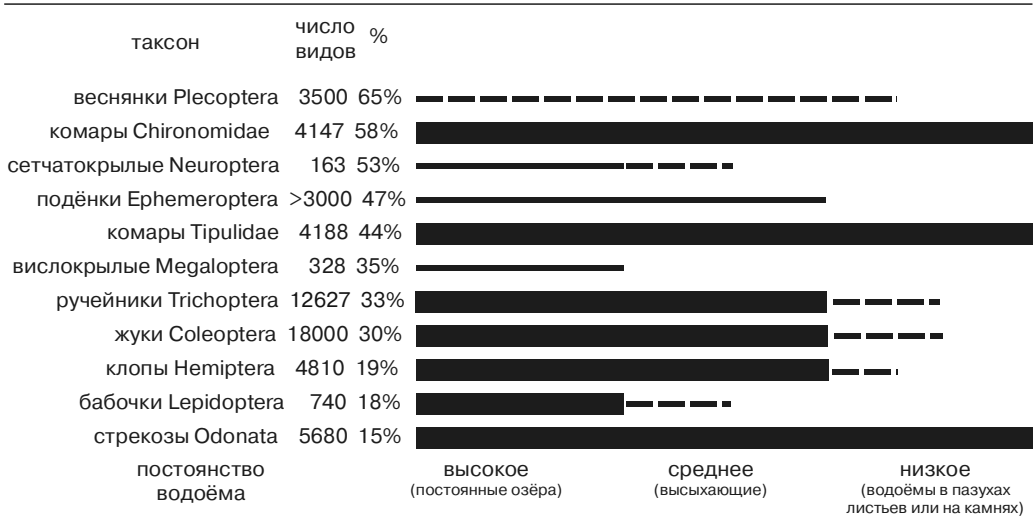


Рис. 4.41. Относительное число видов разных отрядов насекомых, обитающих в водоёмах разного типа (в скобках приведены примеры).

Толстая линия означает, что в водоёмах данного типа виды таксона многочисленны, тонкая — относительно многочисленны, пунктирная — имеются, но немногочисленны. По Williams (2006), число видов по Hydrobiologia (2008).

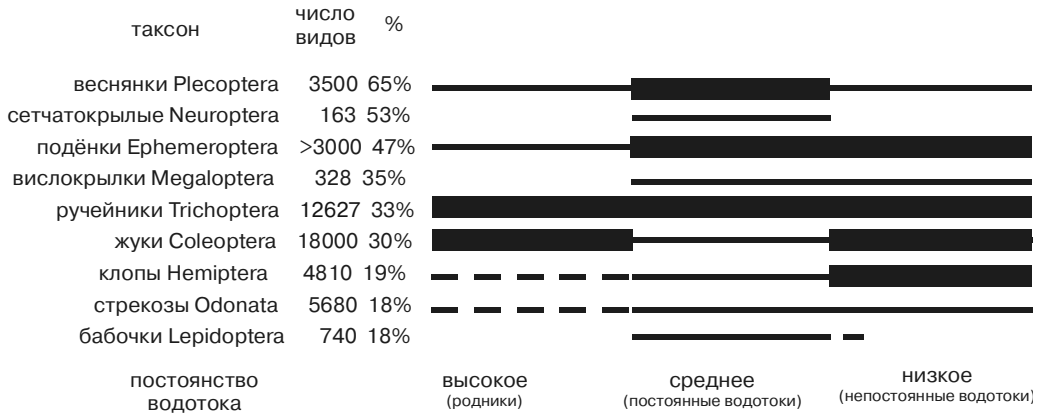


Рис. 4.42. Относительное число видов разных отрядов насекомых, обитающих в водотоках разного типа (в скобках приведены примеры).

Толстая линия означает, что в водоёмах данного типа виды таксона многочисленны, тонкая — относительно многочисленны, пунктирная — имеются, но немногочисленны. Таксоны упорядочены по доле голарктических видов в мировой фауне. По Williams (2006), число видов по Hydrobiologia (2008).

катушки Planorbidae, ампулярии Ampullariidae = Pilidae) обитают за пределами специфических ЦС озера, а эндемы имеются только среди дышащих жабрами гастропод, которые напротив, обитают почти исключительно в них, причём эдемизм этот весьма высокого ранга: из 4 подсемейств переднежаберных гастропод Thiaridae два эндемичны для Танганьики и оба они не встречаются в ассоциированных водоёмах. В Байкале ситуация несколько отлична. И хотя и тут 2/3 эндемиков не принадлежат к лёгочным моллюскам., из эндемичных лёгочных моллюсков 40% принадлежит к Acroloxidae (чашечкам) — почти исключительно палеарктическому семейству, представители которого живут или в крупных озёра, или в реках на быстром течении. Зато эндемичных прудовиков в Байкале нет. В целом 2/3 фауны лёгочных моллюском приурочено к Голарктике (Рис. 4.39).

Возможно, не последнюю роль тут сыграло существенное обеднение биот континентальных водоёмов Голарктики в результате оледенений. На это указывает сравнение числа видов наяд и речных раков североамериканской и евразийской частей Голарктики: в евразийской части обитает 92 вида наяд и 38 видов речных раков, тогда как в североамериканской — 302 и 382 соответственно (Crandall, Buhay, 2007; Bogan, 2007), причём это разнообразие обеспечивается почти исключительно бассейном Миссисипи, не подвергнувшись оледенению. Сходную картину дают и другие группы, например пресноводные рыбы (Рис. 4.43), лишь крабы разнообразнее в Палеарктике, нежели в Голарктике, что, вероятно, связано с их крайне высоким разнообразием в тропической Азии (Рис. 4.36).

На снижение роли ценофилов в умеренных районах Северного полушария указывает и то, что, хотя максимальные размеры рыб здесь те же, что и в Африке, Южной Америке и Юго-Восточной Азии, мелкие рыбы, весьма разнообразные в низких широтах, в Голарктике практически отсутствуют. Всё это снижает биологический смысл районирования, проведенного методом сравнения списков биот.

Высока в умеренных районах роль и периферических таксонов, в частности проходных и полупроходных рыб (лососи Salmonidae в Северном полушарии и родственные им галаккиды Galaxiidae в Южном). Причиной этого, вероятно является отсутствие или снижение разнообразия многих групп водных животных, в первую очередь облигатно пресноводных.

Голарктике свойственен также такой не имеющий аналогов в других областях таксон как бобры, эффективно перестраивающий систему водоёмов.

Биоты южных районов областей Южного полушария включают некоторое количество первично пресноводных таксонов. Таковы изоподы подотряда Pheatoicea, бокоплавы Neoniphragidae и Paramelitidae, речные раки Parastacidae. Это — облигатно пресноводные таксоны, способные расселяться исключительно по пресным водоёмам, поэтому они несомненно возникли в то время, когда существовала такая возможность, т. е. по крайней мере до разделения Гондваны. Иногда их ареал охватывает тропические районы, но обычно в тропиках расположены рефугиумы (Pheatoicea в Индостане). Лишь при отсутствии конкуренции они проникают в тропики, как это обстоит в Австралии, лишённой многих облигатно пресноводных таксонов. Для ареалов такого типа была предложена гипотеза отеснённых реликтов. В данном случае эту гипотезу следует слегка модифицировать, предложив гипотезу их вымирания в тропических районах. Вероятно они вымерли в ареале тропических биот потому, что не смогли войти в состав сформировавшихся позднее тропических ЦС. Северная граница их ареалов совпадает с наиболее значимыми биогеографическими границами данной области. Гипотеза отеснённых реликтов хорошо объясняет, почему ареалы таких таксонов охватывают или острова (Мадагаскар, Новая Зеландия, Фолкленды) или умеренные биогеографические регионы на материках (провинция в Эфиопской и подобласти в Австралийской и Южноамериканской областях). Р. Vanareescu предложил другую гипотезу, согласно которой такое распространение обусловлено изначальным предпочтением ими умеренных районов, что выглядит гораздо менее правдоподобным и меньше согласуется с фактами.

В то же время ограниченность ареалов многих пресноводных таксонов не имеет сколь-нибудь приемлемого объяснения, например ареалы крабидов Aegidae Рис. 4.23 и жемчужниц Рис. 4.29.

Существенное отличие биогеографии пресных вод от наземной биогеографии — наличие неизолированных регионов высокого эндемизма. Прежде всего это относится к озёрам, особенно крупным. Их биоты резко отличны от биот окружающих водоёмов, что заставляет рассматривать такие озёра как самостоятельные биогеографические выделы, порой очень высокого ранга. Внутри озера формируется своя ЦС, а, если озеро достаточно велико, то и несколько ЦС. Поскольку озёрные биоты являются производными местных биот, даже высокоэндемичные биоты наследуют и их особенности. В частности, для озёр районов с умеренным климатом характерно

Табл. 4.10. Некоторые различия биогеографии континентальных водоёмов и суши.

	суша	континентальные водоёмы
растительность	основа районирования	малоинформативна
широтная зональность	проявляется в чередовании типов растительности	отсутствует
регионы высокого эндемизма внутри других	отсутствуют	имеются (озёра)
доля ценофобов в биоте	<1/2	обычно »1/2
видовое богатство к экватору	увеличивается почти во всех крупных таксонах	в одних крупных таксонах увеличивается, в других — уменьшается
регионы максимального видового богатства ценофилов	тропики	тропики и бассейн Миссисипи
различия Ориентального, Африканского и Мадагаскарского регионов	сравнительно невелики (ранга подобластей)	весьма существенны (ранга областей)
Новая Гвинея	часть Палеотрописа	часть Австралийской области
древние таксоны с постоянно узкими ареалами	отсутствуют	имеются

разнообразии бокоплавов (Байкал, Титикака) и изопод (Байкал), но не рыб, тогда как для тропических (например, в Великих Африканских озёрах) — наоборот, разнообразие бокоплавов и изопод мало, а рыб — высоко. Даже при сравнении озёр гораздо меньшего размера и с гораздо меньшим эндемизмом, расположенных в разных климатических поясах (Бива — в субтропическом и Ланао — в тропическом) мы наблюдаем ту же закономерность.

Основные отличия биогеографии континентальных водоёмов и суши суммированы в Табл. 4.10.

Глава 5. Биогеография бентали

Бентос, планктон и нектон

В классическом учебнике С.А. Зёрнова (1949) понятие **планктон** (включая **нектон**) — население толщи воды, или **пелагиали**, — противопоставлено **бентосу** — населению дна, или **бентали** (Рис. 5.1). Подобная точка зрения остается практически общепринятой, хотя в последнее время нектон не рассматривают как часть планктона, но всё же их вместе как население толщи воды и по-прежнему противопоставляют бентосу — населению дна.

Однако при попытках отнесения отдельных видов к той или иной группе, выясняется, что не всё так просто. Степень связи вида с дном варьирует в широких пределах. Более того, некоторые виды занимают разный биотоп в различных водоёмах. Так, *Mysis relicta* в Ладожском озере ведёт пелагический образ жизни, а в других озёрах — нектобентический. Чисто бентических видов, т. е. таких, которые проводили

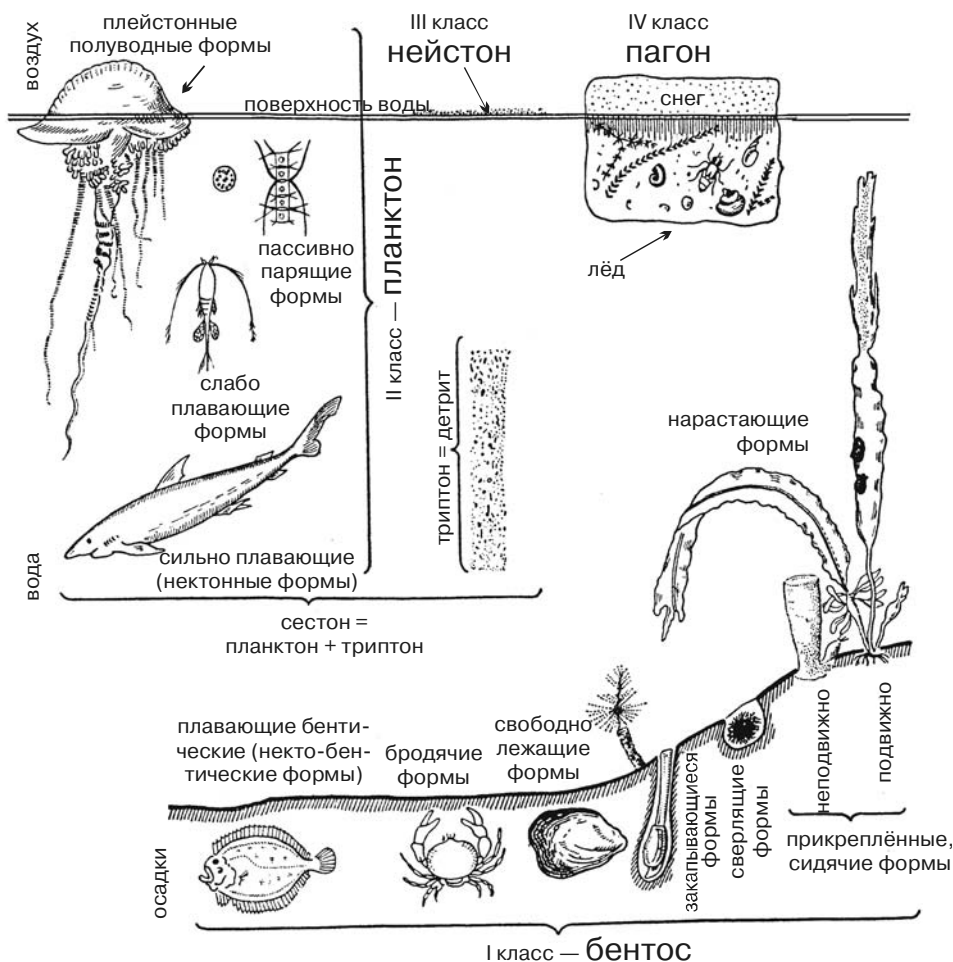


Рис. 5.1. Основные классы водных биоценозов. По С.А. Зёрнову (1949).

В Главе не рассмотрены подробно разные типы сообществ и экология бентоса, поскольку они достаточно подробно разобраны в моей недавно вышедшей книге (Жирков, 2010).

бы 100% своей жизни на дне, немного. Большая часть видов часть жизненного цикла проводит на дне, а часть — в толще воды. Это приводит к появлению дополнительных терминов. В бентосе различают **бентические**, **демерсальные** и **бентопелагические** виды. Бентические виды проводят большую часть жизни на дне, демерсальные и бентопелагические — плавают над дном. Термины «демерсальный» и «бентопелагический» — синонимы, первый употребляют в ихтиологии, второй — в остальных частях гидробиологии. Аналогично в планктоне выделяют **голопланктон** для строго планктонических организмов и **меропланктон** для планктонных организмов, часть жизненного цикла которых связана с дном.

В результате термины бентос и планктон (нектон) становятся менее четкими, что приводит к появлению таких терминов, как **бентопелагиаль**.

Более продуктивно классифицировать виды на основе их ареалов, а не их аутоэкологии. При использовании ареалов как логического основания, под бентосом следует понимать виды, обитающие на дне или в толще воды, непосредственно прилегающей к дну. Для их существования дно необходимо и граница их ареала проходит вблизи дна. Хотя у дна могут быть обнаружены и чисто пелагические виды, но нахождение их у дна никак не связано с наличием самого дна. Даже на больших глубинах существует биота, связанная с дном: в 10 м над дном её представители вдвое обильнее, чем в 100 м (Wishner, 1980a), основу этой придонной глубоководной биоты образуют эндемичные для неё мелкие копеподы и желетельные медузы и голотурии (Wishner, 1980b). Для существования пелагических видов дно не нужно.

«The primary difference between the life of the benthic and that of the pelagic lies in the necessity for animals in the latter to be independent of any support except that of the water» (Hesse, 1937: 177).

Такое понимание бентали и пелагиали вполне соответствует взглядам классиков (например, Hesse). Это делает выделение бентопелагиали как некоего структурного подразделения океана, т. е. понятия биоценотического уровня (см., например, Верещака, 2000, 2003) необоснованным, хотя из практических соображений термин бентопелагический может быть использован для видов бентали, большую часть жизни проводящих плавающих над дном, подобно терминам Палеарктика и Неарктика, также не имеющими биологического смысла, но

часто удобным в практических целях как условные понятия.

На малых глубинах пелагические и бентические ЦС связаны между собой гораздо теснее, чем на больших. Поэтому прибрежную зону называют неритической, а виды, её биоты — **неритические виды**. Роль бентоса в неритических сообществах часто весьма велика. Продукция бентоса (без учёта продукции пелагических личинок) в дальневосточных морях России всего в 10 раз меньше продукции зоопланктона (Шунтов, 2001). Необходимо подчеркнуть, что высокая продукция и биомасса бентоса, особенно бентоса, имеющего пелагические личинки, наблюдается почти исключительно на шельфе. В Беринговом и Охотском морях шельф занимает немногим менее половины их площади, а в российском секторе Японского моря — менее четверти (Шунтов, 2001). У видов бентоса с пелагическими личинками до половины продукции или даже более уходит на размножение. Из этого следует, что зоопланктон в значительной своей части, преимущественно на малых глубинах в периоды размножения бентоса, состоит из его личинок (местами более, чем наполовину). С.А. Милейковским для планктона, образованного пелагическими личинками донных видов, был предложен специальный термин — **ларватон**. Численность личинок одних баянусов может достигать 30000 экз./м³ (Ржепишевский, 1963). В пределе зоопланктон может состоять из личинок бентоса на 100%. Влияние бентоса на пелагиаль не ограничивается поставкой личинок. Большинство пелагических неритических видов в той или иной степени используют дно. Так, существует мнение (Заика, Макарова, 1986), что число медуз *Aurelia aurita*, являющихся одним из наиболее существенных компонентов экосистемы пелагиали Чёрного моря, прямо зависит от количества зимующих полипов (ведущих прикрепленный образ жизни), способных приступить к

стробилиации (отпочковыванию медуз). Происходящие в настоящее время изменения в Чёрном море показывают тесную взаимосвязь бентических и неритических видов.

На больших глубинах бенталь и пелагиаль связаны гораздо меньше, фактически только тем, что энергия для функционирования бентали поступает из пелагиали.

Кроме планктона и бентоса Зёрнов (1949) выделял ещё нейстон и пагон, приуроченные к поверхности: нейстон — жидкой и пагон — замерзшей воды.

В данной главе рассмотрена только биогеография бентали, биогеографии пелагиали посвящена следующая глава.

Физико-географическая характеристика Мирового океана

В глобальном масштабе наиболее существенным фактором, влияющим на распределение жизни на Земле в целом, является температура. Основным источником тепла на Земле — Солнце, с удалением от экватора количество света и тепла, поступающего от Солнца на единицу горизонтальной поверхности (инсоляция) падает. Из-за наклона оси вращения Земли большее количество солнечной энергии попеременно получает то Северное, то Южное полушария (Рис. 5.2). Вода поглощает тепло значительно эффективнее суши. Океан поглощает на 25–50% больше тепла, чем расположенная на той же широте суша. Теплоёмкость всей атмосферы в 4 раза меньше теплоёмкости десятиметрового слоя Мирового океана. Однако, в отличие от поверхности суши, солнечное излучение редко или вовсе не попадает на боль-

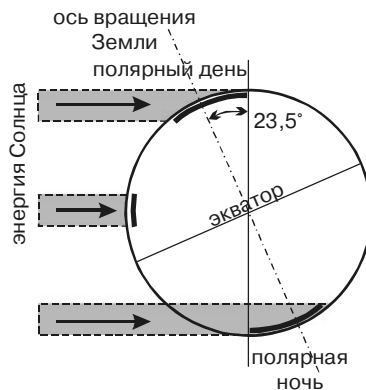


Рис. 5.2. Распределение инсоляции на поверхности Земли. Из-за сферической поверхности приэкваториальные районы получают больше солнечной энергии на единицу площади, чем приполярные, поскольку то же количество энергии распределяется на большую площадь. Наклон оси вращения Земли к плоскости орбиты приводит к появлению сезонов и полярных дней и ночей.

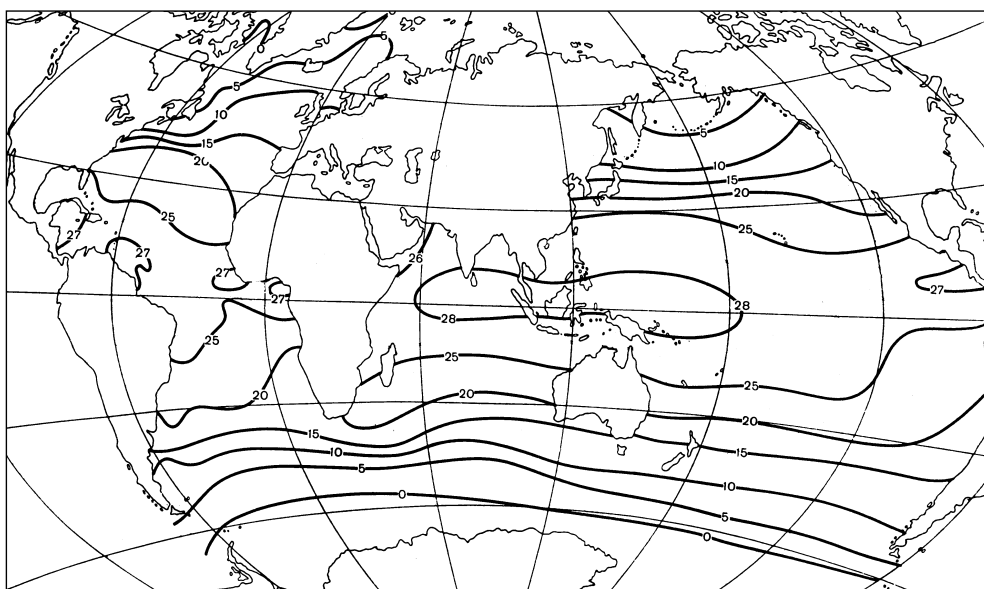


Рис. 5.3. Средние годовые изотермы поверхности Мирового океана. По В.Н. Степанову (1974).

шую часть поверхности морского дна, поскольку его поглощает сравнительно тонкий поверхностный слой воды.

Неравномерное в пространстве и времени поступление солнечной энергии приводит к возникновению разности температуры на различных участках Земли и компенсирующей её циркуляции атмосферы и воды. Поэтому распределение температуры в гидросфере и систему водной циркуляции целесообразно рассмотреть вместе. Циркуляция воды влияет и на многие другие факторы внешней среды. От неё также зависит распределение растворённых газов (кислорода, углекислого газа и др.), минеральных солей, пищи (детрита, фитопланктона и т. п.). Более того, скорость течения сама по себе является одним из основных факторов, влияющих на распределение морских СС.

Изотермы воды на поверхности имеют в первом приближении широтное строение (Рис. 5.3). Более детальный анализ показывает, что в средних широтах у восточных берегов материков вода холоднее, чем у западных. Отклонение изотерм от широтного обусловлено в первую очередь существующей системой течений. Меньшее значение имеют атмосферная циркуляция, рельеф и альbedo (отражающая способность) поверхности Земли в данном месте и другие факторы.

Поверхностные течения Мирового океана

Существующую систему современных течений, вод и водных масс* легче понять, разобравшись в причинах их возникновения. Воздух нагревается на экваторе сильнее, чем в других районах. Из-за нагревания воздуха уменьшается его удельный вес, и он поднимается вверх. По мере удаления от поверхности Земли температура поднимающегося воздуха снижается, содержащаяся в нём влага конденсируется и выпадает дождём. Поднявшийся воздух движется по направлению к полюсам. На его место приходит воздух из более высоких широт. В результате в каждом полушарии образуется конвекционная ячейка в меридиональной плоскости, действующая круглый год. Казалось бы, результатом действия этой пары конвекционных ячеек должно быть выравнивание температуры на экваторе и полюсах. Однако из-за вращения Земли на любое движущееся тело действует сила Кориолиса. Причина возникновения этой силы — вращение Земли. Она стремится повернуть объект направо по отношению к его движению в Северном полушарии и налево — в Южном. Результатом действия силы Кориолиса является возникновение в атмосфере Земли двух конвекционных ячеек Гадлея** вместо одной (Рис. 5.4). Первая от экватора ячейка расположена в каждом полушарии примерно между экватором и 30° широты. Дующие здесь ветра — пассаты — весьма постоянны, поэтому по-английски их называют trade winds, т. е. их постоянство англичане использовали в торговых плаваниях.

В субтропиках воздух опускается. Из-за возрастания давления он нагревается. При этом, хотя содержание воды в воздухе остаётся постоянным, его относительная влажность падает, поскольку с ростом температуры его влагоёмкость возрастает, а взятыя влага неоткуда. Поэтому там, где опускающийся воздух достигает поверхности Земли количество осадков понижено. Вся эта система смещается в течение года на 5–15° широты к северу или югу от экватора вслед за перемещением Солнца, поэтому довольно широкий пояс в разные сезоны года попадает то под влияние перемещающегося пояса тропических дождей, то сухих пассатов. Меняющееся во времени и пространстве количество осадков приводит не только к общеизвестным явлениям: образованию сухого субтропического и влажного тропического поясов, но и к сезонной динамике солёности в океане.

* Наиболее глобальные компоненты Мирового океана называют **водами**. Локальные воды называют **водными массами**, при этом указывают место их образования или иную отличительную особенность.

Опускаясь около 30° широты воздух только частично движется к экватору, частично же — к полюсам. Ветер этот не столь силен и постоянен, как пассаты, но, в общем, имеет направление с запада на восток. У примерно 60° широты он встречается с ветром, дующим от полюса и имеющим преимущественно направление с востока на запад. Из-за наличия сезонов схема циркуляции зимой и летом различается: ветер от полюса преобладает зимой, от тропика — летом. Средние многолетние направление и скорость ветра на поверхности Мирового океана показаны на Рис. 5.5.

Ветер, дующий у поверхности моря, передаёт воде часть своей энергии, создавая волны и течения. Однако из-за действия силы Кориолиса направление движения воды отличается от направления ветра. Самый верхний слой воды движется под 45°

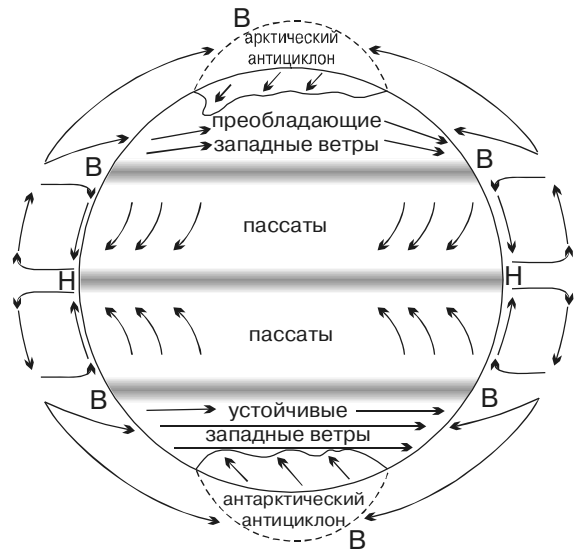


Рис. 5.4. Схема циркуляции атмосферы Земли. В — области высокого давления (антициклоны); Н — области низкого давления (циклоны); стрелки — преобладающее направление ветра, серым показаны переходные области. Показана ситуация во время весеннего или осеннего равноденствия (солнце в зените над экватором). По Габауэру из Вальтера, 1968).

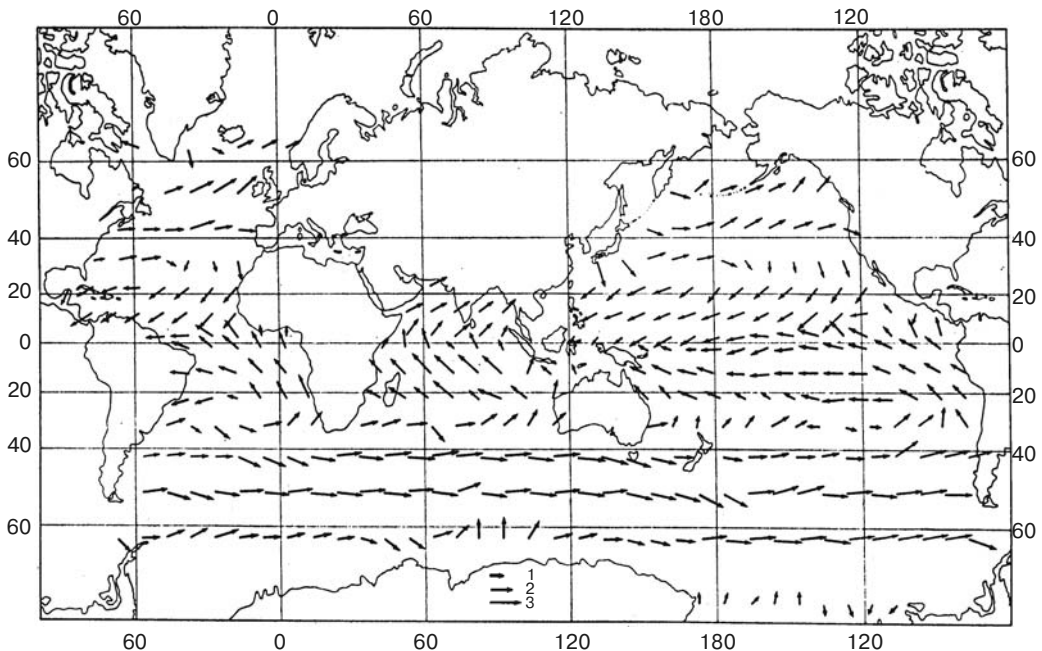


Рис. 5.5. Средние многолетние векторы касательного напряжения ветра на поверхности Мирового океана. По В.А. Буркову (1980).
1 — 0–25; 2 — 25–100; 3 — >100 дин/см².

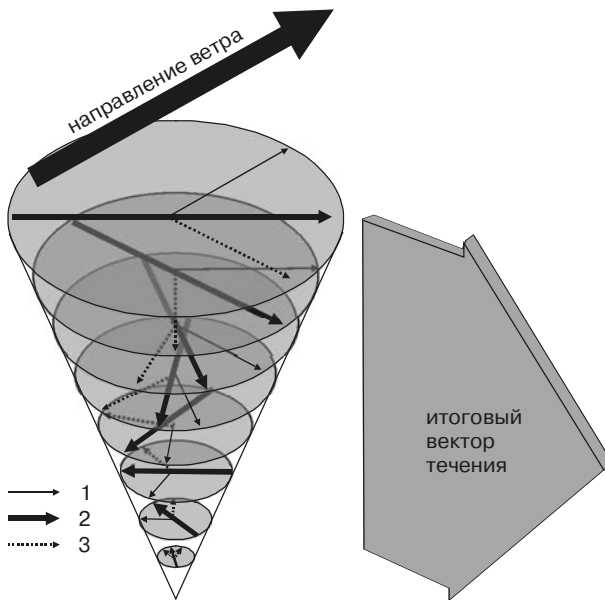


Рис. 5.6. Спираль Экмана.

Показана ситуация для Северного полушария. 1 — вектор силы вышележащего слоя; 2 — итоговый вектор течения для данного слоя; 3 — сила Кориолиса. Объяснения в тексте.

ния возникают как замыкающие звенья при расчленении широтных течений материками. В результате образуются глобальные антициклонические (=антициклональные) субтропические круговороты**. В настоящее время их пять. У экватора широтные течения южного и северного круговорота соединяются в одно экваториальное пассатное течение. Высота нагонов у западных берегов океанов достигает метра (Рис. 5.7). Экваториальные течения в каждом океане распространяются на глубину 50–100 м, ниже их в обратном направлении идут противотечения. Западные меридиональные течения уже и быстрее, поэтому они более известны (например, Гольфстрим и Куроисио). Их средние скорости достигают 1 м/сек (3,6 км/час). Гольфстрим, Куроисио и аналогичные течения в южном полушарии переносят тёплую воду от экватора в высокие широты. Северная ветвь Гольфстрима является «печкой» Европы, отсюда в Европу поступает 1/4 тепла. Таким образом, к пассатной циркуляции добавляется циркуляция вод, выравнивающая температуры низких и высоких широт. Это выравнивающее действие особенно сказывается в Европе, где средняя температура значительно выше, чем в Азии на тех же широтах (Рис. 5.8). Восточные меридиональные течения шире и медленнее. С увеличением глубины скорость течения постепенно уменьшается, но поверхностные течения прослеживаются примерно до глубины 1000–1500 м. На ход течения оказывает существенное влияние и подводный рельеф, причём не только в пределах шельфа. Так, отклонение Циркумантарктического течения от правильного круга связано с подводными горами на глубинах до 4000 м. Уровень океана в центре антициклонических круговоротов поднимается и достигает 2090 дин. см. Общая схема поверхностной циркуляции показана на Рис. 5.9 и Рис. 5.10.

* По имени шведского океанографа Vagn Walfrid Ekman (1874–1954), описавшего механизм этого явления.

** В антициклонических круговоротах вода движется по часовой стрелке в Северном полушарии и против — в Южном, в циклонических — наоборот (см. Рис. 5.21).

к направлению ветра. Каждый более глубокий слой воды отклоняется далее направо (в Северном полушарии, в Южном — налево). Но, поскольку с увеличением глубины сила, с которой действует верхний слой на нижний из-за потерь на трение уменьшается, вектор движения более глубоких слоёв меньше, чем вышележащих. В результате образуется спираль Экмана* (Рис. 5.6). А результирующее направление движения воды направлено под прямым углом к направлению ветра. Наиболее выраженными и постоянными являются дующие с запада на восток в поясе 40–60° широты и с востока на запад вдоль экватора пассаты. Поэтому основными поверхностными течениями Мирового океана являются широтные. Меридиональные течения

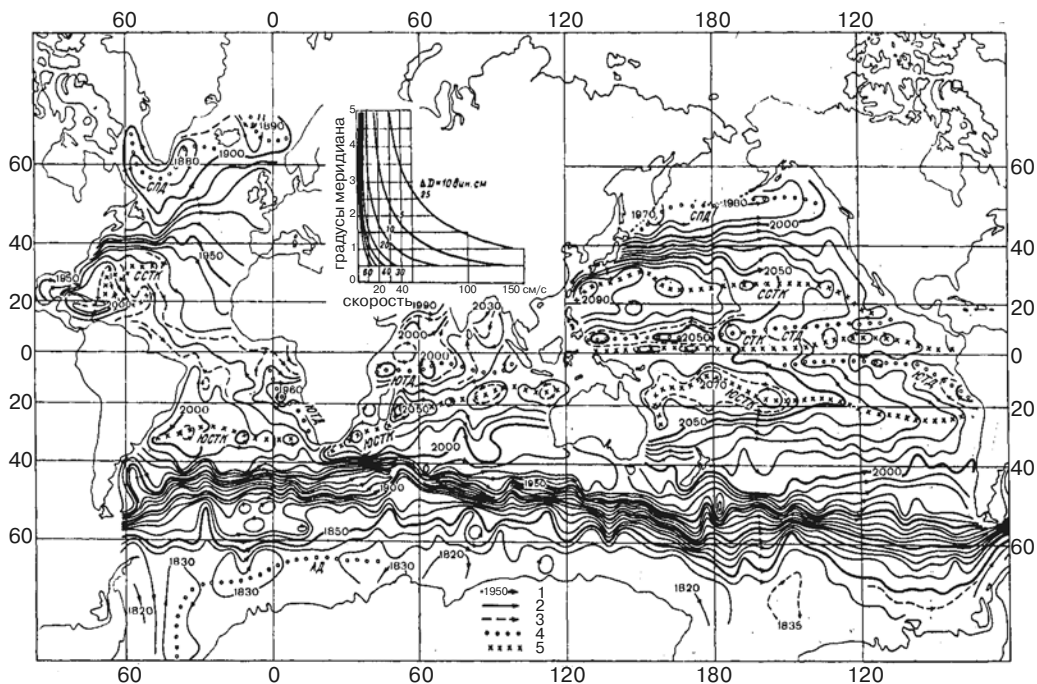


Рис. 5.7. Средняя многолетняя годовая динамическая топография поверхности Мирового океана. По В.А. Буркову (1980).

1–3 — динамические горизонты, кратные: 1 — 50 дин. см., 2 — 10 дин. см., 3 — 5 дин. см.; 4 — дивергенции: АД — антарктическая, ЮТД — южная тропическая, СТД — северная тропическая, СПД — субполярная; 5 — конвергенции: ЮСТК — южная субтропическая, СТК — северная тропическая, ССТК — северная субтропическая. На врезке — график для определения скорости геострофического течения.

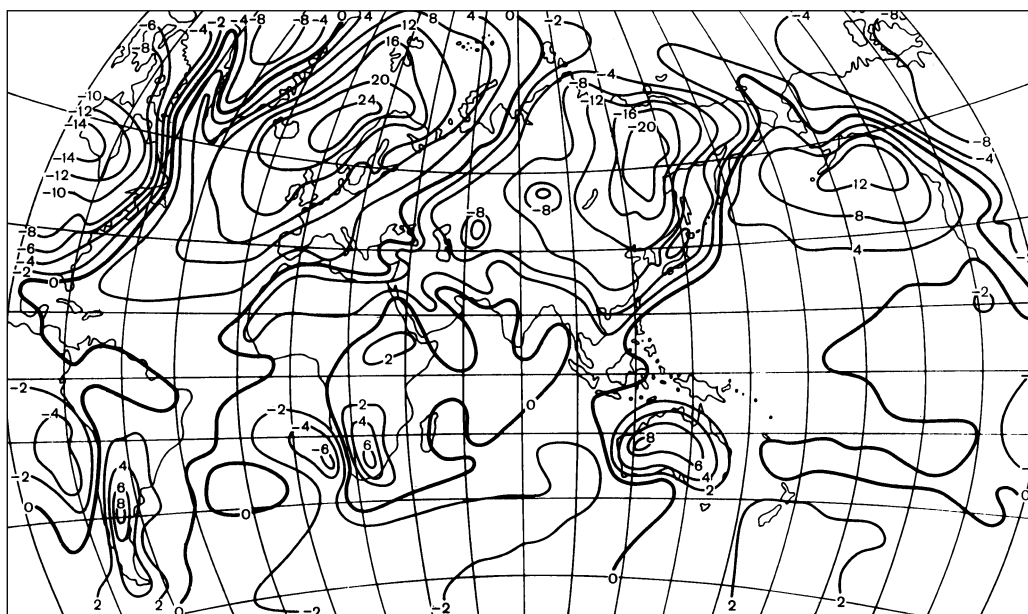


Рис. 5.8. Отклонения температуры воздуха (изоаномалы) от средней для данной широты в январе. По А.С. Мониному, Ю.А. Шишкову (1979).

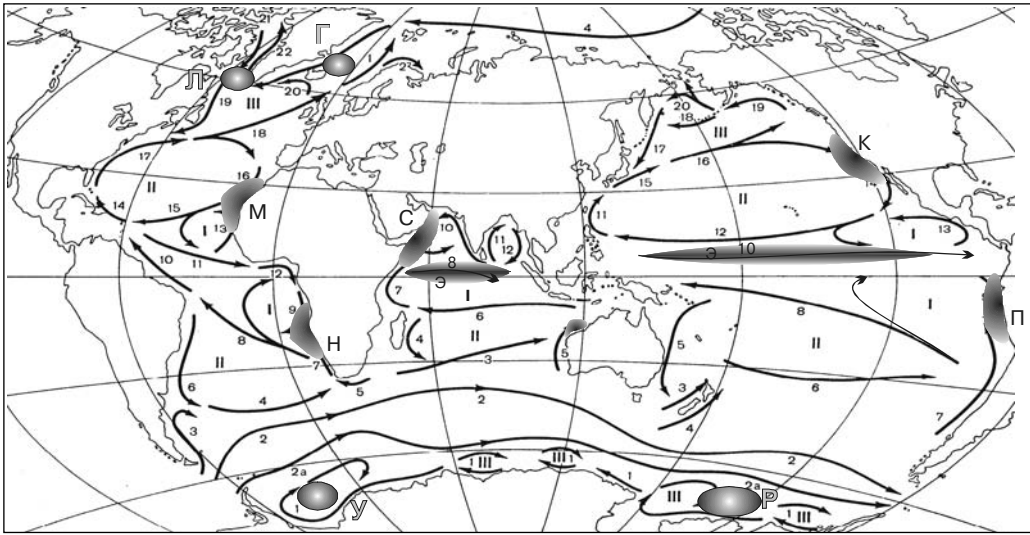


Рис. 5.9. Основные поверхностные течения и апвеллинги Мирового океана.

I — циклонические тропические, II — антициклонические субтропические, III — циклонические высокоширотные; 1 — Прибрежное антарктическое, 2 — Антарктическое циркумполярное, 2а — его южная ветвь; **Атлантический океан:** 3 — Фолклендское, 4 — Южно-Атлантическое, 5 — Игольное, 6 — Бразильское, 7 — Бенгальское, 8 — Южное пассатное, 9 — Ангольское, 10 — Гвианское, 11 — Экваториальное противотечение Ломоносова; 12 — Гвинейское, 13 — Зеленого мыса, 14 — Антильское, 15 — Северное пассатное, 16 — Канарское, 17 — Гольфстрим, 18 — Северо-Атлантическое, 19 — Лабрадорское, 20 — Ирмингера, 21 — Баффиново, 22 — Западно-Гренландское; **Индийский океан:** 3 — Южноиндоокеанское, 4 — Мадагаскарское, 5 — Западно-Австралийское, 6 — Южное пассатное, 7 — Сомалийское, 8 — Экваториальное противотечение Тареева, 9 — Западно-Аравийское, 10 — Восточно-Аравийское, 11 — Западно-Бенгальское, 12 — Восточно-Бенгальское; **Тихий океан:** 3 — Западно-Новозеландское, 4 — Восточно-Новозеландское, 5 — Восточно-Австралийское, 6 — Южно-Тихоокеанское, 7 — Перуанское, 8 — Южное пассатное; 9 — Перуано-Чилийское, 10 — Экваториальное противотечение Кромвеля, 11 — Минданао, 12 — Северное пассатное, 13 — Мексиканское, 14 — Калифорнийское, 15 — Куроиси, 16 — Северо-Тихоокеанское, 17 — Ойясио, 18 — Алеутское, 19 — Аляскинское, 20 — Восточно-Беринговоморское; **Северный Ледовитый океан:** 1 — Норвежское, 2 — Нордкапское, 3 — Восточно-Гренландское, 4 — Западное арктическое, 5 — Тихоокеанское. По В.Н. Степанову (1974).

Апвеллинги: К — Калифорнийский, М — Марокканский, Н — Намибийский, П — Перуанский, С — Сомалийский, А — Австралийский, Э — экваториальные.

Основные зоны образования глубинных вод: Л — Лабрадорское, Г — Гренландское, А — Антарктические (по Gordon, 2001).



Рис. 5.10. Схема течений Мирового океана.

На юге круговороты объединяет Циркумантарктическое циклоническое течение. В высоких широтах Северного полушария циклонические круговороты расположены у Алеутских островов и в Скандском бассейне (Норвежское + Гренландское моря).

Как уже было сказано, теплоёмкость всей атмосферы в 4 раза меньше теплоёмкости десятиметрового слоя Мирового океана. Поэтому выраженность градиента «экватор—полюс» зависит от существующей в данный момент системы течений. Основной двигатель течений на Земле — пассаты, они создают течения вдоль экватора с востока на запад. Меридиональные течения возникают только в том случае, если экваториальные течения встречают препятствия (ныне это — Панамский перешеек и Евразия). Сколь далеко к полюсам идут меридиональные течения определяют два фактора:

- ширина океана: океан может оказаться достаточно широким, чтобы меридиональное течение превратилось в широтное, как это ныне имеет место в Тихом океане (Курисио), но не в Атлантическом (Гольфстрим);
- наличие или отсутствие преград на его пути, причём преграды могут быть как в виде суши или подводных хребтов (например, Фареро-Исландский порог), так и в виде приполярных круговых течений (Циркумантарктическое течение).

Если формируются мощные меридиональные течения, не встречающие на своём пути преград, то они значительно выравнивают градиент «экватор—полюс», снижая температуру низких широт и повышая температуру высоких.

В тех местах, где экваториальные течения отходят от восточных берегов океанов, образуется недостаток воды. Его компенсируют с одной стороны (сбоку) течения, идущие из более высоких широт, с другой (снизу) — подток глубинных вод. Такие районы называют апвеллинги (от англ. upwelling) Как приходящие вдоль берегов из высоких широт, так и глубинные воды обуславливают более низкую температуру воды районов апвеллингов, заметную на карте изотерм. Несколько отличны процессы, происходящие в Сомалийском апвеллинге: он расположен у западного берега океана и понижение температуры здесь не столь выражено. Его вызывает Сомалийское течение, которое в свою очередь вызывают муссоны Аравийского залива. Изменение направления муссона приводит к изменению Сомалийского течения за несколько недель на глубину до 1 км (Longhurst, 1998: 49). Поднимающиеся в апвеллингах воды сравнительно богаты биогенами. Это обуславливает их постоянно высокую первичную продукцию. Апвеллинги — одни из наиболее продуктивных районов Мирового океана. Особенно известен Перуанский апвеллинг. Основные апвеллинги (Перуанский, Калифорнийский, Намибийский и Канарский) существуют постоянно, хотя их интенсивность колеблется. Наиболее известно ослабление Перуанского апвеллинга, так называемое Эль-Ниньо.

Кроме прибрежных апвеллингов, сила Кориолиса создаёт экваториальный апвеллинг, особенно хорошо выраженный в Тихом океане. Причина возникновения этого апвеллинга в том, что вектор силы Кориолиса меняется с правого на левый при пересечении экватора. Таким образом, Северное пассатное течение переносит воду направо (на север), а Южное пассатное — налево (на юг). В результате на самом эк-

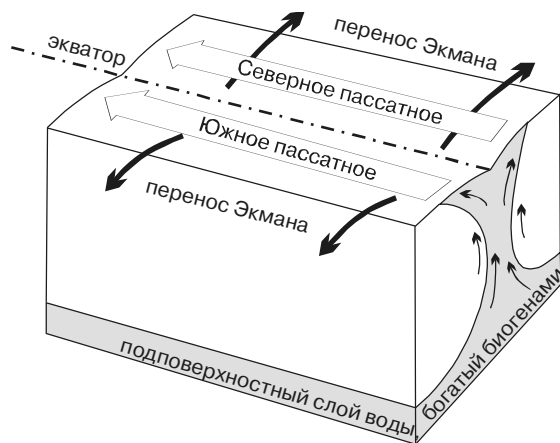


Рис. 5.11. Экваториальный апвеллинг. Объяснения в тексте.

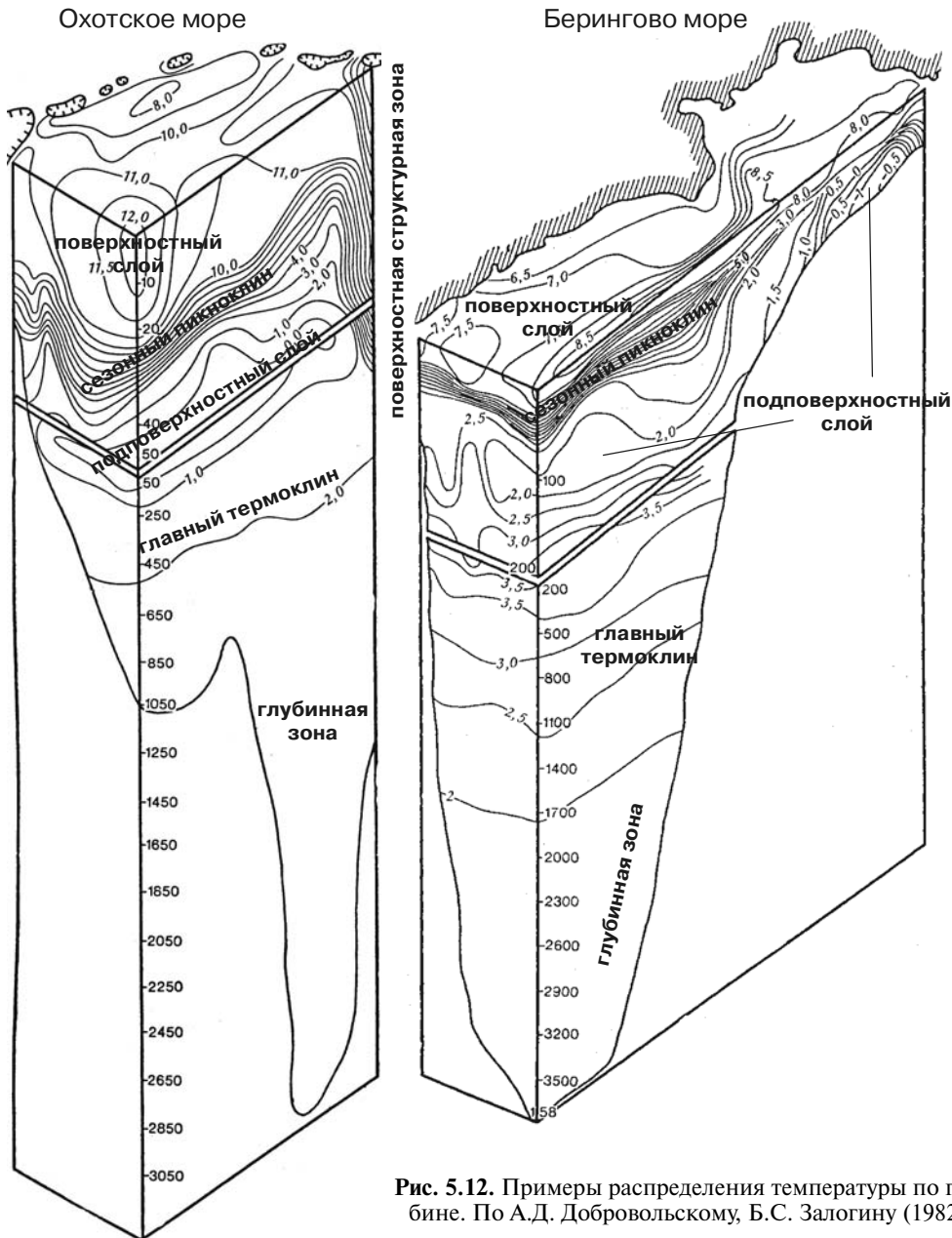


Рис. 5.12. Примеры распределения температуры по глубине. По А.Д. Добровольскому, Б.С. Залогину (1982).

ваторе вода на поверхности расходится в разные стороны и на её место поднимается вода из глубины (Рис. 5.11). Экваториальные апвеллинги не столь интенсивны, как прибрежные, но из-за их большой площади, значительно превышающей площадь прибрежных, они обеспечивают создание большого количества первичной продукции.

Положение основных апвеллингов показано на Рис. 5.9.

Высокая первичная продукция апвеллингов приводит к высокому потоку органического углерода на морское дно, вплоть до абиссальных глубин (Рис. Ц8).

Кроме упомянутых прибрежных и экваториальных апвеллингов имеется множество гораздо более мелких апвеллингов в разных районах Мирового океана

Не следует представлять апвеллинги как ламинарные восходящие потоки. В реальности — это сложная непрерывно меняющаяся система циклонических и антициклонических круговоротов и меандр.

Вертикальная циркуляция

Поскольку основной нагрев воды осуществляет Солнце, на поверхности вода имеет более высокую температуру, чем внизу. В реках и других текучих водотоках из-за турбулентного движения воды непрерывно происходит перемешивание воды, захватывающее всю её толщу. В медленно текучих и стоячих водоёмах, таких как озёра, водохранилища, пруды, старицы и т. п., а также морях основная роль в перемешивании воды переходит к ветровому волнению и вертикальной циркуляции.

Ветер перемешивает поверхностный слой воды, его толщина зависит от однородности плотности воды. Различия в плотности мешают перемешиванию, поэтому глубже всего оно распространяется при одинаковой плотности воды. Вертикальная конвекция, или циркуляция может развиваться только в том случае, когда поверхностная вода становится тяжелее, чем расположенная глубже. Плотность воды зависит от её температуры. Летом поверхностные воды прогреваются, воздействие ветра перемешивает поверхностные воды, создавая прогретый поверхностный слой, который нагревается быстрее, чем происходит перенос тепла в глубже расположенные слои. В результате формируется поверхностный пикноклин — сезонный термоклин, толщиной в десятки метров. В умеренно тёплых районах разница в температуре воды над и под термоклином может достигать 20°C и более. Примеры распределения температуры по глубине в умеренных районах глубокого моря показаны на Рис. 5.12. Толщина поверхностного слоя, перемешиваемого ветром варьирует от 25 м на востоке тропической зоны до 250 м в центре субтропических круговоротов (Longhurst, 2007).

Нижняя граница подповерхностного слоя большей частью расположена на глубинах 200–300 м, на шельфе обычно доходит до дна. В отличие от сезонного термоклина умеренных широт галоклин тропических районов существует постоянно.

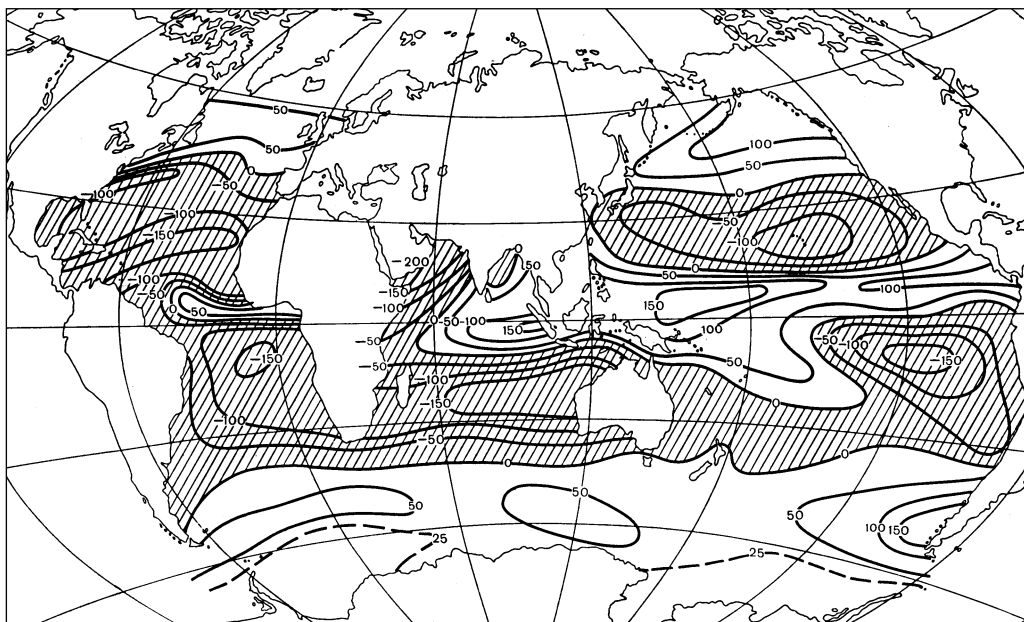


Рис. 5.13. Годовой водообмен Мирового океана с атмосферой в г/см² в год. По В.Н. Степанову (1974).

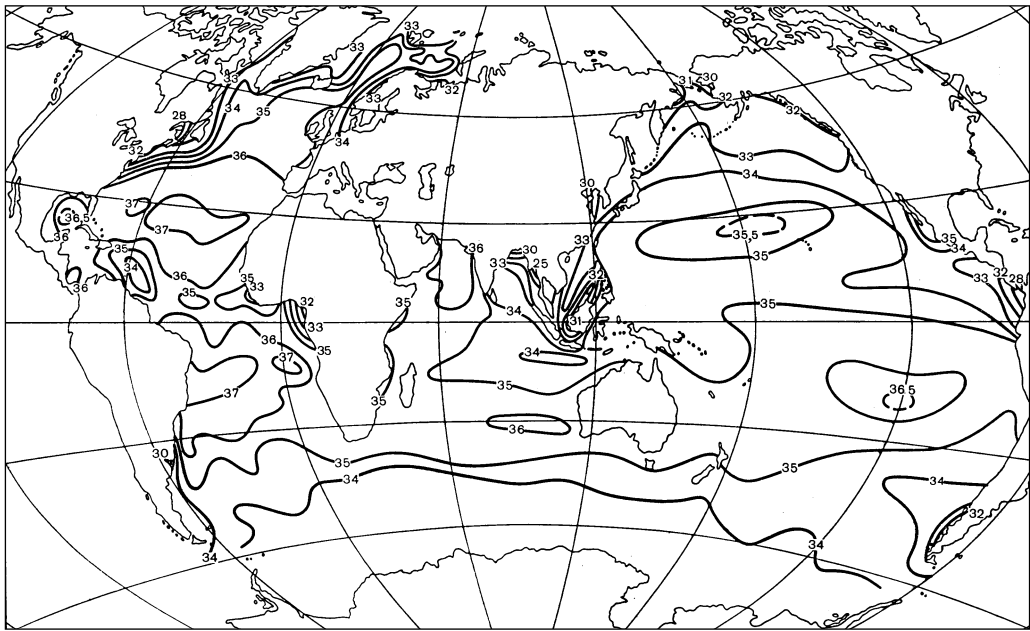


Рис. 5.14. Средняя солёность на поверхности Мирового океана. По В.Н. Степанову (1974).

На плотность морской воды, в отличие от пресной, кроме температуры, влияет солёность. При изменении температуры от 5°C до 0°C воды солёностью 35‰ её плотность изменится на $0,111\text{ г/л}$. Для того, чтобы её плотность изменилась на ту же величину при постоянной температуре 0°C достаточно увеличения её солёности с $34,862\text{‰}$ до 35‰ , т. е. всего на $0,138\text{‰}$ (McCutcheon et al., 1993). Можно сказать иначе: одно и то же изменение плотности воды температурой 0°C и солёностью 35‰ даёт изменение её температуры на 5°C и в 35 раз меньшее изменение солёности. Поэтому, в отличие от пресных водоёмов, вертикальную циркуляцию в океане вызывает в первую очередь изменение солёности, т. е. не то, что вода становится холоднее, а то, что она становится более солёной.

В реальном океане увеличение солёности воды может происходить только, если из морской воды убрать часть пресной. Это можно сделать двумя способами: ис-

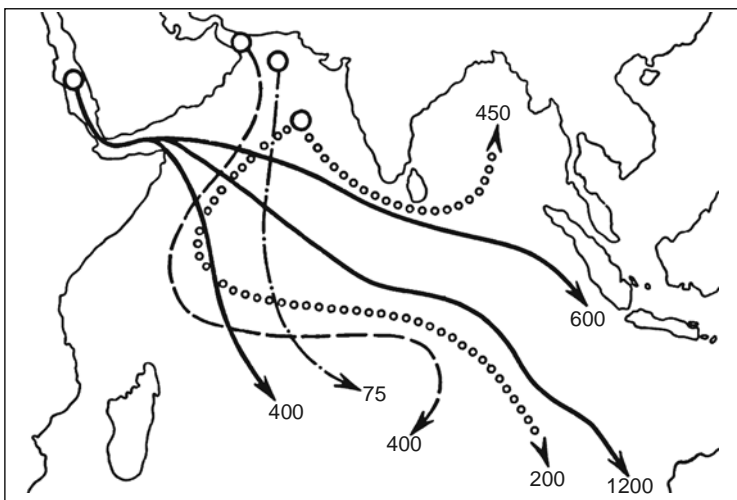


Рис. 5.15. Глубинные потоки высокосолёных вод в Индийском океане по Д. Ричфорду. Числа при стрелках — глубина в метрах. По Богданову (1975).

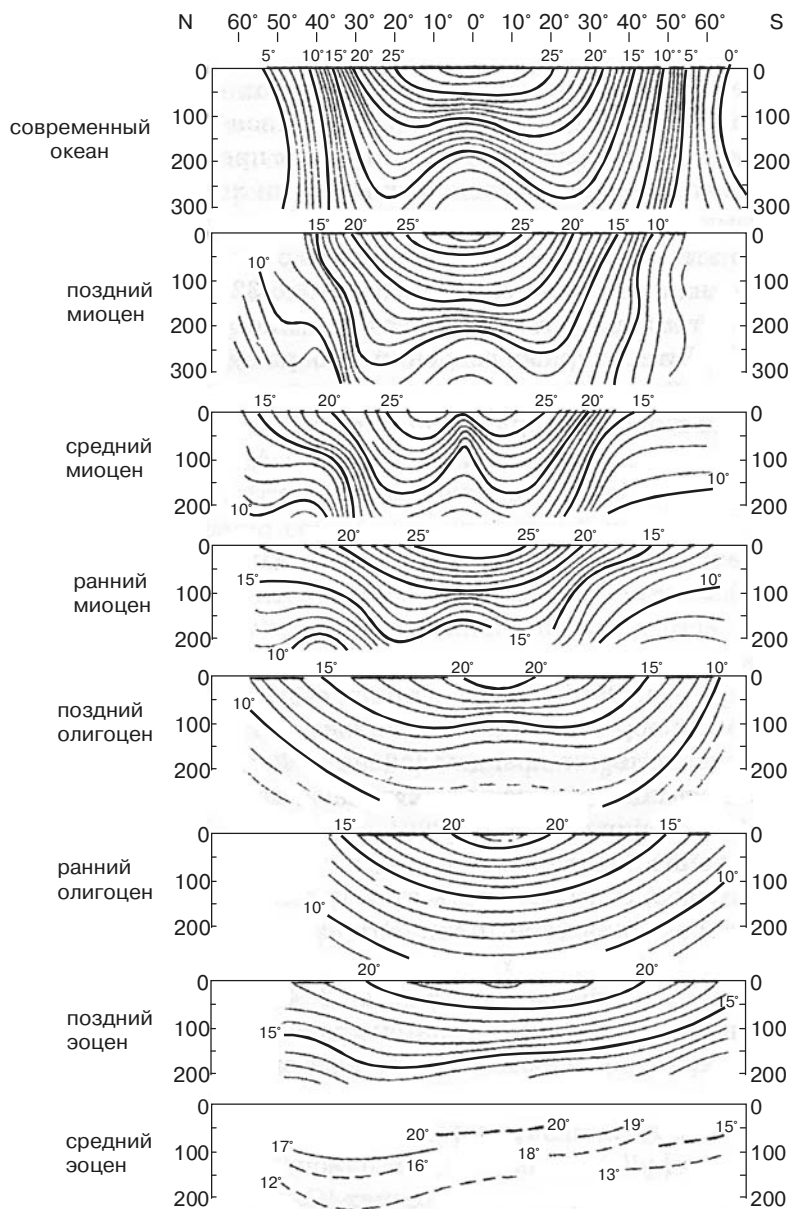


Рис. 5.15. Изменение термической структуры вод Мирового океана в кайнозое по микропалеонтологическим и изотопным данным. По Н.Б. Келлер (2012).

парением и образованием льда (который, как известно, пресный). Первый способ осуществляется в районах, где испарение превышает приток пресной воды с осадками и стоком с материка (Рис. 5.13, Рис. 5.14). В этих районах вода погружается и растекается в стороны, формируя подповерхностный слой, простирающийся от северных до южных полярных фронтов. Поверхностный и подповерхностный слои разделяет поверхностный пикноклин — галоклин. Основные места формирования подповерхностных вод в тропиках — центральные части субтропических круговоротов и север Аравийского моря.



Рис. 5.16. Становление циркумантарктического течения.

значительно меньше, чем ныне, этот тип циркуляции был основным и обеспечивал циркуляцию не только поверхностных вод Мирового океана, но и расположенных глубже, вплоть до самых больших глубин. Этот тип циркуляции можно назвать аридным, или экваториальным, поскольку опускание вод происходит в засушливых (аридных) районах вблизи экватора. Сейчас аридный тип циркуляции редко проникает на большие глубины, основной такой район — север Индийского океана (Аденский залив и Красное море) (Рис. 5.15). В настоящее время опускающиеся солёные и тёплые воды имеют плотность всё же меньшую, чем глубинные воды. Поэтому данный тип циркуляции даже в указанных районах не распространяется глубже 3 км.

При аридном типе циркуляции опускающаяся вода из-за более высокой температуры содержит гораздо меньше кислорода, чем при полярном, да и интенсивность такой циркуляции гораздо меньше. Даже ныне в Аденском заливе и Красном море, т.е. в местах непосредственного опускания воды уже на материковом склоне наблюдается резкое падение содержания кислорода, почти до 0. Если же опускавшаяся вода растекалась к полюсам, то и то малое количество кислорода, которое она содержала, расходовалось при движении к полюсам на окисление полностью. В результате, в периоды господства циркуляции аридного Мировой океан был резко стратифицирован на нижний бескислородный слой, в котором может существовать только бактериальная анаэробная жизнь и верхний, аэробный. Положение границы между ними определяли местные факторы: ветровое волнение, течения и т. д. Кроме того в периоды аридной циркуляции температура глубинных вод была гораздо выше, а скорость их обмена гораздо меньше.

Поскольку при аридном типе вертикальной циркуляции глубины океана не содержали кислорода, аэробная жизнь на больших глубинах за историю Земли несколько раз уничтожалась и возникала вновь при установлении циркуляции полярного типа. Изменение термической структуры океана во второй половине кайнозоя показаны на Рис. 5.15. Считается, что заселение абиссальных глубин океана многоклеточными происходило как минимум трижды: в докембрии (первичное заселение), карбоне — перми и кайнозойе, предшествующая фауна гибла в периоды тёплого климата, когда существовала только циркуляция экваториального типа.

Другой механизм вертикальной циркуляции основан на том, что вода становится более солёной из-за образования льда. Этот тип вертикальной циркуляции (его можно назвать полярный) ныне основной. Для возникновения циркуляции полярного типа необходимо охлаждение поверхностных вод у полюсов ниже температуры замерзания морской воды, т.е. резкий температурный градиент экватор—полюс. Он возникает при слабом переносе тепла течениями от экватора. Меридиональные течения (Гольфстрим, Курсио и др.) возникают как замыкающие звенья при расчленении широтных материками. Если бы океан у экватора был бы непрерывен, меридиональные течения не возникали бы. То, насколько далеко к полюсам распростра-

Аналогичным образом (но в гораздо меньших масштабах) солёность воды возрастает в некоторых тропических лагунах и эстуариях, например рек Гамбии и Сенегала. Испарение здесь превышает пресноводный сток и солёность поступающей морской воды увеличивается. Эта очень солёная вода поступает обратно в океан как придонное течение.

В периоды истории Земли, когда температурный градиент экватор—полюс был значи-

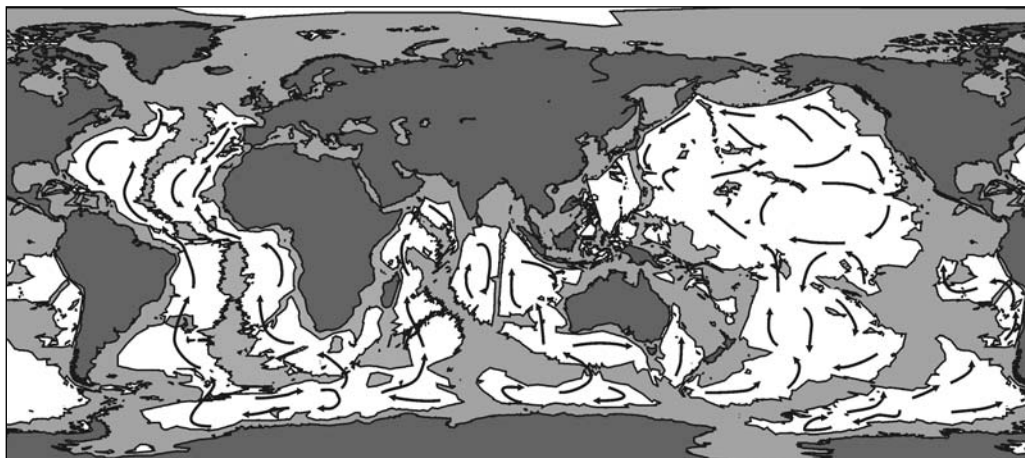


Рис. 5.17. Придонные течения. Глубины менее 4000 м залиты. По В.Н. Степанову (1974).

ются меридиональные течения, определяет также конфигурация и положение материков. В Тихом океане расстояние между материками велико и меридиональные течения под действием силы Кориолиса успевают повернуть в широтном направлении. Атлантика гораздо уже, поэтому Гольфстрим идёт тут гораздо севернее. К тому же Берингов пролив гораздо уже пролива между Гренландией и Европой, поэтому, даже если бы Тихий океан был бы гораздо уже, тёплые воды всё равно не могли бы проникнуть в Северный Ледовитый. Другой фактор, препятствующий меридиональному переносу тепла — формирование широтных течений, что видно на примере Антарктиды. Антарктида почти всегда была расположена в районе полюса, однако оледенение там развилось только примерно 25 млн. лет назад, хотя её похолодание началось значительно раньше. Существовавшая в мезозое и начале кайнозоя система течений от экватора к полюсу обеспечивала низкий температурный градиент экватор—полюс. Возрастание этого градиента обусловлено возникновением циркумантарктического течения, идущего по 40–50° ю.ш. вокруг Антарктиды. Это течение изолирует Антарктиду, делая невозможным перенос тепла течениями от экватора. Становление циркумантарктического течения происходило постепенно, по мере установления географической изоляции Антарктиды в результате дрейфа материков. Первоначально Антарктида составляла единый материк с Австралией и Южной Америкой. Примерно 50–55 млн. лет назад произошло отделение Австралии от Антарктиды (Рис. 5.16). Около 38 млн. лет назад углубился пролив к югу от Тасмании, а около 25 млн. лет назад образовался глубоководный пролив Дрейка между Антарктидой и Южной Америкой. Этот момент и является временем рождения циркумантарктического течения (окончательно оно сформировалось только 12–15 млн. лет назад). С этого момента существовавшие и ранее горные ледники Антарктиды превратились в единый покровный ледниковый щит — началось оледенение Антарктиды. Увеличение градиента температуры в конце кайнозоя привело к возрастанию роли полярных районов как конденсаторов влаги, а лёд снижает температуру соседних районов, т. е. система работает с положительной обратной связью. Поэтому, возникнув 25 млн. лет назад, несмотря на происходившие колебания климата, ледник Антарктиды за это время ни разу не растаял.

В настоящее время глубинные и придонные воды формируются в трёх районах: в Северной Атлантике, у Антарктиды и в Гренландском море. В Северной Атлантике воды формируются у Лабрадора и к востоку и юго-востоку от Гренландии. Их температура 1,8–3,2°С, солёность 34,91–35,00‰. Они распространяются по всему Мировому океану вплоть до залива Аляска. У Антарктиды воды формируются в морях Уэд-

дела, Росса и, возможно, других районах. Они плотнее североатлантических ($-0,9^{\circ}\text{C}$, $34,62\%$), поэтому они погружаются глубже. Граница между североатлантическими и антарктическими глубинными водами проходит примерно по 4 км. Кроме того, в Северном Ледовитом океане и в Гренландском море у Шпицбергена формируется своя глубинная вода с температурой $-1,8 - -1,9^{\circ}\text{C}$ и солёностью $34,8-34,9\%$. Эта глубинная вода самая плотная, но её распространению за пределы Северного Ледовитого океана препятствует гребень, идущий от Шетландских островов через Фарерские острова и Исландию к Гренландии. Иногда она всё же переливается через порог и заполняет котловины Северной Атлантики.

Придонные течения имеют явную тенденцию следовать изобатам. На Рис. 5.17 показана схема современных придонных течений на больших глубинах (глубже 4 км). Опускание вод, наряду с воздействием ветра, является двигателем современной циркуляции Мирового океана.

Придонные и глубинные воды и поверхностные и подповерхностные разделяет главный термоклин. Верхняя его граница расположена примерно на 300 м, где температура воды на большей части Мирового океана около 10°C . Глубже наблюдается плавное и замедляющееся понижение температуры до глубины примерно 1500 м, где температура около 3°C , т. е. температурный градиент главного пикноклина меньше, чем сезонного. Но, благодаря большой вертикальной протяженности, этот слой гораздо устойчивее слоя сезонного термоклина и, в отличие от него, никогда не исчезает. Воды, располагающиеся выше главного термоклина, называют **эпипелагиаль**, ниже — **батипелагиаль**. В субполярных районах главный термоклин выходит на поверхность. Эти районы получили название **полярные фронты**. Отсутствие в районах полярных фронтов главного термоклина позволяет периодически развиваться интенсивной вертикальной конвекции, обеспечивая приток биогенов в фотическую зону. Поэтому, несмотря на низкую температуру, в районах полярных фронтов высокая среднегодовая первичная продукция. Высокая первичная продукция районов полярных фронтов приводит к высокому потоку органического углерода на морское дно, вплоть до абиссальных глубин (Рис. Ц.#).

На расстоянии до нескольких десятков метров над дном находятся придонные пикноклины. Большую часть времени расположенный между ними и дном придонный слой отличается повышенной прозрачностью, по-видимому, из-за фильтрационной активности бентоса. Это часто видно невооружённым глазом при погружениях с аквалангом или из подводных аппаратов (на больших глубинах, вплоть до абиссальных). Тем не менее, для данного слоя характерны периодически возникающие сильные течения (донные шторма). Во время этих штормов может резко (на порядок) и быстро (в течение нескольких часов) увеличиваться скорость размыва донных осадков, животные могут даже быть вымыты из грунта; соответственно увеличивается мутность и толщина придонного слоя. Слой повышенной мутности (**нефелюидный**) в открытом океане может достигать толщины нескольких сотен метров. Лучше всего нефелюидный слой выражен у подножия материкового склона.

Образование льда

Образование льда в пресной воде

Нагретая солнцем вода поверхности водоёма имеет плотность ниже воды, расположенной глубже. Это различие плотности препятствует вертикальной циркуляции. Для того, чтобы она развилась, необходимо, чтобы плотность поверхностной воды снизилась до плотности воды, её подстилающей. В пресных водоёмах плотность воды нелинейно зависит от функция температуры (Рис. 5.18). Пресная (вернее — дистиллированная) вода имеет максимальную плотность при $+4^{\circ}\text{C}$ (точнее — $+3,98^{\circ}\text{C}$). Почти дистиллированная вода в природе встречается только во влажном тропическом лесу, обычно же пресная вода содержит некоторое количество солей и

температура её наибольшей плотности поэтому всегда немного меньше 4°C . При понижении температуры воды ниже 4°C плотность воды опять уменьшается. Следовательно, придонные слои не могут иметь температуру ниже 4°C (по крайней мере до тех пор, пока вышележащие не замерзнут).

Поскольку основной источник тепла — Солнце, то летом поверхностные слои имеют более высокую температуру, т. е. меньшую плотность, чем придонные.

В водоёмах высоких и умеренных широт и в горных водоёмах низких широт температура поверхности в течение года переходит рубеж в 4°C . Результатом этого являются следующие процессы (Рис. 5.19):

1. Осенью плотность воды возрастает из-за снижения поверхностной температуры и становится больше плотности нагретых за лето нижележащих слоёв. Поэтому поверхностная вода опускается, а придонная — поднимается. В результате, из-за малых размеров пресных водоёмов плотность быстро выравнивается по всей толще воды от поверхности до дна. Одинаковая плотность воды позволяет распространяться любым возмущениям воды (например, ветровому волнению) на всю её толщу, что дополнительно увеличивает перемешивание воды в этот период года.

2. При дальнейшем снижении температуры воздуха (ниже 4°C) плотность поверхностных слоёв уменьшается и становится ниже плотности нижележащих слоёв, это препятствует вертикальной циркуляции. Поэтому температура глубинных слоёв

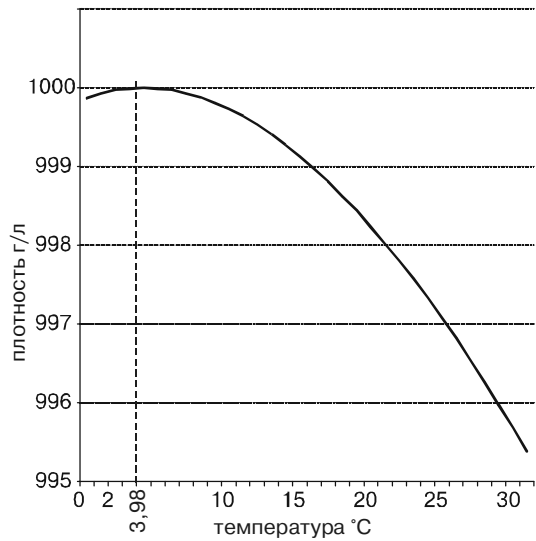


Рис. 5.18. Зависимость плотности дистиллированной воды от температуры (по McCutcheon et al., 1993).

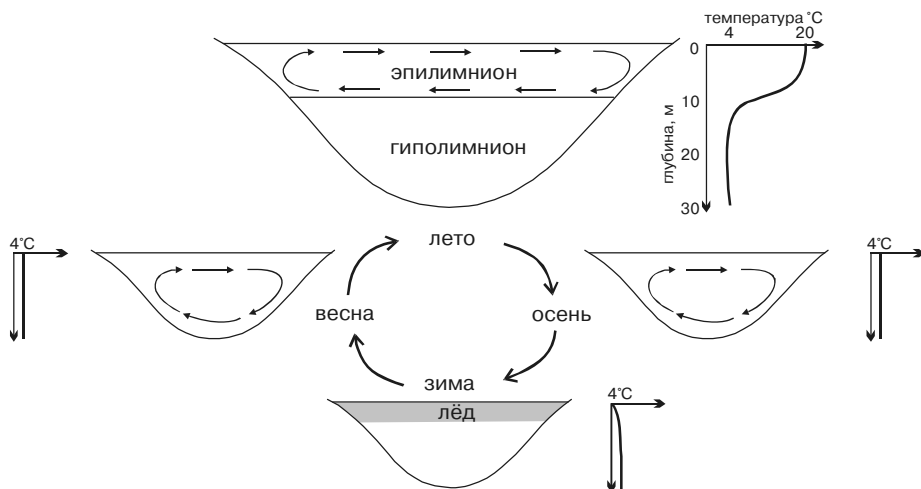


Рис. 5.19. Вертикальная циркуляция в пресных водоёмах высоких и умеренных широт (объяснение в тексте).

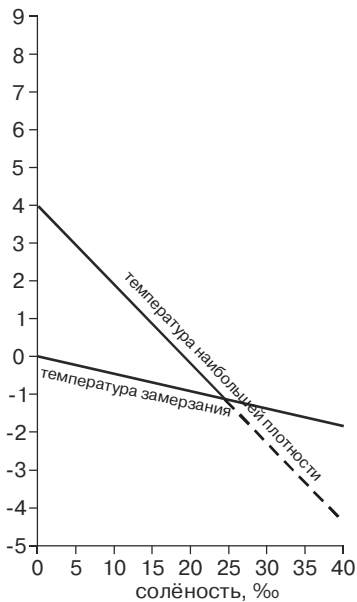


Рис. 5.20. Зависимость температуры замерзания и наибольшей плотности от солёности.

периоды гомотермии (осенней и весенней). В периоды же стратификации в придонных слоях источником кислорода является только фотосинтез. Из-за низкой прозрачности воды в пресных водоёмах (а зимой и из-за снижения освещённости подо льдом и низкой температуры) поступление кислорода от фотосинтеза не компенсирует его потребление. И при отсутствии иных источников кислорода при достаточно высоком потреблении кислорода (обычно за счёт бактериального окисления органики грунта) и малом объёме гипolimниона могут наступать заморы.

С продвижением в более высокие широты и выше в горы лето становится короче, уменьшается и период летней стратификации. При очень коротком лете периоды осенней и весенней гомотермии сливаются в один. С дальнейшим падением температуры воздуха периоды гомотермии сокращаются, промерзание водоёмов происходит на большую глубину, и в пределе вместо водоёма возникает ледник.

С продвижением в более низкие широты зима становится короче, уменьшается

«В солёных водоёмах лёд тяжелее воды и опускается на дно, поэтому они медленнее замерзают, а пресные и солончатые (до 24,7‰) — наоборот (лёд плавает на поверхности и нарастает быстрее)» (Чертопруд, 2009–2013: 5).

и период зимней стратификации. При очень короткой зиме периоды осенней и зимней гомотермии сливаются в один. С дальнейшим ростом температуры воздуха и этот период гомотермии сокращается и в пределе исчезает. В результате перемешивание происходит только за счёт ветрового волнения и течений и не распространяется на большие глубины, где концентрация кислорода из-за поглощения биотой падает. Поэтому может возникнуть ситуация, когда потребление кислорода превосходит его приток в результате фотосинтеза и газообмена с атмосферой и поверхностным слоем. На достаточно большой глубине (неодинаковой в разных водоёмах) возможно потребление кислорода биотой полностью, и в воде появляется сероводород. Такая ситуация имеет место, например, в крупных африканских озерах Ньяса и Танганьика. Это озера типа Байкала с глубинами 706 м и 1435 м соответственно (Рис. 1.28). В них, начиная с 100–300 м, вода постоянно насыщена

остаётся более высокой, близкой к 4°, тогда как поверхностные слои продолжают охлаждаться вплоть до образования льда.

3. Весной лёд тает и температура воды на поверхности повышается, возрастает её плотность и становится одинаковой от поверхности до дна. Это позволяет распространяться любым возмущениям воды на всю толщу, из-за чего вертикальное перемешивание происходит и весной.

4. Дальнейшее повышение температуры поверхностного слоя воды приводит к уменьшению его плотности по сравнению с нижележащим, нагреваемым меньше. В результате формируется термоклин, разделяющий эпилимнион (поверхностный слой воды) и гипolimнион (придонный, с более плотной водой). Различие в плотности воды препятствует перемешиванию воды.

Таким образом, в течение года водоём проходит 4 гидрологические стадии:

1. Осенняя гомотермия.
2. Зимняя стратификация.
3. Весенняя гомотермия.
4. Летняя стратификация.

Интенсивное перемешивание воды и обогащение придонных слоёв кислородом происходит в

сероводородом и лишена аэробной жизни. Более того, в результате спорадически возникающих подъёмов глубинной воды к поверхности в атмосферу попадает огромное количество сероводорода, приводящее к уничтожению жизни на большой площади суши, в том числе иногда — и населения поселков, попавших в зону сероводородного заражения.

Итак, по причине того, что пресная вода имеет наибольшую плотность при температуре около 4°C (выше температуры замерзания), при понижении температуры воды ниже температуры максимальной плотности образуется поверхностный менее плотный слой, при охлаждении которого до точки замерзания образуется лёд.

В водоёмах с турбулентным течением изменение температуры воды по глубине может иметь иной вид, в частности может происходить её переохлаждение (понижение ее температуры замерзания по отношению к 0°C). В реках оно может достигать -1°C . Переохлаждение наблюдается также в озерах и морях, где оно впервые и было обнаружено еще в XVIII в. в виде так называемого якорного льда на опущенных на дно якорях.

Образование льда в морской воде

С увеличением солёности температура, при которой вода имеет наибольшую плотность, постепенно приближается к температуре замерзания, и при солёности $24,695\text{‰}$ они становятся одинаковы ($-1,33^{\circ}\text{C}$). При дальнейшем увеличении солёности температура наибольшей плотности воды становится ниже точки замерзания (Рис. 5.20).

При 35‰ максимальная плотность воды наблюдалась бы при $-3,5^{\circ}\text{C}$, но при $-1,9^{\circ}\text{C}$ она уже замерзает. Следовательно, в море охлаждение воды всегда приводит к увеличению её плотности. Это означает, что в море (в отличие от пресных водоёмов) лёд образоваться не может до тех пор, пока не охладится вся толща воды. После охлаждения толщи воды, лёд может образоваться в любом месте, в том числе на дне, в толще воды, а не только на поверхности, как это происходит в пресных водоёмах. В достаточно глубоких морях (за пределами шельфа) из-за тёплых течений и высокой теплоёмкости воды в том случае, если вертикальная циркуляция зависела бы только от температуры (как в пресноводных водоёмах), образование льда было бы принципиально невозможно. Это не вполне относится к малосолёным морям (с солёностью менее $24,695\text{‰}$), где термическая конвекция теоретически может происходить по пресноводному типу. Из российских морей к таким морям относятся полностью Чёрное, Азовское, Каспийское, Балтийское, Белое, а также южные части морей Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского, а также закрытые бухты и заливы некоторых других районов.

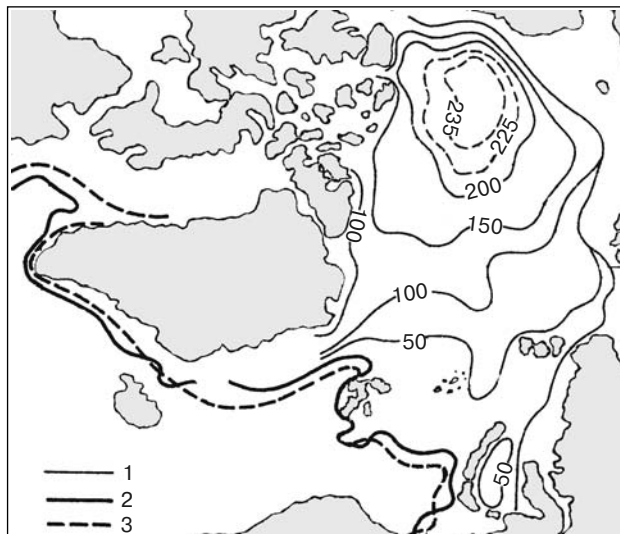


Рис. 5.21. Распреснённая линза.

1 — глубина залегания изогадины 34‰ в конце зимы (м); 2 — положение изогадины 34‰ на поверхности летом; 3 — кромка льда в конце зимы. По В.Ф. Захарову (1978).

Тем не менее, как мы знаем, в море лёд образуется. Причина этого является то, что конвекция не распространяется на всю толщу воды. Её ограничивает поверхностный распресснённый слой, имеющий форму линзы. Плотность воды в этой линзе существенно меньше, чем в более глубоких слоях. Как уже было отмечено, солёность существенно сильнее влияет на плотность воды, чем температура. Поэтому на нижней границе распресснённой линзы образуется очень резкий пикноклин (в данном случае — это галоклин), делающий невозможной вертикальную циркуляцию при любых изменениях температуры, которые могут наблюдаться в природе. Распространение плавучих льдов весьма хорошо совпадает с границей этой распресснённой линзы (Рис. 5.21).

Согласно одной из гипотез (Захаров, 1978), образование ледового покрова Северного полушария связано с формированием распресснённой линзы. Происходило это следующим образом. Как и в Южном полушарии, увеличение градиента температуры в конце кайнозоя привело к возрастанию роли полярных районов как конденсаторов влаги. Следствием стало увеличение стока высокоширотных рек. Всё возрастающий объём пресной воды начал поступать в Северный Ледовитый океан, и постепенно он превысил её потери с испарением, образовалась распресснённая линза. В настоящее время испарение в Северном Ледовитом океане можно считать ничтожным, тогда как пресный сток лишь немногим меньше, чем в Индийском океане. Как только возникла распресснённая линза, образование ледового покрова в Северном Ледовитом океане стало неизбежным, и была запущена существующая сейчас автоколебательная система, для которой характерно периодически оледенение материков. Механизм её функционирования следующий. Появившаяся и растущая опреснённая поверхностная водная масса прекращает поступление в атмосферу тепла, приносимого тёплыми течениями. Это приводит к дальнейшему охлаждению Северного полушария, дальнейшему росту градиента, материкового стока и опреснённой линзы — т. е. система работает с положительной обратной связью. В результате на севере Европы и Америки формируются ледники. По мере разрастания ледовых щитов над ними формируются антициклоны, всё сильнее отклоняющие к югу циклоны, идущие с океанов (в Европе — из Атлантики) и несущие воду. Это приводит к уменьшению осадков и материкового стока, что, в свою очередь, ведет к уменьшению распресснённой линзы и увеличению притока тепла в Северный Ледовитый океан, вызывающего разрушение ледниковых щитов Европы и Северной Америки. Затем цикл повторяется.

Если исходить из вышеизложенной гипотезы, то интересные и неожиданные последствия будет иметь осуществление в будущем времени предлагаемого поворота северных рек. В результате переброски части их стока из бассейна Северного Ледовитого океана в бессточный среднеазиатский бассейн, пресный сток в Северный Ледовитый океан уменьшится, соответственно уменьшится и опреснённая линза. Это приведёт к потеплению Арктики. Аналогичный эффект даст и предлагаемая постройка плотины через Берингов пролив (воды, поступающие из Тихого океана через Берингов пролив, более пресные, чем местные арктические).

Причины возникновения Антарктического ледника рассмотрены выше.

В обоих случаях (в Северном и Южном полушарии) оледенение возникло из-за ослабления переноса тепла течениями от экватора к полюсу.

В заключение разговора о температуре вернемся ещё раз к карте поверхностных температур (Рис. 5.3). Даже на столь схематичной карте видно, что расстояние между изотермами неодинаково. В некоторых районах изотермы сгущены. Особенно резкие градиенты свойственны районам контакта теплых и холодных течений, например, у северо-западного побережья Атлантики. В других районах расстояние между изотермами больше среднего. Подобное наблюдается и на вертикальных разрезах — сравнительно однородные слои сменяются слоями пикноклинов. Иными словами: выделяются районы, условия внутри которых меняются плавно и незначи-

тельно. Эти районы разделены зонами резких градиентов. В первом и грубом приближении можно сказать, что в каждом из таких районов формируется своя биота.

Приливы, литораль

На границе суши и воды в некоторых морях образуется **литораль** — зона, заливаемая во время прилива и осушаемая во время отлива. Хорошо известно, что образование приливов вызвано притяжением Луны и Солнца, причём приливообразующая сила Луны вдвое больше, чем Солнца. Однако изображаемые на картинках в учебниках средней школы приливы, основанные на статической теории приливов И. Ньютона (Рис. 5.22), могут наблюдаться только на планете сплошь покрытой океаном с глубиной, существенно превышающей существующую на Земле. Причём океан этот должен состоять не из воды, а из идеальной жидкости, лишённой внутреннего трения и инерции, а Луна должна вращаться

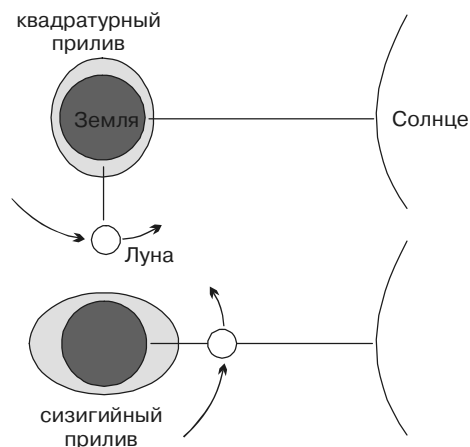


Рис. 5.22. Приливы по теории Ньютона.

вокруг Земли в плоскости экватора. Модель И. Ньютона игнорирует также силы, возникающие за счёт вращения Земли (т. е. в модели Луна и Солнце вращаются вокруг Земли, а не наоборот). Максимальная высота приливов согласно этой теории не превышает 0,8 м. Реальная ситуация весьма далека от условий модели И. Ньютона, поскольку на приливные действия влияет геоморфология и сила Кориолиса. Неудивительно, что наблюдаемые приливы обычно весьма отличаются от равновесных. Теория приливов довольно сложна, биологу, как правило, достаточно знать лишь некоторые феномены. Изложенные ниже гидрологические сведения взяты преимущественно из работ К.Т. Богданова (1975) и Б.А. Кагана и А.С. Мониной (1978).

Приливы имеют форму стоячей волны, причём в каждом водоёме, независимо от его величины (будь то Северное море или Тихий океан) укладывается не более двух её длин. Приливная волна по Земле движется не параллельно меридианам (как в теории И. Ньютона), а вращаясь вокруг **амфидромических** точек. Число точек зависит от размера бассейна, его глубины, конфигурации берегов и др. В Мировом океане имеется около десятка основных амфидромических точек с движением волны по часовой стрелке и примерно столько же — против часовой (Рис. 5.23). В закрытых морях существуют собственные амфидромические точки, обычно две. В этих точках, располагающихся обычно в удалении от материков высота полусуточных приливов равна нулю. Всё это делает невозможным предсказание времени прилива только на основе положения Луны и Солнца. С удалением от амфидромических точек высота приливов возрастает, но в целом высота даже сизигийных приливов редко где превышает 2 м. Лишь в немногих местах, где берега постепенно сужаются при одновременном уменьшении глубины, наблюдают гораздо более высокие приливы. Рекордная высота — 17 м — зарегистрирована в заливе Фанди на атлантическом побережье Северной Америки. Высокие приливы зарегистрированы на патагонском шельфе в устье реки Гальегос (14 м), в Магеллановом проливе (12,9 м), между Бретанью и Нормандией (12 м), в Бристольском заливе (11,5 м), в Гижигинской губе Охотского моря (11 м), у северных берегов Австралии (10,4 м), в Панамском и Калифорнийском заливах (9,6 м), Аравийском море (9,1 м), у берегов Кореи и Китая (до 8,8 м), в заливе

* Прилив, или полную воду, называют также **котидадь**, а карты времени наступления полной воды — **котидадьными картами**.

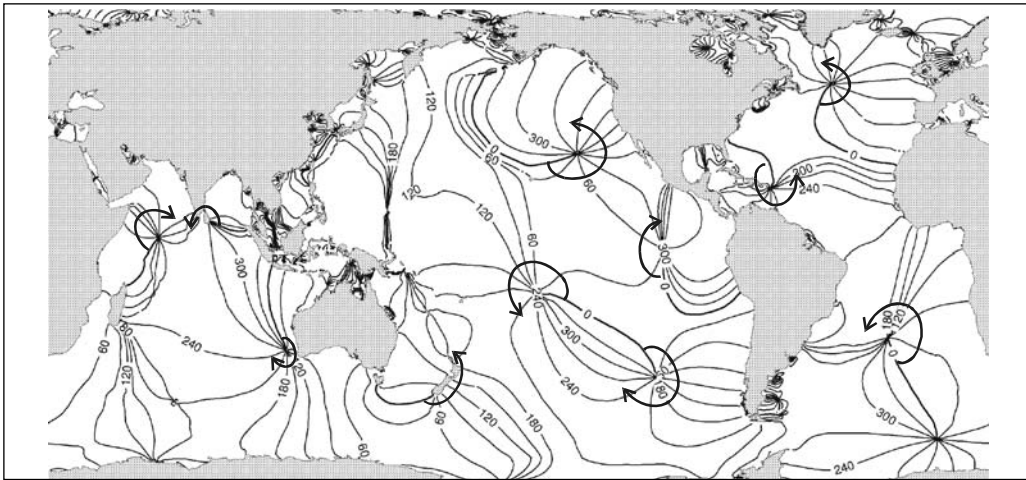


Рис. 5.23. Приливы и амфидромические точки. По Ray (1999).

Точки, в которых сходятся линии - амфидромические точки, прилива в них незначительны или отсутствуют. Высота прилива в общем увеличивается с удалением от амфидромических точек. Приливная волна вращается вокруг амфидромических точек в направлении, указанном стрелками. Каждая линия соответствует повороту волны в 30° ($1/12$ полной окружности), что соответствует 1 часу.

Аляска (8,7 м). Во внутренних морях (Чёрное, Средиземное и др.) или морях, соединяющихся с океаном узкими мелководными проливами (Японское), приливы практически отсутствуют.

Поскольку приливы вызывает влияние Луны и Солнца, в тот момент, когда Луна и Солнце находятся на одной прямой, высота приливов максимальна (сизигийные приливы). А когда направления на Луну и Солнце максимально различаются, высота приливов минимальна (квадратурные приливы). Из-за неравенства лунных и солнечных суток интервалы между сизигийными (квадратурными) приливами непостоянны, а сами приливы наступают не в момент полнолуния (новолуния), а на один—два дня позже.

По периодичности выделяют полусуточные и суточные приливы. При полусуточном в сутки происходит два чётко выраженных прилива, при суточном — один. Если приливы, происходящие в одни сутки, резко неравны, то говорят о неправиль-

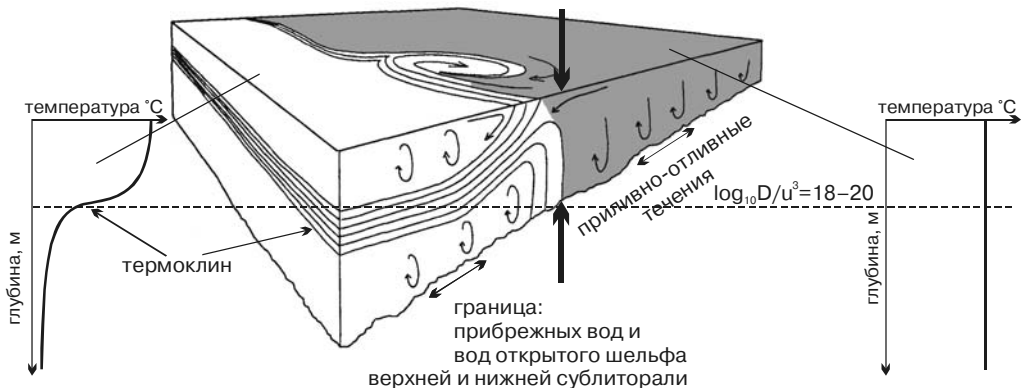


Рис. 5.24. Формирование прибрежного фронта.

Прибрежная водная масса — тёмно-серая. Показано характерное распределение температуры по глубине в прибрежной водной массе и мористее неё. D — глубина, u — скорость течения на поверхности. По Longhurst (2007)

ных полусуточных (суточная составляющая прилива от 0,5 до 2,0 полусуточной) или неправильных суточных приливах (суточная составляющая прилива от 2,0 до 4,0 полусуточной). Кроме того, в некоторых местах влияние локальных факторов (обычно — мелководий) столь велико, что приливы имеют иной характер, их называют аномальными. Для Атлантического океана характерны полусуточные приливы, для Тихого — неправильные полусуточные и суточные, для Индийского — неправильные полусуточные. Суточные приливы отмечены, главным образом, в отдельных полуизолированных или окраинных морях Тихого океана.

Высокая амплитуда приливов в общем увеличивает разнообразие биотопов, что, в конечном итоге, может способствовать существованию большего числа видов. Ширина литорали зависит от высоты прилива и угла наклона дна и может достигать километров, хотя обычно составляет первые десятки метров.

Сопоставимый по амплитудам с приливами-отливами эффект временного затопления суши обеспечивают сгоны и нагоны под действием ветров. В море Лаптевых (где отсутствуют выраженные приливы) современные следы действия штормовых волн во время нагонов были встречены на расстоянии в 20 км от берега вглубь суши (Попов, Совершаев, 1979), вертикальная зональность такой «литорали» не изучена, да и вряд ли она существует из-за эпизодичности и непредсказуемости нагонов.

Фронты

Взаимодействие водных масс друг с другом и с дном приводит к появлению зон повышенных градиентов абиотических фак-

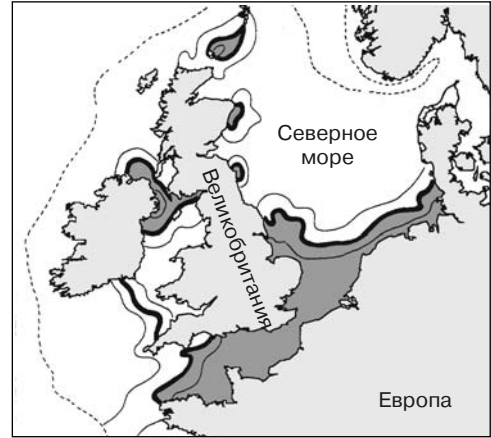


Рис. 5.25. Положение прибрежного фронта у Британских островов.

Толстая линия — среднее положение фронта, тонкие — крайние его положения, пунктир — изобата 200 м. По Longhurst (1998, 2007). Прибрежная водная масса залита темно-серым.

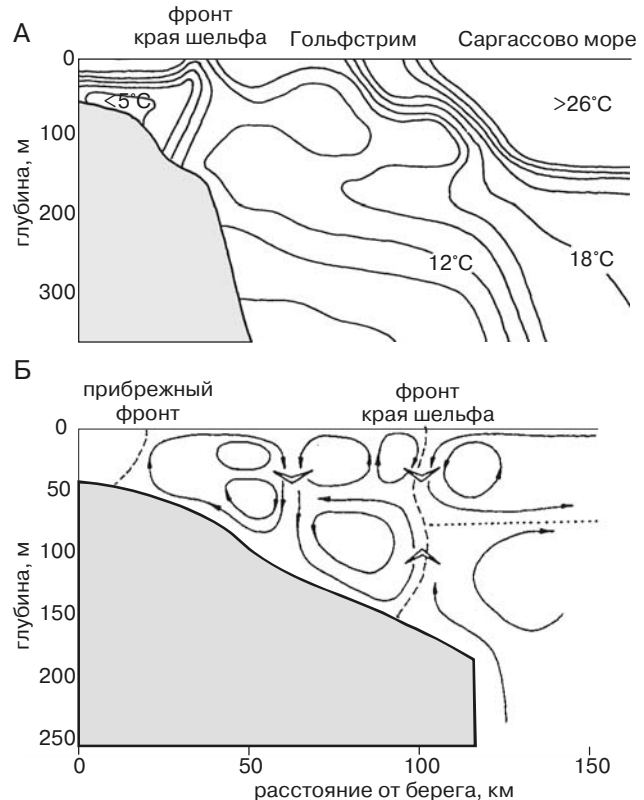


Рис. 5.26. Фронт края шельфа

А — у атлантического побережья Северной Америки. По Longhurst (1998); Б — в западной части Берингова моря. По В.П. Шунтову (2001).

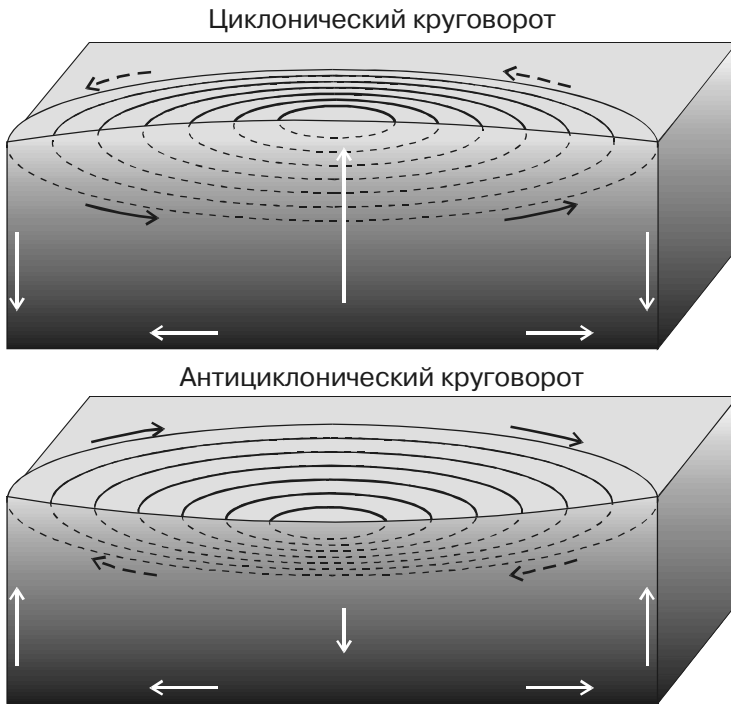


Рис. 5.27. Движение воды в циклонических и антициклонических круговоротах Северного полушария (в Южном полушарии движение обратное: в циклонических круговоротах вода вращается против часовой стрелки, а в антициклонических — по часовой стрелке).

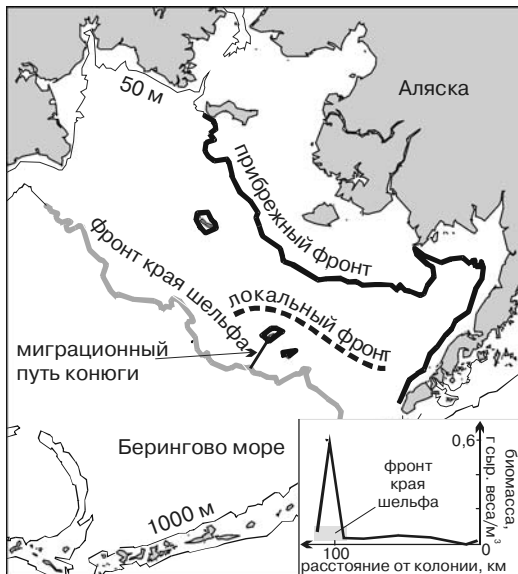


Рис. 5.28. Положение фронтов на восточном шельфе Берингова моря. По М.В. Флинту (2005).

На врезке — распределение *Neocalanus cristatus* вдоль миграционного пути конюги.

торов — фронтов. С биологических позиций фронты — это экотоны. Можно выделить три основных типа фронтов.

Прибрежный фронт. Приливы и отливы не только приводят к периодическому затоплению и осушению литорали, но и создают течения. Эти течения, как и любые другие, взаимодействуя с дном, становятся из ламинарных турбулентными. На некоторой глубине D турбулентность эта доходит до поверхности, т. е. распространяется по всей толще воды (Рис. 5.24, Рис. 5.26 Б), поэтому на глубинах, меньших D ,

вода регулярно один—два раза в сутки перемешивается от поверхности до дна. Штормы, увеличивая скорость течения и создавая ветровое волнение, дополнительно усиливают перемешивание. В результате у берега возникает прибрежная водная масса, для которой характерно (1) отсутствие постоянной стратификации (нет даже сезонного пикноклина), следствием чего является (2) практически непрерывное поступление биогенов в фотический слой и очень высокая первичная продукция. Мористее, на больших глубинах расположена водная масса открытого шельфа, для которой характерен сезонный (в умеренных широтах) или постоянный (в тропиках) пикноклин, затрудняющий поступление биогенов из придонных слоёв. Граница между прибрежной водной массой и расположенной мористее водной массой шельфа

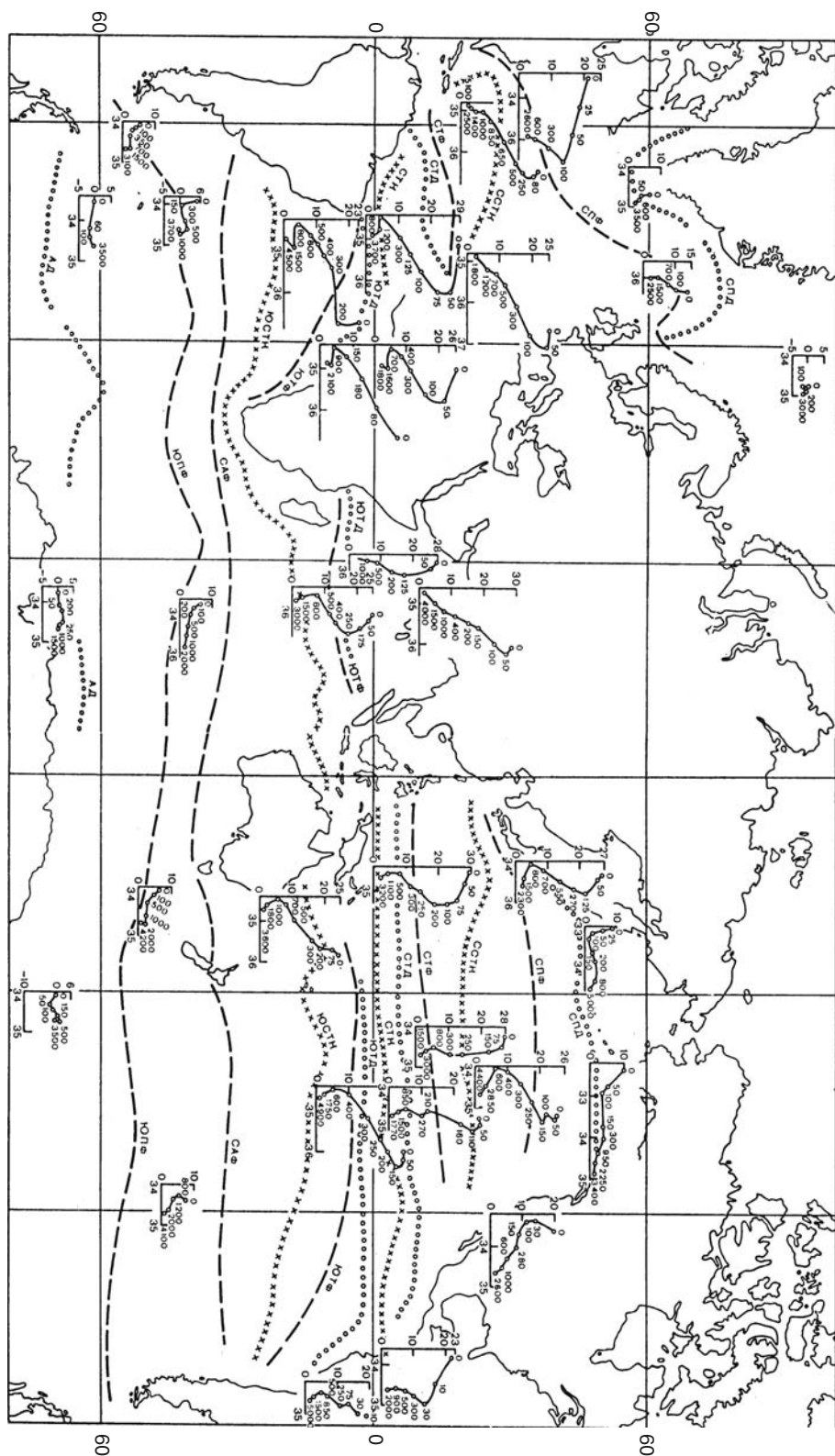


Рис. 5.29. Структура вод и разделяющие их фронты (пунктир) (по: В. А. Буркову, Р. П. Булатову, В. Г. Нейману (1973) и В. А. Буркова (1980). АД — антарктическая дивергенция, САФ — субантарктический фронт (субтропическая конвергенция), СПД — субполярная дивергенция, СПФ — северный полярный фронт, ССТК — северная субтропическая конвергенция, СТД — северная тропическая дивергенция, СТК — северная тропическая конвергенция, СТФ — северный тропический фронт, ЮПФ — южный полярный фронт (антарктическая конвергенция), ЮСТК — южная субтропическая конвергенция, ЮДТ — южная тропическая дивергенция, ЮТФ — южный тропический фронт. Вертикальная структура водных масс иллюстрирована 15-кривыми в точках, где помещено начало координат.

(прибрежный фронт), расположенная на глубине D в каждый конкретный момент достаточно хорошо выражена, хотя её положение и непостоянно во времени (Рис. 5.25), поскольку D зависит от скорости течения на поверхности в кубе. Это означает, что:

- D не является константой. Она меняется два раза в месяц (квадратурные и сизигийные приливы); зимой D больше (сильнее ветер и больше скорость течения), но выраженность границы между водными массами меньше, поскольку в открытом шельфе также развивается вертикальная циркуляция из-за охлаждения поверхностных слоёв;

- в местах (и в периоды) с быстрым течением D может быть равна 100 м и более, тогда как в расположенных рядом закрытых бухтах в то же самое время — всего несколькими метрам.

Поэтому при проведении биологических исследований ориентироваться следует не на глубину, а на гидрологическую структуру, которая более отчётлива летом. В открытых районах наиболее часто прибрежный фронт расположен над глубинами 50–100 м. В морях, где приливы не выражены (Чёрное, Японское, Средиземное) граница прибрежной водной массы расположена на гораздо меньших глубинах, чем в приливных.

Непрерывное поступление биогенов в фотический слой поддерживает на протяжении всего вегетационного периода первичную продукцию в прибрежной водной массе на уровне, характерном для периода вспышки фитопланктона в более мористых районах. Это приводит к существенным различиям величин первичной продукции: в прибрежной зоне она во много раз выше. Лишь незначительную часть этой продукции потребляет растительный зоопланктон прибрежной водной массы. Так, в восточной части Берингова моря даже в период максимального развития он выедает менее 6% первичной продукции (Флинт, 2005). Часть этой продукции потребляет растительный зоопланктон неритической водной массы: в прилегающих к прибрежному фронту районах его биомасса на порядок больше, чем в удалении от фронта.

Прибрежной водной массой ограничено и массовое развитие донных макрофитов (фиталь). Какую-то часть (вероятно, существенную) продукции фитопланктона и бентосных растений потребляет верхнесублиторальный бентос, однако определить долю этого потребления в балансе всей экосистемы весьма сложно. Различия в функционировании экосистем по разные стороны прибрежного фронта приводят и к различиям их биот. С биогеографической точки зрения проекция этой границы на дно соответствует границе верхней и нижней сублиторали.

Фронт края шельфа. Изучение изображений, полученных со спутников, показало наличие квазипостоянных зон повышенной первичной продукции вдоль края шельфа, причём выраженность этих зон выше осенью. Наличие данных зон свидетельствует о существовании локальных апвеллингов (Рис. 5.26). Причины их возникновения ещё недостаточно ясны (существует несколько теорий). Наиболее аргументированным сейчас считают их возникновение в результате взаимодействия приливно-отливных и идущих вдоль склона течений с кромкой шельфа, особенно в местах со сложным рельефом. В результате образуются циклонические и антициклонические вихри в которых происходит подъём или опускание воды (Рис. 5.27). Апвеллинги кромки шельфа позволяют поддерживать уровень первичной продукции в районе фронта на уровне, характерном для периода вспышки фитопланктона в соседних районах. Эту продукцию потребляют концентрирующиеся здесь стада рыб, китов, ластоногих и даже птиц. Так, конюги-крошки (*Aethia pusilla*) питаются преимущественно (>85%) крупной растительной копеподой *Neocalanus cristatus*. Эта копепода наиболее массова в районе фронта, ширина которого обычно не превышает 20 км. Птицы дважды в сутки летают в район фронта от колонии на о. Сен-Поль (Рис. 5.28) (Флинт, 2005). Фронт края шельфа разделяет шельфовые (неритические) и океаниче-

ские районы пелагиали. Проекция этого фронта на дно примерно соответствует границе сублиторали и батиали.

Расположение разных фронтов на примере Берингова моря показано на рис. 5.28.

Океанические фронты (Рис. 5.29). Разделяют области распространения вод и водных масс. Ранг этих фронтов (а, следовательно, и границ) определяет размер, устойчивость и выраженность водных масс, которые они разделяют. Наиболее важны полярные фронты, расположенные в районах, где главный термоклин выходит на поверхность. Для них также характерны высокая продуктивность, благодаря интенсивно происходящему вертикальному перемешиванию, на малых глубинах охватывающему всю толщу воды от поверхности до дна.

Солёность

Жизнь существует в водоёмах с солёностью от 0 до примерно 300‰. Однако распределение вод с разной солёностью по этому диапазону существенно неравномерно. Большая часть водоемов суши имеет солёность близкую к пресной. Моря и океаны имеют солёность около 35‰, её называют нормальной океанической. В настоящее время солёность в Мировом океане колеблется в очень небольших пределах: в аридных районах может возрасти до 39‰ (восточная часть Средиземного моря) и даже 41‰ (Красное море), в местах таяния льда в высоких широтах — может опускаться до 32–33‰. Во внутренних морях и местах впадения рек солёность может быть существенно иной, но относительная площадь таких акваторий очень незначительна. Солёность океана Земли была примерно постоянной как минимум на протяжении фанерозоя* и, поскольку моря Земли всегда были фактически частями одного Океана, по-видимому, никогда не было существенных географических различий ни в общих значениях солёности, ни в соотношениях разных элементов. Это не значит, что солёность Океана была постоянной. Вероятно она постепенно увеличивалась, периодически резко уменьшаясь при высыхании крупных внутренних морей. Например в результате мессинского кризиса в миоцене (около 4,8 млн. лет назад) Средиземное море неоднократно высыхало. Высохшие соли образовали многокилометровые толщи под дном современного Средиземного моря. В результате солёность Мирового океана упала примерно на 6%. Но эти колебания солёности не выходят за пределы толерантности видов, наиболее требовательных к величине солёности, и поэтому влияния на морскую биоту не оказывали. Благодаря незначительным колебаниям состава воды в Океане на Земле сформировались две основные водные биоты: пресноводная и морская. В редких случаях длительно существующих крупных бассейнов с отличающейся от морской солёностью (например, Каспий и связанные с ним водоёмы) в основном формировались те же биоты с некоторой местной спецификой (подробнее см. ниже). Различие морской и пресноводной биот между собой почти такое же, как каждой из них с наземной. Наземная и пресноводная биоты несомненно произошли от морской, при этом не было создано таксона животных рангом выше класса. Морская биота гораздо разнообразнее пресноводной. Общее число типов в море — 34, в пресных водах — 17. Число классов в море — 73, в пресных водах — 35. Для морской биоты эндемичны радиолярии, некоторые кишечнополостные (сифонофоры, сцифомедузы, коралловые полипы), гребневики, приапулиды, сипункулиды, эхиуриды, погонофоры, большая часть классов моллюсков (*Monoplacophora*, *Aplacophora*, *Polyplocophora*, *Cephalopoda*, *Scaphopoda*), пантоподы, щетинкочелюстные, иглокожие и оболочники. Почти исключительно морскими являются гидромедузы, немертины, полихеты и элазобранхии. Но и пресноводная био-

* Существенное изменение химического состава морской воды произошло только при появлении свободного кислорода. В этот период произошло окисление железа, марганца и других металлов и выпадение их солей. Именно с этим периодом связано возникновение крупных железорудных месторождений (например, Курского).



та имеет свою специфику: солнечники, коловратки, олигохеты, пиявки, клadoцеры, насекомые, мшанки *Phylactolaemata*, жабронogie раки, двоякодышащие рыбы и амфибии обитают исключительно или почти исключительно в пресных водах. Видов, которые обитали бы как в морской, так и в пресной воде немного. Более того, рассмотрение их биологии показывает, что наиболее ответственные стадии их жизненного цикла (размножение и раннее развитие) проходят или только в пресной, или только в морской воде. Видов, способных размножаться и там, и там практически нет. Столь чёткое разделение морской и пресноводной биот является фундаментальным свойством жизни на Земле и проявляется на разных уровнях организации: экосистемном, организменном, клеточном и молекулярном. Т. е. солёность водоёмов влияет на функционирование живых систем на уровне экосистем, физиологии и биохимии (Хлебович, 1974).

Локально солёность может иметь другие значения. Большая часть таких отклонений наблюдается в прибрежных районах. Чаще всего встречается распреснение под влиянием материкового стока. При смешивании пресной и морской воды солёность меняется плавно. Однако ответ биоты, как это обычно бывает, дискретен. Это означает, что до определённого предела биота как бы не замечает изменения солёности. При дальнейшем изменении солёности происходит резкое изменение биоты. В зоне контакта пресных и морских вод наблюдается падение видового богатства и биомассы. Самая существенная перестройка биоты происходит на стыке морской и пресноводных биот и приурочена к солёности 5–8‰ (Рис. 5.30). Менее выраженные границы локально выявляются и при других солёностях. В соответствии с этими рубежными значениями было предложено несколько классификаций. Приуроченность биот (и таксонов, из которых они состоят) к разной солёности описывают терминами, образованными обычными приставками (олиго-, мезо-, гипер-, стено- и поли-) и корнем -галинный. Олигогалинными называют организмы, встречающиеся при низкой солёности (но не пресноводные), мезогалинными — встречающиеся при средней, полигалинными — при океанической, гипергалинными — при солёности существенно выше океанической. По широте диапазона, при котором встречаются таксоны, выделяют стеногалинные — встречающиеся в узком диапазоне солёности, и полигалинные — встречающиеся в широком диапазоне солёности.

Таким образом, при возрастании отклонения солёности от океанической начинается прогрессирующее выпадение различных таксономических групп. Наиболее бросающимся в глаза является уменьшение числа видов одной из ведущих в донных сообществах групп — иглокожих. Так, в Баренцевом море (океаническая солёность) отмечено почти 100 видов иглокожих, а в Белом (солёность 25–30‰) — всего 22, причём многие виды, обильные по всему Баренцевому морю, в Белом очень редки. В Чёрном море (солёность 18‰), несмотря на его гораздо более южное расположение

(видовое разнообразие большинства таксонов макробентоса растёт к экватору), из иглокожих в массе повсеместно встречается только один эндемичный вид — офиура *Amphiura stepanovi*, местами обильны голотурии и только сейчас происходит распространение из Прибосфорского района морской звезды *Asterias rubens*.

При дальнейшем уменьшении солёности (ниже 5–8‰) локальное видовое разнообразие вновь растёт, поскольку начинают появляться виды пресноводной биоты.

При впадении рек в океан переход пресных водных масс в морские обычно совершается быстро. Акватории с промежуточной солёностью непостоянны во времени и в пространстве и занимают малые площади, в связи с чем специфическая для них биота не развивается. Их населяют эвригалинные виды как морского, так и пресноводного происхождения, и виды, которые называют солоноватоводными. В действительности большая часть (а, возможно, и все) солоноватоводных (мезо- и олигогалинных) видов — это эвригалинные виды как морского, так и пресноводного происхождения, но из-за малой конкурентоспособности в морских и пресных водах они редки в морских и пресных водах, но достигают массового развития преимущественно в солоноватых водах (большая часть из них — ценофобные виды).

Например, по нашим данным (Dnestrovskaya Jirkov, 2010), полихеты *Micronephthys minuta* и *M. neotena* обитают в водоёмах как с океанической солёностью, так и в солоноватоводных. Однако в акваториях с океанической солёностью они встречаются гораздо реже. Так, в российских коллекциях из открытых районов Баренцева моря имеется всего 4 экземпляра *M. minuta*, а *M. neotena* отсутствует вовсе. В то же время в солоноватом Белом море плотность их поселений достигает 6000 экз./м². Ещё более показателен пример полихет Spionidae (Сикорский, 1992). Спиониды питаются, собирая детрит с поверхности грунта. Организмы с таким типом питания обитают преимущественно на рыхлых грунтах (ил, глина и т. п.). В полном соответствии с этим в Белом море арктические шельфовые виды *Spio theeli* и два вида рода *Marenzellaria* довольно обычны на рыхлых заиленных грунтах, богатых детритом. Однако, в Баренцевом море в районах с нормальной океанической солёностью они встречается исключительно на чистых крупнозернистых хорошо промытых песках, где практически отсутствуют другие виды с аналогичным типом питания. Два оставшихся арктических шельфовых вида спионид (*Scolelepis burkovskii*, *Spio petersenae*) известны по единичным находкам, но также с крупнозернистого промытого песка из районов с нормальной солёностью. Такое распространение невозможно объяснить малой способностью видов к расселению. Единственное возможное объяснение — малая конкурентоспособность арктических шельфовых видов. Поэтому они встречаются в маргинальных биотопах, куда их вытесняют другие виды со сходным типом питания, входящие в состав арктической шельфовой биоты.

В целом для олиго- и мезогалинных вод характерно общее обеднение видового состава. Специфическая биота не образуется даже в таких сравнительно крупных существенно распреснённых водоёмах, как Балтийское, Чёрное и Азовское моря, хотя отдельные эндемичные виды и возникают.



Рис. 5.31. Схема изменения числа видов по градиенту солёности в различных морях. Обозначения как на Рис. 5.30 По Л.А. Зенкевичу (1959), нижний — ориг.

«В Понтоазове... почти совершенно отсутствуют виды, обитающие только в Среднем и Южном Каспии» (Мордухай-Болтовской, 1960: 63).

Принципиально иначе описывают ситуацию в Понто-Каспийском бассейне (Зенкевич, 1959; Мордухай-Болтовской, 1960; Хлебович, 1974 и др.). В своей истории Понто-Каспийский бассейн и отдельные его части неоднократно испытывали периоды осолонения и опреснения. При этом связь с океаном длительное время отсутствовала. В связи с этим в нём сформировалась эндемичная Каспийская биота. Данную биоту рассматривают как единую солоноватоводную, противопоставляя её другим биотам, обитающим совместно с ней: средиземноморской, арктической и пресноводной. В действительности тут происходит смешение и подмена понятий: виды, возникшие в разных местах (генетические элементы) отождествляют с видами, имеющие разные ареалы (географические элементы). Это несомненно сильно перекрывающиеся, но вовсе не идентичные понятия. Такая подмена приводит к искажённому описанию экосистем данного региона. Наиболее существенное искажение происходит при рассмотрении эндемичной биоты как единого целого (Рис. 5.31). Безусловно, эта биота возникла в бассейне Понто-Каспия (т.е. единый генетический элемент), однако отнесение её к единой солоноватоводной (одному географическому элементу) основано лишь на трёх фактах:

1. Понто-каспийские виды не переносят солёность, близкую к океанической, и могут нормально существовать лишь при солёности, которую в условиях полносолёных морских водоёмов следует считать солоноватой.

На самом деле этот факт свидетельствует лишь о том, что понто-каспийские виды адаптировались к условиям, существующим в их ареале. Да, если бы они обитали при такой солёности за пределами этого ареала, их можно было бы назвать солоноватоводными, но приспособлялись они к условиям, существующим в их ареале.

2. За пределами Каспийского (а ранее — и Аральского) моря (в первую очередь в Чёрном и Азовском морях) каспийские по происхождению виды обитают в солоноватых водах, преимущественно при солёности ниже 8‰: в эстуариях, в прошлом бывших частью Понто-Каспийского бассейна, или имевших связь с ним, а ныне являющимися рефугиумами.

В действительности понто-каспийские виды (или крайне близкие викарирующие), обитающие в Азово-Чёрноморском бассейне, и в Каспии живут в солоноватых водах. Лишь немногие из них распространены по всей акватории Каспия, но в целом они предпочитают солёность ниже 8‰ (например, *Hypania kowalewskii* — Голикова и др., 1987). Кроме этих видов, в Каспии обитает другой комплекс видов, обитающий преимущественно или исключительно в Среднем и Южном Каспии при солёности выше 8‰. Ни один из них в Азово-Чёрноморском бассейне не встречается. Т.е. единый генетический элемент состоит из нескольких географических элементов, каждый из которых имеет свой ареал, отличный от других географических элементов.

3. С точки зрения гидрологии и гидрохимии (т.е. по содержанию солей) каспийская вода солоноватая.

Однако, характеризуя биоту, надо исходить из признаков биоты: характеристику видов (морской или солоноватоводный) надо давать не по абсолютным значениям солёности, а по распределению их по градиенту «река — нормальная солёность водоёма», в который она впадает. В результате классифицирования видов по признакам их абиотического окружения, а не по их реальному распространению, к солоноватоводной биоте относят не только виды, действительно обитающие в солоноватых водах эстуариев и лиманов Понто-Азова и при той же солёности в Каспии, но и виды, которые в реальности в солоноватых водах (т.е. при солёности ниже 8‰) не обитают или, по крайней мере, их не предпочитают, а лишь способны там существовать (т.е. достаточно эвригалинные).

Изучение распределения отдельных видов вдоль градиента солёности показывает, что понто-каспийские виды, в том числе и автохтонные, биогеографически от-

носятся не к одной солоноватоводной биоте с уникальными свойствами и неясными солёностными предпочтениями, а к трём обычным:

1. Пресноводная биота — характерна для пресной воды. В её состав биоты входит большое число каспийских по происхождению видов, которые широко распространены по рекам, в первую очередь бассейну Волги. Из бентоса — это двустворчатые моллюски (*Dreissena polymorpha* и, отчасти, *D. bugensis*), бокоплавы (26 видов), полихеты (*Hypania invalida* и *H. kowalewskyi*) и др. Из планктона — это хищные клadoцеры. К этой же группе относится не менее 18 видов рыб (в первую очередь бычки, а также осетровые, некоторые виды которых выходят в море для питания, но все они размножаются только в пресной воде). Многие виды этой группы проникают в Северный Каспий.

2. Солоноватоводная биота — характерна для вод с низкой солёностью в Каспии и Азово-Черноморском бассейне: *Monodacna caspia*, *Dreissena polymorpha andrusovi*, *Hypanis vitrea*, *H. colorata*. Виды этой группы или общие для Каспия и Азово-Черноморских лиманов, или в этих двух районах обитают эндемы. *H. colorata* недавно вселилась в Каспийское море из эстуариев Азовского, в Каспийском море она населяет только его север, где солёность та же, при которой этот вид обитает в Чёрном и Азовском морях.

3. Морская биота — характерна для солёности, наблюдающейся в Среднем и Южном Каспии (обычно более 8‰), в Азово-Черноморском бассейне виды этой биоты не встречаются. Сюда относятся из каспийских эндемиков: двустворчатые моллюски: *Didacna trigonoides*, *D. profundicola*, *D. longipes*, *D. baeri*, *D. protracta*, *Hypanis albida*, *H. caspia*, *H. semipellucida*, *Dreissena rostriformis* и др., 69 видов брюхоногих, полихета *Hypania brevispina*, 5 видов мизид, 18 видов гаммарид, 1 корофиида (*Corophium spinulosum*), 4 вида кумовых, 16 видов нематод, 1 вид губки, мшанка (*Victorella pavidia*). В состав этой биоты вошли и недавние вселенцы из Средиземного моря (*Cerastoderma glaucum*, *C. rhomboides*, *Zostera nana* и др., а также вселившиеся в XX в. *Mytilaster*, *Abra*, *Nereis* и др.) и виды так называемого арктического комплекса.

Поскольку распространение этих трёх биот совершенно различно, относить их к одной биогеографической группе никак нельзя. Если же признать существование трёх понто-каспийских элементов, а не одного, то выяснится, что распределение биот по градиенту солёности в Каспии и шире — в Понто-Каспии такое же, как в остальном Мировом океане, с тем отличием, что здесь имеется гораздо более богатая, чем обычно, солоноватоводная биота, а морские виды приспособлены к обитанию в воде с солёностью существенно ниже океанической (но той, которая существует в их ареале!). В Каспии при солёности 3–8‰ наблюдается тот же минимум видового богатства и биомассы морских видов. Понто-Каспийских видов там немного, их наибольшее разнообразие в Каспии наблюдается при солёности >10‰, где и в Мировом океане появляются в значительном количестве морские виды, а солоноватоводные исчезают.

Казалось бы, казуистика. Однако уменьшение черт уникальности Каспия делает установленные закономерности по смене биот вдоль градиента солёности более универсальными и позволяет понять их глубже. Выделение трёх биот в Каспии важно и для лучшего понимания биологической структуры Каспия в целом, и для природоохранных целей в частности. Кроме того, такая интерпретация позволяет понять, почему в Каспии зона минимума заполнилась *Nereis* и *Abra* — морскими, казалось бы, видами. Почему при вселении в Каспий видов из полносолёных морей происходит не вытеснение каспийских видов в солоноватые районы (как произошло бы, если каспийские морские виды были бы действительно солоноватоводными), а их совместное обитание или даже вымирание каких-то видов (как понто-каспийских, так и вселенцев).

Колебания солёности в Понто-Каспии привели к формированию самого богатого в мире комплекса солоноватоводных и богатого — пресноводных организмов большей частью морского происхождения. Поскольку морская биота гораздо разно-

образней пресноводной, многие из этих видов оказались весьма конкурентоспособными и при возникновении в последнее время возможности для расселения за пределы рек Понто-Каспийского бассейна быстро расширяют свой ареал.

Также колебания солёности в Понто-Каспии привели к снижению общего разнообразия морской каспийской биоты, появлению в ареале экосистем неиспользуемых ресурсов, которые стали потреблять организмы пресноводного происхождения. Так, основные хищные рыбы Каспия — осетровые (размножаются в пресной воде). В зоопланктоне Северного (но не Южного и Среднего) Каспия существенную роль играют *Cladocera*, роль которых в зоопланктоне Мирового океана очень незначительна (подробнее об особенностях каспийской биоты см. ниже).

С увеличением солёности выше океанической происходит снижение видового богатства. Здесь можно выделить гипергалинные воды (диапазон примерно 45–80‰) и ультрагалинные (более 75–80‰). Увеличение солёности происходит или в сильно изолированных заливах (Сиваш, Кара-Богаз-гол и т. п.), или в бессточных котловинах. В обоих случаях оно происходит из-за превышения испарения над притоком. При сохранении связи с морем гипергалинные воды населяют преимущественно эвригалинные виды морского происхождения. Ультрагалинные и гипергалинные водоёмы, не связанные с морем, населяют эвригалинные виды явно пресноводного происхождения (водоросль *Dunaliella salina*, коловратка *Branchionus plicatilis*, ракообразные *Artemia salina*, *Moina mongolica*, личинки комара *Chironomus salinarius* и др.). Такие биотопы изолированы друг от друга и эфемерны, поэтому населяющие их организмы образуют покоящиеся стадии, способные к дальнему разносу ветром.

Растворённые газы

Кроме районов с аридным типом циркуляции, низкое содержание кислорода вплоть до заморов характерно для:

- Сильно стратифицированных вод (например, Чёрного моря), где дефицит кислорода возникает из-за слабой вертикальной циркуляции.
- Мелких прогреваемых водоёмов, где в результате летнего прогрева во время шторма могут возникать сильные градиенты плотности (температуры и солёности), приводящие к локальным заморам (например в Азовском море).
- Районов с очень высокой продукцией, где дефицит кислорода возникает из-за его расхода на окисление большого количества органического вещества.

Примерами последних районов могут служить апвеллинги. Органическое вещество здесь создаётся непосредственно в районе апвеллинга. Высокопродуктивные пелагические сообщества апвеллингов плохо сбалансированы, поэтому существенная часть создаваемого в них органического вещества падает на дно. Поднимающаяся вода содержит сравнительно мало кислорода: хотя в момент опускания она была насыщена кислородом, по мере продвижения её к апвеллингам, кислород расходовался, не пополняясь, а вертикальная циркуляция происходит здесь снизу вверх. В результате на дне в районах апвеллингов содержание кислорода очень низко (Рис.

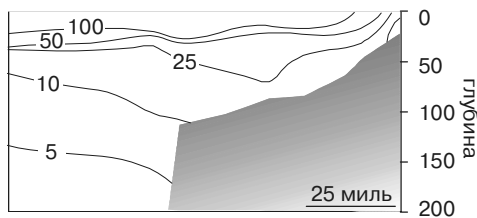


Рис. 5.32. Перуанский апвеллинг. Содержание кислорода в % насыщения на разрезе 08°38' S 9.03.1978 г. По О.К. Боровскому и др. (1980).

5.32), местами падает до нуля, и наблюдаются заморы. Бентос в районах апвеллингов беден как качественно, так и количественно, местами вовсе отсутствует (Карпинский, 1984, 1987, 1988, 1996, 2000; Кучерук, 1985а). Распределение кислорода в придонных слоях и бентоса непрерывно меняется в соответствии с меняющейся картиной циклонических и антициклонических круговоротов и мейандр, образующих апвеллинг.

Другим примером может служить акватория Мексиканского залива у дельты Миссисипи. Благодаря приносу биогенов рекой это — высокопродуктивный район. Кроме биогенов река приносит и большое количество органики. Вертикальная же циркуляция здесь затруднена из-за распреснения поверхностного слоя р. Миссисипи, сток которой примерно равен стоку Лены или Енисея и более, чем вдвое превышает сток Волги (Табл. 4.1). В результате на большой площади дна возникают заморы.

Что касается углекислого газа, то из-за избытка катионов, морская вода имеет $pH = 8,1-8,3$. Поэтому в морской воде углекислый газ хорошо растворяется, его содержание в морской воде в 100–200 раз превышает его содержание в изотоническом физрастворе и дефицита углекислого газа в море нет.

Рельеф Мирового океана

По современным представлениям Землю покрывает тонкая кора, покрывающая расплавленные внутренности планеты. Передача энергии из внутренних слоёв к поверхности происходит путём конвективных токов. Это приводит к разрыву сплошной коры на несколько фрагментов, именуемых плитами. Плиты состоят из лёгких веществ, образовавшихся в результате дифференциации первичного вещества планеты. Различают два типа плит: материковые и океанические. Их толщина и удельный вес различны. Материковые плиты образованы более лёгкими веществами, они толще океанических. Поскольку плиты плавают в астеносфере, поверхность океанических плит из-за их большей плотности расположена ниже, образовавшиеся углубления покрыты водой (океаном и морями). В местах восходящих токов кора слегка приподнимается, что приводит к образованию рифтовых (от англ. *rift* — трещина, расщелина) зон. Поднявшись к поверхности Земли, магма растекается в стороны, вызывая раздвигание коры. Таким образом, в районе рифтовых зон происходит образование новой океанической коры. И постепенное расширение приводит к образованию океанов, а рифтовые зоны становятся срединно-океаническими хребтами. В результате участки коры, расположенные в непосредственной близости от срединно-океанических хребтов, являются самыми молодыми (Рис. 5.33). Этот комплекс явлений, приуроченных к срединно-океаническим хребтам получил название спрединг. Классическим примером зоны спрединга является Атлан-



возраст островов:

- <20 млн. лет
- ранний третичный период
- меловой

Рис. 5.33. Возраст островов Атлантического океана.

На карте показаны Срединно-Атлантический хребет и другие зоны спрединга.

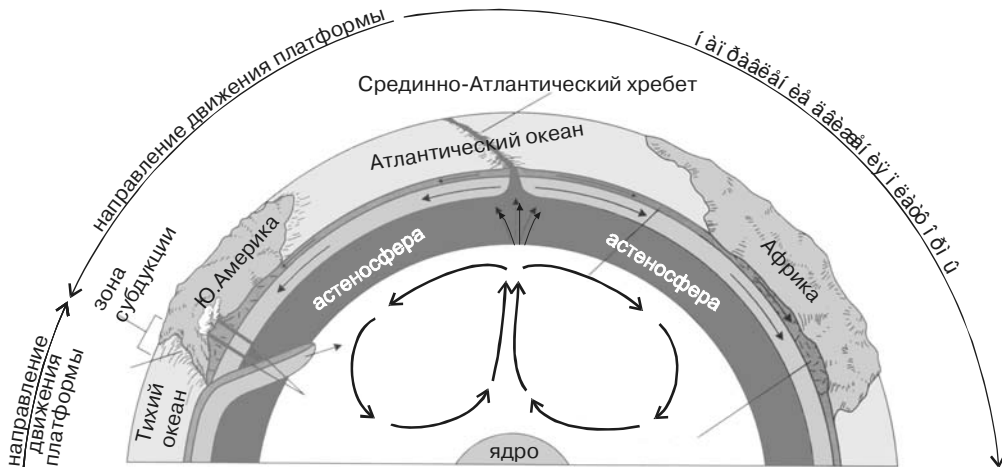


Рис. 5.34. Современные представления мобилизма.

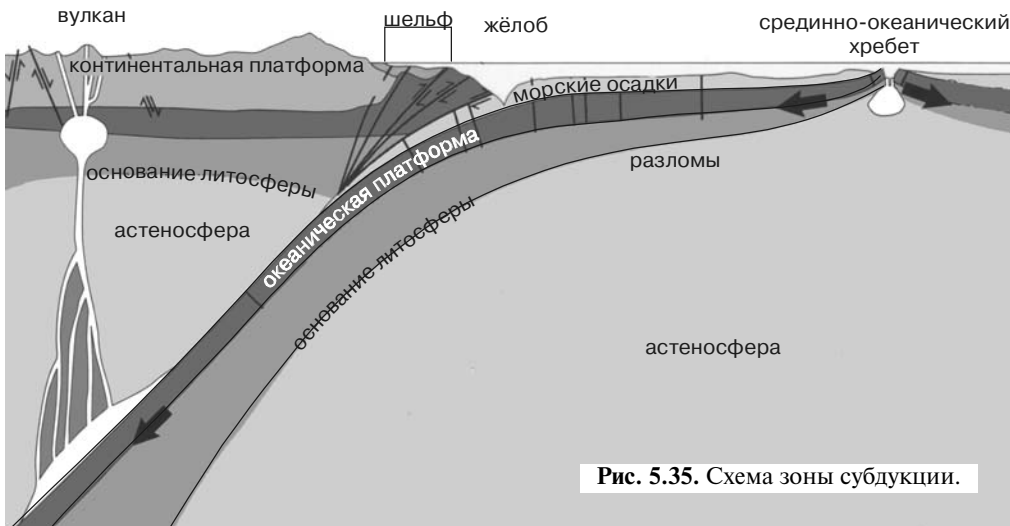


Рис. 5.35. Схема зоны субдукции.

тический океан (Рис. 5.34). Примером недавно образовавшейся рифтовой зоны, не приведшей ещё к образованию океана, является Красное море. Зоны срединно-океанических хребтов — центры современного вулканизма и землетрясений.

По направлению к материкам (с увеличением возраста) океаническая кора постепенно уплотняется, что приводит к увеличению глубины. В зоне контакта океанической коры с материковой могут происходить явления двух типов. В случае пассивных окраин нарастающая океаническая кора отталкивает материковую от зоны спрединга; пример пассивных окраин — берега Атлантического океана. В случае активных окраин океаническая кора, согласно теории мобилизма, уходит под материковую и вновь поглощается мантией. При этом одна плита скользит по другой. Вначале плоскость скольжения близка к горизонтальной. В рельефе эта часть зоны субдукции выражается в виде **глубоководных желобов** на границе плит и горами по краю материковых платформ (Рис. 5.34, Рис. 5.35). Затем, после разлома океанической плиты под тяжестью материковой, плоскость скольжения становится близкой к 45° . Напряжение, создающееся в зоне скольжения, разгружается землетрясениями (ближе к зоне контакта на поверхности) и извержениями вулканов (дальше от зоны контакта на поверхности, где океаническая плита начинает плавиться, что снижает создающи-

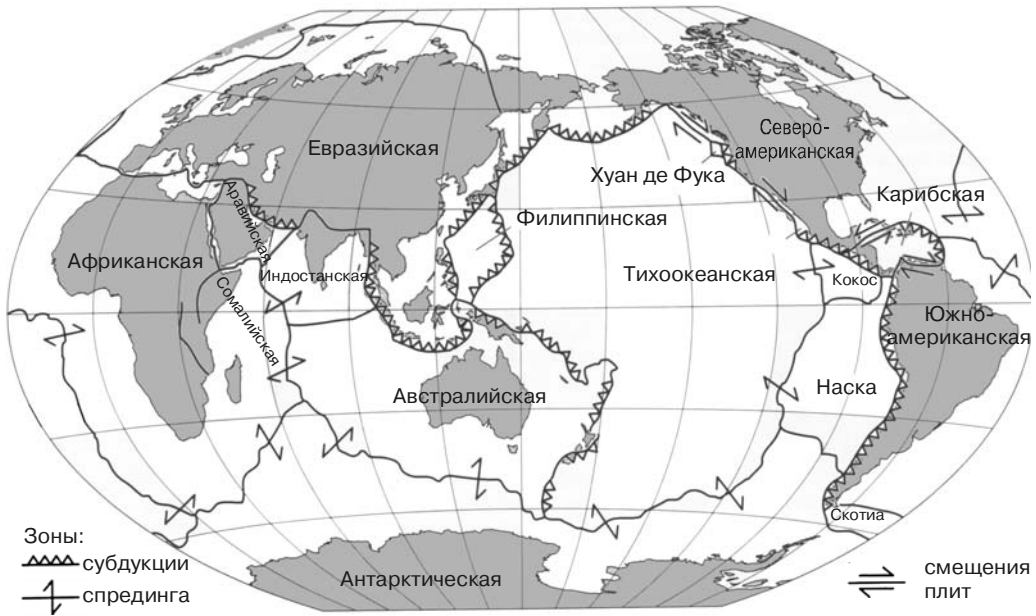


Рис. 5.36. Современное положение платформ, зон спрединга, субдукции и горизонтального смещения плит.

еся напряжения). Поэтому эти зоны остаются центрами современного вулканизма и землетрясений. Комплекс явлений, происходящий на активных окраинах океанов, называют субдукцией. Все глубокофокусные землетрясения, кроме Памиро-Гиндукушских, происходят в зонах субдукции. Их эпицентры расположены с континентальной стороны от глубоководных желобов. Самое катастрофичное природное событие в истории современной цивилизации с наибольшим числом жертв (почти четверть миллиона) — землетрясение 2004 г. с магнитудой выше 9 у берегов Суматры, вызвавшее цунами с высотой волны до 30 м, произошло в зоне субдукции. Из-за субдукции пород древнее 200 млн. лет на океаническом ложе нет. Положение зон спрединга за время существования Земли менялось: возникали новые, прекращали деятельность старые. В результате действия зон спрединга материка двигаются на поверхности Земли. Современное положение платформ, зон спрединга и субдукции показано на Рис. 5.36. Необходимо отметить, что изложенная выше теория, хотя и является наиболее распространённой в настоящее время, но, возможно, не стала «истиной в последней инстанции», поскольку объясняет отнюдь не все факты, и не все её предсказания удалось подтвердить геологическими данными.

Кроме зон спрединга и субдукции на Земле имеются центры тектонической активности совершенно другой природы, расположенные вдали от них: в центре континентальных (Йеллоустон в США) или океанических (Гавайские и Маркизские ос-

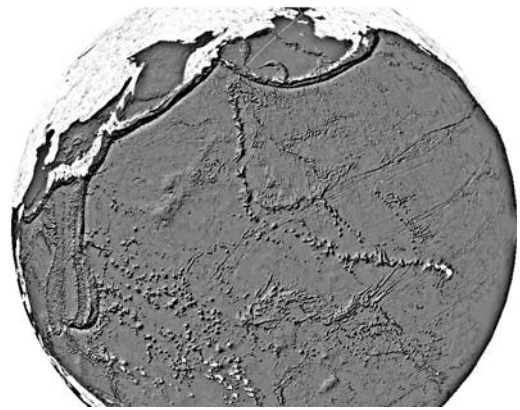


Рис. 5.37. Цепочка вулканов, идущая от Гавайских до Алеутских островов, образованная горячей точкой. По GoogleEarth.

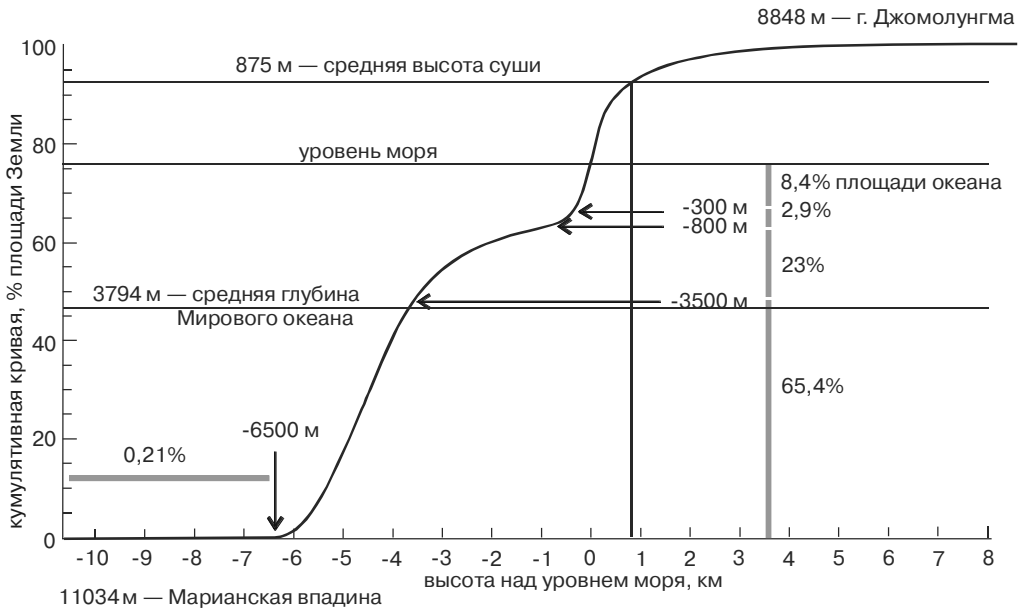


Рис. 5.38. Гипсографическая кривая. По Watling et al. (2013).

трова, острова Сообщества) плит. Эти центры образуются в местах, где магма поднимается к поверхности Земли. В отличие от зон спрединга, такие участки не имеют большой протяжённости. В масштабах Земли они являются скорее точками, поэтому открывший их J.Т. Wilson (1963) так их и назвал — **горячие точки** (hot spots), в литературе используют также термин «плюм». Восходящие токи магмы проплавливают «дырки» в плитах. На поверхности Земли это проявляется в виде одного или нескольких близкорасположенных вулканов, питающихся из одного магматического очага. Причины подъёма магмы в горячих точках неизвестны. Предполагают, что источник энергии подъёма магмы в них расположен глубже, чем в зонах спрединга, поэтому его положение гораздо более постоянно, чем положение плит. По мере движения плиты над горячей точкой положение «дырки» на плите меняется. В рельефе это выражается в том, что действующие вулканы угасают, но появляются новые, и постепенно образуется цепочка всё более разрушенных вулканов. Так, у Гавайских островов центр горячей точки в настоящее время расположен юго-восточнее самого крупного острова, а самый древний вулкан, созданный в результате действия этой горячей точки — гора Meiji — находится на севере Императорских гор, около Алеутских островов и имеет возраст 74 млн. лет. Длина этой цепочки — 6130 км (Рис. 5.37). Вполне возможно, что данная цепочка была бы ещё длиннее, но южнее Алеутских островов располагается зона субдукции, и океаническая платформа уходит в неё.

В рельефе Земли материковые платформы образуют более высокие участки, и они примерно соответствуют материкам. Океанические платформы образуют более низкие участки. Они примерно соответствуют океанам. Имеющаяся на Земле жидкая вода заполняет впадины, образуя океаны и моря, а незалитые водой возвышенности образуют материки и острова. Общее представление о современном распределении разных высот и глубин на Земле даёт гипсографическая кривая (Рис. 5.38).

Жидкой воды на Земле сейчас достаточно, чтобы не только полностью покрыть океанические платформы, но и залить наиболее низкие части материковых платформ: их окраины и внутренние понижения. Выделяют следующие крупные геоморфологические структуры: литораль, шельф, материковый склон, океаническое ложе, глубоководные желоба.

Литораль (приливо-отливная, или осушная зона) ограничена максимальными уровнями отлива и прилива. В некоторых местах она достигает ширины в несколько километров (при пологом дне и больших — до 12–16 м — приливо-отливных колебаниях уровня моря), но в среднем по Мировому океану она не превышает 10–15 м. Протяжённость этой зоны (с учётом островов) составляет около 1 млн. км (Виноградова, 1977), что составляет примерно 0,003% площади океана.

Шельф* (затопленная окраина материковых платформ — имеет в среднем малые углы наклона (отсюда и название: shelf — полка). За среднюю границу шельфа принимают 200 м, что почти в два раза выше реальной величины. Психологические причины этого рассмотрены ниже, при рассмотрении вертикальной зональности. На глубины 0–200 м приходится 7,6%. Падение уровня моря в плейстоцене приводило к тому, что практически весь шельф становился сушей.

Края материковых платформ — **материковый склон** (островной склон) — имеют гораздо большую среднюю величину наклона — $3^{\circ}27'$, что близко к среднему углу склона горных цепей (Степанов, 1974). Местами крутизна склона гораздо больше и может достигать 45° и более. Изменение глубин на несколько сотен метров может происходить при перемещении по горизонтали на такое же расстояние. За нижнюю границу материкового склона принимают глубину 3000 м, хотя среднее для Мирового океана значение — 3660 м (Степанов, 1982). Ширина материкового склона невелика, обычно 15–30 м (Степанов, 1982). На глубины 200–3000 м приходится 15,3% площади Океана, но в эту цифру входят и подводные горы.

На океаническое ложе (глубины более 3000 м) приходится 77,1% площади Океана.

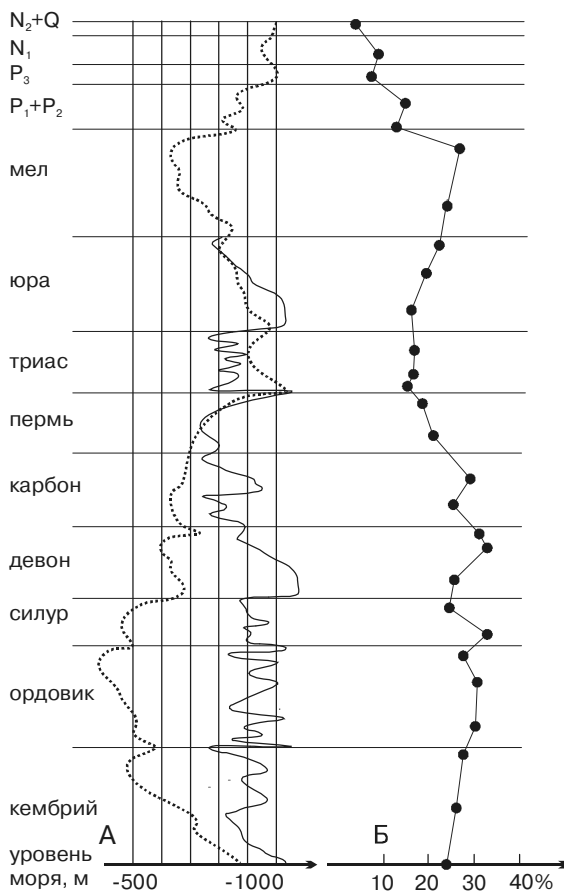


Рис. 5.39. Изменение уровня Мирового океана в фанерозое.

А — уровень океана (пунктир — по Hallam (1984a), сплошная — по Brunton, Dixon (1994), Б — площади морей в % к общей площади континентов. По Сеславинскому (1995) из Л.А. Невеской (1999).

* Термин «континентальный шельф» был введен в 1887 г. преподавателем физической географии из колледжа Эдинбурга, членом Шотландского географического общества Хью Робертом Миллом. К необходимости пополнения словаря географических терминов последний пришел в ходе руководимой им экспедиции, в рамках которой шотландским рыболовным траулером «Шакал» проводились гидрологические исследования в районе Атлантического океана к западу от острова Льюис (архипелаг Внешние Гебриды).

Доля площади Мирового океана с глубинами более 6000 м, которую считают границей **глубоководных желобов** составляет чуть более 1%.

Уровень моря на протяжении истории Земли менялся (Рис. 5.39). Трансгрессии (высокий уровень моря) сменялись регрессиями (низкий уровень моря). Как видно из рисунка, представления разных авторов об этих изменениях не полностью идентичны. Тем не менее, очевидно, что современный уровень моря является одним из самых низких в фанерозое. В настоящее время ледники покрывают около 10% суши, в них (преимущественно в Антарктиде) связано 26 млн. км³ воды, или около 2% всей земной воды. Если её растопить, то уровень моря поднимется примерно на 64 м. Предполагается, что в периоды оледенений возникали сопоставимые по размеру с Антарктическим ледники в Европе и Северной Америке. Связывание воды в этих ледниках должно было привести к падению уровня моря на 100–150 м, что соответствует имеющимся данным. В периоды межледниковий количество жидкой воды увеличивается, что вызывает подъём уровня моря. Рис. 5.39 показывает, что существовали периоды, когда уровень моря был гораздо (возможно, до 500 м) выше современного. Для того, чтобы обеспечить такой подъём уровня моря за счёт таяния ледников, их объём должен на порядок превосходить современный, т. е. вся Земля должна была быть до этого покрыта слоем льда толщиной как в Антарктиде, что совершенно невероятно. Это не подтверждают и палеонтологические данные. Поскольку нет оснований предполагать значительное уменьшение количества воды на Земле, то очевидно, что уровень моря преимущественно определяют другие причины, связанные, по-видимому, с объёмом океанических бассейнов: морфология дна; в частности, развитие центральноокеанических хребтов, глубина котловин и т. п. Поскольку подъём уровня моря вызывали другие причины, кроме ледников, вполне можно предположить, что и падение уровня моря не столь однозначно связано с ними.

Виды и другие таксоны, приуроченные к разным геоморфологическим элементам дна, называют **литоральными, шельфовыми, материкового склона, океанического ложа, глубоководных желобов**. Однако, поскольку реальные ареалы видов редко совпадают с геоморфологическими структурами, эту терминологию использовать нецелесообразно. Вместо неё следует использовать терминологию, основанную на дискретности распределения биоты (сублитораль, абиссаль и т. п.). Распределение биоты морских водоёмов по глубине и соответствующая классификация рассмотрены ниже.

Грунт

С точки зрения бентоса, все грунты можно подразделить на две большие группы: твёрдые (или жёсткие) и рыхлые. К первой относят грунты, которые организмы бентоса используют как место прикрепления или для устройства постоянных убежищ: скалы, крупные валуны и т. п.. С точки зрения биоты, с ними сходны по свойствам объекты, созданные человеком: молы, причалы, сваи, буи, нефтяные платформы, корабли, в том числе затопленные и т. п. Ко второй группе — в той или иной степени подвижные грунты, в которых передвигаются животные: песок, ил, глина (пелиты, алевроиты). Грунты второй группы также часто называют мягкими, по-видимому, из-за прямого перевода с английского, где они называют soft. Лучше всё же именовать их рыхлыми, поскольку подобное название указывает на более значимое для биоты качество.

Механизм образования осадков — седиментогенез — зависит от многих параметров. В процессах осадконакопления велика роль биосферы. Прямые подсчеты среднего состава донных осадков, основанные на анализах проб (более 3,5 тысяч) поверхностного слоя осадков океана, позволяют оценить суммарный вклад биогенных компонентов CaCO₃, SiO₂ (аморфный) и самого органического вещества как примерно половину, остальное имеет терригенное (от терра — Земля, т. е. снесённые с суши) происхождение. Подсчёт площадей, занятых современными биогенными осадками

Табл. 5.1. Размер частиц грунта и размерные группы бентоса.

мм	0,001	0,01	0,1	0,5	1	5,0	10	100	1000
lg	глина (пелит)		-2 ил (алеврит)	-1 песок	0	гравий	1 галька	2 валуны	3 глыбы и скалы
	микробентос			мейобентос		макробентос			
размыв происходит при скорости течения, м/сек	2,0	0,5	2,0	0,12	0,15	0,5	1,0		
	–	–	–	–	–	–	–		
отложение происходит при скорости течения, м/сек	0,001	0,001	0,001	0,07	0,08		0,7		

(содержащими более 50% биогенных компонентов), также даёт 50% (Лисицын, 1983а, 1991).

По современным оценкам, биота Мирового океана профильтровывает объём воды, равный всей воде на Земле, за полгода. Естественно, что в одних местах интенсивность фильтрации высока, а в других — мала. Наиболее активна фильтрация планктоном и бентосом на шельфе.

Оценка роли планктона и бентоса в общем процессе биофильтрации в настоящее время затруднительна. Что касается планктона, то прямые исследования осадочного вещества показали, что более 90% органического вещества планктонного происхождения поступает на дно в виде пеллет. Таким образом биота существенно снижает мутность воды, поэтому содержание взвеси в воде океанов мало по сравнению с водами рек.

Размер частиц грунта тесно связан со скоростью придонного течения. Для каждого размера частиц имеются свои скорости, при которых происходит отложение и размыв (Шуляк, 1971). Эти скорости существенно различны. При постоянной скорости движущейся воды состав грунта со временем станет соответствующим этим скоростям (Табл. 5.1). Степень такого соответствия называется сортированностью. Хорошо сортированные грунты соответствуют теоретическим ожиданиям, плохо сортированные — нет. В реальности механический состав грунта никогда не соответствует теоретически ожидаемому по скорости придонных течений, поскольку многие факторы препятствуют сортировке грунта, влияя на его гранулометрический состав. Из них основные:

- Реальные течения существенно отличаются от ламинарного потока с постоянной скоростью, для которого производили теоретические вычисления.

- Организмы в процессе своей жизнедеятельности выделяют фекалии и псевдофекалии, которые входят в состав грунта, делая его более мелкозернистым.

- Лёд переносит вмёрзшие в него крупные частицы, которые после таяния падают на дно. Примесь крупных частиц особенно заметна в районах современного или четвертичного оледенения.

- При увеличении скорости течение начинает размывать осадок, отложенный ранее. В таких местах гранулометрический состав определяет не современная гидродинамика, а прошлая.

- Кроме течений, на крутых склонах и в прилежащих к ним районах гранулометрический состав определяют и процессы гравитационного переноса: мутьевые потоки, оползни, обвалы и т. п., переносящие всё что угодно. Результатом их деятельности являются подводные каньоны — структуры, аналогичные оврагам на суше, — заканчивающиеся конусами выноса. Грунты, образованные в результате процессов гравитационного переноса, естественно, плохо сортированы.

- Пелагические организмы после смерти падают на дно. В результате образуются биогенные пелагические грунты, свойственные районам, удалённым от берегов.

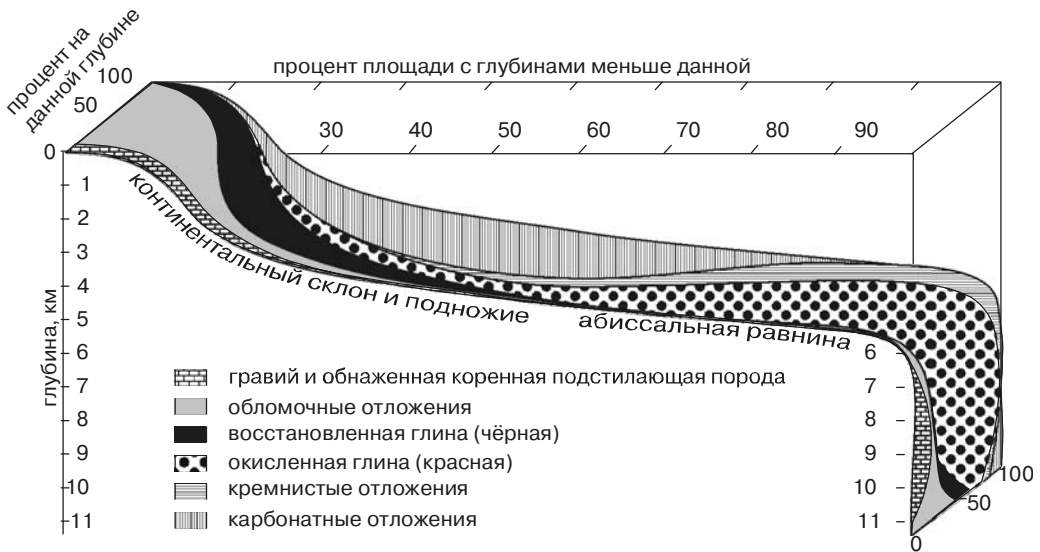


Рис. 5.40. Процент грунтов разных типов на разных глубинах. По Wright (1977) из Sage, Tyler (1991).

Если у отмерших организмов был скелет, то он также падает на дно. Эти скелеты бывают или известковыми (образуют глобигериновые и птероподовые илы), или кремниевыми (образуют диатомовые и радиоляриевые илы). Грунты с карбонатными скелетами покрывают дно на меньших глубинах, чем с кремниевыми скелетами, поскольку на больших глубинах (при большом давлении) карбонаты растворяются в воде. Глубина, на которой карбонаты становятся полностью растворимыми (**карбонатной компенсации**), варьирует от 3200 до 5400 м, в зависимости от географической широты, температуры воды и автора цифр. Раковины птеропод содержат арагонит, который растворяется в воде легче, чем кальцит*, содержащийся в раковинах фораминифер. Растворимость карбонатов сказывается и на сохранении известковых скелетов бентоса, а также на распространении организмов с наружным известковым скелетом (преимущественно моллюсков). Во внутренних морях и высоких широтах глубина карбонатной компенсации может находиться на существенно меньших глубинах. Так, в Белом море она расположена на глубине 90–100 м (Семёнов, Замилатская, 1986; Замилатская и др., 1987). В пресных водоёмах из-за гораздо меньшей буферности пресной воды по сравнению с морской, карбонаты могут становиться растворимыми уже по всей толще водоёма. Это происходит в олиготрофных болотах, где pH имеет кислую реакцию. Естественно, что здесь полностью отсутствуют моллюски.

- Скелеты крупных донных организмов после их смерти остаются на месте, поскольку течение обычно не может их перенести, при этом возникают биогенные грунты другого типа. Наиболее распространены грунты, созданные моллюсками, преимущественно двустворчатыми — ракуша. Встречаются также грунты, созданные домиками усоногих раков рода *Balanus* — баянуша. Прочие биогенные грунты не имеют собственных русских названий, это грунты, состоящие из обломков кораллов, агглютированных фораминифер (в Баренцевом море — *Rhabdammina abyssorum*). К этому же типу грунтов можно отнести и грунты с примесью трубок *Polychaeta* (хитиновых — *Spiochaetopterus*, известковых — *Serpulidae*). Особо следует отметить грунты, образованные спикулами стеклянных и кремнеугольных губок. По внешнему облику такие грунты напоминают слой грубой стекловаты. Местами их толщина достигает

* Кальцит и арагонит — формы карбоната кальция, различающиеся формой кристаллов: с тригональной формой симметрии у кальцита и ромбической у арагонита. .

Рис. 5.41. Распространённость различных грунтов в океане (по:

двух метров. Такие грунты как биотоп весьма специфичны, лишь немногие виды инфауны способны населять их, а нормально развиваться, вероятно, не способен никто. В результате биомасса инфауны спиккулярных грунтов значительно меньше, чем на соседних участках дна.

- В районах с определённым химизмом, где придонные воды обогащены железом и марганцем, их соли выпадают в осадок, образуя железо-марганцевые конкреции. Они характерны для арктического шельфа Северного Ледовитого океана и глубоководных районов. В глубоководных районах основной источник Mn — зоны спрединга.

- Существуют участки поверхности дна, образованные самими организмами бентоса: рифы и заросли макрофитов.

- Организмы, возвышающиеся над дном эффективно снижают скорость течения и способствуют отложению мелких фракций.

Наиболее интенсивно осадконакопление идёт на шельфе, поскольку основным источником осадков является суша. После того, как в палеозое на поверхности суши сформировался растительный покров, терригенный снос происходит в основном через реки. Большая часть принесённой реками взвеси (на современном этапе — 93%) задерживается в устьях рек и прилежащих районах шельфов. Далее в океан она не проникает.

Накопление осадков происходит неравномерно по всему шельфу и непостоянно во времени. Осадки шельфа разными способами, преимущественно (на 70%) оползнями, обвалами, грязекаменными потоками, перемещались с шельфа в места окончательного их накопления у основания материкового склона. При понижении уровня океана (в кайнозое происходило неоднократное снижение уровня до 300 м, а в плейстоцене — на 100–150 м) перенос осадков с шельфа увеличивается. Толщина этих осадков у пассивных окраин океанов может достигать 15 км и более. Крупные конусы выноса образуются у рек. Крупнейший в мире конус выноса образован Гангом и Брахмапутрой, он протягивается на 3500 км и достигает толщины 12 км (Хаин, 2001).

На разных глубинах доля осадков различных типов непостоянна (Рис. 5.40). Обнажённые скалы часто встречаются только на малых глубинах и в районах с большим углом наклона дна (склоны материка, подводных гор и срединно-океанических хребтов). Грубые осадки характерны для шельфа, материкового склона и его подножия,

где их создают или куда их перемещают придонные течения и оползни. В отдалении от берегов дно покрыто различными типами илов и глин, в зависимости от продуктивности поверхностных слоёв и глубины. Для продуктивных районов, особенно в высоких широтах, характерны фораминиферовые илы (на глубинах меньших карбонатной компенсации) или диатомовые (на глубинах больших карбонатной компенсации). Наибольшее распространение имеют глобигериновые илы, получившие своё название из-за значительной примеси планктонных известковых фораминифер, среди которых особенно массовы представители рода *Globigerina*. Площадь, покрываемую фораминиферовыми илами, оценивают в 130 млн. км² (для примера: площадь Евразии равна 54,3 млн. км²), диатомовыми илами — 26,5 млн. км². Фораминиферовые и диатомовые илы накапливаются со сравнительно высокой для открытого океана скоростью, до нескольких сантиметров в тысячу лет. В южной Атлантике в районах с высокой первичной продукцией образуются птероподовые илы, но они занимают небольшую площадь (1,3 млн. км²). Радиоляриевые илы образуются в районах с меньшей первичной продукцией, они занимают 10,4 млн. км². В центрах океанических круговоротах, где первичная продукция очень мала, встречаются красные глины, на 70–95% образованные из материала прилегающих аридных (степи, пустыни) зон, переносимый ветром и вулканической пылью. Скорости осадконакопления здесь (измеренные разными методами) малы, невелики (0,1–1,0 мм в тысячу лет) и толща осадков не достигает 100 м. На Рис. 5.41 показано распространение различных грунтов в океане.

Цвет осадка нередко зависит от содержания кислорода в придонном слое. Если кислорода достаточно, то Fe и Mn окисляются до окисей, придавая грунту (обычно только его верхнему слою) красный или коричневый цвет. При уменьшении содержания кислорода, что, обычно бывает, если он расходуется на окисление органического вещества грунта, Fe и Mn остаются в закисной форме, придавая грунту сероватый или серовато-зелёный оттенок. При дальнейшем падении содержания кислорода, его может не хватать даже на образование закисей Fe и Mn и они образуют сульфиды, придавая грунту синий или даже чёрный оттенок.

Содержание кислорода в грунте падает с удалением от поверхности. Обычно уже на глубине нескольких сантиметров кислород отсутствует. Содержание кислорода в грунте зависит от его гранулометрического состава. Оно падает с увеличением доли мелких частиц, причём нелинейно: резко снижается, когда более 30% твёрдых частиц имеют размеры менее 200 мкм. Границу между слоями грунта с кислородом и сероводородом видно по изменению цвета: с появлением сероводорода грунт становится гораздо более тёмным, поскольку сульфиды имеют чёрный цвет.

Осадкообразование в пресных водоёмах может существенно отличаться. Здесь гораздо шире распространены грунты, образованные слабо переработанными крупными остатками растений. В болотах дно покрыто торфом. В старицах, прибрежной зоне озёр и в мелких речках дно покрыто остатками береговой растительности, причём часто эта растительность никак не связана с самими водоёмами, а просто растёт вблизи их берегов. Степень разложения остатков столь мала, что возможна видовая идентификация растений по мягким тканям.

Свет

Имеет значение для фотосинтезирующих организмов (бактерий, водорослей, кораллов и др.) как источник энергии. С увеличением глубины количество света быстро падает и на некоей глубине, называемой компенсаторной, энергия солнечного света, которую могут усвоить растения, становится равной их трате на дыхание, что фактически означает невозможность фотоавтотрофного питания на этой глубине и глубже. Положение компенсаторной глубины варьирует в зависимости от прозрачности воды от нескольких метров (редко — десятков см) до 100 м и более. В умеренных широтах составляет около 30 м. В сильно прибойных местах, где волны постоян-

но взмучивают осадок, макрофиты встречаются не глубже 1 м. В полярных районах с постоянным ледовым покровом макрофиты практически отсутствуют. Вода работает как светофильтр, улавливая в первую очередь красный свет, используемый для фотосинтеза хлорофиллом. Красные и бурые водоросли для увеличения спектра улавливаемой фотосинтетически активной радиации имеют другие пигменты, позволяющие использовать для фотосинтеза энергию света той длины, которая проникает на большие глубины, поэтому для них компенсаторная глубина больше, чем у растений, у которых таких пигментов нет. Подробнее о донных макрофитах см. Максимова (2010).

Прозрачность воды варьирует в широких пределах. В целом, воды суши, особенно реки, значительно менее прозрачны, чем воды моря. Это обусловлено большим количеством взвеси, поднимаемой течением со дна. Прозрачность вод суши зависит также от концентрации в ней растительных остатков, неорганической взвеси, растворённой органики и планктона. В море же взвесь, приносимую реками, ветром и образующуюся в результате действия волн, отфильтровывает биота, поэтому прозрачность морской воды преимущественно определяет содержание планктона. В Азовском море в период цветения водорослей она может снижаться до 10 см. В центре океанов, где вода практически не содержит биогенов, необходимых для развития водорослей, вода наиболее прозрачна, поэтому синий цвет прозрачных океанических вод — это цвет океанических пустынь.

Кроме того, что свет даёт энергию для фотосинтеза, он может играть и сигнальную роль. Для многих видов показано, что миграции, нерест и другие фазы их жизненного цикла синхронизируются светом. В этом качестве свет может выступать, по крайней мере, до глубины 1 км и даже чуть более. Глубоководные рыбы способны улавливать свет до глубин 1150 м (Беклемишев, 1969), то же способны делать и головоногие (Моисеев, 2001).

Влияние глубины на распространение бентоса

Таксоны, распространённые в широком диапазоне глубин называют **эврибатными**, в узком — **стенобатными**.

Выше уже сказано о связи с глубиной освещённости, температуры, грунтов. С увеличением глубины уменьшается количество энергии поступающей из поверхностного слоя, создающего основную часть первичной продукции — все эти эффекты достаточно понятны. Менее ясно влияние увеличения давления: с ростом глубины давление увеличивается. Хотя оно зависит от температуры воды, солёности и широты местности для биолога достаточно приблизительная оценка: на 10 м давление возрастает примерно на 1 атмосферу (ошибка по сравнению с реальным значением давления не превышает 2% для дна глубоководных желобов и меньше на меньших глубинах). В результате жизнь на океаническом ложе существует под постоянным давлением в 500–600 атмосфер, а на дне глубоководных желобов — под давлением свыше 1000 атмосфер. В достаточно широком диапазоне значений глубина, а конкретнее — гидростатическое давление, существенного влияния не оказывают. Во всяком случае влияние давления на малых глубинах гораздо меньше влияния рельефа. В соответствии с принципом Ле Шателье объём моля продуктов реакции должен быть меньше объёма исходных компонентов. Разные вещества обладают разной сжимаемостью, поэтому биохимические реакции при разных давлениях протекают по-разному и эта разница тем больше, чем больше разница в давлениях. От величины давления зависят и растворимость газов, их парциальное давление, проницаемость мембран и т. п. Поэтому при превышении некоторых значений давления изменение биохимических процессов становится значимым. Из-за методических трудностей это влияние изучено плохо, пока имеются только отрывочные данные. Имеются данные (de Angelis et al., 1991), что физиологически достаточные скорости окисления метана требуют повышенного давления. Вполне может быть, что влияние давления на физи-

ологию является основной причиной вертикальной зональности на глубинах за пределами шельфа. Быстрое изменение давления, приводящее водолазов к кессонной болезни, по-видимому, легко преодолевается живыми организмами в довольно широких пределах. Об этом свидетельствуют вертикальные миграции многих видов зоопланктона и nekтона. Так, некоторые кальмары днем лежат на дне в глубинах в несколько сотен метров, а ночью всплывают для питания к поверхности. Диапазон вертикального распространения, однако, конечен. Menzies и Wilson (1961) изучали выживаемость особей литоральных видов после опускания их на большие глубины и особей глубоководных видов после поднятия их на поверхность. В обеих группах при пересечении глубин 2500–2700 м резко возрастала смертность.

Начиная с некоторых глубин (максимум несколько сотен метров) давление столь высоко, что регулирование плавучести с помощью газовых пузырей становится невозможным. Это ограничивает проникновение на глубину использующих этот механизм рыб и головоногих моллюсков (наутилусы, каракатицы, вымершие аммониты).

Ценотические системы бентоса

Климат — это ассоциация, наиболее приспособленная к существующим в конкретном месте условиям. На суше климат обусловлен климатически (климатический климат). Основным фактором, определяющим распределение наземных СС (климаксов) — температура (Разумовский, 1999). Основным фактором, по градиенту которого формируются ассоциации в пределах одной СС — влажность, причём влажность в значительной степени контролирует сама СС и тем в большей степени, чем ближе ассоциация в сукцессионном ряду к климатическому. Оба фактора варьируют на большей части поверхности суши сравнительно плавно, исключение составляют лишь крупные горные системы.

Основным фактором, определяющим распределение ареалов бентоса, как и на суше — температура. Но в море (и крупных озёрах) кроме градиента экватор–полюс есть градиент температуры по глубине.

Многие экологические факторы бентали статистически связаны друг с другом, давая общий градиент по глубине. Это затрудняет выявление действительно значимых факторов. Например, имеются многочисленные данные, показывающие статистически достоверную связь обилия детритофагов с гранулометрическим составом грунта. В реальности же обилие детритофагов определяет содержание органического вещества в грунте, которое в пределах небольших акваторий (в которых эта связь выявлена) достоверно скореллировано с гранулометрическим составом грунта (определить который значительно проще). В масштабе же моря связь гранулометрического состава с содержанием органического вещества гораздо слабее или даже может быть недостоверной, неудивительно, что по нашим данным распределение многих видов полихет–детритофагов в Баренцевом море не связано с гранулометрическим составом грунта.

Вместе с тем мозаичность отдельных факторов очень велика: на любой глубине мы находим участки с разной гидродинамикой, трофность зависит не столько от глубины, сколько от продуктивности. Одни факторы могут резко различаться на расстояниях в метры и даже сантиметры (гидродинамика, грунты), другие — (свет, глубина, температура) изменяются гораздо более плавно. Первые факторы определяют мелко-масштабную мозаичность. Вторые — ответственны за крупномасштабные, биогеографические неоднородности, они, как правило, образуют градиенты, простирающиеся от одной биогеографической границы до другой.

В море, в отличие от суши, СС получают энергию не только из улавливаемого им света. Большая часть СС бентали существует за счёт энергии, поступающей в их ареал в виде детрита. Все они могут использовать и планктон в тех случаях, когда он доступен

В бентосе на шельфе основными являются четыре типа ассоциаций, использующих детрит: с преобладанием фильтраторов эпифауны, фильтраторов инфауны, собирателей и грунтоедов (подробнее см. Жирков, 2010).

Ассоциации фильтраторов эпифауны можно разделить на две группы: рифообразующие и нерифообразующие. Рифообразующие в значительной степени контролируют свой биотоп, поскольку сами создают субстрат, на котором обитают. Среди сообществ этой группы многие — климаксные. Несомненно климаксными являются рифы кораллов, и, возможно, климаксными являются и рифы *Vermetidae*. Не относятся к климаксным мидиевые и устричные банки, поскольку в процессе жизнедеятельности в них происходит заиливание из-за накопления псевдофекалий и фекалий; в результате биотоп становится непригодным для видов-эдификаторов.

Нерифовые сообщества фильтраторов эпифауны не оказывают такого влияния на свой биотоп. Это сообщества скал, валунов и других твёрдых грунтов. В их состав входят виды-эпибионты и виды нижнего яруса рифовых сообществ. Сюда относятся также виды, широко распространённые на валунах среди сообществ рыхлых грунтов. В процессе своей жизнедеятельности они изменяют дно таким образом, что оно становится пригодным для существования сообществ детритофагов. В некоторых случаях накопление псевдофекалий приводит даже к угнетению фильтраторов эпифауны.

Сообщества фильтраторов инфауны, собирателей и грунтоедов соответствуют клине «пески–глина», определяемой гидрологией. Сообщества фильтраторов инфауны развиваются на грунтах, постоянно перемещающихся под действием токов воды, т. е. на непрерывно вновь образующихся поверхностях (Табл.5.1). Поэтому их можно считать ретардационными и рецидивными субклимаксами. Снижение гидродинамики ведёт сначала к доминированию собирателей, а затем грунтоедов. Сообщества грунтоедов явно вторичны: грунтоеды преобладают не потому, что их становится больше по сравнению с сообществами детритофагов. Наоборот, количественные показатели (биомасса, плотность поселений) грунтоедов падают. Но количественные показатели детритофагов со снижением гидродинамики падают еще быстрее, поэтому грунтоеды и выходят на первое место. Т. е. данные сообщества можно определить как угнетённые из-за недостатка пищи для собирателей. Таким образом климаксные сообщества бентали рыхлых грунтов — сообщества детритофагов.

Фактических данных по наблюдению за сукцессиями сообществ рыхлых грунтов гораздо меньше, чем по наземным сообществам. Основной вид информации — данные бентосных съёмок, выполненных в одном районе в разное время.

В.А. Надточий и В.Н. Кобликов (2001), анализируя изменения, произошедшие в бентосе южной части западно-камчатского шельфа, обнаружили, что биомасса фильтраторов эпифауны (губки, асцидии) снизилась в десятки раз, зато существенно повысилась биомасса детритофагов. Одновременно они констатировали прогрессирующее заиливание. Уменьшение биомассы фильтраторов эпифауны может быть объяснено тем, что орудия лова рыбы и ракообразных, уничтожают фильтраторов эпифауны. Однако увеличение биомасса детритофагов и заиливание имеют другие причины и сукцессии — вполне подходящее объяснение.

По данным М. Glemarec (1979) после штормов, разрушающих сообщества верхней сублиторали, пионерные сообщества образуют моллюски фильтраторы-инфауны. Их сменяют сообщества детритофагов — сначала моллюсков, а затем — полихет.

Изменения бентоса Чёрного моря (Заика, Киселёва и др., 1992) в прошлом веке происходили сходным образом, хотя из-за низкого видового разнообразия биоты Чёрного моря возможности для формирования различных сообществ здесь гораздо меньше, поэтому сукцессионные ряды здесь выражены хуже, чем в полносолёных морях. Прогрессирующее заиливание Чёрного моря отражается в поднятии на меньшие глубины нижней границы обитания макробентоса. Особенно отчётливо выражено заиливание в заливах. Так, в наиболее изученном Каркинитском заливе исчезли устричники, место поселений фильтраторов эпифауны — мидий — заняло сообщество собирающей детрит полихеты *Melinna palmata*. Возможно, эти изменения являются

следствием сукцессий, хотя несомненно есть и другие причины, которые действуют в том же направлении. В частности, исключительно велико влияние антропогенной эвтрофикации акватории Чёрного моря. Существенную роль сыграли и инвазии.

Исчезновение ассоциаций фильтраторов — устричных банок и рифов *Sabella-ria* — и замена их ассоциациями фильтраторов, выносящими большее заиление (мидиевыми банками) или сообществами с доминированием инфаунных полихет-детритофагов отмечено и в Wadden Sea (Северное море) при сравнении данных 1923–1926 и 1980 г. (Riesen, Reise, 1982).

Ассоциации детритофагов, наоборот, весьма стабильны. (Frid, 2011) показал, что даже изменение названий доминирующих видов и сопряжённое с изменением названий изменение спектра их питания не приводит к существенному изменению сообществ детритофагов.

Таким образом, в морских СС имеется обычно два климакса: среди рифообразующих ассоциаций и в ассоциациях рыхлых грунтов. G.J. Vermeij (1978) подчёркивает, что различие сообществ рыхлых и твёрдых грунтов гораздо больше, нежели просто различие биотопов. На многочисленном материале он показывает, что в сообществах твёрдых грунтов скорость видообразования выше, что он объясняет более напряжёнными биотическими связями.

В верхней сублиторали к данной картине надо добавить, вероятно, климаксные ассоциации макрофитов, причём, по-видимому, существует несколько климаксных ассоциаций макрофитов на разных глубинах и субстратах: твёрдых (скалы, валуны) и рыхлых (песок, ил).

Биогеография морского бентоса

В биогеографии суши, глобальное значение имеет только градиент экватор—полюс, создающий широтную зональность. Вертикальная зональность имеет лишь региональное значение. Это связано с тем, что даже крупнейшие горные системы имеют сравнительно небольшие размеры. В морской биогеографии глобальное значение имеют как и градиент экватор—полюс, и изменение глубины. Причем по последнему градиенту изменения гораздо более существенны, чем по аналогичному градиенту на суше.

Традиционно схемы районирования бентали по вертикали (глубине) называют

«Становится всё более очевидным, что основные подразделения арены жизни в океане — его поверхность и дно, мелководья и абиссальные глубины — имеют принципиальные различия биологической структуры, не укладывающиеся в единую схему биогеографического районирования» (Петров, 2007: 157).

схемы вертикальной зональности, и их рассматривают отдельно от схем районирования по «горизонтали». Более того, схемы районирования по «горизонтали» строят в пределах отдельных вертикальных зон. Однако мощность границ между биогеографическими районами, расположенными на разных глубинах сопоставима с мощностью границ между биогеографическими районами, соседствующими «по горизонтали». Это, на мой взгляд, не позволяет существовать отдельным биогеографиям разных вертикаль-

ных зон. Но, поскольку почти все предложенные к настоящему времени схемы биогеографии океана сделаны отдельно для разных вертикальных зон, приходится следовать традиции и доступной информации и разобрать вертикальную зональность и горизонтальное биогеографическое районирование отдельно.

Вертикальная зональность

Авторы всех руководств, так или иначе затрагивающих проблемы биогеографического районирования океана, дают схемы вертикальной зональности. Рассмотрим некоторые из предложенных схем.

На Всесоюзном гидрологическом съезде 1928 г. (Рис. 5.42) были выделены следующие вертикальные зоны: супралитораль, литораль, сублитораль (материковое плато), батияль (материковый склон), абиссаль (ложе океана). Эту схему отечественные авторы в той или иной степени модифицировали (Зёрнов, 1949; Беляев и др., 1959; Беляев, 1966; Виноградова, 1977 и др.) для районирования биоты, хотя схема эта была принята на *гидрологическом*, а не *гидробиологическом* съезде. В её основу положены геоморфология и гидрология, а отнюдь не распределение биоты, ещё плохо известное в то время, особенно за пределами шельфа.

Л.А. Зенкевич (1951) дал обзор различных схем вертикальной зональности, начиная с XIX в., и привёл схему, мало отличающуюся от схемы 1928 г. Он выделил литораль (зона приливов-отливов), сублитораль (зона водорослей), **псевдоабиссаль** («нижние горизонты эпиконтинентальных водоёмов, если край континентального склона опускается ниже 200 м... в таком случае нижние горизонты континентальной ступени лежат далеко за пределами зоны водорослей, т. е. сублиторали» стр. 294), батияль (материковый склон) и абиссаль (океаническое ложе).

G.A. Forbes (1854) выделил литораль (<0), зону ламинарий (0–30 м), кораллины (30–90 м) и абиссаль (>100 fms), глубин (30–90) (цит. по: Danois (1948), 30 и 90 м в оригинале, вероятно, были 15 и 50 fms).

E. Forbes (1856) выделил литораль (<0), циркулитораль (0–15 fms), медиаль (15–100 fms) и абиссаль (>100 fms).

S. Ekman (1935, 1953) выделил литораль, архибенталь (от внешней кромки шельфа до примерно 1000 м) и абиссаль — глубины более 1000 м.

A.F. Bruun (1956) выделил шельф, батияль (внешняя кромка шельфа — 2000 м), абиссаль (2000–6000 м) и хадаль (>6000 м).

J.W. Hedgpeth (1957) выделил шельф, батияль (внешняя кромка шельфа — 4000 м), абиссаль (4000–6000 м) и хадаль (>6000 м).

В Институте океанологии была разработана схема вертикальной зональности (Беляев и др., 1959; Беляев, 1966), включающая супралитораль, литораль, сублитораль (0–200 м или до края шельфа), батияль (материковый склон от 200 м или края шельфа до 3000 м), абиссаль (океаническое ложе, 3000–6000 м) и ультраабиссаль (глубоководные желоба с глубинами более 6000 м) (Рис. 5.43).

A.C. Константинов (1972) выделил супралитораль, литораль, сублитораль (0 — «нижняя граница распространения донных фотосинтезирующих растений» или 200 м), батияль (материковый склон), абиссаль (океаническое ложе), ультраабиссаль (>6–7 км).

J.C. Briggs (1995) выделил шельф (<200 м), склон (200–2000 м), абиссаль (2000–6000 м) и хадаль (>6000 м).

А.И. Кафанов, В.А. Кудряшов (2000: 75) различали «зону заплеска и штормовых выбросов — супралитораль, приливно-отливную зону, или литораль, зону материковой отмели, или шельфа — сублитораль, зону континентального склона — батияль, зону океанического ложа — абиссаль, зону глубоководных океанических желобов — ультраабиссаль, или хадаль».

Легко заметить, что набор вертикальных зон остаётся примерно постоянным, особенно в последние полвека: супралитораль, литораль, сублитораль (подразделяемая иногда на несколько зон), батияль, абиссаль и ультраабиссаль. Варьируют лишь глубины, по которым проводят границы зон и их названия. Так, в нашей стране наиболее глубокую зону называют ультраабиссаль, а за рубежом — хадаль. Причина этого состоит в том, что изначально полагали: жизни на таких глубинах нет. В 1948 г. во 2-м рейсе «Витязя» с глубины 8100 м в на станции 162 (44°55,5 N 152°24 E) подняли трал, полный полихет, которых П.В. Ушаков определил как *Amphicteis mederi*. Открытие жизни на таких глубинах тут же засекретили. Позже в рейсе датского научно-ис-

«Резкой границы между литоралью (sic! И.Ж.) и абиссалью нет, их разделяет переходная батияльная зона» (Абдурахманов и др., 2001: 307).

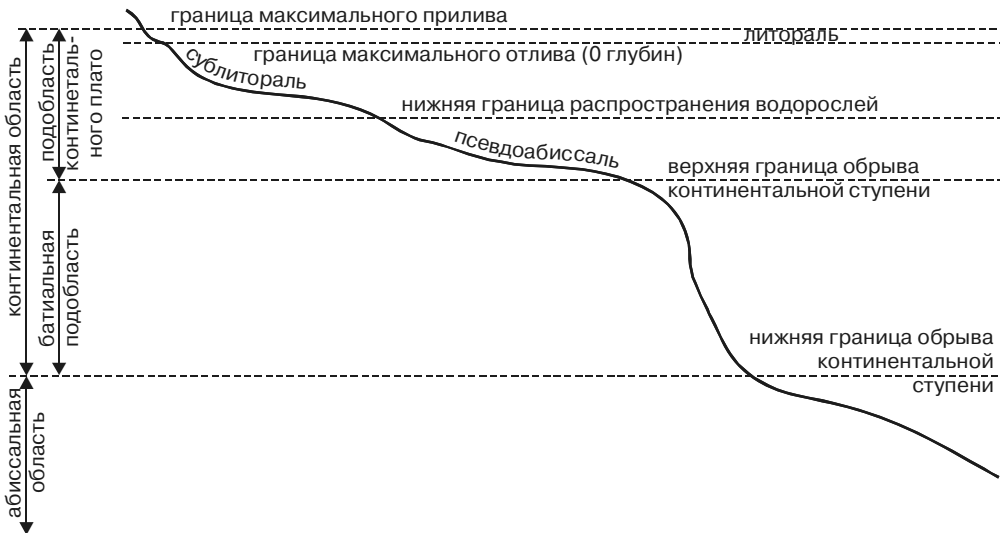


Рис. 5.42. «Схема морских зон» Комиссии Второго Всесоюзного гидрологического съезда. По Аноним (1928) из А.П. Андрияшева (1979).

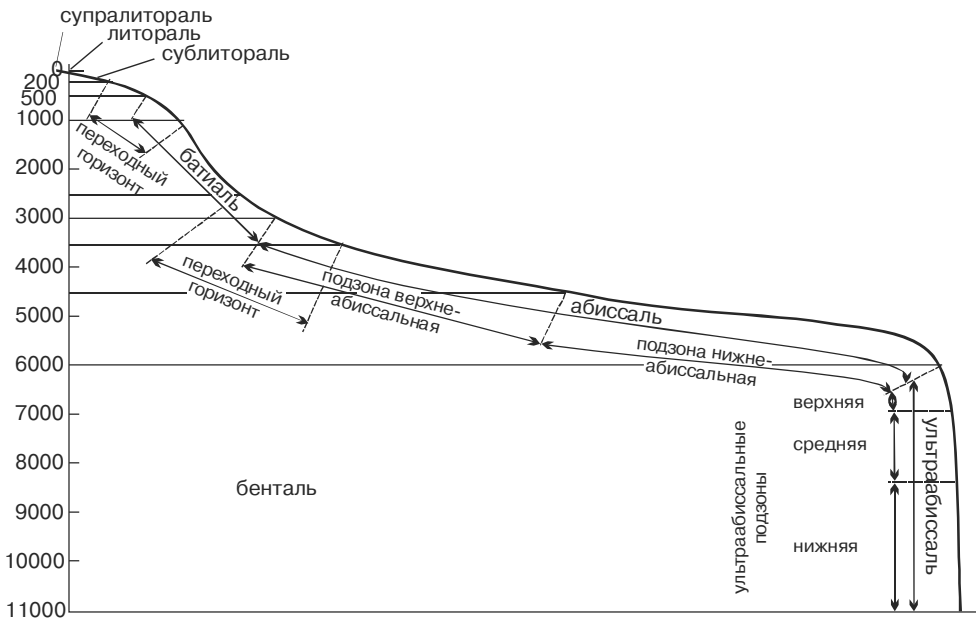


Рис. 5.43. Вертикальная зональность Мирового океана. По Беляеву и др. (1959), Беляеву (1966) из Виноградовой (1977).

следовательского судна «Galathea» также была открыта жизнь на глубинах более 6000 м, и датчане написали об этом Л.А. Зенкевичу. Он тут же пошёл в КГБ и просил разрешить публикацию для закрепления приоритета советских учёных. Публикацию разрешили. Но было уже поздно: публикация датчан вышла на несколько месяцев раньше. Российские и датские учёные предложили разные термины для обозначения вертикальной зоны глубоководных желобов, что и закрепилось в мировой практике.

Перечисленные выше зоны в биогеографическом отношении неравноценны. Литораль, по крайней мере литораль умеренных широт, и, тем более, супралитораль, нельзя рассматривать как биогеографический выдел. Практически все литоральные виды морского происхождения обитают преимущественно или исключительно на литорали из-за биотического взаимодействия. В ЦС с пониженным таксономическим разнообразием литоральные виды способны обитать и в сублиторали, часто чувствуя себя там гораздо лучше. Несколько примеров:

- В Балтийском море, биота которого очень обеднена из-за пониженной солёности, типично литоральные бурые водоросли *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* обитают до глубины 20 м (Sergerstrele, 1957).

- Начиная с плейстоцена, у бореальных атлантических берегов Северной Америки практически отсутствуют участки с каменистым дном на литорали и верхней сублиторали. Поэтому соответствующие сообщества там сильно обеднены и фактически образованы лишь частью видов, обитающих в сходных биотопах у берегов Европы, свои же виды из-за редкости биотопа не образовались. Поэтому такие брюхоногие моллюски, как *Littorina littorea*, *L. «saxatilis»* и *Thais lappilus*, у берегов Европы обитающие по большей части на скалистой литорали, у берегов Северной Америки обычные на каменистых грунтах и верхней сублиторали (Vermeij, 1978).

Иными словами, литораль — это биотоп, населённый малоконкурентоспособными верхнесублиторальными видами, обитающими в неоптимальных для них условиях. Граница между литоралью и сублиторалью — это граница между сообществами одной ЦС, а не биогеографическая, поскольку нет эндемов литорали, между литоралью и сублиторалью нет границ ареалов. Некоторым аналогом литоральных видов может служить экологическая группа растений, произрастающих в сильно затенённых местах. Детальный анализ их биологии давно привёл ботаников к выводу, что нет тенелюбивых растений, а есть теневыносливые, причём для большей части видов лимитирующим абиотическим фактором, ограничивающим их распространение в освещённых участках, является не избыток света, а недостаточная увлажнённость. Виды, обитающие на литорали, можно аналогично назвать «литоралевыносливыми», и для большинства из них специфический режим литорали (чередование приливов и осушения) вовсе не является необходимым, но они способны его выносить. Схемы биогеографического районирования литорали поэтому имеют совсем другой смысл, нежели биогеографическое районирование других вертикальных зон (сублиторали, батии, абиссали и др.).

Исключение составляет лишь верхняя литораль низких широт, где развиваются весьма специфические ассоциации и в первую очередь мангры. Состав мангровых ассоциаций позволяет рассматривать их как в составе наземных СС, так и делать предметом морской биогеографии. Ниже они для простоты рассмотрены в составе верхнесублиторальных сообществ, хотя эта точка зрения, возможно, ошибочна.

Первые схемы вертикальной зональности были, по всей видимости, просто представлениями экспертов. Позднее положение границ между вертикальными зонами устанавливали с использованием различных методов. В нашей стране наибольшее распространение получил метод биотических разрезов, и соответственно получаемые результаты имеют все свойственные методу недостатки (подробнее см. Главу 2). В частности, данные по распространению отдельных видов по площадям различных размеров (от сравнительно небольших участков до всего Мирового океана) проецируют на ось глубин. При этом неизбежно, как и при любом проецировании трёхмерного объекта на одну ось, происходит искажение действительной биогеографической картины, причём всегда в одну сторону — в сторону размывания границ, приводящее к утрате резкости изменений таксономического состава на границе, что на графике приводит к сглаживанию пиков. Критерий, по которому пик считают достаточным, чтобы быть границей, субъективен. Даже если оценивают различия списков биот по разные стороны границы математически, критерий различия субъективен — 5%, 1% и т. п.

Но основная проблема даже не в методе, а в первоначальной разбивке оси глубин на диапазоны для сравнения, а также в интерпретации результатов. Если в качестве основания для разбивки вертикальной оси используют геоморфологию или глубину, то изучают не распределение биоты в пространстве, а различия геоморфологических структур или глубин, т. е. используют географический, а не биологический подход. Бессмысленно в этом случае говорить о совпадении распределения биоты с геоморфологией или её приуроченности к определённым глубинам, если их изначально использовали для разделения отрезка изучаемой оси, поскольку это совпадение предопределено методически.

При использовании данных геоморфологии получаемая схема вертикальной зональности неизбежно дублирует геоморфологическую, а термины сублитораль, батталь, абиссаль и ультраабиссаль становятся излишними синонимами геоморфологических. За рубежом, кстати, термин «сублитораль» почти и не используют, обходясь понятием «shelf», часто и вместо «батталь» используют «slope». Но, поскольку крупномасштабная вертикальная зональность, по-видимому, действительно связана с геоморфологией, районирование, полученное на основе выделения зон по геоморфологическим критериям, вероятно, отражает, хотя и с большими или меньшими искажениями, реальное распределение ЦС по глубине. Искажения возникают и от того, что прекрасно смотрящиеся на схеме морфологические структуры (шельф, склон, ложе и т. п.) в реальности совсем не такие: увеличение глубин вовсе не монотонно, склоны прорезают каньоны, часто далеко вдающиеся в шельф и имеющие у своего подножия на ложе конус выноса и т. д. и т. п. Границы шельфа, склона, ложа и ультраабиссальных котловин расположены на различных глубинах в разных, порой соседних районах. При составлении же схем вертикальной зональности методом биотических разрезов всё это вынужденно (из-за малого числа данных) игнорируют. Кроме геоморфологии на распределение видов также влияет распределение водных масс, которое, хотя и связано с геоморфологией, но всё же их связь далека от функциональной.

Если же зоны выделяют по глубинам, то часто получают схему, которая вовсе ничему не соответствует. Например, если взяты интервалы 0–200 и 200–1000 м, то смена таксономического состава по результатам анализа не может происходить нигде, кроме как на глубине 200 м, которую и принимают за глубину прохождения биогеографической границы. Между тем, она может проходить в данном месте на глубине, например, 163 м. То, что подсчёт вели для другого диапазона глубин, приводит не только к неправильному определению положения границы, но и к уменьшению её чёткости, поскольку при построении графика в состав биоты верхнего горизонта были включены и виды нижнего (так как обитание их на глубинах 163–200 м вполне нормально).

«Как раньше, так и в настоящее время вертикальное членение донной фауны проводилось по основным структурам дна, ... всегда имелись в виду и другие факторы, особенно более резкие градиенты в их распространении» (Шунтов, 2001: 400).

Особо надо сказать о глубине 200 м, используемой во многих схемах. 200 м — геоморфологическое понятие, оно означает, что данное место находится на 200 м глубже уровня Мирового океана. Что же есть такого любопытного на этой глубине? Часто говорят, что это — глубина кромки шельфа. Но это не так, на самом деле средняя глубина кромки шельфа в Мировом океане — 137 м (Шипард, 1969). Однако таковой является средняя глубина, но в отдельных районах кромка шельфа располагается на совсем других глубинах. Например, у берегов южного Перу и северного и центрального Чили край шельфа находится на глубине 50 м (Удинцев, 1972; Семёнов, 1982: 255). В приполярных районах (Северный Ледовитый океан, Антарктика) кромка шельфа, наоборот, располагается заметно глубже, что объясняют бывшими здесь оледенениями. Многокилометровая толща ледника своим весом чуть притопила материк, после таяния ледника он медленно всплывает (скорость подъёма в Осло-фьорде — 1,5

см/год (Бьёрке, 1993). У прежнего центра оледенения Скандинавии (в вершине Ботнического залива) подъём за последние 9000 лет составил 250 м, но процесс ещё не завершён, поскольку магматические породы (базальты и др.) — плохо текущая жидкость, и уровень земли поднимется, по-видимому, в данном районе ещё на 200 м (Монин, 1977). Впрочем, — это не единственная, и, вероятно, не основная причина столь глубокого шельфа, поскольку у северных берегов Аляски, где располагался ледник значительно больший, чем в Скандинавии, кромка шельфа расположена на глубине всего 70 м (Carsola, 1954; Carsola et. al, 1961). Кроме того, ледник при движении производит разрушение подстилающей поверхности Земли (ледниковая абразия). Образованный материал ледник переносит к краю и отлагает в виде валов (морен) на границе ледника, а в случае плавучих ледников — на границе всплытия (там, где лежащий на грунте ледник переходит в плавучий). В результате абразивного действия ледника подстилающая его поверхность становится ниже, а прилегающая часть материкового склона — выше. Так, по имеющимся данным (Гроссвальд, 1983; Матишов, 1986) всё дно Баренцева моря подвергалось ледниковой абразии, и краевые морены расположены вдоль кромки шельфа. В результате, хотя с геоморфологической точки зрения Баренцево море расположено целиком на шельфе, его максимальная глубина — 600 м, и даже средняя — 222 м (Добровольский, Залогин, 1982), т. е. по критерию «200 м» оно вообще не является шельфом. Таким образом, глубину кромки шельфа определяют геологические процессы и закон Архимеда, но они ничего не знают о цифре «200 м».

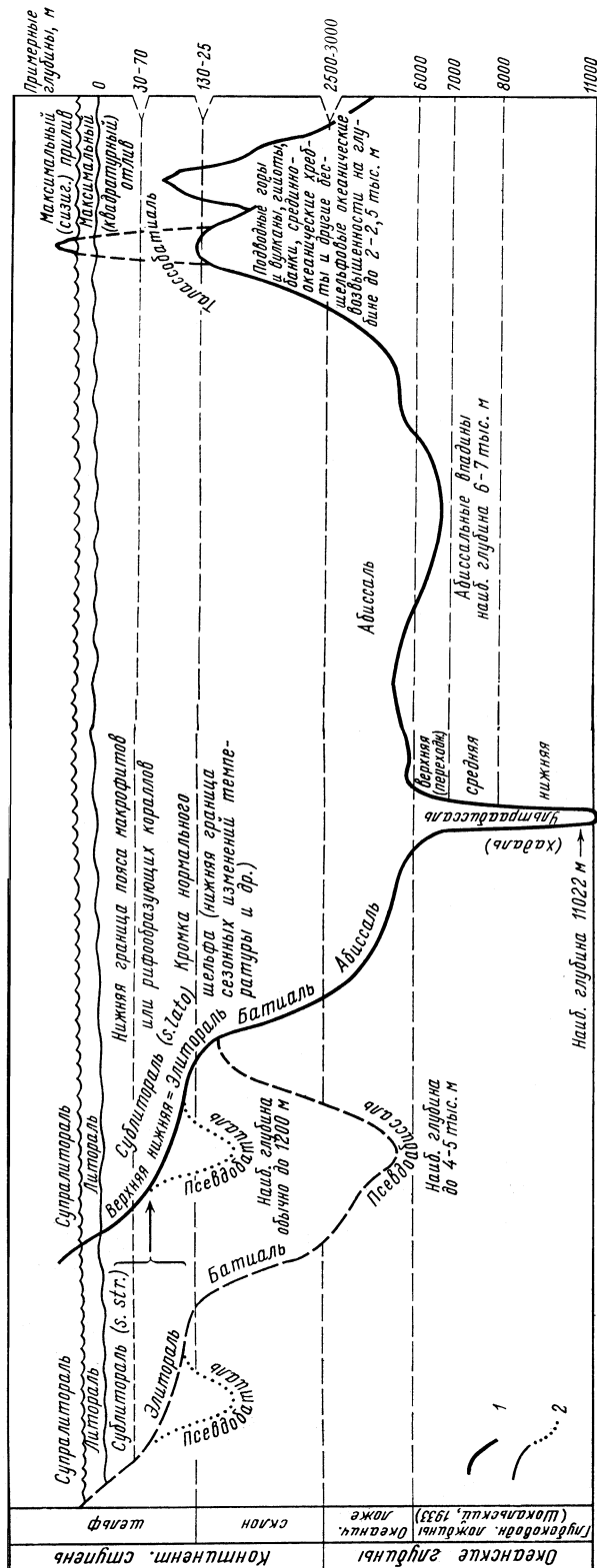
Л.А. Зенкевич (1951: 196) считал 200 м нижней границей распространения донных водорослей, но и это не так, они обнаружены и на вдвое больших глубинах, но, главное, уже на глубине в несколько десятков метров их роль столь незначительна, что выделять на этой основе зону неоправданно.

Другой возможный смысл числа «200 м» — «глубина, глубже которой самые крупные океанские волны уже не могут взмучивать самые мелкие частицы наносов» (Морская геоморфология, 1980). В реальном океане задолго до того, как перестаёт сказываться влияние волн на осадки, перенос осадков волнами становится незаметным на фоне переноса осадков придонными течениями, вызванными иными причинами. Таким образом, и это значение цифры «200 м» незначимо с точки зрения биологии.

Еще одна цитата: «В наши дни глубина 200 м является предельной для широкого экономического выгодного применения существующих технических средств поиска и добычи биологических и минеральных богатств моря» (Баскаков и др., 1987: 17). И это значение не имеет отношения к биологии.

По-видимому, существует только одно сколько-нибудь разумное объяснение широкого использования данного числа: до XIX в., а в некоторых странах и сейчас, расстояния в море (и глубину в том числе) мерили в морских милях и сажнях, одна морская сажень (fathom, сокращенно fms) = 1/1000 морской мили, 1 морская миля = 1825 м. В схеме E. Forbes (1856) граница между медиальной и абиссальной зонами проходит по глубине 100 fms. 100 морских саженей — психологически осмысленная величина, тем более, что в то время знания о населении таких глубин были очень незначительны. Эта схема была длительное время широко распространена, и современные схемы вертикальной зональности являются её развитием. С переходом на метрическую систему мер привычные 100 fms было неудобно заменять на 182,5 м, поэтому округлили до 200 м. В Англии, где метрическая система мер до сих пор не стала единственной, до сих пор 200 м от 100 fms используют как равноправные величины. В частности, в большинстве выпусков аналога «Фауны России» — British Synopses (серийное издание определителей, как всякая серия с унифицированным оформлением, содержанием и, конечно, рассматриваемой в отдельных выпусках акваторией)

«Глубины моря являются чрезвычайно разнообразными; они выражаются, обыкновенно, в морских сажнях» (Келлер, 1897: 28).



рассматриваемая акватория ограничена изобатой 200 м (см. например, Southward, Campbell, 2006: fig.1), однако в некоторых (например: Cornelius, 1995: fig.1) изобатой 600 футов (= 100 fms = 183 м).

Ясно, что при таком происхождении величины «200 м», в ней не больше смысла, чем в семи верстах, которые надо пройти, чтоб похлевать киселя. Поэтому использовать 200 м для выделения каких-либо биологически осмысленных вертикальных зон более чем странно.

Можно отметить, что в странах, где метрическая система не является единственной, используют и другие глубины кромки шельфа. Так Kaiser et al. (2005), Woodward (2008) используют глубину 500 футов (=152,4 м), что гораздо ближе к средней глубине кромки шельфа, но также не является биологической величиной.

Всякий термин надо определять через свойства объектов, к которым он относится, т. е. биологический термин надо определять через свойства биологических объектов. Поэтому, если уж использовать термины сублиитораль, батталь и абиссаль, то надо вкладывать в них иной, не геоморфологический, а гидробиологический смысл и понимать под ними биогеографические регионы, сменяющие друг друга по глубине.

Рис. 5.44. Схема вертикальной зональности по А.П. Андрияшеву (1979).

Примечание. Нижняя граница распространения рифообразующих кораллов находится на глубине 1–2 км и отнюдь не совпадает с нижней границей пояса макрофитов; по-видимому, А.П. Андрияшев имел в виду облигатно герматипные кораллы.

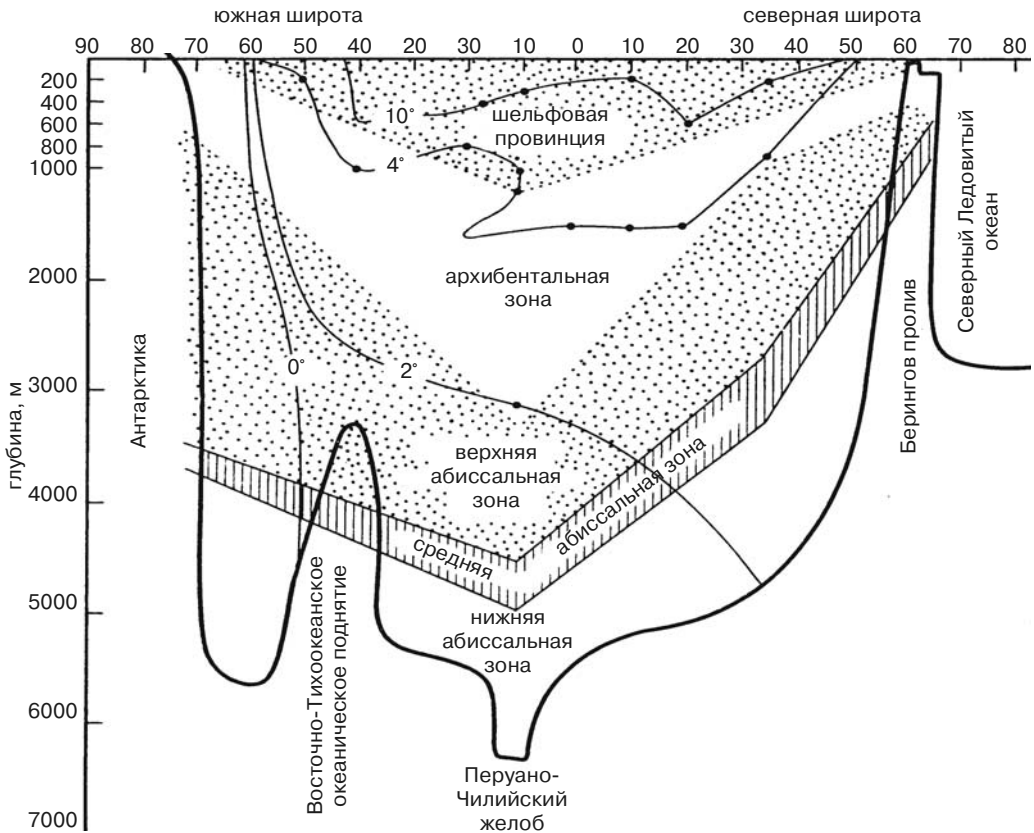


Рис. 5.45. Глубина залегания вертикальных зон вдоль меридионального разреза в Тихом океане. По Menzies et al. (1973).

Нельзя не упомянуть схему А.П. Андрияшева (1979) (Рис. 5.44). Она является развитием схемы вертикальной зональности 1928 г. (Рис. 5.42). Положительными чертами его схемы является разделение сублиторали на верхнюю (= сублитораль s.str.) и нижнюю, границу между которыми он проводит по нижней границе пояса макрофитов и рифообразующих кораллов. С этим следует согласиться, уточнив лишь, что не всех рифообразующих кораллов, а герматипных. Дав исторический обзор использования термина «псевдоабиссаль», А.П. Андрияшев указывает на очевидную его непоследовательность и предлагает полностью изменить его смысл и вводит термин «псевдобатиаль». Он определяет псевдобатиаль как «сравнительно небольшие локальные котловины в пределах шельфа (как, например, в Белом море или на антарктическом шельфе)». Псевдоабиссаль — «большие глубоководные, частично изолированные моря вроде Средиземного или Японского» (Андрияшев, 1979: 123). Судя по приведённым определениям, логическим основанием для обоих терминов предстают глубина и рельеф, поэтому они являются геоморфологическими терминами, а не биологическими. Фактический их смысл — повторение части информации обычной батиметрической карты. Термины же батиаль и абиссаль — хорологические, относящиеся к специфическим биотам. Использование геоморфологических терминов, образованных от корней хорологических, без нужды путает и без того запутанный предмет. Поэтому я считаю их использование не только излишним, но и вредным.

Также А.П. Андрияшев вводит термин **талассобатиаль** для батиальных районов океанических островов и подводных гор, удалённых от материков. Используя этот

термин, надо помнить об отсутствии резких различий между обычной батией и талассобатией. Степень изоляции разных районов талассобатии от обычной батии варьирует от очень сильной до практически отсутствующей. В общем, для талассобатии характерны рассмотренные выше особенности островных биот: одни районы талассобатии отличаются высокой специфичностью биоты, другие — практически неотличимы от обычной батии.

Изучение распределения видов по глубине, а не сравнение по видовому составу районов, выделенных по небиологическим критериями (различных глубин или разных крупных геоморфологических структур), даёт картину, существенно отличную от классической, причём **разную в разных районах**. Имеющиеся данные по вертикальному распределению бентоса показывают, что смена биот происходит на различных глубинах в разных районах Мирового океана (Menzies et al., 1973; Миронов, 1986) (Рис. 5.45), и их распространение примерно соответствует макрорельефу дна (а не глубине). Причина этого в том, что именно с макрорельефом дна связаны характер распределения взвеси в придонных слоях воды и характер осадконакопления. Кроме макрорельефа смену вертикальных зон определяют и водные массы: верхняя сублитораль расположена в прибрежных водных массах, для которых характерно наличие освещения, достаточного для фотосинтеза, сезонные колебания гидрологических показателей (температуры в холодных, умеренных и субтропических водах и солёности в тропиках) и другие особенности (см. выше). Иногда расположение водных масс определяет вертикальную зональность и глубже. Это наблюдается, например, у Скандинавии и в Охотском море. Распределение водных масс одновременно связано и с рельефом, особенно такое относится к водным массам, расположенным выше главного термоклина. Необходимо помнить, что при увеличении размера анализируемой акватории, методически неизбежно будет происходить уменьшение чёткости границ, а некоторые могут вообще исчезнуть.

Сублитораль ранее (Forbes, 1856; Всесоюзный гидрологический съезд, 1928; Зенкевич, 1951) разделяли на верхнюю и нижнюю (Рис. 5.42). Но примерно с середины прошлого века (Екман, 1935, 1953 и др.) её стали рассматривать как единую зону. Какого-либо серьёзного обоснования такой смены точек зрения в литературе я не встречал. В то же время, при анализе достаточного количества материала неизбежно оказывалось, что шельф неоднороден по вертикали, а положение границ между вертикальными зонами и даже их число варьирует. Приведу несколько примеров, показывающих, что верхняя и нижняя сублитораль населены различными биотами = между верхней и нижней сублиторалью проходят границы ареалов видов.

В.В. Федяков (1986) показал, что фауна поверхности и нижней водных масс (глубины варьируют в широких пределах в зависимости от места) на разных участках Белого моря очень сильно различаются соотношением видов с различным географическим распространением.

По данным А.И. Кафанова (1991), в Северной Пацифике в целом и в отдельных её районах фауна двустворчатых моллюсков прибрежных мелководий отличается от фауны открытого шельфа на уровне отчётливого биогеографического выдела. Так, он пишет (стр. 70–71): «стенобатные литорально-верхнесублиторальные виды составляют не менее 40% от их общего числа» (видов, встречающихся на глубинах до 200 м — И.Ж.), т. е. даже по формальному критерию S.P. Woodward (1856) литораль + верхняя сублитораль и нижняя сублитораль являются самостоятельными биогеографическими регионами, поскольку происходит смена половины биоты. Несмотря на это, сам А.И. Кафанов считает различие биогеографически незначимым.

О.А. Скарлато (1982) отмечает, что видовой состав двустворчатых моллюсков закрытых бухт отличается от видového состава открытых мысов в той же степени, что и выделяемые им провинции. У открытых мысов прибрежный фронт расположен глубже и большая часть исследованной в работе акватории находится в прибрежной водной массе, поэтому различия мысов вероятно объясняются различиями биот верхней и нижней сублиторали.

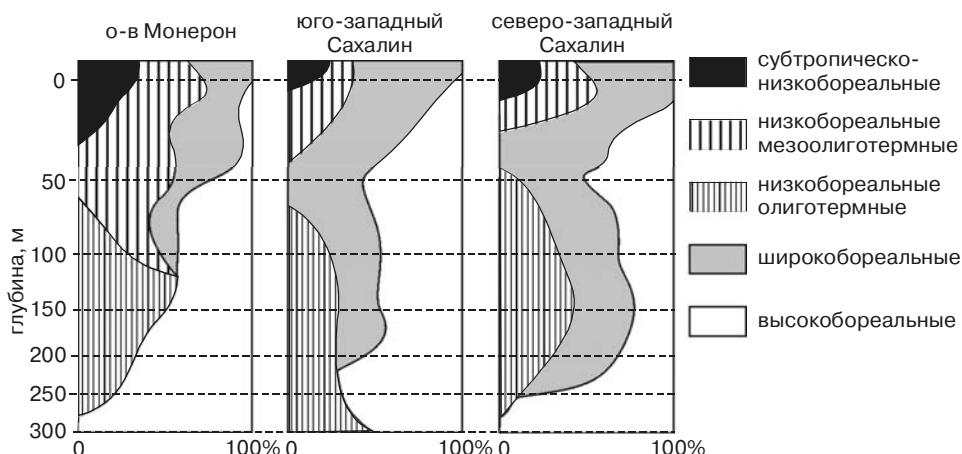


Рис. 5.46. Вертикальное распределение разных географических элементов на шельфе севера Японского моря. По О.Г. Кусакину и С.А. Ростомову (1982).

Г.М. Каменев (1990, 1995) показал, что у Командорских островов по распространению двусторчатых моллюсков можно выделить три вертикальные зоны: литораль — 20 м, 60–100 м и глубже 130–200 м, причём сходство моллюсков на глубинах 0–20 м и >40 по индексу Чекановского-Сёренсена 45%.

П.А. Балькин (2007) отмечает, что фауны рыб западной части Берингова моря на глубинах <100 м и 100–200 м имеют только 64% общих видов.

О.Г. Кусакин и С.А. Ростомов (1982) показали, что фауны Isopoda на глубинах 0–5 м и более 250 м во всех трёх исследованных ими районах вообще не имеют общих видов (Рис. 5.46). Тем не менее, они отнесли данные районы к одному биогеографическому региону. При этом эндемичные для верхних и нижних горизонтов шельфа группы видов они посчитали низкобореальными несмотря на то, что в двух районах они даже не встречаются вместе. Чтобы различить мелководные и глубоководные низкобореальные виды, авторы использовали отношение видов к температуре — логическое основание, использование которого делает классификацию не биогеографической.

А.П. Андрияшев (1939: 24) выделял в ихтиофауне Берингова моря:

— Виды прибрежных мелководий, обитающие большей частью на глубинах от литорали до 15–20 м, а зимой часто глубже (т.е. виды прибрежной водной массы, граница которой зимой располагается на больших глубинах).

— Верхнесублиторальные виды, обитающие на глубинах от 20–30 до 100–120 м.

— Нижнесублиторальные виды, обитающие на глубинах от 100–120 м до 250–300 м. Среди последних двух групп видов имеются викарирующие виды.

— Глубоководные виды, обитающие глубже 250–300 м.

К.В. Бандурин (2007), анализируя распространение креветок на шельфе севера Охотского моря, выделяет три типа ареалов: литорально-верхнесублиторальные, сублиторальные (преимущественно до 100 м) и шельфовые (преимущественно на 200–300 м).

А.Н. Голиков указывает, что «северная граница Японской низкобореальной подобласти проходит в районе м. Терпения и северной части о. Итуруп. Однако глубины свыше 30 м в заливах Анива и Терпения занимает Алеутская высокобореальная подобласть» (Голиков, 1982: 97). Возможно, пытаясь отразить неоднородность биот по глубине, но, оставаясь в рамках «биогеографии всего шельфа», А.Н. Голиков (1980, 1982) вводит в биогеографическую характеристику отдельных видов данные по глубине их обитания, что при выделении действительно биогеографических регионов было бы совершенно излишне.

Надо подчеркнуть, что широко распространенная точка зрения, согласно которой на шельфе расположена только одна вертикальная зона, не является, однако, общепризнанной. Так, разделить на биогеографическом уровне население верхней сублиторали и глубже расположенных частей шельфа ранее предлагала на основе анализа распространения десятиногих раков залива Анива (южный Сахалин, Охотское море) З.И. Кобякова (1956). Аналогичные фаунистические различия в пределах шельфа имеются и в бореальных районах европейских вод, а также и в тропическом Индо-Малайском архипелаге (Мионов, 1986). Ю.Е. Петров (1977) выделяет на шельфе верхнюю (до 6–10, реже 25 м) и нижнюю (до 40–50, реже 200 м) сублитораль.

Тем не менее, большинство исследователей считает сублитораль единой вертикальной зоной, соответствующей шельфу. Возможная причина этого состоит в том, что бентосные работы с судов не охватывают мелководье (верхнюю сублитораль), а с берега — большие глубины (нижнюю сублитораль). Обработку собранных с берега и с судов материалов проводят обычно отдельно. И в обоих случаях нет особых причин сомневаться в их биогеографической неоднородности. Объединение же данных береговых и судовых работ проводят с уже сформировавшимся мнением об отсутствии биогеографических различий верхней и нижней сублиторали.

«Литоральная фауна северных берегов Франции и Северного моря идёт на север и восток до Белого моря, мало меняя свой основной состав, но существенно меняется в южной части атлантического побережья Франции. Сублиторальная фауна Северного моря на север доходит только до северных частей Скандинавии, но в нижних слоях мало прогреваемой воды идёт гораздо дальше на юг» (Зенкевич, 1946: 123).

Другая возможная причина — распространённое представление о наличии разных масштабов: одни явления объявляют мелкомасштабными, а другие крупномасштабными, схемы же вертикальной зональности считают схемами крупномасштабных структур. Однако, никаких биологических критериев для пороговых значений при определении «масштабности» в настоящее время не предложено, этот вопрос фактически не изучен. Некоторые подходы к его решению намечены в докторской диссертации А.И. Азовского (2002), но проблема далека от окончательного решения. Единственный используемый в настоящее время критерий — субъективный, что, как минимум, позволяет существовать обоим точкам зрения. В то же время, масштабы верхней сублиторали являются малыми только в направлении, перпендикулярном берегу. Вдоль же берега размеры соответствующих регионов имеют протяженность сотни и тысячи километров, что никак нельзя считать мелкомасштабным явлением. В данном случае мы имеем дело с ленточными структурами-явлением вовсе не уникальным для верхних отделов шельфа. Подобные структуры сходных и даже меньших размеров встречаются и в других местах, при этом биогеографы (иногда те же самые) считали возможным рассматривать их как самостоятельные биогеографические регионы:

- Батиаль. Протяженность обычно признаваемой в качестве самостоятельного биогеографического региона батиаля в направлении, перпендикулярном кромке шельфа, также весьма невелика; она сопоставима с верхней сублиторалью (обычно 15–30 км).

- Ультраабиссаль. Ширина ультраабиссальных желобов по изобате 6000 м (часто принимаемой за границу ультраабиссали) редко превышает 30 км (до 200 км), а по дну не превышает нескольких десятков км.

- Талассобатиаль. Биоты гор и изолированных поднятий часто рассматривают как самостоятельные биогеографические выделы (Андрияшев, 1979; Мионов, 1994; Парин, Мионов, Несис, 1997; Мионов, Крылова, 2006 и др.), хотя их линейные размеры часто составляют десятки километров или даже километры.

- Вертикальная зональность в горах. А.И. Толмачев при выделении конкретных флор считает необходимым «учитывать особенности поясной дифференциации её растительного покрова, наличие приуроченных к определённым уровням флористи-

ческих рубежей» (Толмачев, 1974: 188). В частности, при изучении флор Гиссаро-Зеравшанской горной страны «выявляется наличие настолько резко выраженного рубежа между флорами альпийского и субальпийского поясов, что более правильным кажется обособленное рассмотрение альпийской флоры конкретных частей этого высокогорья» (Толмачев, 1974: 188).

Поскольку размеры этих ленточных структур примерно те же, что и у верхней сублиторали, очевидно, что сам по себе размер структуры не является сколь-нибудь значимым для того, считать ли её биогеографической единицей или нет. Только традицией можно объяснить, почему в одном случае ленточную структуру одного размера объявляют мелкомасштабной, а в другом структуру того же размера — нет. Об этом, кстати, свидетельствует то, что, не выделяя верхнюю сублитораль в самостоятельный биогеографический выдел, некоторые авторы, например, А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов (2000) выделяют гидротермальную область, хотя размеры отдельных гидротерм в любом направлении куда как меньше размеров верхней сублиторали даже в направлении, перпендикулярном берегу.

Граница между верхней и нижней сублиторалью примерно соответствует положению прибрежного фронта. Примерно, поскольку положение прибрежного фронта определяет гидрология. Динамика гидрологических условий гораздо выше динамики бентоса: большая часть организмов макробентоса обладает малой подвижностью и продолжительностью жизни, превышающей год. Глубина, над которой расположен прибрежный фронт пропорциональна кубу скорости течения на поверхности (см. выше), т. е. она не только меняется в течение года, но и существенно уменьшается с уменьшением скорости течений (гораздо меньше в бухтах, чем у открытых мысов). Поэтому изучение распределения бентоса в зависимости только от глубины неизбежно «размывает» эту границу, создавая обманчивое впечатление плавного перехода верхнесублиторальной биоты в нижнесублиторальную.

Детальный анализ распределения зоопланктона также показал, что следует разделять сообщества прибрежной водной массы и вод открытого шельфа (Шунтов, 2001: 214).

Сколько же всего вертикальных зон и на каких глубинах они примерно расположены?

В Северном Ледовитом океане (в высокой Арктике), по-видимому, всего две вертикальные зоны: шельфовая (без подразделения на верхнесублиторальную и элиторальную) и глубоководная (без подразделения на батилитную и абиссальную), ультраабиссальная зона отсутствует из-за недостаточности больших глубин. Отсутствует верхняя сублитораль и у Антарктиды. Вероятные в обоих случаях причины: отсутствие прибрежного фронта и то, что верхние горизонты шельфа были покрыты ледником в плейстоцене. Некоторым аналогом верхней сублиторали в Северном Ледовитом океане можно считать распреснённые участки морей. Обильный сток в Северный Ледовитый океан (превосходящий сток в Индийский) при небольшом размере самого океана (4% Мирового океана) делает участки с пониженной солёностью обычными и занимающими большую площадь. Многие обитающие в Арктике виды обильны в распреснённых районах и почти отсутствуют в акваториях с нормальной солёностью. Однако солёность в распреснённых районах варьирует в значительных пределах (от пресной до морской), как от места к месту, так и во времени. Причём варьирование это не только значительно, но и малопредсказуемо. Это позволило сформироваться в распреснённых районах лишь эвригалинным видам, но не ЦС. Таксоны, которые не смогли приобрести эвригалинность избегали распреснения, уходя на большие глубины. Поэтому эндемичные арктические виды или эвригалинны, или эврибатны.

Н.Н. Дединова (1993), изучая вертикальное распределение полихет у Намибии, в диапазоне 124–1155 м выделила три зоны, границы между которыми расположены

«Несомненным оказываются лишь два факта: широкая эврибатность большей части фауны и полное отсутствие специфической сублиторальной и вообще мелководной фауны <Антарктики>» (Грузов, 1980: 29–30).



Рис. 5.47. Общая схема вертикальной зональности.

Масштаб не соблюден. Изображённые морфоструктурные и гидрологические элементы не были использованы для выделения вертикальных зон, хотя и могут быть их причиной.

на глубине 300 м и 500–700 м. Зона, расположенная на глубине от 300 до 500–700 м, несмотря на узость, имеет даже более высокое абсолютное число эндемиков, чем ниже и вышележащие зоны. Верхняя сублитораль её исследованиями не была охвачена, поэтому можно утверждать, что у Намибии четыре вертикальные зоны на шельфе и верхней части склона.

Р.Н. Буруковский (1984), изучая вертикальное распределение креветок у Западной Африки, выделил на глубинах 13–1230 м четыре самостоятельные вертикальные зоны, каждой из которых соответствует свой таксоцен креветок: шельфовый (до 50–100 м), кромки шельфа (от примерно 70 м до 300 м и более), верхней (примерно 300–800 м) и нижней части склона (глубже 700–800 м). Этот результат соответствует зональности у Намибии.

О.Н. Зезина (1973), анализируя вертикальное распространение брахиопод в Мировом океане, выделяет между нижней сублиторалью и батималью горизонт с эндемичной фауной.

Olabarria (2004), анализируя вертикальное распространение двустворчатых моллюсков в северо-восточной Атлантике на глубинах 500–4866 м, выделяет зоны: выше 750 м, переходную от шельфа к батималью, верхне- и среднебатимальную 750–1900 м, нижнебатимальную 1900–2900 м и абиссальную глубже 4100 м, на глубинах 2900–4100 м расположена переходная зона между батималью и абиссалью, где обитают и батимальные, и абиссальные виды.

В National Museum of Wales (Cardiff, UK) принята схема: литораль, континентальный шельф (до 200 м), зона края континента (200–500 м), батималь (500–2000 м), абиссальный склон (2000–4000 м), абиссальная равнина (>4000 м) (Oliver et al., 2010).

А.М. Орлов (2004) на основе анализа распределения рыб в нижней части шельфа и верхней части склона у тихоокеанского побережья Курильских островов и юго-восточной Камчатки выделил сублитораль, элитораль, мезобенталь и батибенталь. Границы между тремя последними зонами ними он провёл, соответственно, на 150–200 м и 500–550 м.

Число подобных примеров можно продолжить, но очевидно, что даже общее

«Если зоогеограф опирается на авторитет мнений, это означает, что у него не хватает фактов или что он ошибается» (Дарлингтон, 1966: 32).

число вертикальных зон, а тем более конкретные глубины, на которых проходят границы вертикальных зон, в разных районах варьируют, а, следовательно, процесс составления схемы вертикальной зональности весьма далёк от своего завершения. Тем не менее, не только авторы многих учебников, но и научных работ, часто

пытаются свести сложную картину вертикальной зональности к четырём, а то и двум–трём зонам. Здесь уместно ещё раз напомнить едкое высказывание Ф. Дарлингтона .

Типичным набором вертикальных зон, по-видимому, пока можно считать следующий (Рис. 5.47): (1) верхняя сублитораль (сублитораль в узком смысле), включая литораль, (2) элитораль, или нижняя сублитораль, (3) верхняя батияль = зона кромки шельфа, (4) нижняя батияль, (5) абиссаль и (6) ультраабиссаль, или хадаль. Набор этот типичный, но отнюдь не везде вертикальных зон именно шесть. В некоторых случаях, возможно, на склоне расположено больше двух зон. В тоже время, в некоторых случаях зона кромки шельфа, возможно, является не самостоятельной зоной, а экотонном, специфичность биоты которого обусловлена пограничным эффектом. С другой стороны, в приполярных районах, как уже было показано, по-видимому, всего две вертикальные: зоны сублитораль и глубинная зона.

Необходимо подчеркнуть недостаточность данных о глубоководной биоте. Разные районы изучены с неодинаковой полнотой, некоторые пока ещё вовсе не обследованы. Большая часть данных относится к сообществам рыхлых грунтов, тогда как сообщества скал практически не изучены. Именно среди последних и были открыты гидротермы.

Краткие характеристики разных вертикальных зон

Верхняя сублитораль

Верхняя сублитораль расположена на глубинах от литорали (включая её) до прибрежного фронта. Глубина, на которой расположен прибрежный фронт зависит от скорости течения (см. выше) и может варьировать от метров до десятков метров. Поскольку скорость течения непостоянна, глубина расположения прибрежного фронта также меняется. В частности, зимой в умеренных и высоких широтах фронт расположен существенно глубже, чем летом. Это обуславливает существование более или менее широкого экотона.

Основные особенности верхней сублиторали, отличающими её от нижней сублиторали приведены ниже, при характеристике этой вертикальной зоны.

- Верхняя сублитораль и воды над ней целиком расположены в прибрежных водах. В холодных и, особенно, умеренных широтах для них свойственна большая амплитуда колебания температуры в течение года. Это приводит к существованию сезонных аспектов: увеличение роли видов с более высокоширотными и/или глубоководными ареалами зимой. В низких широтах они имеют постоянно высокую температуру.

- Непрерывное перемешивание всей водной толщи приводит к отсутствию постоянной стратификации (может возникать временная) и обеспечивает содержание биогенов в фотической зоне более высокое, чем в расположенной дальше от берега стратифицированной акватории. Биогены в прибрежные воды поступают также за счёт (1) слабого, но постоянного переноса биогенов из вод открытого шельфа в прибрежные в нижней части термоклина и подстилающих слоях водной толщи (Flint et al., 1996; Поярков, Емельянов, 2001); (2) изменений положения прибрежного фронта: в периоды высоких приливов и штормов фронт смещается глубже, захватывая обогащённые биогенами воды, расположенные ниже пикноклинов; (3) сноса биогенов с суши. В то же время, наличие прикреплённых фототрофов (макрофитов, кораллов и др.) обеспечивает удержание биогенов в прибрежной водной массе. Коралловые рифы могут процветать при содержании биогенов в воде на уровне лимитирующем развитие фитопланктона. И даже в отсутствие макрофитов и кораллов, существенную первичную продукцию на глубинах примерно до 50 м производят донные диатомовые водоросли. В тех случаях, когда интенсивность солнечной радиации на дне > 5% от солнечной радиации на поверхности, продукция донных диатомовых превышает продукцию фитопланктона в данном месте (Longhurst, 2007: 102).

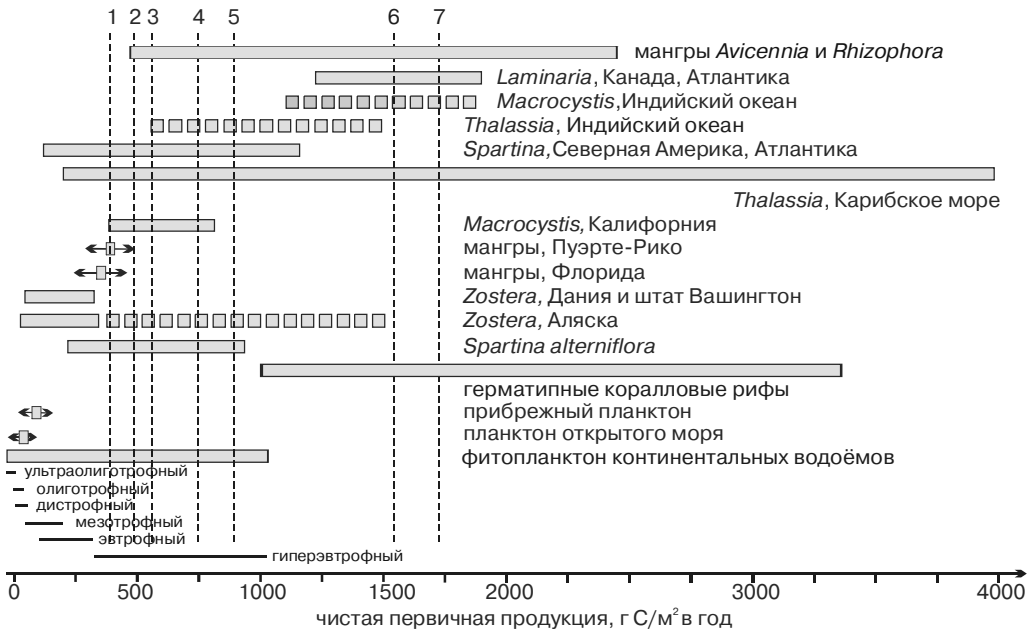


Рис. 5.48. Сравнительная первичная продуктивность некоторых водных и наземных сообществ.

Водные — горизонтальные линии, пунктир — оценка продукции по биомассе. Наземные (вертикальные линии): 1 — тайга; 2 — Нью-Йорк, сельскохозяйственные зерновые; 3 — широколиственный (неморальный) лес, 4 — Англия, поля сахарной свёклы; 5 — тропический дождевой лес; 6 — поля люцерны, 7 — поля сахарного тростника. По Odum (1971); Mann (1973); Brinkhuis (1977), Sreenivasan (1972), Бульон (1983), Komiyama et al., 2008; Sargent, Austin (1949, 1954); Odum, Odum (1955); Kohn, Helfrich (1957); Maarel, Franklin (2013) из Жирков (2010) с добавлениями.

- Сам фронт является местом создания большой первичной продукции, в 1,5–2 раза большей, чем в водных массах, которые он разделяет (Longhurst, 2007). Эта созданная продукция перераспределяется по водным массам, которые фронт разделяет. Поскольку площадь прибрежных водных масс меньше площади стратифицированной акватории, количество принесённой из фронта продукции на единицу площади в них больше.

- Высокая температура и обилие биогенов приводит к высокой первичной продуктивности верхней сублиторали. Её величина мало меняется за вегетационный период, причём первичную продукцию создаёт как фитопланктон, так и бентос (макрофиты, фотосимбиотрофные животные; продукция бентоса может на несколько порядков превышать продукцию фитопланктона). Величина биомассы ассоциаций ламинариевых водорослей обычно $2\text{--}25 \text{ кг/м}^2$, достигая 660 кг/м^2 . Поскольку вся эта биомасса создаётся за один год, годовая продукция равна биомассе и достигает, а часто и превышает продукцию наиболее продуктивных наземных сообществ и гораздо выше продукции фитопланктона даже гиперэвтрофных водоёмов (Рис. 5.48). Как указано выше, чистая продукция тропического дождевого леса $0,6\text{--}5 \text{ кг/м}^2$. Подробнее о сообществах верхней сублиторали см. Жирков (2010).

- Высокую первичную продукцию потребляет в основном бентос, в том числе планктонные стадии бентоса. Роль голопланктонных видов незначительна.

Существующие представления о широтной зональности бентали (см. ниже) в значительной степени основаны на данных по этой вертикальной зоне.

Только в верхней сублиторали или преимущественно в ней обитают не только фотосинтетики (макрофиты, включая мангры, герматипные кораллы), но и некоторые крупные таксоны зообентоса не связанные с фотосинтезом, например, плоские

морские ежи (обитающие за пределами верхней сублиторали виды по форме тела сходны с неправильными ежами, в отличие от действительно плоских верхнесублиторальных видов), многие семейства рыб, серые киты (*Eschrichtius robustus*).

Поскольку глубина расположения прибрежного фронта варьирует в широких пределах (от метров до 100 м и более), изучение распределения видов по вертикали в зависимости от глубины существенно размывает границу верхней и нижней сублиторали, делая её значительно менее резкой. Вместе с тем, поскольку на этой границе биота меняется наполовину и даже более, выделение видов, специфической для той или иной зоны не должно быть сложным, причем такие виды должны быть среди массовых. Например у берегов Европы хорошим индикатором верхней сублиторали является *Pectinaria koreni*, в нижней сублиторали её сменяет *P. hyperborea* в Белом и Баренцевом моря, а южнее — *P. auricoma*.

Нижняя сублитораль (= элитораль)

Нижняя сублитораль расположена между прибрежным фронтом и фронтом края шельфа. Фактически весь шельф занят нижней сублиторалью. Для нижней сублиторали характерно разделение воды над ней на поверхностную и подповерхностную водные массы большую часть года: весь вегетационный период в высоких и умеренных широтах и постоянно в низких. Бентос обитает в подповерхностной водной массе, для которой характерна малая амплитуда колебаний температуры. Подповерхностная водная масса находится, за редким исключением, за пределами фотической зоны. Первичная продукция создаётся в поверхностной водной массе, для которой гораздо более низкая первичная продуктивность, причём первичную продукцию создаёт только фитопланктон. Первичная продукция, создаваемая в поверхностной водной массе потребляется в основном в ней же зоопланктоном. Бентос потребляет лишь незначительную её часть, опускающуюся ниже термоклина. В высоких и умеренных широтах поступление детрита на дно имеет весенний (иногда и слабый осенний) пики, соответствующие вспышкам первичной продукции.

Батиаль: верхняя и нижняя

Верхняя батиаль занимает верхнюю часть склона выше главного термоклина, часто непосредственно под фронтом края шельфа. Площадь с глубинами, характерными для верхней батии (примерно 300–800 м) составляют 3% от площади Мирового океана.

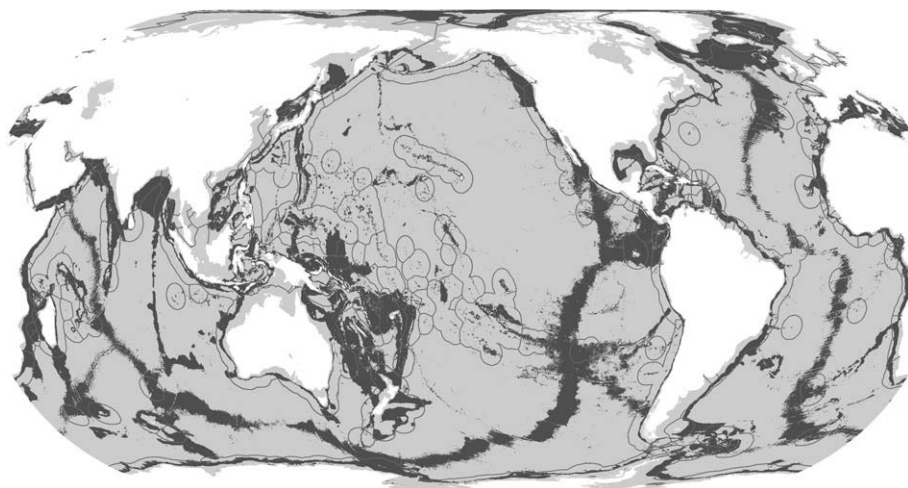


Рис. 5.49. Акватория с глубинами 800–3500 м, темно-серая.

Сплошные тонкие линии — границы национальных экономических зон. Большая часть акватории с глубинами 800–3500 м — подводные хребты и горы. По Watling et al (2013).

вого океана. Ширина её невелика — обычно 10–20 км. Из-за высокой скорости течения и больших уклонов дна, превышающих крутизну склонов наземных гор, у кромки шельфа развиты жесткие грунты, часто — скалы. Для биоты характерно мощное развитие фильтраторов эпифауны жёстких грунтов, образующих биомассы в несколько кг/м². В первую очередь это коралловые рифы, образованные во всём Мировом океане всего несколькими видами мадрепоровых кораллов (подробнее см. Жирков, 2010; Келлер, 2011) или губками, высотой в десятки метров и протяженностью в несколько километров. «Эпифиты» этих рифов — брахиоподы, губки, двусторчатые моллюски, усонogie раки, полихеты, мягкие кораллы. Ассоциированная фауна рифов отдельных районов насчитывает сотни и даже более тысячи видов. Одиночные виды склерактиниевых кораллом могут образовывать «луга», даже на рыхлых (песчаных) грунтах. В районах, где рифы не развиты, их «эпифауна» населяет поверхность грунта (например, биоценозы губок и брахиопод в юго-западной части Баренцева моря). Основными факторами, препятствующими развитию Глубоководных коралловых рифов нет в приполярных районах и в районах с низким уровнем содержания растворённого кислорода (север Индийского и Тихого океанов). По-видимому, эти факторы можно считать основными, определяющими ареал глубоководных коралловых рифов. Из-за сложного рельефа интенсивность придонных течений различается даже в соседних участках, поэтому пятна сестонофагов чередуются с участками с их низкой биомассой. Детритофаги развиты встречаются спорадически из-за редкости подходящих грунтов. Их биомассы невелики (несколько г/м²) также и потому, что в рыхлых грунтах у кромки края шельфа высоко содержание спикулы губок и, местами, фрагментов раковин птеропод. И тот и другой компоненты способны существенно повредить ротовые аппараты и пищеварительные тракты, такие грунты и на значительно меньших глубинах очень бедны. Местами на рыхлых грунтах мощные заросли образуют фильтраторы мягких грунтов, в первую очередь морские перья. Количество света, проникающего на глубины до 1 км и более достаточно для охоты, поэтому рыбы верхней батииали имеют крупные глаза. Наличие глаз у хищников и их жертв способствует также широкому развитию биолюминисценции.

Нижняя батиааль расположена под главным термоклинном. В отличие от верхней батиаали, районы с соответствующими глубинами (обычно >800–1000 м) составляют почти четверть площади Мирового океана (Рис. 5.49). Они расположены не только в нижней части материкового склона, но и на изолированных подводных горах и в системе срединно-океанических хребтов (талассобатиааль), т. е. достаточно равномерно (по сравнению с верхней батиаалью) распространены в Мировом океане. Это позволяет биоте этой вертикальной зоны сравнительно легко расселяться по Мировому океану. В нижней батиаали получают развитие рыхлые грунты с соответствующей фауной. У подножия, по-видимому, всех материковых склонов, но особенно у дельт крупных рек, имеются выходы метана и других продуктов распада захороненной органики. Уже на глубинах батиаали (а в приполярных районах и шельфа) газогидраты стабильны и местами образуют подобные льду кристаллические поля. В основном в пределах батиаали расположены и гидротермы. Хотя вклад восстановительных биотопов (гидротерм, сипов, полей газогидратов) в энергию, используемую экосистемами батиаали, вряд ли превышает 1%, эту продукцию используют не только обитатели этих биотопов, но и заходящие в них на кормление хищники. Это, а также специфические для восстановительных биотопов виды существенно увеличивают разнообразие биоты, обитающей в батиаали.

Абиссаль и ультраабиссаль

Заселение абиссальных глубин океана многоклеточными происходило как минимум трижды: в докембрии, карбоне-перми и кайнозое. Предшествующая фауна гибла (или, по крайней мере, в значительной степени вымирала) в периоды тёплого климата. Биогеографический ранг ультраабиссали недостаточно установлен, воз-

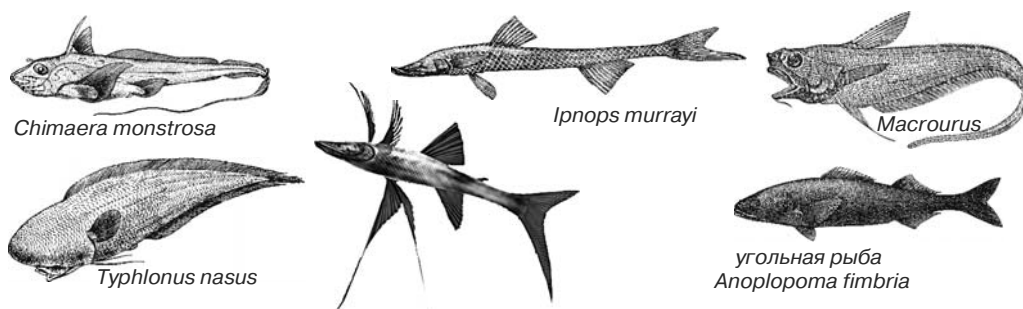


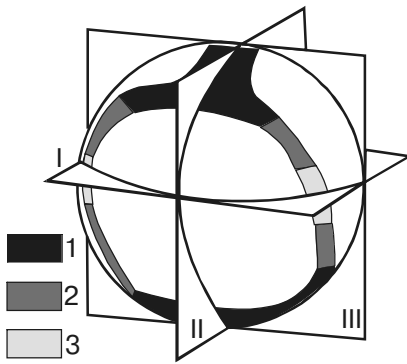
Рис. 5.50. Некоторые глубоководные демерсальные рыбы. По Парин (1988) и Жизнь животных (1971).

можно, ультраабиссальные регионы следует рассматривать как отдельные регионы соответствующих абиссальных.

Биота абиссали обитает на значительных глубинах (>2–3 км), где из-за высокого давления, превышающего 200–300 атмосфер, биохимические процессы значительно отличаются от таковых на малых глубинах. Абиссаль расположена глубже точки карбонатной компенсации (см. выше), это существенно увеличивает энергетические затраты на поддержание известкового скелета (иглокожие) или раковин (моллюски), в результате хотя роль иглокожих и моллюсков в абиссали возрастает, роль видов иглокожих с массивными скелетами снижается, а морфология раковин моллюсков упрощается. Иные здесь и доступные ресурсы. Уменьшение же температуры, судя по отчетливой вертикальной зональности полярных регионов, не является фактором, определяющим вертикальную зональность. Группы, дающие в абиссали и ультраабиссали адаптивную радиацию значительно меняют свою морфологию и поведение. Общая картина отличия биохимии высокого давления от биохимии низкого давления ещё не ясна, пока лишь обнаружены частные особенности. Так, у питающихся грунтом иглокожих (морских звезд и неправильных морских ежей) и обитающих под поверхностью грунта (т. е. в условиях дефицита кислорода), на глубинах шельфа хорошо развиты органы дыхания. У абиссальных же таксонов органы дыхания парадоксальным образом редуцированы (лич. сообщ. А.Н. Миронова). Нектон в абиссали полностью отсутствует, что, по-видимому, связано с малым количеством ресурсов, делающим активное хищничество энергетически невыгодным. В ультраабиссали нет даже быстро движущихся организмов (рыб, головоногих моллюсков, десятиногих ракообразных). Абиссальные рыбы часто лишены глаз (например, *Typhlonus nasus*, Рис. 5.50). Глубоководные хищники (удильщики Ceratioidei, головоногие моллюски с длинными щупальцами (*Mastigoteuthis* и др.) используют исключительно стратегию поджидания добычи и не совершают миграций. В абиссали, но не в ультраабиссали широко распространена биолюминесценция.

Широтная зональность

Широтная зональность бентали принципиально отличается от широтной зональности суши. На суше широтную зональность выделяют на основе выделения типов растительности, являющейся основой ЦС суши (см. Главу 3). Поскольку роль растительности в бентали значима лишь в верхней сублиторали, а глубже пренебрежимо мала, авторы схем широтной зональности бентали пытаются разбить ось экватор–полюс на отрезки, соответствующие наиболее крупномасштабным биогеографическим выделам. Это легко сделать вдоль одного берега океана, но подобная схема фактически является повторением обычной частной биогеографической схемы и в её существовании немного глобального смысла. Сложности начинаются при попытке свести схемы, построенные от каждого полюса к экватору вдоль каждого бе-



«Разные авторы выделяют между Северным полюсом и экватором три (Зенкевич, 1948; Зёрнов, 1949), четыре (Hedgpeth, 1957; Peres, 1961; Briggs, 1974), пять (Coomans, 1962), шесть (Stephenson, 1947; Hall, 1964; Кусакин и др., 1975), семь (Зинова, 1962), девять (Семёнов, 1977) зон и подзон» (Несис, 1985: 54).

Рис. 5.51. Три плоскости симметрии Мирового океана.

Плоскости симметрии: I — экваториальная, II и III — меридиональные.

Природные зоны: 1 — полярные, 2 — умеренные, 3 — экваториальная (Богоров, Зенкевич, 1966).

рега материка, в одну общую. В разных схемах широтной зональности общими являются только эти две опорные точки: экватор и полюс. Количество же широтных зон вдоль каждого берега любой биогеограф волен выбирать в зависимости от его представлений и методов, что, собственно говоря, и делают. Ещё больше возможностей представляется при проведении широтной зональности в пределах отдельного океана и ещё больше — в пределах всего Мирового океана. Поскольку нет общепринятых методов ни районирования, ни сравнения выделенных районов и их группировки, в литературе наблюдается достаточно большое разнообразие схем широтной зо-

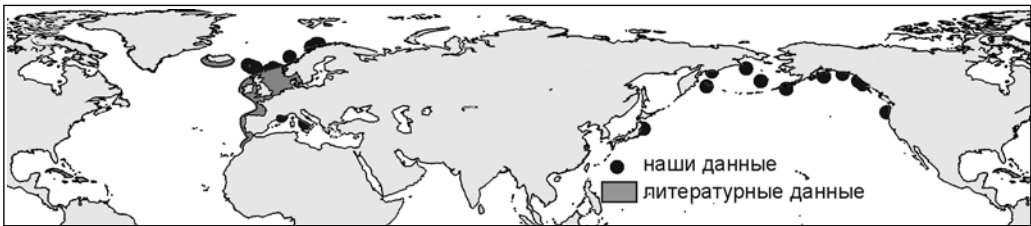


Рис. 5.52. Симметричный амфибореальный ареал: атлантическая часть = тихоокеанской полихета *Pectinaira auricoma*.

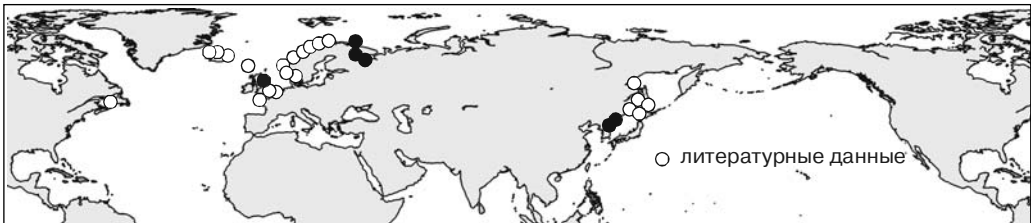


Рис. 5.53. Ассимметричный амфибореальный ареал: атлантическая часть > тихоокеанской полихета *Amphitrite figulus*.



Рис. 5.54. Ассимметричный амфибореальный ареал: атлантической часть < тихоокеанской полихета *Pectinaria granulata*.

нальности, особенно, если учесть малое число исследователей, занимающихся их построением. При этом обычная практика состоит в объединении регионов, расположенных в сходных условиях, а не населённых сходными биотами, проведение границ между зонами в местах наиболее резких градиентов абиоты, а не смены биот. «Широтная зона — результат объединения районов, выделенных по фаунистическим показателям, но объединённых по абиотическому признаку» (Мионов, 1981: 12). При-

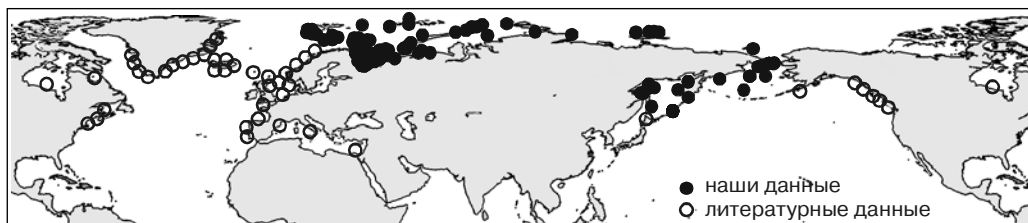


Рис. 5.55. Симметричный аркто-бореальный ареал: атлантическая часть = тихоокеанской полихета *Amphitrite cirrata*.



Рис. 5.56. Ассиметричный аркто-бореальный ареал: атлантическая часть > тихоокеанской полихета *Axionice maculata*.

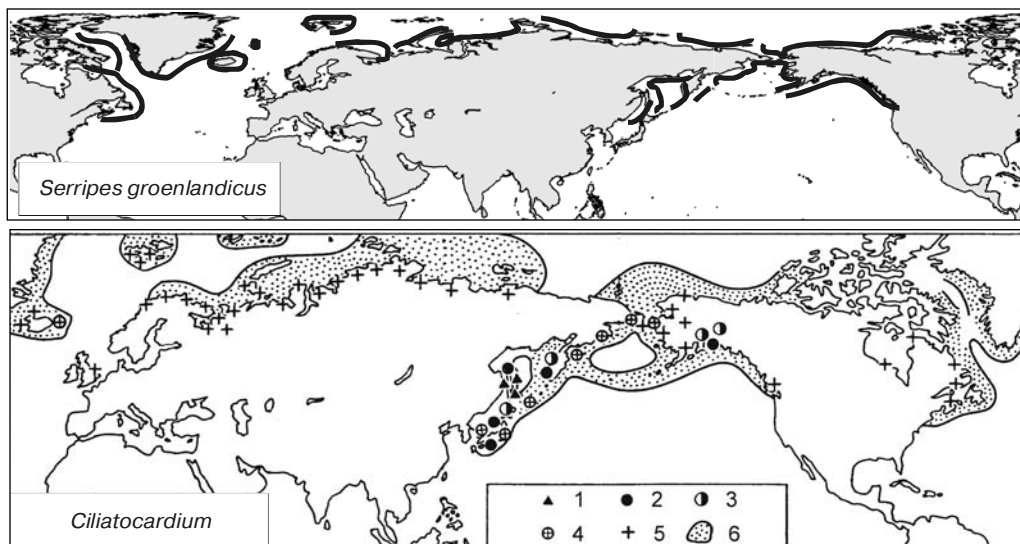


Рис. 5.57. Ассиметричный аркто-бореальный ареал двустворчатых моллюсков Cardiidae: тихоокеанская часть > атлантической.

1 — эоцен, 2 — олигоцен, 3 — миоцен, 4 — плиоцен, 5 — плио-плейстоцен и плейстоцен, 6 — современный ареал. По Скарлато (1981) и Кафанову, Кудряшову (2000), распространение обоих видов исправлено по Brattegard, Holthe (1997): *Ciliatocardium ciliatum* встречается чуть южнее, чем указывает О.А. Скарлато, тогда как *Serripes groenlandicus* не заходит так далеко на юг, как показано на карте А.И. Кафанова.

мером подобной схемы может служить широко известная схема В.Г. Богорова и Л.А. Зенкевича (1966) (Рис. 5.51).

Как абиотический признак часто используют температуру, например среднемесячные поверхностные изотермы самого тёплого месяца 25°C, 20°C, 15°C и 10°C для проведения границ, соответственно, тропического, субтропического, тёплого умеренного, холодного умеренного и арктического поясов. Очевидно, хорошего совпадения этих изотерм с биогеографическими границами ожидать не следует, и действительно, авторам приходится объяснять эти отклонения или использовать в каждом случае (например, для объяснения положения границ у разных берегов одного океана) разные показатели. Строго говоря, эти зоны на самом деле являются не биогеографическими, а климатическими, отражающими широтную зональность в распределении поступления солнечной энергии на Землю. Конечно, распределение жизни на Земле определяют и абиотические факторы, в частности температура, но сущность схемы определяет логическое основание: распределение абиотических факторов (в данном случае температуры) или распределение жизни.

Как отмечал К.Н. Несис (1982: 115), «сопоставление схем для противоположных сторон океана и разных океанов будет фаунистически обосновано лишь при значительном числе общих амфиокеанических видов. Число таких видов велико в приполярных областях, где преобладают циркумглобальные ареалы, и прогрессивно снижается при движении к экватору». Изучение конкретных ареалов показывает, что они обычно ассиметричны. Примеры ассиметрии в амфибореальных ареалах приведены на Рис. 5.52–5.54. Но в разорванных ареалах ассиметрия может быть объяснена и тем, что в разных частях ареала обитают разные таксоны (подвиды, расы, виды). Более убедительной является ассиметрия сплошных ареалов (Рис. 2.8–2.10 и Рис. 5.55–5.57). Причём эта ассиметрия разная для разных видов: одни распространены шире в Атлантике, другие — в Пацифике, вдоль разных берегов одного океана виды также обычно распространены по-разному. Встречающиеся в разных океанах виды входят в состав разных широтных поясов, поскольку распространение видов обусловлено не только их биологией и абиотическими условиями, но и ареалами тех ЦС, в состав которых они входят. Число примеров ассиметричных ареалов можно значительно увеличить, в реальности сложно найти примеры симметричных

«Произвольное использование в качестве объекта изучения биогеографии наряду с ареалом условий обитания в одних случаях искажило выверенные биогеографические закономерности, в других — просто помешало их выявить. В настоящее время нет ни одной системы, отражающей зональную дифференциацию морских организмов, которая в большей или меньшей мере не грешила бы этим недостатком» (Перестенко, 1982: 100).

ареалов видов бентоса. При подборе ареалов для иллюстраций я легко нашел примеры ассиметричных ареалов и с трудом — примеры симметричных. По-видимому, симметричные ареалы — большая редкость. Справедливыми ради надо отметить, что примеры симметричных ареалов пелагических видов многочисленны и именно их приводят в качестве иллюстраций симметрии амфибореальных ареалов.

Схемы биогеографического районирования

Как уже отмечено выше при рассмотрении методик, в морской биогеографии исторически сложилось отдельное районирование разных вертикальных зон (и это при том, что сама вертикальная зональность в разных районах океана часто не вписывается в прокрустово ложе сублиторали–батии–абиссали!). Раздельное рассмотрение разных вертикальных зон возникло в XIX в. и было тогда оправдано малым количеством данных по тому, что тогда называли абиссалью (глубже 100 fms). Поэтому на схеме Ортмана 1896 г. «литораль» (примерно соответствует шельфу в современном понимании) подразделена на ряд областей и подобластей, тогда как подразделения «абиссали» отсутствуют. По мере накопления данных стало ясно, что биота за

пределами шельфа тоже неоднородна, но вместо того, чтобы давать единую схему районирования, разные вертикальные зоны продолжали рассматривать раздельно, возможно потому, что эти схемы рисовали разные люди. Число схем «горизонтально» районирования росло с ростом числа выделяемых вертикальных зон. Ряд зоогеографов даже пытается подвести под это теоретическую базу. Так, Е.Ф. Гурьянова обосновывает необходимость отдельного зоогеографического районирования литорали, шельфа, батииали, абиссали и ультраабиссали тем, что «границы донных фаунистических районов, выделенных для разных глубинных зон, не совпадают, а размеры их площадей увеличиваются с переходом от одной зоны к другой, более глубокой» (Гурьянова, 1972: 9). Несовпадение границ в разных вертикальных зонах (вероятно Е.Ф. Гурьянова имела в виду несовпадение границ «по горизонтали») может быть предметом изучения, но никак не причиной, по которой следует рассматривать тесно связанные между собой биоты по отдельности. Биологического (т. е. единственного, которое следует принимать во внимание при анализе гетерогенности биосферы) обоснования необходимости отдельного районирования разных глубин нет и быть не может, поскольку логическое основание для этого подразделения — глубина — явление вовсе не биологическое. Границы ареалов «по вертикали» принципиально не отличаются от границ ареалов «по горизонтали». Фактически в случае эврибатных видов глубина, на которой проходит «горизонтальная» граница не является константой, обычно она увеличивается в низких широтах, для этого явления имеется даже специальный термин — **субмергенция**. Что касается размера площадей фаунистических районов, то применение этого критерия всерьёз обсуждать странно. Неудивительно, что мнение о необходимости раздельного биогеографического районирования разных вертикальных зон не является общепринятым. Так, А.Н. Миронов (1989, 1994) и А.И. Кафанов (1991) считают неправильным отдельное районирование батииали и вышележащих районов и рассматривают их в одной схеме, но, почему-то не разделяя разные вертикальные зоны, несмотря на их существенные фаунистические различия.

Тем не менее, изучение распространения видов по вертикали и горизонтали проводили большей частью отдельно, работ по хорологическому районированию всех вертикальных зон одновременно очень немного, а в масштабах Мирового океана и вовсе нет. Поэтому в настоящее время сложно сопоставить биогеографические регионы, выделенные в пределах хотя бы пяти наиболее часто имеющих вертикальных зон, тем более, что и в пределах каждой вертикальной зоны нет общепринятой схемы биогеографического районирования. Наименее изучены батииаль и ультраабиссали, по ним предложено лишь несколько схем. Сравнительно мало данных по абиссали. По биогеографии шельфа данных много, но подходы различных исследователей и применённые ими методы часто различаются весьма сильно, к тому же биогеографическое районирование проводили почти всегда для всего шельфа, не разделяя его на верхнюю сублитораль и элитораль. Несомненно, построение единой схемы биогеографического районирования бентали — дело будущего. Пока же приходится рассматривать частные схемы биогеографического районирования в пределах одной или нескольких вертикальных зон и обсуждать их соответствие друг с другом в Мировом океане. Ниже на примере некоторых акваторий будут рассмотрены конкретные примеры соответствия районирования различных вертикальных зон.

Шельф

Прежде чем перейти к рассмотрению схем биогеографического районирования шельфа, следует напомнить о влиянии плейстоценовых оледенений на биогеографию суши.

1. В время ледниковых максимумов и в периоды межледниковий температура воды в умеренных широтах и высоких широтах существенно различалась.

2. Во время ледниковых максимумов большая часть современных шельфов была сушей.

Как указано выше, в пределах шельфа проходят существенные биогеографические границы, отделяющие верхнюю и нижнюю сублиторали и биоту кромки шельфа. Однако, хотя схем биогеографического районирования шельфа существует множество, нет схем районирования, учитывающих этот факт. Все предлагаемые схемы районирования шельфа относятся к шельфу в целом. В первом приближении для обзорных целей можно считать, что фиталь соответствует верхней сублиторали. Поэтому схему районирования по макрофитам, герматипным кораллам и другим СС системам с фотосинтетиками — доминантами климакса можно рассматривать как схемы районирования верхней сублиторали, по крайней мере сообществ твёрдых грунтов. Эти частные схемы должны хорошо соответствовать схеме районирования верхней сублиторали в целом

Для карты районирования по макрофитам (Рис. 5.58) специфично разделение всей верхней сублиторали на пять областей: две тропических (индо-тихоокеанскую и атлантическую), две умеренных (бореальную и аустральную) и антарктическую.

Разделение тропического пояса на два региона подтверждают данные по другой группе-эдификатору верхней сублиторали — герматипным кораллам (Рис. 1.16).

На границе тропиков происходит замена доминирующего таксона климаксных ассоциаций. В более высоких широтах на твёрдых субстратах более конкурентоспособными являются СС с климаксом, образованном макрофитами, преимущественно бурыми ламинариевыми водорослями (Рис. 5.59), а в низких — герматипными кораллами (Рис. 5.60) в верхней сублиторали, на литорали — манграми (Рис. 5.61).

«Мангры поселяются только в защищённых участках побережий, только на мелководье, т. е. в условиях, которые существовали до их поселения и не были, следовательно, созданы манграмми» (Каплин и др., 1991: 446).

На границе тропиков происходит не просто смена таксонов — эдификаторов климаксных ассоциаций. Здесь происходит смена способа фотосинтеза: фотосимбиотрофный в тропиках и фотоавтофный в более высоких широтах. О причинах

этого в настоящее время мало что известно. Необходимы исследования как самого симбиоза, так и сравнение биохимии и энергетики фотосинтеза симбиотрофных организмов и макроводорослей, а также биотических взаимоотношений в экосистемах верхней сублиторали. На современном уровне знаний можно отметить следующие моменты:

- В тропиках симбиоавтотрофами являются не только герматипные кораллы и другие Cnidaria, но и моллюски и губки, реже — другие группы. При этом с увеличением широты количество симбиотрофных видов и средняя степень развития симбиотрофии падает. Рассмотрим в качестве примера уже упоминавшихся ранее при анализе Сарматской биоты двустворчатых моллюсков Cardiidae. Это семейство, насчитывающее несколько сотен видов, обладает космополитическим распространением на шельфе, хотя в высоких широтах число видов и невелико (на арктическом шельфе — 2), всё же целое подсемейство Clinocardinae обитает только в умеренных и холодных водах Северного полушария. Большая часть видов питается, фильтруя придонный слой воды и детрит, лежащий на поверхности грунта. 9 видов специализированных Tridacninae (иногда рассматриваемых как самостоятельное семейство) обитают только в тропиках. Среди них крупнейшие современные двустворчатые моллюски, достигающие размера 137 см и веса более 500 кг (*Tridacna gigas*). Мантия тридакн содержит большое число симбиотических водорослей. Сама тридакна лежит на дне на коралловых рифах макушкой вниз, развернув и выпятив мантию так, чтобы она занимала максимальную поверхность. 95% синтезированного органического вещества симбиотические водоросли передают хозяину (Flitt, 1993). Продукции симбиотических водорослей, по-видимому, хватает для покрытия по крайней мере большей части энергетических потребностей тридакн, т. е. они занимают нишу фотосинтети-

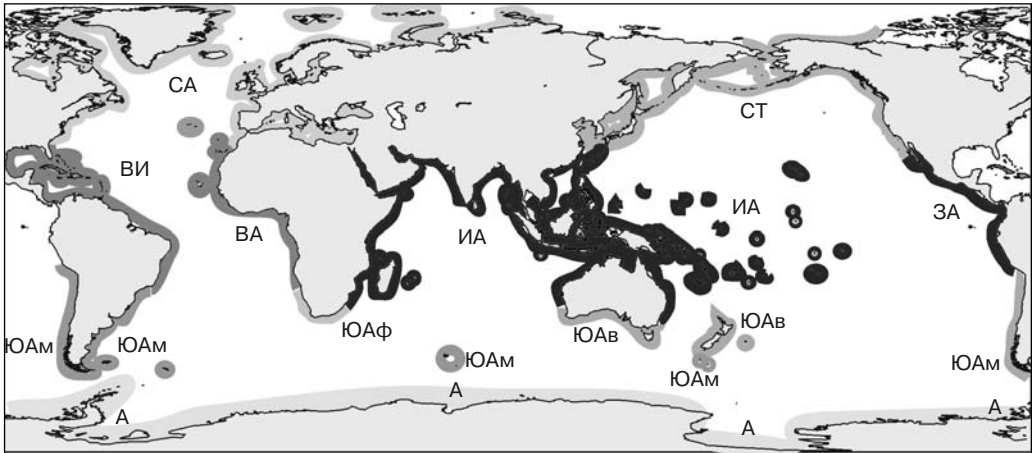


Рис. 5.58. Фитогеографическое районирование Мирового океана по макрофитам Ю.Е. Петрова (1974).

Одной заливкой дана одна область, подобласти обозначены буквами. **Бореальная область:** СА — Североатлантическая подобласть; СТ — Северитихоокеанская подобласть; **Тропико-атлантическая область:** ВИ — Вестиндская подобласть; ВА — Восточноатлантическая подобласть; **Индо-пацифическая тропическая область:** ИА — Индоавстралийская подобласть; ЗА — Западноамериканская подобласть; **Аустральная область:** ЮАм — Южноамериканская подобласть; ЮАф — Южноафриканская подобласть; ЮАв — Южноавстралийская подобласть; **Антарктическая область** — А.

ков, хотя все тридакны способны и фильтровать. Это позволяет тридакнам расти со сказочной быстротой — до 10 см в длину в год, при том толщина створок увеличивается на 1 см в год! Детритофагия и симбиоавтотрофия — крайние варианты питания кардид. Есть и виды со смешанным питанием. Даже разные виды *Tridacna* удовлетворяют свои потребности за счёт симбиотических водорослей в неодинаковой степени. Виды, имеющие симбиотических водорослей, дающих «прибавку» к рациону, но не удовлетворяющих и половины потребностей, есть среди других подсемейств: *Fragiinae* и даже *Clinocardiinae*, причём такой симбиоз не столь облигатен. Имеется тенденция снижения числа видов с развитым в той или иной степени симбиозом с водорослями по направлению к полюсам. По-видимому, фототрофное питание с по-

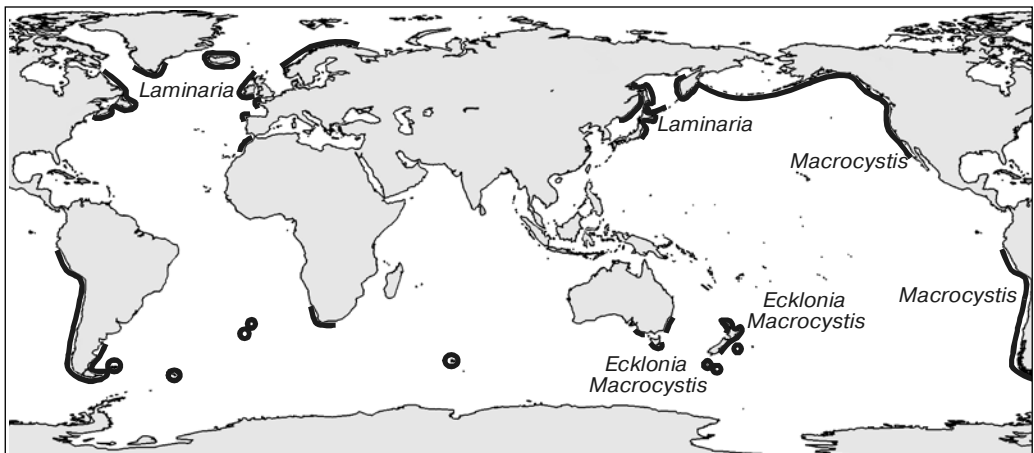


Рис. 5.59. Географическое распространение зарослей ламинариевых водорослей и рода климаксных ассоциаций. По Castro, Huber (2003), исправлено.

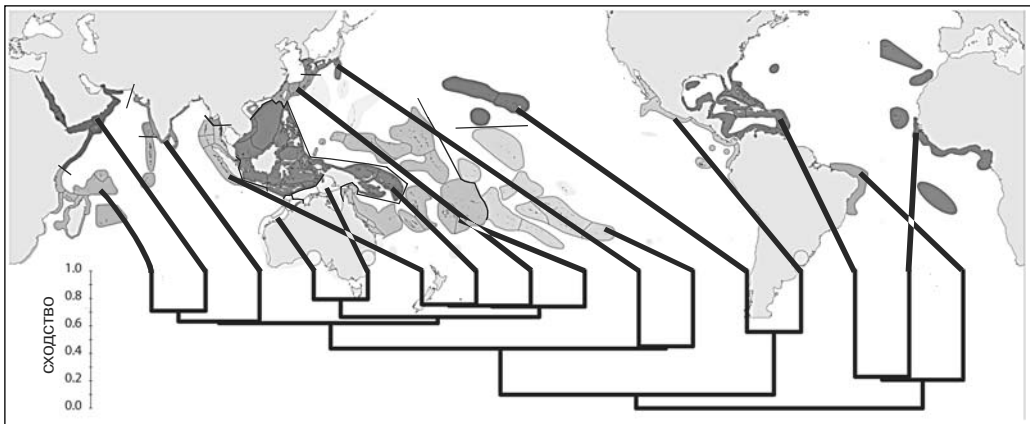


Рис. 5.60. Районирование верхней сублиторали по герматипным кораллам. По Veron *et al.* (2015).

мощью симбиотических водорослей выгодно для вида (энергетически?) только в низких широтах.

- Крупные макрофиты требуют для своего функционирования непрерывного приноса биогенов и уноса продуктов метаболизма. Эти проблемы вовсе не стоят перед герматипными кораллами, поскольку они способны фотосинтезировать при содержании фосфора в окружающей их воде на уровне лимитирования фотосинтеза фитопланктона, а азот симбиотической водоросли поставляют кораллы, усваивающие и продукты обмена водоросли. Заросли крупных бурых макрофитов (саргассы, *Turbinaria*) в тропиках развиваются только при разрушении коралловых рифов как первая стадия сукцессии. Через несколько лет кораллы вытесняют водоросли. Ламинариевые в тропиках отсутствуют полностью.

- В тропическом поясе обитает много видов, питающихся макрофитами. С продвижением в высокие широты число таких видов резко и быстро падает. Например, рыбы и морские ежи, специализирующиеся на питании морскими травами, отсутствуют в бореальных водах, хотя многочисленны в тропиках (Vermeij, 1978). Устранение видов, питающихся макрофитами в тропиках приводит к бурному развитию водорослей и отмиранию кораллов. Такая смена зарегистрирована, например, в прибрежных водах Вьетнама, где местное население выловило практически всех рыб и крупных беспозвоночных для продажи и питания (личн. сообщ. Д. Астахова). Это показывает, что доминирование кораллов не простое следствие их конкуренции с водорослями, а свойство всей СС.

При более детальном районировании верхней сублиторали следует учитывать, что колебания температура воды в верхней сублиторали за пределами тропиков приводит к появлению сезонных аспектов: в теплые периоды возрастает роль видов с более низкоширотными ареалами, а в холодные — с более высокоширотными.

При проведении действительно *биологического* районирования Мирового океана следует учесть, что в каждом из минимальных биогеографических выделов (районов) может быть две сукцессионные системы со своими климаксами: сукцессионная система рыхлых грунтов и сукцессионная система твёрдых грунтов. Обоснование этого было дано ранее (Жирков, 2010), здесь же целесообразно остановиться на следствиях.

Прежде всего, надо отметить, что к ассоциациям твёрдых грунтов относится как большая часть ассоциаций макрофитов, так и все мелководные коралловые рифы, т. е. Рис. 5.59, как и Рис. 1.16 — отражают биогеографическое районирование преимущественно ассоциаций твёрдых грунтов.

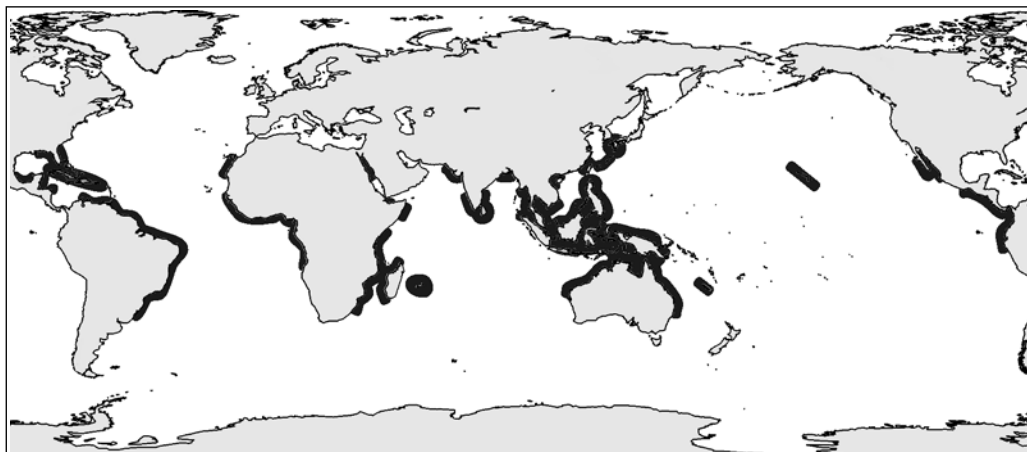


Рис. 5.61. Ареал мангровых лесов.

Рыхлые грунты с точки зрения биоты гораздо менее гетерогенны, нежели твёрдые (скалы, валуны). На них виды могут расходиться, прежде всего, по типу питания (фильтрация придонного слоя воды на разной высоте от грунта, питание поверхностным или подповерхностным детритом, хищничество) и степени углубления в грунт. Часто отмечаемая связь распределения отдельных видов с преобладающим размером фракции грунта (гранулометрией), вполне возможно, является отражением сукцессионной динамики и/или локальных условий местности, в которой проводился анализ, т. е. обусловлена не гранулометрическим составом грунта самим по себе, а не учитываемыми в анализе локальными факторами, связанными с ним. При анализе данных, собранных в гораздо большем районе, локальные факторы теряют свою значимость и результаты получаются совсем иными. Так, мы на материале бентосных съёмок Баренцева моря 1968–1970 гг. проанализировали связь распределения разных видов полихет, питающихся детритом дна, которые, казалось бы должны образовывать более плотные поселения на рыхлых грунтах. Однако анализ, учитывающий влияние одновременно с гранулометрическим составом грунта, глубины и температуры в масштабах всего моря на основании проб с 639 станций показал отсутствие достоверной связи распределения с гранулометрическим составом грунта для многих видов, обитающих и питающихся в толще грунта. В то же время, анализ показал значимую связь абиотических факторов, в частности глубины и гранулометрического состава грунта — на уровне 99,9%.

На твёрдых грунтах возможно расхождение также по неоднородностям субстрата (под камнями, в щелях, на поверхности камней, в норах, вытаскиваемых в субстрате и т. д.). Поскольку характер этих условий резко меняется в пространстве, у обитателей твёрдых грунтов гораздо чаще встречаются разные формы территориального поведения. Большая гетерогенность биотопа приводит к тому, что сообщества твёрдых грунтов включают большее число видов, поэтому сравнение суммарного состава биоты биогеографического региона будет в большей степени отражать сходство/различие сукцессионных систем твёрдых грунтов. Виды, входящие в состав сообществ твёрдых грунтов, имеют меньший геологический возраст, нежели виды, входящие в состав сообществ рыхлых грунтов. G.J. Vermeij (1978) проанализировал скорость видообразования в мелководных сообществах по разные стороны Панамского перешейка и обнаружил, что число морфологически сильно разошедшихся видов существенно выше среди видов твёрдых грунтов, чем рыхлых. До образования перешейка этот район был населён единой биотой. Нет оснований полагать, что климатические изменения, происходившие в изучаемых районах, влияли по-разному на обитателей рыхлых и твёрдых грунтов. Поэтому различия в числе морфологически сходных или

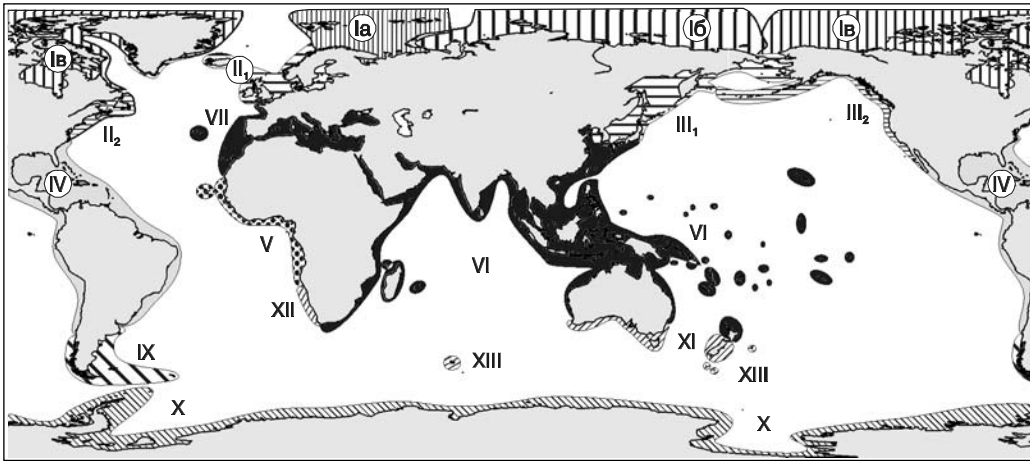


Рис. 5.62. Зоогеографическое районирование шельфа Е.Ф. Гурьяновой (1964).

I — арктическая область: Ia — баренцевоморская провинция; Ib — сибирская провинция; Ib — чукотско-американская провинция; II — бореальная северо-атлантическая область: II₁ — западно-европейская подобласть; II₂ — северо-американская подобласть; III — бореальная северо-тихоокеанская область: III₁ — дальневосточная подобласть (берингоморская провинция; охотоморская провинция; северо-западная япономорская провинция, юго-восточная япономорская провинция, курильская провинция); III₂ — орегонская подобласть; IV — тропическая область Центральной и Южной Америки; V — западно-африканская, или гвинейская тропическая область; VI — индийско-западно-тихоокеанская тропическая область (Индост-пацифическая); VII — луситано-средиземноморская фауна индийско-западно-тихоокеанской области; VIII — северо-чилийская область; IX — антибореальная область; X — антарктическая область; XI — южно-австралийская, или тасманская область; XII — южно-африканская область; XIII — эндемичные фауны субантарктических островов.

идентичных видов, обитающих по разные стороны перешейка на разных грунтах, т. е. степень морфологического расхождения исходного вида по разные стороны перешейка, можно считать функцией скорости эволюционных преобразований.

Различия в видовом богатстве сукцессионных систем рыхлых и твёрдых грунтов одного биогеографического региона и различия в скорости их эволюции, возможно, следует учесть в дальнейшем при анализе структуры биосферы.

На Рис. 5.61 — Рис. 5.64 приведены несколько карт биогеографического районирования шельфа Мирового океана. Эти схемы, как и схему на Рис. 5.58 для удобства сравнения я перерисовал, при этом один биогеографический выдел крупного ранга заштрихован одинаково, более крупного ранга — однотипно (например, область заштрихована, подобласти показаны разной штриховкой, другая область залита, подобласти показаны заливкой разной интенсивности и т. п.) и, по возможности, сходно на разных схемах. Более мелкие выделы обозначены буквенными или цифровыми индексами (как в оригинале).

Первая из схем (Рис. 5.61) составлена Е.Ф. Гурьяновой (1964), в ней она попыталась отразить генетические взаимоотношения фаун. Так, например, она объединила в один регион тропические районы восточной Пацифики и западной Атлантики (IV на Рис. 5.61), а также отнесла восточно-атлантический регион от Ла-Манша до овов Зелёного мыса, включая Средиземное море, к Западно-Индостихоокеанской области. И то, и другое никем признано не было, поскольку не подтверждается фактическими данными. Особенно это касается отнесения района Средиземного моря и прилежащих районов к Индо-западно-тихоокеанской области. В действительности от биоты Тетиса в Средиземном море ничего не осталось (оно с момента исчезновения Тетиса неоднократно высыхало). Реликтов биоты Тетиса, равно как и их потомков в Средиземном море и прилежащих районах меньше, чем в западной Атлантике. При построении иерархии регионов Е.Ф. Гурьянова использовала метод соответ-

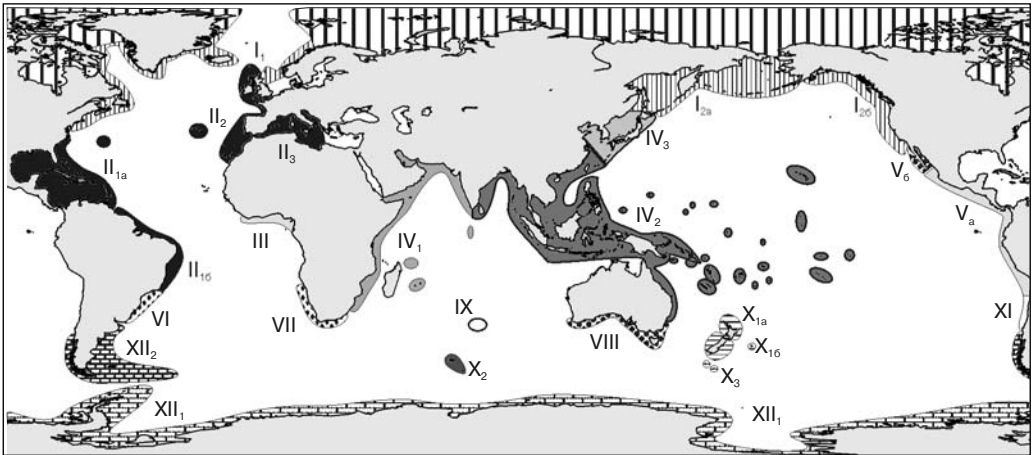


Рис. 5.63. Зоогеографическое районирование шельфа О.Н. Зезиной (1971).

I — бореально-арктическая область: I₁ — северо-атлантическая подобласть; I₂ — северитихоокеанская подобласть; I_{2a} — азиатско-алеутская провинция; I₂₆ — североамериканская провинция; I₃ — арктическая подобласть; **II — афмятлантическая область:** II₁ — атлантическо-центральноамериканская подобласть; II_{1a} — карибская провинция; II₁₆ — бразильская провинция; II₂ — лузитано-мавританская подобласть; II₃ — средиземноморская подобласть; **III — западноафриканская область;** **IV — индо-западнотихоокеанская область:** IV₁ — западноиндоокеанская подобласть; IV₂ — индомалайская подобласть; IV₃ — японская подобласть; **V — тихоокеанско-центральноамериканская область:** V_a — центрально-американская провинция; V₆ — калифорнийская провинция; **VI — южнобразильско-уругвайская область;** **VII — южноафриканская область;** **VIII — южноавстралийская область;** **IX — ново-амстердамская область;** **X — новозеландско-кергеленская область:** X₁ — новозеландская подобласть; X_{1a} — северо-новозеландская провинция, X₁₆ — южно-новозеландская провинция; X₂ — кERGеленская подобласть; X₃ — маккуорианская подобласть. **XI — чилийский переходный район;** **XII — антарктическо-южноамериканская область:** XII₁ — антарктическая подобласть; XII₂ — южно-американская подобласть.

вия ранга регионов рангу эндемичных для них таксонов, который, как показано в Главе 2 при характеристике этого метода, на практике использован быть не может.

Вторая схема (Рис. 5.62) построена О.Н. Зезиной по брахиоподам. Регионы были выделены методом типизации ареалов и сгруппированы методом оценки сходства списков. К снижению, в качестве показателя ранга был выбран индекс Престона, который, как показано выше, не следует использовать, в результате ранг выделенных районов фактически не обоснован.

Третья схема (Рис. 5.64 предложена К.Н. Несисом (1982a,б), преимущественно на основе анализа распространения головоногих моллюсков. Регионы выделены методом типизации ареалов, но самостоятельными признаны только регионы, имеющие эндемичные виды (не обязательно головоногих моллюсков). На этой схеме выделено всего три области: одна тропическая и расположенные по обе стороны от неё бореально-арктическая и нотально-антарктическая. Кроме того, выделена одна (? — сам К.Н. Несис пишет об одной, но на его карте показаны три, см. Рис. 5.64) надпровинция переходного характера, а границы между регионами не резкие, а в виде переходных зон. И то, и другое, на мой взгляд, является артефактом использованного подхода к выделению регионов, поскольку фаунистические различия верхней сублиторали и элиторали априорно были признаны биогеографически незначимыми. В действительности в переходной надпровинции Средиземного моря более южные биоты обитают в верхней сублиторали, тогда как более северные — в нижней (элиторали). Совместное рассмотрение в реальности комплементарных друг другу биот создаёт иллюзию единой смешанной (переходной) биоты. Третья карта (Рис. 5.63) скомпилирована из отдельных карт монографии J.C. Briggs (1995) и скорректирована по его более поздним работам (Briggs, Bowen, 2012, 2013). Необходимо отметить, что в этих работах в некоторых деталях карты и поясняющие их тексты противоречат друг дру-

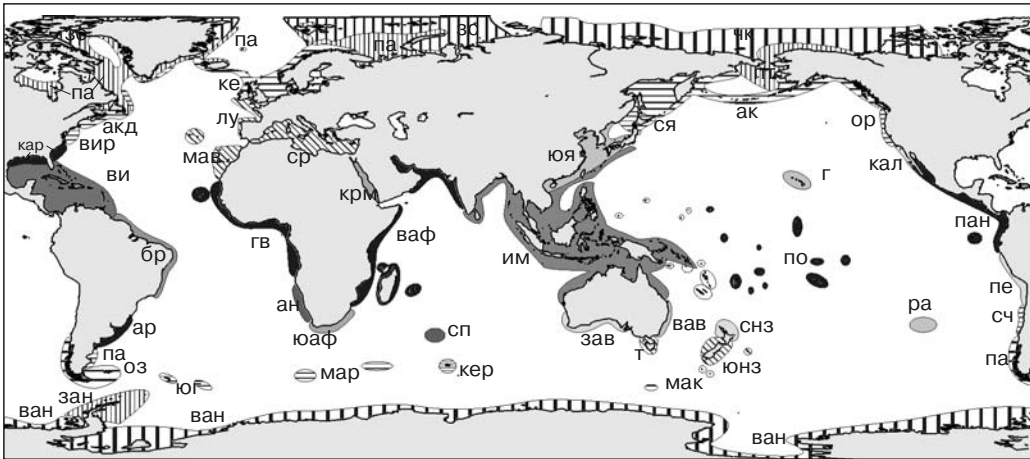


Рис. 5.64. Зоогеографическое районирование шельфа К.Н. Несиса (1982а, б).

Тропическая область с подобластями: западноатлантическая (провинции: кар — каролинская, ви — вестиндская, бр — бразильская, ар — аргентинская), восточноатлантическая (гв — гвинейская, ан — ангола-намибская, юаф — южноафриканская), индо-вестпафическая (ккм — красноморская, ваф — восточноафриканская, им — индомалайская, юя — японская (сино-японская), г — гавайская, по — полинезийская, сп — сенпольская, зав — западноавстралийская, вав — восточноавстралийская, снз — североновозеландская, р — рапануйская), восточнотихоокеанская (кал — калифорнийская, пан — панамская, пе — перуанская).

Бореально-арктическая область с подобластями арктической (зс — западносибирская, чк — чукотско-канадская, па — приатлантическая переходная, пт — притихоокеанская переходная), атлантической бореальной (ак — алеутско-камчатская, ся — североазиатская (айнская), ор — оregonская).

Лузитано-средиземноморская надпровинция (л — лузитанская, ср — средиземноморская, мав — мавританская).

Нотально-антарктическая область с подобластями: магеллановой (сч — среднечилийская (арауканская) переходная, пат — патанская, оз — огнезельская), кергеленской (мар — марийская, кер — кергеленская, мак — маккуорийская), антарктической (юг — южногеоргиевская, зан — западноантарктическая (антарктандийская), ван — восточноантарктическая (антарктондванская)).

Тасманийская (т) и южноновозеландская (юнз) провинции не включены ни в одну область, их положение не обсуждается, вероятно, они, аналогично лузитано-средиземноморской, образуют отдельную надпровинцию.

На оригинальной схеме провинции обычно разделены более или менее широкими переходными зонами, на данной её копии переходные зоны оставлены без картографической нагрузки.

гу, как в принадлежности провинций к той или иной зоне, так и в числе выделяемых провинций. Приведу лишь три примера: (1) На Fig.3 (Briggs, Bowen, 2012) показано четыре провинции, а в тексте написано, что их три. (2) В работах Briggs (1995) и Briggs, Bowen (2013) выделена провинция мыса Игольного (Agulhas), она отнесена к субтропической зоне в первой и на Fig. 2 во второй работах и к тропической зоне на Fig.1 во второй работе. В работе Briggs, Bowen (2012) эта акватория отнесена к субтропическим, но в списке провинций вообще нет субтропических провинций юга Африки (в работе Briggs (1995) их две). (3) Провинция островов Амстердам и Св. Павла перечислена в списке провинций восточно-атлантического региона (Briggs, Bowen, 2012: 13), хотя они находятся в южной части Индийского океана.

Карта J.C. Briggs'a отличается более детальной проработкой, чем предыдущие. J.C. Briggs считал отдельной провинцией такую акваторию, которая имеет не менее 10% эндемичных видов (Briggs, 1995: 231). Как показано в Главе 2, критерий доли эндемичных видов можно использовать только при составлении самых первых, прикидочных грубых схем. Обоснованность выделенных районов в отдельных случаях вызывают сомнения, или, наоборот, степень отличия биот не находит адекватного отражения. Briggs выделял акватории для сравнения, по-видимому, в значительной степени по гидрологическим данным. Это явствует, во-первых, из того, что наиболее крупные регионы его схемы соответствуют регионам, выделенным по температурному ре-

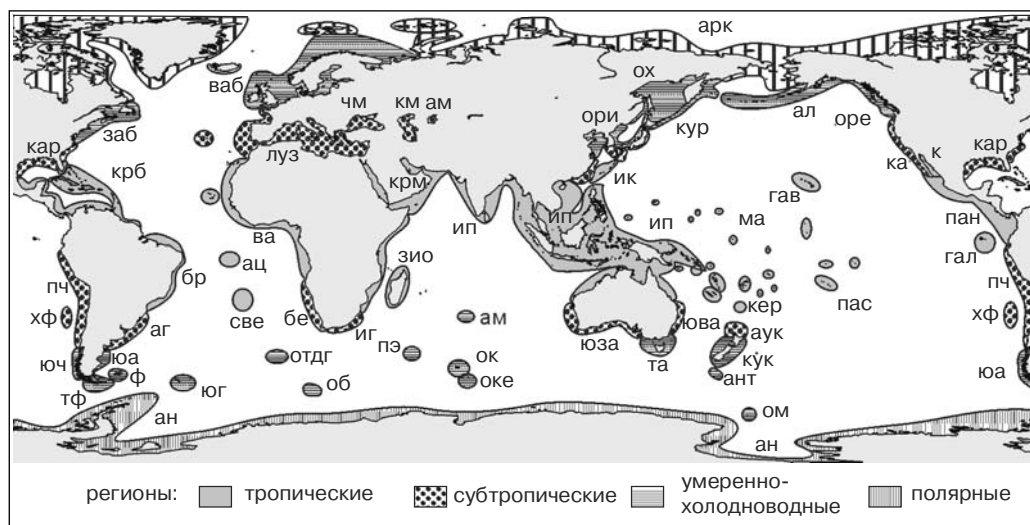


Рис. 5.65. Биогеографическое районирование шельфа Briggs (1995), Briggs, Bowen (2012, 2013).

Тёплые провинции (tropical и warm-temperate): ам — Аральского моря, аук — Ауклендская, ац — острова Ацесьон, бе — Бенгельская, бр — Бразильская, ва — Восточный атлантический, гав — Гавайская, гал — Га-лапагосская, заб — Западноатлантический бореальный, зио — Западного Индийского океана, иг — мыса Игольного (Agulhas), ип — Индо-полинезийская, к — Кортеса, ка — Калифорнийская (=Сан-Диего), кар — Каролинская, кер — Кермадекская, км — Каспийского моря, крб — Карибская, крм — Красного моря, кя — Китаеяпонская, луз — Лузитанская, ма — Маркизская, па — Панамская, пас — острова Пасхи, пч — Перуано-чилийская, све — острова Святой Елены, хф — островов Хуан Фернандес, чм — Черного моря, юа — Восточноавстралийская, юза — Западноавстралийская.

Холодные провинции (cold-temperate и polar): ал — Алеутская, ан — Антарктическая, ант — островов Антиподов, ар — Аргентинская, арк — Арктическая, кур — Курильская, нз — Новозеландская, об — острова Буве, ок — островов Крозе, оке — острова Кергелен, ом — острова Маккуори, оре — Орегонская, ори — Ориентальная, отдг — островов Тристан-да-Кунья и Гоф, ох — Охотоморская, пэ — островов принца Эдварда, та — Тасманский, тф — Терра дель Фуэго, ф — Фольклендская, юа — Южноаргентинская, юг — острова Южная Георгия, юч — Южночилийская.

жиму, а не по различиям в биоте. Так, он считал равными ранг арктического района и умеренных вод северных Атлантики и Пацифики (Briggs, 1995). Отечественные авторы, более знакомые с этими регионами, или выделяют три равноценных региона для Арктики, умеренной Атлантики и умеренной Пацифики (Е.Ф. Гурьянова) или объединяют арктический регион с каким-либо умеренным (О.Н. Зезина, К.Н. Несис). Впрочем, в последней версии схемы районирования (Briggs, Bowen 2012) ранг холодных и умеренных регионов уравниен. Во-вторых, J.C. Briggs (1995) не проводил биогеографические границы в районах резкой смены биоты, если там нет резких гидрологических градиентов (юг Южной Америки, южная Норвегия). Примечательно, что авторы, перешедшие от метода сравнения списков биот регионов, выделенных по гидрологии к разделению акватории, основанному на непосредственном изучении ареалов видов пришли к результатам, весьма точно соответствующим результатам В.Н. Семёнова, о необходимости разделения тихоокеанской и атлантической фаун и выделения отдельного региона для южной оконечности Южной Америки (Boschi, Gavio, 2005; Griffiths et al, 2009; Haussermann, Forsterra, 2005; Valdovinos et al., 2003). Эти результаты были признаны Briggs и Bowen (2012, 2013). В

«Мы ясно можем видеть, что и Экман, и Бриггс использовали в своих схемах зонально-географический принцип и данные о важнейших климатических границах в морской среде, которым соответствует их границы между областями («Regions»), и не заметили одну из самых существенных границ у берегов Южной Америки — в районе Огненной Земли и Фолклендских (Мальвинских) островов» (Семёнов, 1982: 215).

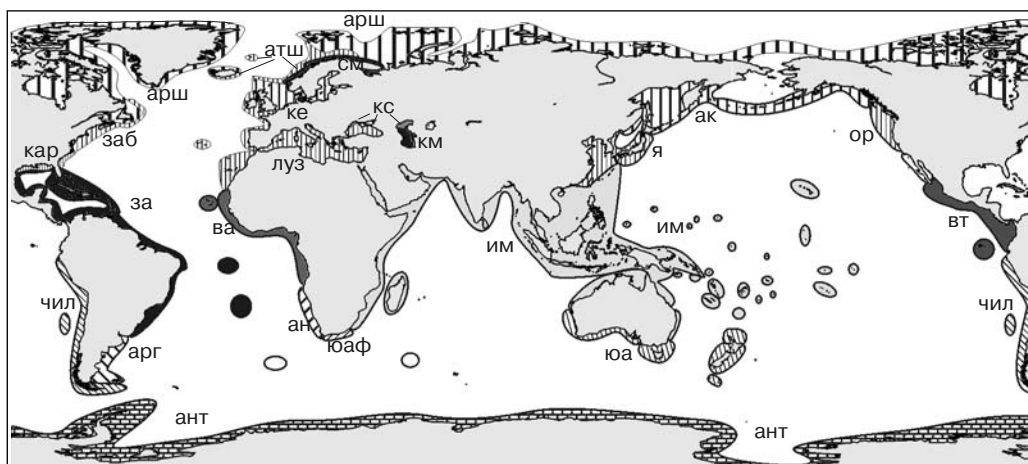


Рис. 5.67. Компильтивная схема биогеографического районирования шельфа.

Аркто-бореальная область с провинциями и/или подобластями: арш — Арктическая шельфовая, заб — Западноатлантическая бореальная, кар — Каролинская, атш — Атлантическая шельфовая, см — Скандинавская мелководная, ке — Кельтская, луз — Лузитанская, я — Японская, ак — Алеутско-камчатская, ор — Орегонская.

Тропическая атлантическая область: за — Западноатлантическая, бр — Бразильская, ва — Восточноатлантическая.

Тропическая индо-тихоокеанская область: им — Индо-малайская, вт — Восточнотихоокеанская.

Нотальная (умеренная) область: чил — Чилийская, арг — Аргентинская, ан — Анголо-намибийская, юаф — Южноафриканская, юа — Южноавстралийская, юч — Южночилийская.

Антарктическая область: ант — Антарктическая.

Каспийская область: км — Каспийская морская, кс — Каспийская солонатоводная.

по находкам большого числа видов. Даже для Баренцева моря, акваторию которого изучают более века и в музеях России накоплены обширные коллекции, таких данных недостаточно (Жирков, 2012).

- В одних случаях различные использованные для компиляции схемы давали хорошее совпадение, в других они более или менее существенно различались, особенно в числе районов. При составлении своей компиляции я использовал наименее дробные схемы, поскольку дробность более детальных схем не всегда была на мой взгляд достаточно обоснована.

- В то же время, по-видимому, в большинстве провинций следует разделить шельф на верхнюю сублитораль и элитораль, удалось это сделать только в пределах бореальных районов Северного Ледовитого океана (на арктическом шельфе это разделение, видимо, отсутствует). В любом случае, реальная дробность, конечно, выше, чем приведённая на моей схеме. При этом совершенно не обязательно совпадение границ между районами верхней сублиторали или элиторали. Кроме несовпадения границ верхней и нижней сублиторали, вероятно, как и при переходе от шельфа к батии и далее к абиссали, будет происходить увеличение размеров биогеографических регионов. Особенно не удовлетворяет меня районирование наших Дальневосточных морей. Однако все предложенные ранее схемы, на мой взгляд, судя по имеющимся у меня данным по распространению полихет и учитывая распространение других групп (двустворчатых моллюсков, иглокожих и др.), также весьма далеки от реальности, в первую очередь из-за совместного рассмотрения всего населения шельфа и, нередко, даже и склона. На данный момент я не в состоянии предложить аргументированную схему районирования, поэтому весь этот район отнесён к одной провинции.

- Районирование Северного Ледовитого океана дано по моим предыдущим работам (Жирков, 2001, 2004, 2010, Jirkov, Leontovich, 2012).

- Районирование Южной Америки дано по В.Н. Семёнову (1982) (Рис. 1.58, 2.32).

- В тропическом поясе, основываясь на данных по макрофитам и коралловым рифам, выделено две области: атлантическая и индо-пацифическая.
- Нет разделения бореальных районов у атлантического побережья Северной Америки, традиционно проводимого биогеографами школы ЗИН, здесь я следую американским авторам, лучше знакомым с этим районом (Briggs, 1999; Briggs, Bowen 2012; Briggs, Bowen, 2013), а также биогеографам московской школы.
- Каспийское море рассмотрено как регион ранга области (Зенкевич, 1947; Мордунхай-Болтовской, 1960). При этом солоноватоводной биотой, как показано выше, населена только солоноватоводная провинция, к которой отнесены Северный Каспий и распреснённые районы Черного и Азовского морей. Средний и Южный Каспий выделены в особую провинцию, населённую морской биотой, сформировавшуюся в условиях моря с пониженной солёностью. Ранее в эту область входило и Аральское море, но в настоящее время его аборигенная биота полностью вымерла и теперь его можно рассматривать скорее как часть средиземноморского региона.

Батиаль

Батиаль — наименее изученная часть Мирового океана. Это связано с высокой мозаичностью её сообществ, сложным рельефом, делающим недостаточно эффективными стандартные орудия лова (трал и дночерпатель) и существенным изменением абиотических условий в её пределах. Само существование единой вертикальной зоны «батиаль» следует считать пока ещё недостаточно обоснованным. Поэтому не удивительно, что было предложено всего несколько схем биогеографического районирования батиали Мирового океана, одна из них — О.Н. Зеиной (1973, Рис. 5.66). К сожалению при построении схемы был использован индекс Престона, непригодный для целей районирования (подробнее — см. в предыдущей главе).

А.Н. Миронов (1989, 1994) предложил единую схему районирования сублиторали и верхней батиали, включая талассобатиаль (Рис. 5.67). Согласно ей сублиторальные и батиальные районы имеют совпадающие широтные фаунистические границы, положение которых, как он предположил, приурочено к изотермам.

Также он показал, что для районов талассобатиали, особенно изолированных океанических островов (эти районы он назвал «экзотические») характерно наличие большого числа эндемиков, как и следовало ожидать из их островного положения (см. Главу 2). Дальнейшие исследования должны также выявить и остальные черты островных биот (уменьшенное общее число видов, букетное видообразование и т. д.). Такие районы приурочены преимущественно к срединно-океаническим хребтам, а также к цепочкам островов и подводных вулканов, образованных в результате действия горячих точек. Некоторые эндемы широко распространены вдоль этих цепочек островов и подводных гор. Одновременно А.Н. Миронов показал, что эти же районы являются границами для распространения батиальных видов с широкими ареалами, приуроченными к восточным или западным частям океанов.

Недавно (Watling L. et al., 2013) предложена схема районирования нижней батиали (Рис. 5.68). Схема основана на гидрологических показателях (температура, солё-

«All of the provinces discussed... are to be considered as hypothetical, and need to be tested with species distribution data» (Watling et al., 2013: 12).

ность, содержание растворённого кислорода), количестве оседающего углерода и геоморфологии, биологическое её значение неясно, что, впрочем, признают и её авторы. Они справедливо указывают, что использование данных по эндемизму биот в батиали (и абиссали) может отражать не столько реальные различия, сколько различную изученность и, почти повсеместно, недостаток данных, что особенно существенно

для использованного метода сравнения списков биот.

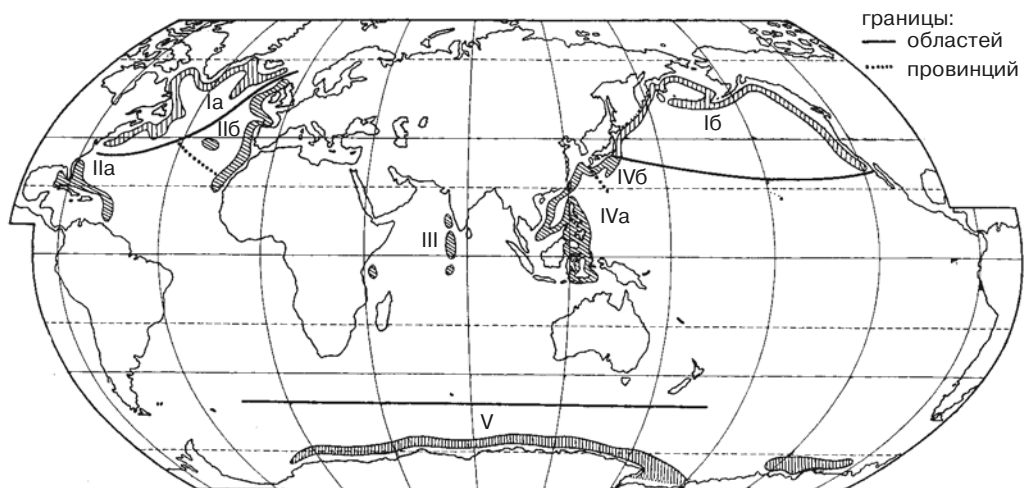


Рис. 5.68. Районирование батиали Мирового океана по брахиоподам О.Н. Зезиной (1973). I — Бореальная область: Ia — Североатлантическая подобласть; Ib — Северотихоокеанская область; II — Амфиатлантическая область: IIa — Центральноатлантическая провинция; IIb — Лузитано-Мавританская провинция (переходного характера); III — Западно-индоокеанская область; IV — Западно-Тихоокеанская область: IVa — Малайская провинция; IVb — Японская провинция (переходного характера); V — Антарктическая область.

Абиссаль и ультраабиссаль

Наиболее детальной является схема районирования абиссали Н.Г. Виноградовой (1956), а ультраабиссали — Г.М. Беляева (1974). Эти схемы были объединены Н.Г. Виноградовой (1977) (Рис. 5.69). Она выделила в абиссали три области, каждую из которых подразделила на ряд подобластей и провинций. Ультраабиссальные регионы выделены в ранге провинций в пределах абиссальных регионов. К сожалению, при

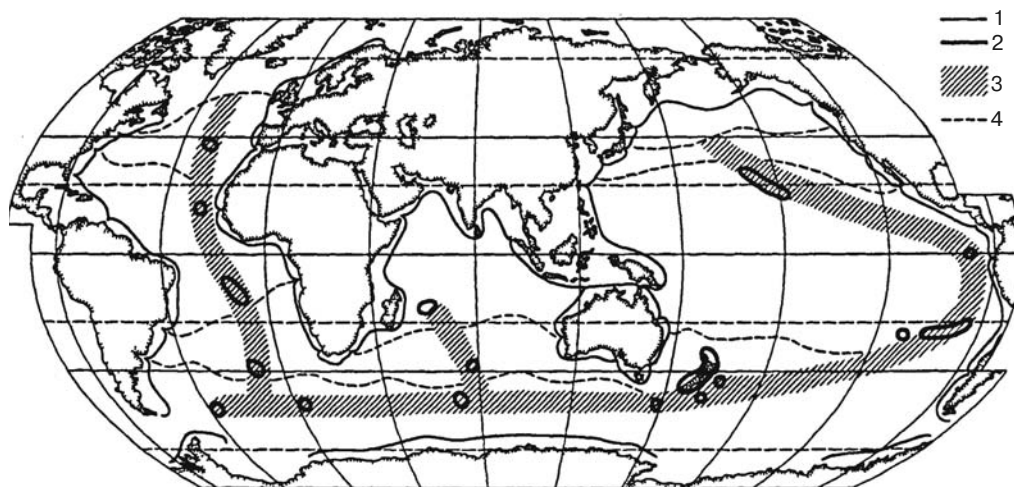


Рис. 5.69. Гипотетическая схема фаунистического районирования сублиторали и верхней батиали Мирового океана А.Н. Миронова (1994).

1 — фаунистические границы между приконтинентальными и океаническими регионами (по Миронову, 1989), 2 — границы океанических экзотических регионов — регионов с изолированными островами и подводными горами, для которых свойственен повышенный эндемизм (островной эффект), 3 — зона расположения океанических экзотических регионов, которая одновременно служит пределом распространения для западных и восточных океанических таксонов, 4 — зимние (февраль в Северном полушарии и август в Южном) изотермы поверхностных вод 10 и 20° С (по Степанову, 1974).

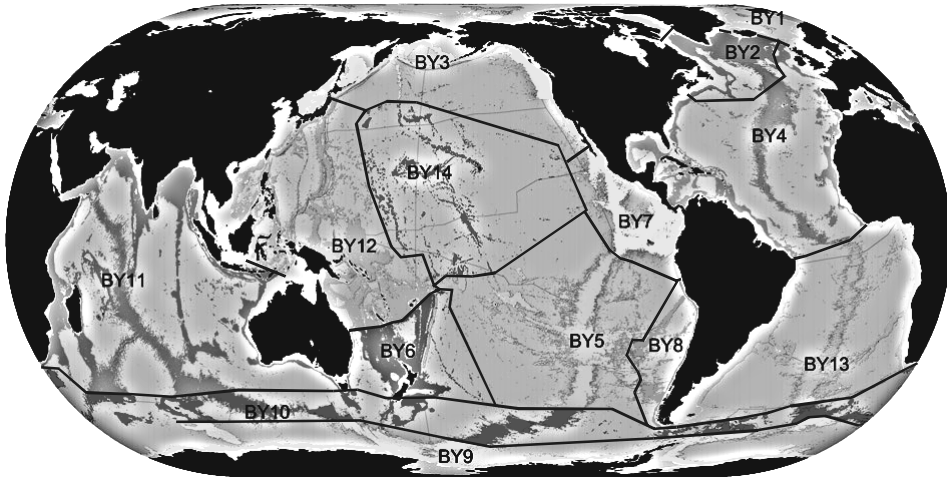


Рис. 5.70. Районирование нижней батиали (Watling et al., 2013).

Провинции: BY1 — Арктическая, BY2 — Северо-Атлантическая бореальная, BY3 — Северо-Тихоокеанская бореальная, BY4 — Северо-Атлантическая, BY5 — Юго-восточных Тихоокеанских поднятий, BY6 — Ново-Зеландско-Кермадекская, BY7 — плиты Кокос, BY8 — плиты Наска, BY9 — Антарктическая, BY10 — Субантарктическая, BY11 — Индийская, BY12 — Западно-Тихоокеанская, BY13 — Южно-Атлантическая, BY14 — Северо-Тихоокеанская.

установлении ранга регионов был использован всё тот же индекс Престона, непригодный для анализа подобных данных, поэтому фактически ранг выделенных регионов не обоснован. Совершенно неясно и соответствие ранга абиссальных и шельфовых регионов: остаётся непонятным, например, чему соответствует область абиссали на шельфе: области или провинции?

Недавно (Watling et al., 2013) была предложена схема районирования абиссали (3501–6500 м) (Рис. 5.70) и более глубоководных районов (повторяющая схему Г.М. Беляева (1989), использованную Н.Г. Виноградовой (1977) (Рис. 5.69). Схема основана на гидрологических показателях (температура, солёность, содержание растворённого кислорода), количестве оседающего углерода и геоморфологии, биологическое её значение неясно, что, впрочем, признают и её авторы.

Сопоставление биогеографических схем разных вертикальных зон было сделано О.Н. Зезиной (1973), она показала, что с увеличением глубины от шельфа до абиссали происходит уменьшение числа выделяемых регионов (рис. 5.71). Поскольку ультраабиссаль сильно фрагментирована, то здесь вновь происходит увеличения числа регионов.

Вопрос о соотношении биогеографических регионов разных вертикальных зон в масштабах всего Мирового океана фактически даже ещё не ставили. Сейчас нельзя даже сказать, имеют ли биогеографические области и провинции шельфа одинаковый ранг с биогеографическими областями и провинциями, например, абиссали.

Некоторые типы распространения

Названия некоторых типов ареалов часто используют в литературе, поэтому целесообразно рассмотреть их более детально.

Биполярное

Многие таксоны (виды, рода, семейства) имеют разрыв ареалов в тропиках. Такой ареал в русскойязычной литературе получил название «**биполярный**». Надо отметить, что, несмотря на то, что в названии типа распространения присутствует слово

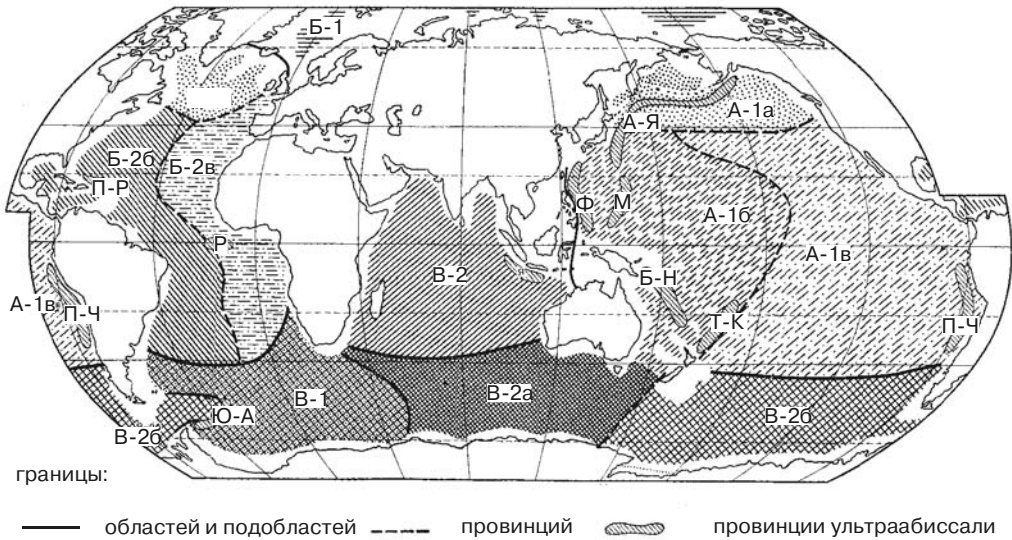


Рис. 5.71. Районирование абиссали и ультраабиссали Мирового океана Н.Г. Виноградовой (1977).

А — тихоокеанско-североиндийская глубоководная область: А-1 — тихоокеанская подобласть (А-1а — северо-тихоокеанская, А-1б — западнотихоокеанская, А-1в — восточнотихоокеанская провинции); А-2 — североиндийская подобласть; Б — атлантическая глубоководная область: Б-1 — арктическая подобласть, Б-2 — атлантическая подобласть (провинции: Б-2а — североатлантическая, Б-2б — западноатлантическая, Б-2в — восточноатлантическая); В — антарктическая глубоководная область: В-1 — антарктическо-атлантическая подобласть, В-2 — антарктическо-индийско-тихоокеанская подобласть (провинции: В-2а — индийская, В-2б — тихоокеанская). Ультраабиссальные провинции: А-Я — алеутско-японская, Ф — филиппинская, М — марианская, Б-Н — бугенвильско-новогибридская, Т-К — тонго-кермадекская, П-Ч — перуано-чилийская, Я — яванская, П-Р — пуэрториканская, Р — желоба Романш, Ю-А — южноатлантическая.

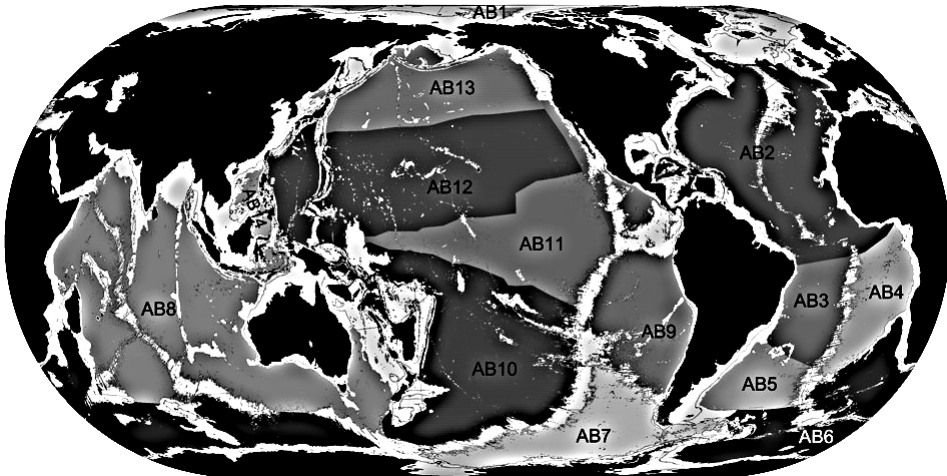


Рис. 5.72. Районирование абиссали (Watling et al., 2013).

Провинции: АВ1 — Арктического бассейна, АВ2 — Североатлантическая, АВ3 — Бразильской котловины, АВ4 — котловин Ангольской, Гвинейской и Сьерра-Леоне/Angola, АВ5 — Аргентинской котловины, АВ6 — Восточноантарктическая, АВ7 — Западноантарктическая, АВ8 — Индийского океана, АВ9 — котловин Чили, Перу и Гватемалы, АВ10 — Южнопацифическая, АВ11 — Экваториальная пацифическая, АВ12 — Северная центральная пацифическая, АВ13 — Северная пацифическая, АВ14 — Западнопацифических котловин.

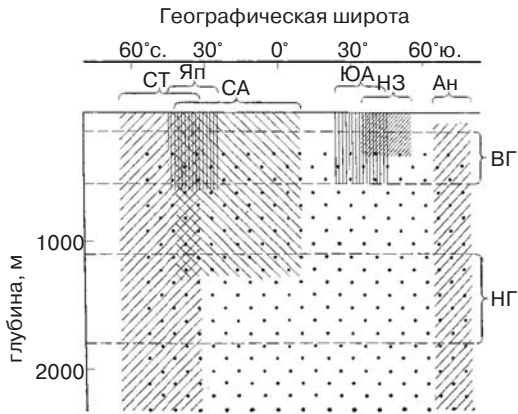


Рис. 5.73. Упрощение широтной биогеографической структуры с глубиной на примере брахиопод западной части Тихого океана. Географические элементы фауны: СТ — северо-тихоокеанский, Яп — японский, СА — западнотихоокеанский, ЮА — южноавстралийский, НЗ — новозеландский, Ан — антарктический, точками обозначен элемент фауны, состоящий из видов, распространённых по всему Мировому океану. Пределы колебания положения верхней (ВГ) и нижней (НГ) границ промежуточных вод. По О.Н. Зезиной (1973).

«полюс», ареалы таксонов с биполярным распространением в Северном полушарии никогда не ограничены арктическими водами, все они обитают в бореальных и/или субтропических водах, хотя могут встречаться и в арктических. Поэтому более правильно называть такой ареал так, как это принято в англоязычной литературе — «антитропический».

Наиболее универсальна теория, связывающая явление биполярности с отдельными самостоятельными актами божественного творения (Dana, 1853; Agassiz, 1857 и Sclater, 1858). Однако в настоящее время эта теория не пользуется популярностью в научных кругах, и биполярное распространение объясняют, не привлекая помощь свыше. Не существует общего объяснения причин такого распространения, поскольку в действительности под биполярным распространением подразумевают разные типы распространения, каждый из которых имеет свою причину.

Таксоны с тропическими ареалами обычно имеют разрывы в Индо-Вест-Пацифическом треугольнике, районе с наибольшим в настоящее время видовым разнообразием, в котором и в настоящее время, по-видимому, идёт интенсивное видообразование. Такой ареал J.C. Briggs (1995) объясняет вытеснением из этого района видов новыми. Таксономическое разнообразие также относится к хищникам, паразитам и возбудителям болезней. Каждый из этих факторов также может играть свою роль в образовании разрыва.

Таксоны, ареал которых не включает тропики, скорее всего и возникли за их пределами, поэтому биполярность в данном случае нельзя объяснить вытеснением вида из тропических районов, ибо его там никогда и не было. В случае эврибатных бореальных и эврибатных субтропических таксонов биполярность можно объяснить их способностью обитать на глубинах склона, глубже тропических вод. Фактически, они могут «подныривать» под них, делая ареал единым. Подобные единые ареалы, очевидно, были более распространённым явлением в ледниковые эпохи, когда расстояние между умеренными регионами по разные стороны экватора было меньше, особенно у восточных берегов океанов. И в настоящее время имеются виды с подобными ареалами. Хрестоматийным является распространение *Eukronia hamata* (Chaetognatha). Этот космополитический вид в умеренных и холодных водах обитает на небольших глубинах, а в низких широтах — на больших. Виды с таким ареалом, по мнению J.C. Briggs'a (1995) возникли преимущественно в Северной Пацифике — одном из основных центров современного видообразования за пределами тропиков, затем вселились в Северную Атлантику, а затем в Южное полушарие. В дальнейшем вид сначала исчезает в Северной Пацифике, затем в Северной Атлантике, а затем в разных частях ареала в Южном полушарии.

Распространение верхнесублиторальных бореальных таксонов представляет наибольшие сложности для интерпретации. Эти виды неспособны «подныривать»

под тёплые тропические воды. В умеренных водах Северного и Южного полушарий обычно обитают те же или близкие виды, что свидетельствует о недавнем возникновении этого явления. Одним из наиболее наглядных примеров является распространение ламинариевых водорослей. Обычное объяснение — замыкание ареала в период максимального оледенения за счёт охлаждения тропиков (Берг, 1920, 1947). Эту точку зрения в отечественной литературе иногда считают «наилучшим объяснением» (Зенкевич, 1951). Однако факты не подтверждают эту гипотезу. Прежде всего, суммарное количество тепла, поступающего на Землю, скорее всего, постоянно, по крайней мере в столь малый промежуток времени. Следовательно, охлаждение в одном месте (у полюсов) должно было привести к нагреву в другом. Т. е. температура воды в тропиках должна была повыситься во время оледенений, а не понизиться, хотя может быть и не столь сильно, как должно было бы быть при абсолютном постоянстве поступающей на Землю энергии, поскольку альbedo (отражающая способность) ледников и снега гораздо больше, т. е. потери на отражение в ледниковые периоды были выше. Палеотемпературные данные не показывают заметного охлаждения в тропиках во время оледенений.

Детальный анализ распространения видов также приводит к мысли о том, что миграции таких видов через охладившиеся тропики не имели место. Дело в том, что большая часть данных по биполярному распространению относится к таксонам, обитающим в Тихом океане. Посмотрим, что наблюдается в Атлантике. После открытия 3,5 млн. лет назад Берингова пролива Северо-Тихоокеанская фауна проникла в Северную Атлантику. Оледенения развились гораздо позже этого. Однако, ни один из видов моллюсков, проникших в Атлантику из Пацифики (а их было около 300) не проник на юг Африки (Vermeij, 1992). В то же время, согласно другим данным около 20% видов *Opisthobranchia*, обитающих на юге Африки, также обитает и у Европы (Gosliner, 1987, цит. по: Briggs, 1995). Таким образом, данные по моллюскам свидетельствуют о том, что охлаждение воды в период оледенения не может объяснить биполярное распространение мелководных бореальных видов.

Наиболее вероятной причиной недавнего возникновения биполярного распространения является миграция умеренно-тепловодных верхнесублиторальных видов по апвеллингам. Как уже говорилось ранее, в период оледенений усиливается вертикальная циркуляция Мирового океана, что приводит к усилению апвеллингов и уменьшению тропических районов между ними. Перестройка системы течений приводит также к миграции областей апвеллингов, менявшей площади, занятые тропическими районами. Апвеллинги наиболее развиты у восточных берегов (Рис. 5.9), поэтому биоты тропических районов восточных берегов океанов должны обедняться значительно сильнее по сравнению с западными. И действительно, факты свидетельствуют не о простом количественном обеднении тропических восточных районов, как следовало бы ожидать из геоморфологических данных (у западных берегов расположены архипелаги, тогда как восточные практически лишены островов, площадь шельфов у западных берегов гораздо больше). Восточные берега беднее качественно: целые типы экосистем были утрачены в периоды оледенений. Достаточно вспомнить исчезновение коралловых рифов у тихоокеанских берегов Америки и полное отсутствие морских лугов в восточных тропических районах Атлантики и Пацифики (подробнее см. Главу 1, раздел «Причины и скорость образования новых видов и экосистем»). Некоторые из них позднее восстановились, но всё же их таксономическое разнообразие осталось гораздо ниже, чем можно было бы ожидать.

Однако есть примеры биполярного распространения таксонов более высокого ранга. Очевидно, что плейстоценовое оледенение здесь не при чём. Пример этого — бесчелюстные, возникшие в ордовике. Они проникли в пресные воды в позднем силуре и раннем девоне. В настоящее время бесчелюстные представлены двумя классами — миноги и миксины. Из них миноги — пресноводные животные, некоторые из которых — проходные (т. е. нерестятся в пресной воде, а живут в морской). Распространение миног типично биполярное (Рис. 5.72). В Северном полушарии обитает

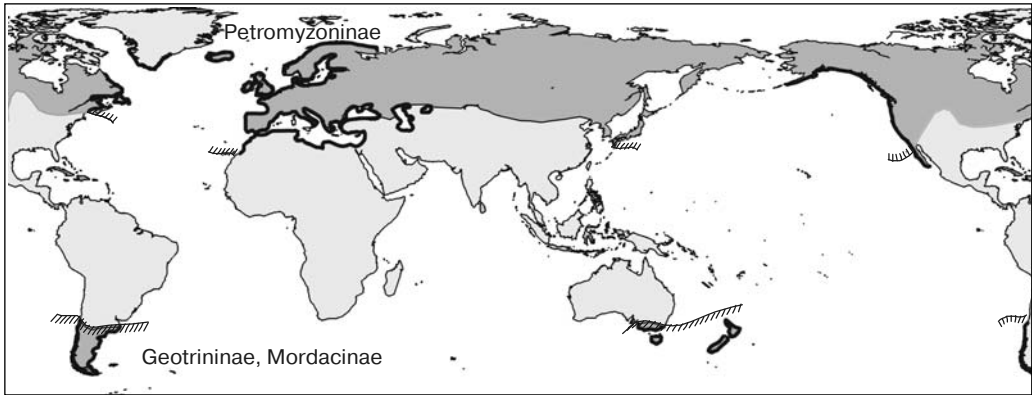


Рис. 5.74. Биполярное распространение миног.

одно подсемейство, в Южном — два других. Столь сильные различия свидетельствуют о достаточно долгой их изоляции, большей, чем прошло со времени последнего ледникового периода. J.A. Srame (1993) нашел, что биполярность в распространении моллюсков может быть прослежена по крайней мере до ранней юры.

Аркто-бореальное

Под этим широкоупотребимым названием (синонимы: арктическо-бореальное, бореально-арктическое) скрываются самые разные типы распространения. В качестве примера на Рис. 5.70 и Рис. 5.71. приведены ареалы двух видов полихет, каждый из которых можно, казалось бы, назвать аркто-бореальным.

Первый вид — *Laonice cirrata* (Рис. 5.73) — типичный аркто-бореальный. Вторым видом — *Samythella elongata* (Рис. 5.74) — ясно приурочен к материковому склону и даже ложу и заходит на шельф лишь по желобам. В пределах Северного Ледовитого океана его распространение сходно с распространением панарктических глубоководных видов, но ареал включает существенную (наиболее глубоководную) часть области распространения приатлантических шельфовых видов (в первую очередь — желоба юго-запада Баренцева моря). За пределами Северного Ледовитого океана он обитает на материковом склоне и ложе, в верхних горизонтах склона обитает лишь во внутренних морях и заливах: Охотском море, Калифорнийском заливе. Диапазон вертикального распространения в Тихом океане — 664–5461 м, в Атлантике — 274–2022 м.

Таким образом, хотя формально оба этих вида — аркто-бореальные, их ареалы различны. Строго говоря, *Samythella elongata* и не следует называть аркто-бореальным видом, поскольку ни абиссаль, ни батиаль не являются бореальными районами, а глубоководные арктические провинции хотя и называют арктическими, но отличаются они от шельфовой больше, чем бореальные шельфовые. Поэтому правильно будет называть аркто-бореальными видами только шельфовые виды, в данном случае лишь *L. cirrata*.

Но и применяя это название только к шельфовым видам, мы сталкиваемся с определенными трудностями. Аркто-бореальные виды, как явствует из названия, обитают как в арктических, так и в бореальных районах. Однако, поскольку бореальных регионов существует несколько, возможны самые различные сочетания, причём число различных типов ареалов будет определять число выделяемых бореальных районов. Фактически под одним названием скрываются более десяти, если не несколько десятков разных типов ареалов. В сухом остатке при использовании этого термина остаётся то, что вид в своём распространении ограничен аркто-бореальной областью и встречается в арктическом шельфовом и одном, нескольких или даже всех других регионах, поскольку все остальные регионы этой области называют бореальными. В

качестве примера рассмотрим распространение аркто-тихоокеанских видов.

Аркто-тихоокеанские виды

Ареал аркто-тихоокеанских видов охватывает бореальные районы Тихого океана и Северный Ледовитый океан, т. е. он относится к аркто-бореальной группе ареалов. В Атлантическом океане, если и встречаются, обитают только в охлаждённых водах у Северной Америки, населённых арктической шельфовой ЦС (Несис, 1962а, б, 1968). Примером этого типа ареалов являются ареалы *Serripes groenlandicus* и *Ciliatocardium* (в атлантико-арктической части ареала род представлен одним видом *C. ciliatum*) (Рис. 5.57) (Скарлато, 1981; Кафанов, 1982; Кафанов, Кудряшов, 2000: 145). Некоторые виды распространены в Тихом океане ещё шире (см. ареал *Nothria hyperborea* на Рис. 2.8).

В Северном Ледовитом океане ареал аркто-тихоокеанских видов включает арктическую шельфовую провинцию или/и приатлантическую шельфовую, реликтовые популяции могут сохраняться в норвежских фьордах, замерзающих зимой. При этом виды, обитающие в Тихом океане в верхней сублиторали, не проникают в приатлантическую шельфовую провинцию, виды обитающие в Тихом океане глубже, — проникают. Так, оба рассмотренных выше вида *Cardiidae* обитают в Тихом океане только на мелководье и не спускаются глубже 78 м (Скарлато, 1981), т. е. в этом районе это — верхнесублиторальные виды. На арктическом шельфе Северного Ледовитого океана, где нет разделения сублиторали на верхнюю и нижнюю, *Serripes groenlandicus*, тем не менее, также обитает преимущественно на мелководье, тогда как *Ciliatocardium ciliatum* — и на больших глубинах (Месяцев, 1931; Филатова, 1948). Более глубоководная полихета *Nothria hyperborea*, обитающая в Тихом океане до глубины в несколько километров, а в Норвежском море в массе встречающаяся на глубине около 1 км, — массовый вид в приатлантической шельфовой провинции.

Судя по распространению аркто-тихоокеанских видов в Тихом океане, они способны обитать в диапазоне условий гораздо более широком, чем существуют в атлантико-арктической части их ареала. Иными словами, отсутствие их в бореальной Атлантике с позиций континуализма совершенно необъяснимо. Можно, конечно, говорить о конкурентном замещении видов, но этим невозможно объяснить, почему границы ареалов аркто-тихоокеанских видов, относящихся к самым различным трофическим группам, предпочитающих разные грунты и т. п., совпадают с удивительной точностью. Возможно, поэтому этот тип ареала почти никогда не выделяют, особенно в рабо-

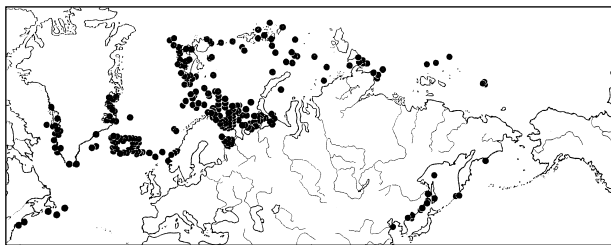


Рис. 5.75. Ареал *Laonice cirrata*. По А.В. Сикорскому (2001).

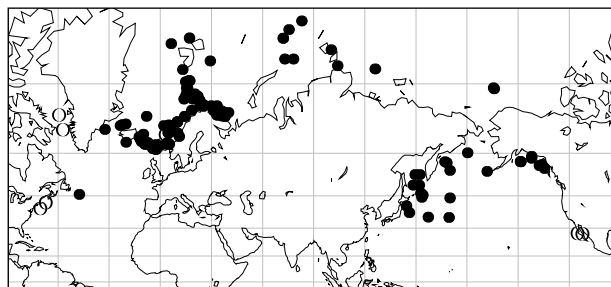


Рис. 5.76. Ареал *Samythella elongata*.

Один энтомолог-таксономист, когда ему попался жук, сочетававший признаки видов, которые он только что разделил, бросал его на пол и, давя и растирая ногой, приговаривал: «Не порти вид, не порти вид».

Научный фольклор.

тах по биогеографии Арктики. Например, в новейшем списке ареалов видов, обитающих в Северном Ледовитом океане (Сиренко, Василенко, Петряшов, 2008) этот тип ареала не выделен, а включён в высокобореально-арктические без дальнейшего подразделения этой группы и без объяснения того, почему эти виды *высокобореальные*. В результате получают большое число аркто-бореальных видов, которое используют как аргумент о существенном влиянии биоты Атлантики на биоту Арктики, хотя весьма существенная часть «аркто-бореальных» видов в бореальной Атлантике не обитает.

Зато с позиций структурализма ареал такого типа совершенно понятен: проникнув из Тихого океана в Северный Ледовитый океан, аркто-тихоокеанские виды, как члены арктической шельфовой ЦС, обитают во всём её ареале. Однако войти в состав атлантических бореальных шельфовых ЦС смогли не все, причём входили они преимущественно в состав более глубоководной провинции. При образовании норвежскоморской приатлантической шельфовой ЦС в её состав вошли некоторые из них, которые в Тихом океане обитали в аналогичной ЦС (*Nothria hyperborea*). Более мелководные (*Serripes groenlandicus*, *Ciliatocardium ciliatum*) по своим биологическим особенностями (аутоэкологии, преадаптациям) должны бы были войти в состав скандинавской мелководной цс, но сделать этого они почему-то не смогли.

Сходный характер распространения имеют и некоторые арктическо-верхнебореальные тихоокеанские по происхождению виды, явно вселившиеся в приатлантическую шельфовую провинцию из Арктики, например *Volutopsius norvegicus* (Кантор, 1990).

Амфибореальное

Ареал амфибореальных таксонов охватывает бореальные районы Атлантики и Пацифики. В наиболее полном виде амфибореальный ареал охватывает как восточные, так и западные бореальные части океанов, т. е. состоит из 4 участков, по одному у берегов Атлантики и Пацифики, о чём и говорит само название (амфи- от греч. *amphi-* — вокруг, около, с обеих сторон), или двух, если ареал не амфиокеанический, а замкнут на севере, но в пределах бореальных вод. Первым рассмотрел такие ареалы Ч. Дарвин в своём «Происхождении видов...», объяснив такой ареал влиянием оледенений. В отечественной литературе приоритет часто приписывают Л.С. Бергу (Берг, 1934, 1947), хотя сам Л.С. Берг признавал приоритет Ч. Дарвина (Берг, 1936). В большинстве случаев, однако, в одном или нескольких участках вид отсутствует. Образование амфибореальных ареалов обусловлено возникновением арктических условий в Северном Ледовитом океане 3 млн. лет назад. Виды, которые не смогли войти в состав новой образующейся арктической шельфовой ЦС, перестали встречаться в новообразовавшемся арктическом шельфовом регионе. Ранее единые популяции после возникновения изоляции между отдельными их частями в той или иной степени дивергировали. В одних случаях различия между атлантическими и тихоокеанскими популяциями отсутствуют, в других они дивергировали до уровня хороших видов. По данным Vermeij (1991) 48% моллюсков, мигрировавших из Пацифики в Атлантику, образовали в Атлантике другой вид, в Пацифике другой вид образовали только 29% видов, мигрировавших из Атлантики. Периоды установления арктических условий в Северном Ледовитом океане чередовались с периодами потепления, поэтому разорванные ареалы амфибореальных видов периодически могли восстанавливаться. Причины различий в степени дивергенции — вопрос не изученный. Всё же надо подчеркнуть, что связывать ранг таксонов в разделённых частях ареала со временем разделения ареала, как это обычно делают, не очень корректно. Для образования видов и, возможно, родов достаточно десятилетий, как это случилось в рассмотренных в Главе 1 случаях. Гораздо правильнее полагать, что ранг этот определяет, в первую очередь, место вида в ЦС, ценофобный это вид или ценофильный, и степень отличия экологических амплитуд сравнимых ЦС.

Как показано выше при обсуждении проблем симметрии виды с амфибореальным ареалом имеют весьма различные ареалы. Амфибореальный ареал — это группа ареалов, включающая более десяти конкретных типов ареалов. Здесь мы сталкиваемся с той же проблемой, что и в случае аркто-бореальных видов.

Основные неогеновые центры расселения бентоса

Наиболее резко выраженные центры таксономического разнообразия расположены в районах, где ареалы ЦС наиболее велики и где через них проходит наибольший поток энергии. На шельфе таковыми являются тропические районы. По крайней мере, с середины мезозоя наиболее выраженный центр разнообразия морской биоты — море Тетис, особенно его западная часть. По мере закрывания Тетиса центр разнообразия начал смещаться восточнее, сначала, вероятно, в район, который образовался в результате сближения Индостана с Азией (где ныне располагаются горные системы от Кавказа до Гималаев). Район этот, по-видимому, был сходен с современным Индо-Малайским (включал обширные шельфы и крупный архипелаг), размеры его, вероятно, были даже больше. Постепенно площадь морей в данном районе также существенно уменьшилась, но одновременно ещё восточнее в результате сближения Австралии с Азией начал формироваться другой район, который и стал новым центром разнообразия, существующим и поныне Рис. 5.75. Он включает Индо-Малайский архипелаг и прилегающие шельфы Азии и Австралии. Этот район- центр не только разнообразия, но расселения герматипных кораллов (Stehli, Wells, 1971), иглокожих (Дьяконов, 1950; Миронов, 1983, 1985); рыб (Allen, 1975; Mora et al., 2003) бентоса в целом (Briggs, 1974, 1984, 1992, 1999, 2000, 2003; Ekman, 1935, 1953; Myers, 1999), причём не только в тропические шельфовые районы, но и в высокие широты и на материковый склон.

Среди всех районов по таксономическому разнообразию резко выделяется Индо-Малайский регион. Так, моллюсков там обитает 6000 видов (из 27000, известных в Мировом океане), 800 видов иглокожих (из 6000), 4000 видов рыб (из 20000). Впрочем, это не удивительно. Мелководья этого района имеют площадь 6,5 млн. км², тогда как всех остальных тропических регионов вместе взятых — только 2 млн. км². К тому же, эти мелководья разбиты на большое количество более или менее изолированных участков, что приводит к частичной изоляции. Колебания уровня воды в кайнозое, несомненно, изменяли степень изоляции и связи разных его участков, как за счёт возникновения и устранения преград в виде суши, так и за счёт неизбежного изменения системы течений.

G.J. Vermeij (1978) приводит многочисленные примеры родов, обитавших ранее (судя по палеонтологическим данным) циркумтропически, а ныне являющихся палеоэндемами Индо-Малайского региона. Различия других тропических регионов также в значительной степени объясняются дифференцированным вымиранием. Имеется много причин, по которым таксоны, имевшие в прошлом пантропическое распространение, ныне отсутствуют в одном или нескольких регионах или, что наблюдается часто, ограничены в своём распространении Индо-Малайским регионом:

- Климатические изменения в разных районах тропиков были неодинаковыми, Индо-Малайский регион — единственный, в котором не было существенного изменения абиотических условий с момента его возникновения. Выше уже был приведён пример восточной тропической Пацифики, в котором в недавнее время вымерли коралловые рифы, головоногие моллюски внешней части шельфа, брахиоподы и исчезли луга морских трав. Аналогичные события были и в восточной тропической Атлантике, там также сейчас отсутствуют луга морских трав и брахиоподы. Существенное вымирание было и в Вест-Индии.

- Большая площадь Индо-Малайского региона определяет то, что в разных его районах условия весьма разнообразны, причём разные биотопы занимают в его пре-

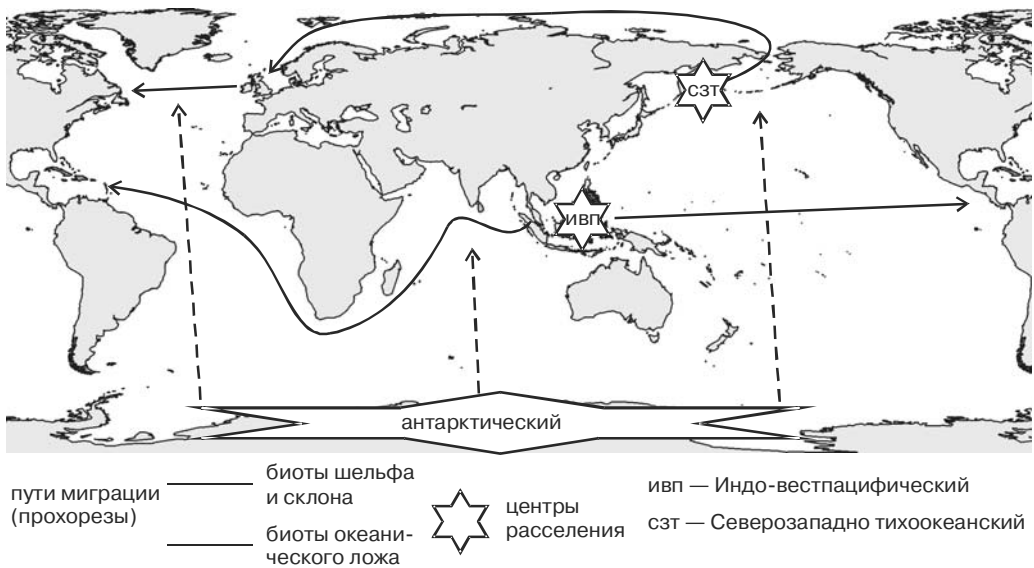


Рис. 5.77. Основные неогеновые центры расселения и направления прохорезов.

делах существенные площади. Это позволяет существовать разнообразным специфическим ассоциациям и СС.

Сам Индо-Малайский регион также неоднороден:

- Наибольшее число видов отмечено из его центра, показанного на карте треугольником, впервые выделенного J.C. Briggs. В пределах некоторых семейств и родов к этому треугольнику приурочены наиболее специализированные формы, тогда как генералисты обитают по его периферии.

- Число видов и родов мадрепоровых рифообразующих кораллов уменьшается по мере удаления от этого треугольника, в то время как средний возраст родов, судя по палеонтологическим данным, по мере удаления от этого треугольника растёт. Растёт и возраст *Balanoida* и стебельчатых морских лилий.

- Имеются ареалы с разрывом в треугольнике Индо-Малайского региона, где такие виды замещаются другими, вероятно, более молодыми.

J.C. Briggs (1995) полагает, что эти данные свидетельствуют о непрерывно идущем процессе видообразования в этом регионе. Много весьма интересных с общебиологической точки зрения вопросов может быть изучено здесь. К сожалению, он изучен крайне недостаточно. Например, число полихет, известных из Индо-Малайского архипелага, меньше, чем известных с шельфа Северного Ледовитого океана, хотя, судя по другим, лучше изученным группам бентоса, разница должна быть на порядок. Стремительное разрушение человеком коралловых рифов Индо-Малайского архипелага — проблема мирового масштаба. Эта проблема даже более значимая, чем уничтожение тропических лесов, поскольку рифы, в отличие от лесов, не только центр разнообразия, но и играют существенную роль в связывании CO_2 атмосферы.

Имеющиеся данные показывают, что некоторые из мелководных таксонов, несомненно Индо-Малайского происхождения, оказались способными преодолеть биогеографические барьеры и заселили соседние регионы.

Отнюдь не любой район со сложной геоморфологией, даже если он тропический, становится центром расселения. Например, Мексиканский залив и Карибское море (Вест-Индия) как центр разнообразия и расселения в настоящее время значительно уступает Индо-Малайскому, причём разница эта не пропорциональна разнице в площадях. По-видимому, малое значение данного района как центра расселения

связано, прежде всего, с происходившими здесь эпизодами массового уменьшения числа видов. Такие события особенно хорошо документированы для плейстоцена.

В умеренных широтах Северного полушария и как центр разнообразия, и как центр расселения наиболее заметен Северозападнопацифический центр. Северо-пацифическая и аркто-атлантическая биоты имеют скорее всего одинаковый возраст. В конце палеоцена (57 млн. лет назад) произошло быстрое глобальное потепление. Поверхностная температура воды в Антарктике достигала 18°C, что привело к исчезновению всех умеренно-теплолюбивых морских биот. Вновь условия для их возникновения сформировались 25 млн. лет назад с установлением существенного температурного градиента между экватором и полюсом, поэтому северо-пацифическая и северо-атлантическая биоты не могут быть древнее 25 млн. лет. Площади, занимаемые этими биотами были сходны. Тем не менее, в настоящее время (т. е. после совершившегося обмена) тихоокеанская шельфовая фауна вдвое богаче атлантической. Логично предположить, что различия в видовом богатстве северо-атлантической и северо-тихоокеанской биот в значительной степени обусловлены различиями в видовом богатстве донорских биот. Атланти-арктическая фауна с юга граничила с центрально-американской и восточно-атлантической тепловодными фаунами, тогда как северо-тихоокеанская — с той же центрально-американской (Панамского перешейка тогда не было) и индо-малайской. Восточно-атлантическая биота уже тогда была гораздо беднее индо-малайской.

Другая причина большего видового богатства северо-тихоокеанской биоты — миграции нотальных биот. Поскольку охлаждение умеренных широт в Южном полушарии произошло, как минимум, на 10 млн. лет раньше, чем в Северном, нотальные биоты сформировались гораздо раньше. При наличии подходящих условий (а они были особенно благоприятны в периоды оледенений) происходил обмен бореальных и нотальных биот. Выше Главе 1 (раздел «Причины и скорость образования новых видов и экосистем») было показано, что наиболее подходящий путь такого обмена — вдоль тихоокеанских берегов Америки. Дополнительные аргументы приведены также в разделе о биполярных ареалах.

После установления контакта между северо-атлантической и север-пацифической биотами преимущественное направление миграций было из Пацифики в Атлантику, причины этого и детали обмена разобраны выше, в последнем разделе Главы 1.

Теоретически существует два возможных пути миграции тихоокеанской шельфовой биоты в Атлантику: вдоль Евразии и вдоль Северной Америки. Последний путь, начиная с работ S. Ekman (1935), E. Ф. Гурьяновой (1957) и, особенно, после работы К.Н. Несиса (1961), часто считают главным или даже единственным. Эту точку зрения подкрепляют тремя основными группами аргументов: (1) географическими: путь в Атлантику через Канадский арктический архипелаг короче, чем вдоль Евразии, E. Ф. Гурьянова даже предполагает, что хребет Ломоносова выступал над поверхностью моря, делая невозможным евразийский миграционный путь; (2) гидрологическими: поверхностные течения в период миграции бореальных видов скорее всего были теми же, что и ныне, т. е. шли из Атлантики вдоль Евразии, а от Чукотского моря вдоль Америки; при этом сибирские моря распреснены, что делает невозможным для морских видов миграцию вдоль Сибири; (3) существуют виды, обитающие в Пацифике и только в западной Атлантике, например, краб *Chionoectes opilio* и плоский ёж *Echinarachnius parma*. Относительно второго первого аргумента можно отметить, что некоторые виды, проникшие в Атлантику из Пацифики не имеют пелагических личинок, поэтому направление течений для них несущественно. Распреснение же охватывает лишь поверхностные горизонты, тогда как среди видов, мигрировавших из Пацифики очень немногие столь стенобатны, чтобы для них была невозможной миграция под распресненными водами. Относительно третьего аргумента сам К.Н. Несис пишет, что в конце плиоцена «нынешние тихоокеанские-западноатлантические виды моллюсков обитали в Англии и Исландии» (1961: 895). Также имеют-

ся виды с тихоокеанско-восточноатлантическим ареалом, причём не только мелко-водные, как утверждает К.Н. Несис, но и обитающие в нижней сублиторали и глубже (например, полихета *Pectinaria auricoma*). Л.П. Перестенко (1994), исследовав современное распространение красных водорослей (т. е. видов верхнесублиторальных, на которых постулируемые К.Н. Несисом факторы должны были сказываться в наибольшей степени), пришла к прямо противоположному выводу: о преимущественно евразийском пути обмена. Среди видов исследованной ею флоры нет видов, обитающих только в западной Атлантике и западной Пацифике, хотя есть виды, обитающие только в западной Пацифике и восточной Атлантике. Л.П. Перестенко указывает, что вселение западнотихоокеанских видов происходит в европейские, а не американские воды.

G.J. Vermeij (1991) объясняет тихоокеанско-западноатлантические ареалы относительной бедностью западноатлантической биоты по сравнению с восточноатлантической. Это привело к появлению в западной Атлантике сравнительно больших свободных ресурсов, которые и стали потреблять вселившиеся из Тихого океана виды. Поэтому, вероятно, более правильно другое объяснение: тихоокеанских видов в западной Атлантике больше не потому, что им было туда легче попасть, а потому, что им там было легче закрепиться. В частности, оказалось, что краб-стригун *Chionoecetes opilio* способен пройти пешком из Чукотского моря в Баренцево: в 1993 г. он был пойман на полпути (в море Лаптевых) на расстоянии в тысячи км от границы ближайшей части его современного ареала. Совершенно очевидно, что этот путь взрослая особь краба прошла пешком, причём по евразийскому пути. Каких-либо палеонтологических следов таких миграций, естественно, остаться не могло.

Таксоны, возникшие в северо-тихоокеанском центре проникли даже в Антарктику, преимущественно опускаясь в низких широтах на глубины материкового склона. Среди рыб к таким таксонам относятся семейства Zoarcidae и Liparididae, антарктическая фауна которых насчитывает 90 видов (> 40% антарктической ихтиофауны) (Briggs, 2006).

На материковом склоне наиболее ярко выражен Западнопацифический центр разнообразия и расселения (Дьяконов, 1950; Миронов, 1980, 1993; Whatley, 1987), расположенный там же, где Индо-Вест-Пацифический, но на больших глубинах. Батимальная фауна этого района расселялась и расселяется по всему Мировому океану, но, особенно, в низких широтах.

На океаническом ложе (не на шельфе!) наибольший поток энергии (в виде детрита) условия для формирования повышенного таксономического разнообразия имеются там, где на дно поступает большой поток, т. е. где экосистемы фотического слоя имеют повышенную продукцию и плохо сбалансированы — в районах полярных фронтов и апвеллингов. Но, если в районах полярных фронтов происходит опускание поверхностных вод, из-за чего придонные слои воды содержат достаточно много кислорода, то в районах апвеллингов происходит подъём воды, и кислород, содержащийся в воде, дошедшей до района апвеллинга, которого и так часто меньше 50% от насыщения, расходуется на окисление поступающей сверху органики, поэтому условия существования бентоса там не столь благоприятны. К тому же полярные фронты представляют собой гораздо более крупномасштабные структуры. Наиболее выраженным центром разнообразия и расселения абиссальной фауны является район Антарктической конвергенции (Беляев, 1977; Гебрук, 1990; Кусакин, 1973; Миронов, 1980, 1982, 1985, 1993). Абиссальные таксоны антарктического происхождения составляют основу абиссальной фауны всего Мирового океана. Сама же абиссальная фауна Антарктики возникла преимущественно за счёт таксонов низкоширотного происхождения.

Резюме

Биогеография бентали сходна с биогеографией суши в том, что и там, и там субстрат неподвижен, а условия сравнительно предсказуемы и однородны на соседних участках. В результате основу СС создают неподвижные (малоподвижные) организмы, потребляющие энергию, поступающие на данный участок: автотрофы там, где есть солнечный свет или поступление веществ, которые возможно использовать в хемосинтезе; если этого нет (большая часть больших глубин Мирового океана) автотрофов заменяют детритофаги. ЦС, захватив какой-либо участок, способны удерживать его. Это обеспечивает резкость и стабильность положения биогеографических границ. Кратковременные изменения абиотических условий не влияют на ареалы ЦС благодаря наличию видов, продолжительность жизни которых превышает продолжительность этих изменений. При изменении абиотических условий в биогеографическом регионе бентали или суши, сам регион и его биота остаются на месте.

В то же время биогеография бентали имеет и ряд существенных отличий от биогеографии суши.

— Структуру наземных СС создают растения, в бентали роль фотосинтетиков (растений или симбиотрофных животных) существенна только в верхней сублиторали, в прочих вертикальных зонах фотосинтетики не имеют никакого значения. Конечно, и СС нижней сублиторали и расположенные глубже существуют за счет органического вещества, созданного фотосинтетиками, однако, какими именно, для бентоса не важно.

— Распространение наземных СС и таксонов является количеством поступающей солнечной энергии и эффективностью и внутригодовую динамику её преобразования в создаваемую автохтонную органику (продукция). Основным фактором, влияющим на продукцию является температура. Существенное значение имеет также режим увлажнения. В океане из этих факторов существенное значение имеет только температура и только в шельфовых СС. На больших глубинах определяющие факторы — поток энергии в виде аллохтонной органики и давление.

— На суше вертикальная зональность гомологична широтной: горные СС сходны или даже почти идентичны СС более высоких широт, их образуют виды, близкие или те же, что и СС более высоких широт. В море разные вертикальные зоны занимают принципиально разные СС, их образуют эндемичные таксоны, порой весьма высокого ранга, а не те же виды (или близкие к ним), что обитают на других глубинах в других районах; такие виды, хотя и имеются, но существенной роли в образовании СС обычно не играют.

Глава 6. Биогеография пелагиали

Планктон и нектон

Обитатели пелагиали образуют две естественные группы: **планктон** и **нектон**. Организмы планктона парят в толще воды и неспособны к существенным перемещениям по горизонтали, хотя многие способны к вертикальным миграциям, порой на километр и более. В зависимости от таксономической принадлежности планктон делят на вириопланктон (вирусы), бактериопланктон, фитопланктон (водоросли), зоопланктон (простейшие, беспозвоночные, за исключением некоторых головоногих) и многие костистые рыбы (ихтиопланктон). Хрящевых рыб в составе планктона нет.

Главное различие планктона и нектона — не размер, а способность к длительным активным миграциям по горизонтали у нектона и отсутствие такой способности у планктона. Большая часть пелагических костистых рыб неспособна к длительным миграциям и их следует включать в состав планктона. Они входят в ту же размерную группу, что и эуфаузииды, креветки и мелкие кальмары, которую в отечественной литературе принято называть макропланктоном, в иностранной — *forage organisms* (кормовые организмы), поскольку они являются основной пищей промысловых видов нектона (тунцов, китов). Крупные планктонные рыбы движутся ундулирующими движениями плавников. Самые крупные виды планктона: луна-рыба (*Mola*) — свыше 3 м при весе 1500 кг, сельдяные короли *Regalecus* — до 6 м при весе более 250 кг, пелагическая гастропода *Carinaria cristata* достигает 50 см длины. Среди крупных головоногих также есть планктонные виды (у кальмаров *Thysanoteuthis* spp. длина мантии до 1 м), добычу они добывают, пассивно паря в толще воды растопырив щупальца (у некоторых щупальца снабжены светящимися органами, приманивающими добычу). Нейтральную плавучесть обеспечивают воздушные пузыри раковин или накопление хлористого аммония в вакуолях или целоме. Сходный образ жизни ведут и самые крупные головоногие — *Architeuthis*, достигающие 18 м длины (мантия — до 5 м), но они совершают нерестовые миграции, поэтому их следует относить к нектону.

Хотя планктон — это обитатели пелагиали, только часть видов планктона в своём существовании не связана с дном. Такие виды называют **голопланктон**. Виды, часть жизненного цикла которых связана с дном, называют «**меропланктон**». Для мелководных (обитателей глубин шельфа) видов планктона и нектона, тесно связанных своей биологией с дном, используют термин **неритические виды**. Виды открытого океана называют **океанический планктон**. Роль бентоса в неритических сообществах часто весьма велика. Зоопланктон в значительной своей части, преимущественно на малых глубинах в периоды размножения бентоса, состоит из его личинок (местами более, чем наполовину). Предложен даже специальный термин — **ларватон**, введенный для обозначения планктона, образованного пелагическими личинками донных видов. Численность личинок одних баянусов может достигать 30000 экз./м³ (Ржепишевский, 1963). В пределе зоопланктон может состоять из личинок бентоса почти на 100%. Например, у Калифорнии в отдельных ячейках апвеллинга зоопланктон может на 90% биомассы состоять из пелагической стадии нектобентической декаподы-галатеиды *Pleuroncodes planiceps*, которая даёт до 85% потребления фитопланктона (Longhurst, 1998). Влияние бентоса на пелагиаль не ограничивается поставкой личинок. Большинство пелагических неритических видов в той или иной степени используют дно. Так, существует мнение (Зайка, Макарова, 1986), что число медуз *Aurelia aurita*, являющихся одним из наиболее существенных компонентов экосистемы пелагиали Чёрного моря, прямо зависит от количества зимующих полипов (ведущих прикрепленный образ жизни), способных приступить к стробилиации (отпочковыва-

нию медуз). Происходящие в настоящее время изменения в Чёрном море показывают тесную взаимосвязь бентических и неритических видов.

По размерам в планктоне выделяют: 0,02–0,2 мкм — фемтопланктон, 0,2–2 мкм — пикопланктон, 2–20 мкм — нанопланктон, 20–200 мкм — микропланктон, 0,2–2 мм — мезопланктон, 2–20 мм — макропланктон и >20 мм — мегапланктон. Микропланктон и более крупный планктон (20 мкм–20 мм) называют также **сетной планктон**, поскольку эти размерные фракции достаточно адекватно облавливают планктонные сети.

Основу фитопланктона создают диатомовые и зелёные водоросли, динофлагелляты и цианобактерии (их часто продолжают называть синезелёными водорослями). Лишь в некоторых районах, например, в Саргассовом море, большую часть продукции создают макрофиты, создающие биомассу до 4–5 г/м².

Основные группы зоопланктона — Calanoida и эуфаузииды, дающие в сумме в открытом океане более 2/3 биомассы зоопланктона (по органическому углероду), лишь в неритических районах их роль снижается до 1/2 биомассы зоопланктона. Биомасса копепод и эуфаузиид в низких широтах примерно равна, в умеренных и высоких широтах биомасса копепод на порядок больше биомассы эуфаузиид (Longhurst, 2007).

У голопланктонных видов можно выделить следующие части ареала: основа ареала, область размножения и стерильная область выселения.

Поскольку планктон не способен к существенному перемещению по горизонтали, при смешении водных масс всегда происходит смешение и планктона, в них парящего. Поэтому в районах смешения водных масс население имеет смешанный характер.

Важнейшей особенностью пелагиали является полное отсутствие каких-либо неподвижных субстратов. Причём именно неподвижных, поскольку в пелагиали уже более сотни миллионов лет есть многочисленные плотные, но подвижные субстраты — стволы деревьев, а также организмы нектона, на которых формируется своя биота.

Особой разновидностью планктона является **нейстон**, или **плейстон**. Настоящие нейстонные виды (обитающие в приповерхностном слое воды или на её поверхности постоянно) есть только в тропических биомах, хотя виды, имеющие нейстонные стадии, есть и в других биомах.

Типы ареалов пелагических видов

У **океанических** видов основу ареала образуют основные крупномасштабные океанические круговороты. Ареалы многих океанических видов часто охватывают несколько круговоротов. Эти круговороты в значительной степени замкнуты, потери их населения за счёт обмена водой с другими водными массами невелики. Вертикальные миграции океанических видов, по-видимому, существенно не влияют на пространственную структуру популяций, поскольку они не выходят за пределы поверхностных и совпадающих с ними по направлению подповерхностных течений. При этом можно выделить две группы видов: приуроченные к центральным частям круговоротов и к их периферии. В центральных частях круговоротов господствуют олиготрофные условия, трофность возрастает к периферии. Больше ресурсов позволяют существовать большему числу видов.

Для большинства океанических видов фитопланктона характерны ареалы, совпадающие с климатической зоной и охватывающие все океаны в её пределах (Longhurst, 2007) (Рис. 6.1) или охватывает и аналогичный пояс(а) в другом. Типичные ареалы видов планктона показаны на Рис. 6.2.

Граница между неритическими и океаническими районами, по-видимому, совпадает с фронтом края шельфа. Эта граница в умеренных широтах наиболее отчётлива во время цветения фитопланктона. Зимой она менее резка и даже может вовсе отсутствовать. Это связано с тем, что большинство неритических видов фитопланкто-

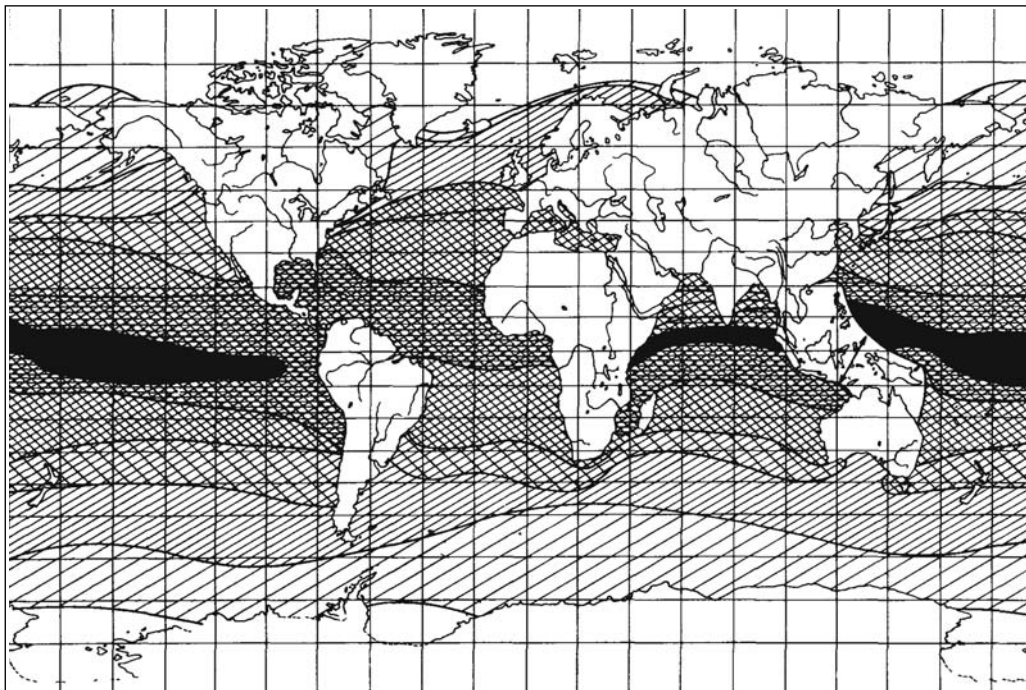


Рис. 6.1. Схема поясного распределения широтных ареалов непрерывного типа. Разные штриховки соответствуют подразделениям в Табл. 6.1. По Ванд-дер-Спуль (1988).

Табл. 6.1. Поясные ареалы. Примеры самых распространенных поясных ареалов и типичные представители. По: Ванд-дер-Спуль (1988).

ареал	широтный пояс	пример вида
Сплошные в обоих полушариях		
космополитические	75°N – 75°S	<i>Rhyzosolenia alata</i>
ограниченно космополитические	60°N – 60°S	<i>Stylocheiron maximum</i>
ограниченно космополитические с тропической субмергенцией	60°N – 60°S	<i>Sagitta planotonis</i>
тепловодные	50°N – 45°S	<i>Clausocalanus paupulus</i>
тропическо-субтропические	45°N – 35°S	<i>Euphausia tenera</i>
тропические	30°N – 20°S	<i>Euphausia pseudogibba</i>
экваториальные	10°N – 10°S	<i>Clio convexa</i>
Сплошные в одном полушарии		
полярные	50°N – 90°N	<i>Calanus glacialis</i>
субполярные	50°S – 65°S	<i>Euphausia triacanta</i>
переходные	40°S – 50°S	<i>Euphausia lucens</i>
(холодно)-умеренные	30°S – 45°S	<i>Limacina helicina rangi</i>
Биантитропические		
бисубполярные	выше 40°N и S	<i>Globorotalia pachyderma</i>
двупереходные	20 – 50°75°N и S	<i>Thysanoessa gregaroides</i>

на сохраняется в этот период в виде покоящихся на дне спор, уменьшается также число видов и обилие зоопланктона, отсутствует ларватон. В результате доминирующими становятся не имеющие покоящихся стадий океанические виды, для которых неритические районы — стерильная область выселения.

Неритические виды населяют водные массы шельфа. Многие неритические виды для прохождения полного жизненного цикла нуждаются в дне. У таких видов постоянство ареала обеспечивают донные стадии.

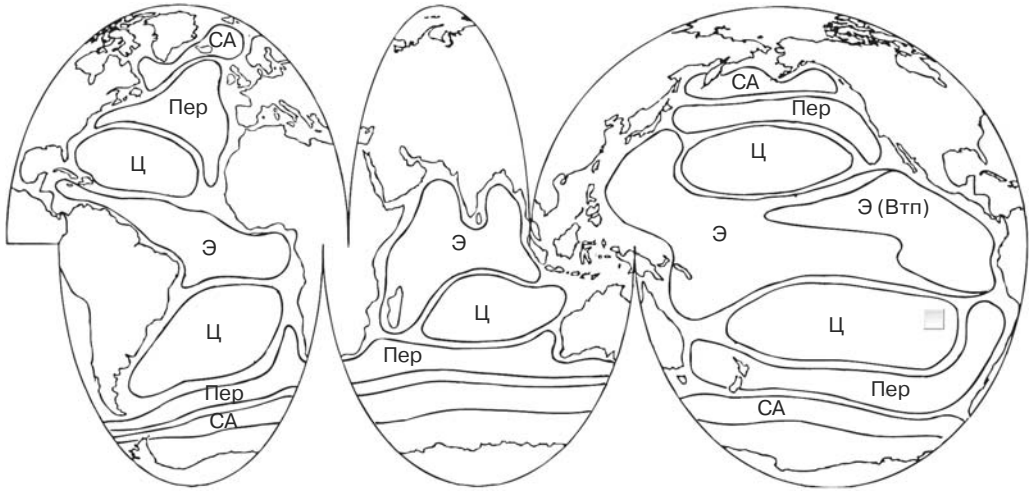


Рис. 6.2. Схема типичных ареалов видов планктона (за исключение полярных). По Longhurst (2001).

Отдельные виды способны встречаться за пределами этих ареалов, иногда в массе, но не способны к созданию независимых популяций. Ареалы: СА — суб(ант)арктический, Пер — переходный, Ц — центральный, Э — экваториальный, Э(Втп) — экваториальный восточнотропический пацифический.

Детальный анализ распределения зоопланктона показал, что среди неритических ЦС следует выделять ЦС прибрежных водных масс и вод открытого шельфа (Шунтов, 2001: 214). Это различие, как и в бентосе следует считать биогеографическим, что означает необходимость разделить неритические виды и ЦС на собственно

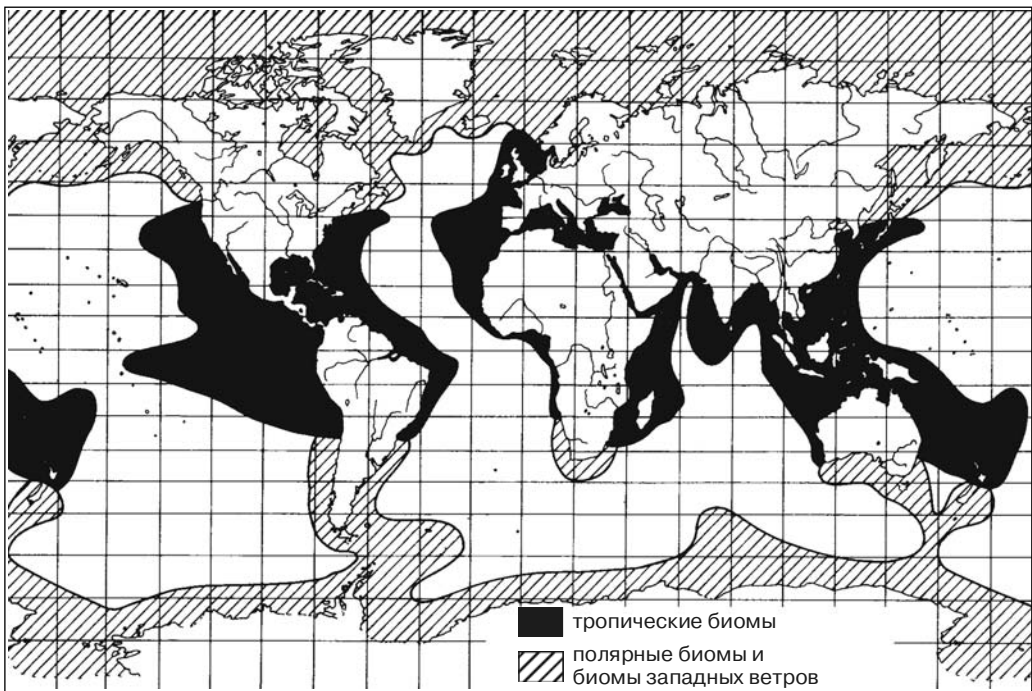


Рис. 6.3. Ареал дальне-неритических видов. По: Ванд-дер-Спуль (1988).

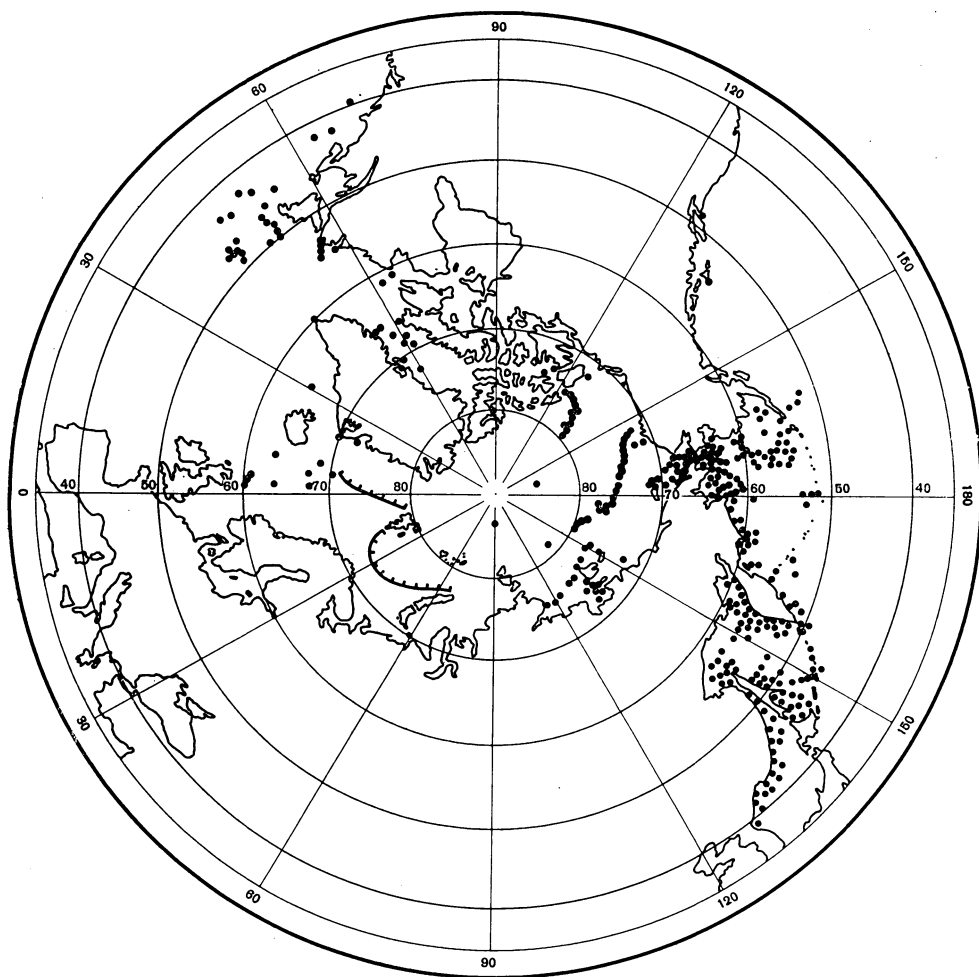


Рис. 6.4. Ареал ледово-неритического вида *Calanus glacialis*. По Беклемишеву (1969).

неритические и прибрежные. В прибрежных ЦС разделение пелагиали и бентали вряд ли целесообразно.

К.В. Беклемишев (1969) выделил ещё одну группу видов — **дальне-неритические виды** (Рис. 6.3). Дальне-неритические виды, в отличие от большинства неритических, в своих жизненных циклах не связаны с дном. Структура ареала дальне-неритических видов сходна с ареалами тех неритических видов, которые не связаны с дном, в обоих случаях есть много независимых популяций, поддерживающих довольно многочисленные зависимые популяции. Разница неритических и дальне-неритических в том, что ареалы последних простираются в океан гораздо дальше. С другой стороны, по мнению Ван-дер-Спуля (1988) часть видов, отнесённых Беклемишевым к дальне-неритическим, следует считать океаническими. Они образуют независимые популяции в нейтральных областях глобальных океанических круговоротов. Дополнительно независимые популяции могут существовать в районах со сложной системой течений (например, в Индо-Малайском архипелаге), где могут существовать постоянные круговороты. Возможно, дальне-неритические виды — пограничные .

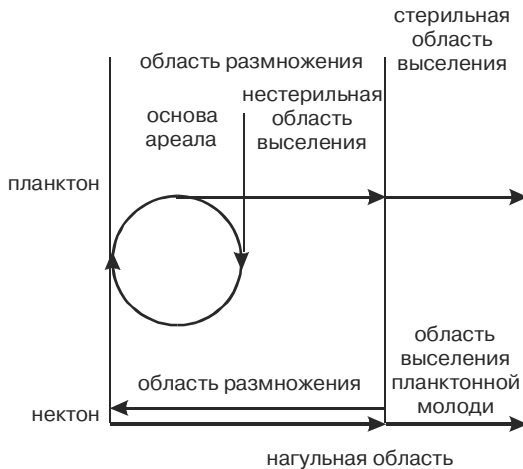


Рис. 6.5. Схема функционального разделения ареалов пелагических животных. По Парину (1968)

Стрелки — направление активных миграций или переноса особей течениями

Ареалы **ледовых** (их также называют **ледово-неритические**) видов, как и неритических и дальне-неритических включают неритические районы, однако их распространение связано не с дном, а со льдом. Такие виды есть как в Арктике (Рис. 6.4), так и в Антарктике, например род рыб антарктических широколобиков *Pagothenia*.

«Внешние условия в стациях неритических и дальне-неритических видов характеризуются, в частности, сравнительно высокой продуктивностью и малой сбалансированностью продукционного цикла» (Беклемишев, 1969: 32).

Поскольку ареалы меромиктических видов определяет биогеография бентали, они ниже не рассмотрены.

Организмы **нектона** способны к существенным перемещениям по горизонтали и вертикали и активно выбирают своё место в пространстве. Нектон образуют немногие виды: некоторые кальмары *Oegopsida*, хрящевые рыбы, немногие костные (большая часть костных принадлежит к планктону), пресмыкающиеся, млекопитающие (киты, ластоногие, каланы, сирены) и многие птицы. Большинство костных рыб и некоторые головоногие имеют планктонные стадии и на ранних стадиях развития временно входят в состав планктона. Рыбы, относящиеся к нектону, достигают крупного размера: хрящевые до 18 м, костистые (меч-рыба, марлин, тунцы) до 3–5 м и до полутонны весом. Они способны плавать со скоростью до 100 км/час. Самые мелкие нектонные виды (сайра *Cololabis saira*, летучие рыбы *Echocoetidae*, *Oxyporhamphus*) имеют длину всего 15–30 см. Представители нектона имеют обтекаемое тело, часто с удлинённым передним концом (типа меч-рыбы).

Многим видам нектона свойственны протяжённые миграции. В этом случае в их ареале часто можно выделить нагульную и нерестовую части ареала. Различия структуры ареалов планктона и нектона иллюстрирует Рис. 6.5. Нагульная и нерестовая части ареала могут совпадать или быть разнесены в пространстве, в предельных случаях нерестовая часть ареала расположена в пресной воде (у осетровых, лососёвых и некоторых других таксонов) или даже на суше (рептилии, ластоногие и птицы). Миграционные пути при этом могут быть за пределами областей как размножения, так и нагульной. У одних видов миграции происходят в меридиональном направлении, часто параллельно берегу; особенно выражены такие миграции у тропических видов, некоторые из которых способны далеко проникать в бореальные (нотальные) регионы в период максимального прогрева их вод. У других видов миграции происходят перпендикулярно берегу. Различают **анадромные виды**, размножающиеся у бе-

рега или даже в пресных водоёмах (лососёвые, осетровые и др.), а нагуливающиеся в морской и **катадромные виды**, наоборот, размножающиеся в открытых районах, а нагуливающиеся у берегов или даже в пресных водоёмах (наиболее известны лептоцефальные стадии многих видов угрей). Более подробно виды рыб, обитающие в пресной и морской воде рассмотрены в Главе 4. Что касается стерильной области выселения, то, хотя теоретически она и имеется у nektonных видов с планктонным развитием, существенного значения она не имеет и ею можно пренебречь.

Распространение неспособных к полёту птиц (пингвины, истреблённые бескрылые гагарки и бакланы), очевидно, не отличается от распространения прочего nekтона. Впрочем, и для способных к полёту морских птиц характерны многие черты, общие с nekтоном. Так, среди птиц можно выделить прибрежные, неритические и океанические виды. Прибрежные виды (нырковые утки, гагары, водорезы, большинство бакланов *Phalacrocoracidae*, некоторые чайки *Laridae*, крачки *Sternidae*, пингвины *Spheniscidae*) постоянно живут (и мигрируют) в узкой (4–5 миль) прибрежной полосе (прибрежной водной массе). Ареалы неритических видов (поморники *Stercorariidae*, ныряющие буревестники *Pelecanoididae*, большинство чистиковых *Alcidae*, морских чаек, крачек, пингвинов, олуш, фрегатов *Fregatidae*) охватывают весь шельф и сопредельные районы с большими глубинами (неритические и дальне-неритические виды). Океанические виды с прибрежными районами и берегом связаны только в период размножения. К ним принадлежат все альбатросы *Diomedidae* и качурки *Hydrobatidae* и большинство буревестников *Procellariidae* и фазтонов *Phaethontidae*, некоторые крачки. Прибрежные и неритические птицы — преимущественно ныряющие, тогда как океанические добывают пищу исключительно у поверхности.

Особенности сукцессионных систем пелагиали

При отсутствии градиента абиоты биогеографическая граница в бентали и на суше может существовать как результат взаимодействия разных ценологических систем (ЦС). Неподвижные организмы создают матрицу ЦС с которой взаимодействуют виды, способные передвигаться. На суше матрицу создают растения, в бентали — беспозвоночные и макрофиты. В пелагиали это невозможно, поскольку здесь отсутствие градиента между двумя точками означает, что между ними происходит свободный обмен водой вместе с содержащимися в ней организмами планктона. Это делает невозможным существование и формирование разных ЦС в районах, не разделённых зонами повышенных градиентов. Биогеографические выделы и границы между ними могут появляться только в результате гидрологического обособления вод и водных масс. Зоны резких изменений гидрологических условий соответствуют не только зонам с резкими изменениями абиотических факторов, но и зонам с наименьшим обменом водой, а значит и содержащейся в ней биотой, между районами, которые эта зона разделяет. Поэтому в пелагиали зоны биогеографические границы могут быть только в районах с повышенными градиентами. Конечно, водные массы и круговороты — не замкнутые структуры, непрерывно происходит обмен водой между ними, но интенсивность этого обмена существенно ниже, чем между районами, не разделёнными градиентами. Обмен воды приводит к перемещению поперёк биогеографической границы вместе и населения разных биогеографических регионов. Но некоторые водные массы и круговороты замкнуты настолько, что обмен их с окружением не препятствует формированию специфических ЦС.

На неподвижных субстратах (на суше и на морском дне), ЦС, захватив какой-либо участок, способны удерживать его. Кратковременные изменения абиотических условий не влияют на ареалы ЦС благодаря наличию видов, продолжительность жизни которых превышает продолжительность этих изменений. Если при изменении абиотических условий в биогеографическом регионе бентали или суши, сам регион и его биота остаются на месте, то изменение абиотических условий в биогеографичес-

ком регионе пелагиали означает изменение системы течений, т. е. изменение положения самого региона. Оледенения вызывали перемещения ЦС бентоса и суши, менялась площадь, которую они занимали, но полностью их биотопы обычно всё же не исчезали, тогда, как последствия перестройки системы течений для пелагиали были гораздо более существенными: многие водные массы исчезали без следа и возникли новые. Современная система течений, особенно умеренных и высоких широт Северного полушария, имеет возраст не более нескольких тысяч лет.

Высокая динамичность границ ареалов биотопов пелагических экосистем делает невозможной даже теоретически существование столь же резких биогеографических границ, как на суше или в бентали. Невозможно и столь же точное проведение биогеографических границ в пелагиали, как это можно сделать в биогеографии бентали, наземной и пресноводной. Подвижность и непрерывность биотопа пелагических биомов приводит и к гораздо меньшей дробности биогеографических подразделений пелагиали, нежели бентали. Это, учитывая весьма высокие расселительные способности многих пелагических видов, приводит к быстрому изменению биогеографической картины вслед за изменением системы течений. Поэтому современная биогеографическая структура пелагиали имеет сравнительно малый возраст. Если в биогеографии пресных вод существенна мезозойская история таксонов, суши — палеогеновая, бентали — неогеновая, то современная биогеографическая картина пелагиали, как указывает К.Н. Несис (1985) имеет плио—плейстоценовый возраст.

Таким образом, в пелагиали, в отличие от суши и бентали, резкость биогеографических границ определяет в первую очередь гидрология, а не взаимодействие ЦС. Размытые гидрологические границы ведут к возникновению обширных участков с промежуточными условиями и смешанным населением — явлению специфичному для пелагиали.

Вся система течений океана гораздо более лабильна, нежели морфология морского дна и условия на нём. Всё это работает против формирования сложных многовидовых комплексов — ЦС, поэтому современные пелагические ЦС, особенно высоких и умеренных широт, в значительной степени имеют признаки группировок. Следствием непрерывно происходящего обмена водных масс и их населения и слабей «эволюционной продвинутой» пелагических ЦС являются большие сложности в таксономии планктона: высокая изменчивость отдельных видов на фоне слабой их морфологической обособленности. Например, таксономией одного из наиболее хорошо известных и массовых рода копепоид *Calanus*, к которому принадлежат наиболее массовые на Земле виды членистоногих, занимались десятки, если не сотни специалистов на протяжении двух с половиной столетий. Однако, несмотря на это, таксономия *Calanus*, насчитывающего всего 18 видов (WoRMS, 2014), до сих пор окончательно не разработана. Проводимые в последнее время работы по изучению ДНК различных популяций показывают, что, возможно, необходимо дальнейшее дробление видов, которые и без того могут быть сегодня определены только высоко квалифицированными специалистами. Ситуация в других родах гораздо хуже. Таксономические проблемы создают дополнительные трудности в выделении биогеографических регионов на основе ареалов отдельных видов.

Поэтому наиболее простой метод выделения биогеографических районов — метод выделения конкретных биот (см. Главу 2) — даёт не столь удовлетворительные результаты, как на суше и в бентали. Дополнительная трудность, с которой сталкиваются биогеографы: любой участок поверхности моря выглядит очень похожим на все остальные. Вместе с тем, поскольку биогеографические регионы определяет гидрология, существует довольно обоснованная тенденция использовать непосредственно гидрологические данные для биогеографического районирования. Однако их непосредственное использование гидрологических данных затрудняет существенное их изменение во времени (например, осцилляции Эль Ниньо), поэтому биогеографические границы, проведённые на основе многолетних данных, значительно менее резки, чем в каждый конкретный момент, т. е. реально существующие.

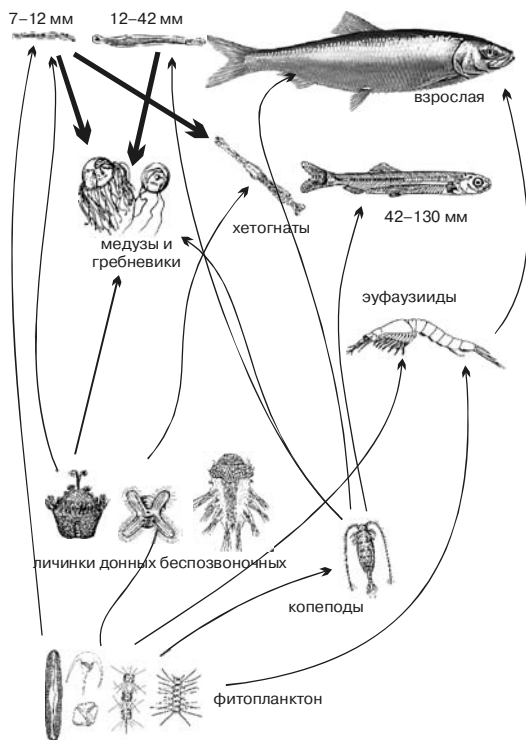


Рис. 6.6. Классическая схема пищевых цепей пелагиали (в качестве нектона показана сельдь на разных стадиях развития).

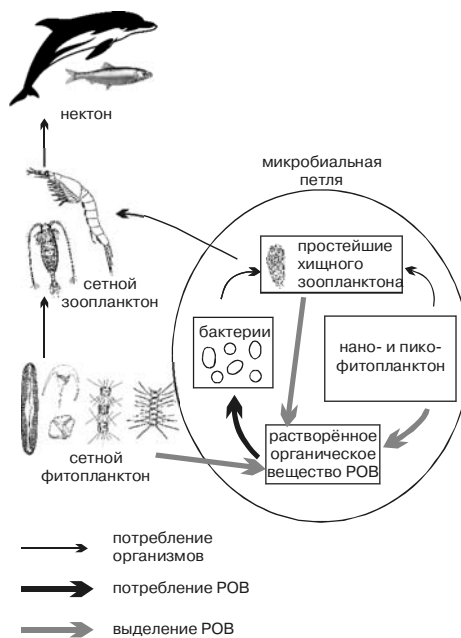


Рис. 6.7. Схема пищевых цепей пелагиали, учитывающая микробную петлю.

Малая продолжительность жизненных циклов фитопланктона и отсутствие почвы или её аналогов, позволяет пренебречь сукцессиями, идущими более одного года (в отличие от биогеографии суши и бентоса) и проводить непосредственный анализ функционирования пелагических экосистем. Такой анализ позволяет выделить разные типы экосистем поверхностных вод (ЦС), ареалами которых и являются биогеографические регионы.

В функционировании пелагических ЦС существенную роль играет **микробная петля** (microbial loop) — утилизация растворённого органического вещества бактериопланктоном, который делает его доступным для более высоких трофических уровней (Рис. 6.6 и 6.7).

Количество световой энергии, необходимой для фотосинтеза падает с глубиной. На некоторой глубине энергия, получаемая с помощью фотосинтеза, становится равной энергии, которую тратит организм на дыхание. Такую глубину называют **компенсационная глубина**. Фитопланктон, в отличие от зоопланктона не способен к вертикальным миграциям, поэтому ему необходимо находиться выше компенсационной точки. Для уменьшения скорости погружения фотосинтетички пелагиали имеют разнообразные структуры, обычно это выросты клеток. Всё же, несмотря на наличие таких структур, они погружаются и, если гидрологическая структура не препятствует их погружению ниже компенсационной глубины, величина первичной продукции в данном месте убыль клеток может стать равной или даже превысить их образование в результате размножения, а величина первичной продукции стать малой или даже отрицательной. Во многих районах величина первичной продукции значительно и закономерно варьирует в течение года. Периоды повышенной продуктивности называют вспышками или **цветением фитопланктона**. За редким исключе-

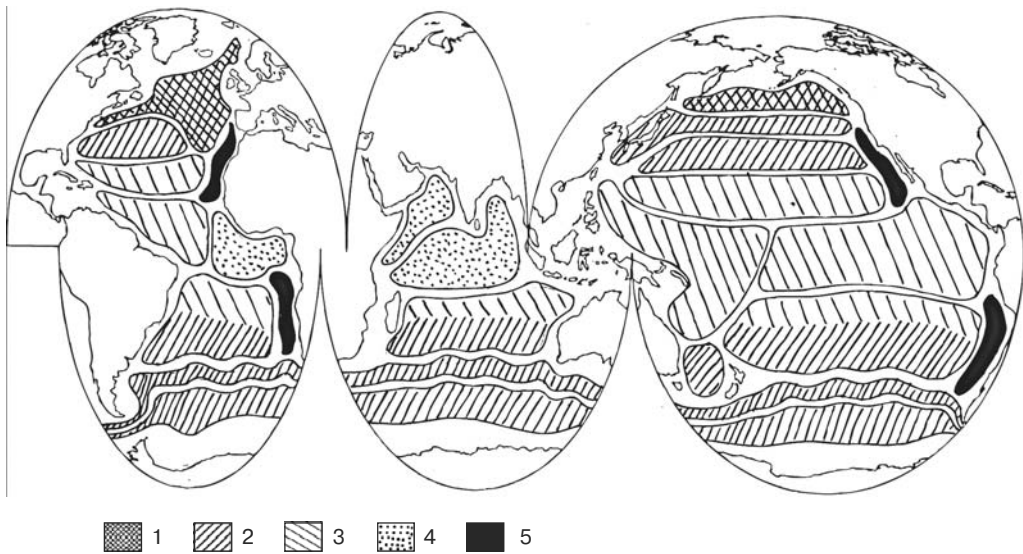


Рис. 6.8. Распространение разных типов сезонного цикла продукции фитопланктона. По Longhurst (2001).

1 — биомы западных ветров, весеннее цветение, лимитированное биогенами, 2 — биомы западных ветров, зимне-весеннее цветение, лимитированное биогенами, 3 — биомы пассатов, сезонная изменчивость продукции невелика, 4 — биомы пассатов, большая изменчивость продуктивности из-за муссонов, 5 — неритические биомы апвеллингов.

нием неперменным условием возникновения вспышек как в море, так и в пресных водах является возникновение пикноклина, расположенного на глубинах меньших глубины компенсационной точки. Природа пикноклина в разных районах различна. Пикноклином может быть или термоклин и/или галоклин. Влияние солёности на плотность гораздо выше, чем температуры (см. Главу 5), поэтому, если пикноклин — это одновременно и галоклин и термоклин, влиянием температуры на плотность можно пренебречь. При галоклине солёность на поверхности ниже, чем под галоклином, при термоклине температура воды у поверхности обычно выше, чем под термоклином. Поскольку зависимость плотности от температуры не монотонная, в воде с солёностью меньше 24,695‰ при температуре близкой к точке замерзания её плотность меньше, чем при более высокой. В наиболее распространённом случае — в пресной воде — вода имеет максимальную плотность при 4°C, и меньше при более низкой (Рис. 5.18). В таких случаях температуру воды над термоклином может быть ниже, чем под ним, способствуя возникновению цветения. Такое наблюдается, например, в Байкале (см. Главу 4), где весеннее цветение происходит подо льдом. В некоторых районах вспышки продукции могут происходить даже при отсутствии стабилизации поверхностного слоя. В этих случаях их обеспечивает пикопланктон, обладающей скоростью размножения достаточно высокой, чтобы компенсировать погружающиеся клетки.

Фотосинтезирующие организмы нуждаются в биогенах. Основные биогены в океане — азот и фосфор (входящий на суше в состав биогенов калий в море есть в избытке), в отдельных случаях и необходимы и другие элементы, например для фиксации азота атмосферы необходимо железо. Чем меньше размер клеток фитопланктона, тем меньшие максимальные биомассы они создают в природе*, и тем меньшая концентрация минерального азота лимитирует их рост. Поэтому рост биомассы фитопланктона во время сезонных вспышек, или **цветения** (bloom), там где их наблюда-

* Не в лаборатории!

ют, обеспечивают водоросли с крупными клетками (диатомовые и динофлагеллаты), а в бедных биогенами водах основную продукцию создают виды с мелкими клетками, независимо от того, постоянен дефицит или имеет сезонный характер.

Динамика продуктивности различна в разных районах: она может быть примерно постоянной или значительно варьировать по разным причинам. В соответствии с динамикой продуктивности в течение года и с учетом причин, вызывающих её можно выделить шесть основных типов динамики первичной продукции (Longhurst, 2007).

1. Единственный период цветения во время увеличения освещённости весной. Характерна для полярных биомов.

2. Весеннее сильно выраженное цветение, возникающее обычно после установления сезонного пикноклина (классическая динамика Сведрупа). Цветение заканчивается после исчерпания биогенов и подъёма фитофагов с глубины. Осенью, после опускания фитофагов на глубину, может происходить второй, гораздо более слабый пик после исчезновения пикноклина и поступления биогенов на глубины меньшие компенсационной. Характерна для биомов западных ветров.

3. Зимне-весеннее слабо выраженное цветение. Кроме незначительной амплитуды и низкого уровня первичной продукции отличается от предыдущего варианта более длительным периодом цветения и тем, что оно заканчивается в основном из-за исчерпания биогенов, роль фитофагов при этом незначительна.

4. Постоянно низкий уровень первичной продукции и хорошая сбалансированность продукции и потребления. Компенсационная глубина расположена ниже пикноклина, поэтому максимум концентрации хлорофилла лежит в пределах пикноклина. Характерна для биома пассатов.

5. Зависящая от муссонов динамика. Этот тип характерен для тропических районов с низкой первичной продукцией где направление пассатов меняется два раза в год (муссоны). В начале каждого периода муссонов происходит заглубление пикноклина ниже компенсационной глубины. Это приводит к появлению четырёх сезонов в динамике первичной продукции.

6. Динамику первичной продукции определяет интенсивность апвеллингов. Как и в биомах западных ветров фитофаги совершают вертикальные онтогенетические миграции. Поднимающаяся в апвеллингах вода, таким образом, приносит не только биогены, но и фитофагов.

Акватории, для которых характерны эти шесть типов динамики первичной продукции показаны на Рис. 6.7.

Разные схемы районирования

Человечество получает из океана существенную часть продуктов питания, особенно велика роль океана как источника белка. Поэтому необходимо упомянуть о схемах, призванных отражать эту роль океана. Схема районирования FAO приведена на Рис. 6.9. Эта схема принята для сбора статистических данных по вылову различных промысловых объектов, включая и культивируемых, она учитывает как биологические так и прочие данные, границы районов проведены учётом облегчения сбора статистической информации. Более биологической является схема промыслово-географических комплексов Рис. 6.10.

К.В. Беклемишев (1969) в своей монографии «Экология и биогеография пелагиали», создавая свою карту районирования пелагиали Мирового океана, основанную на распространении зоопланктона (Рис. 6.12), писал: «для биогеографического деления послужили не ареалы непосредственно, а обобщённые карты основных типов ареалов... все ареалы каждой группы были нанесены на одну карту» (Беклемишев, 1969: 111). Т. е. фактически он использовал метод выделения конкретных биот. Особенности применения метода в данной работе связаны с высокой динамичностью системы течений, в результате которой через границы происходит проникнове-

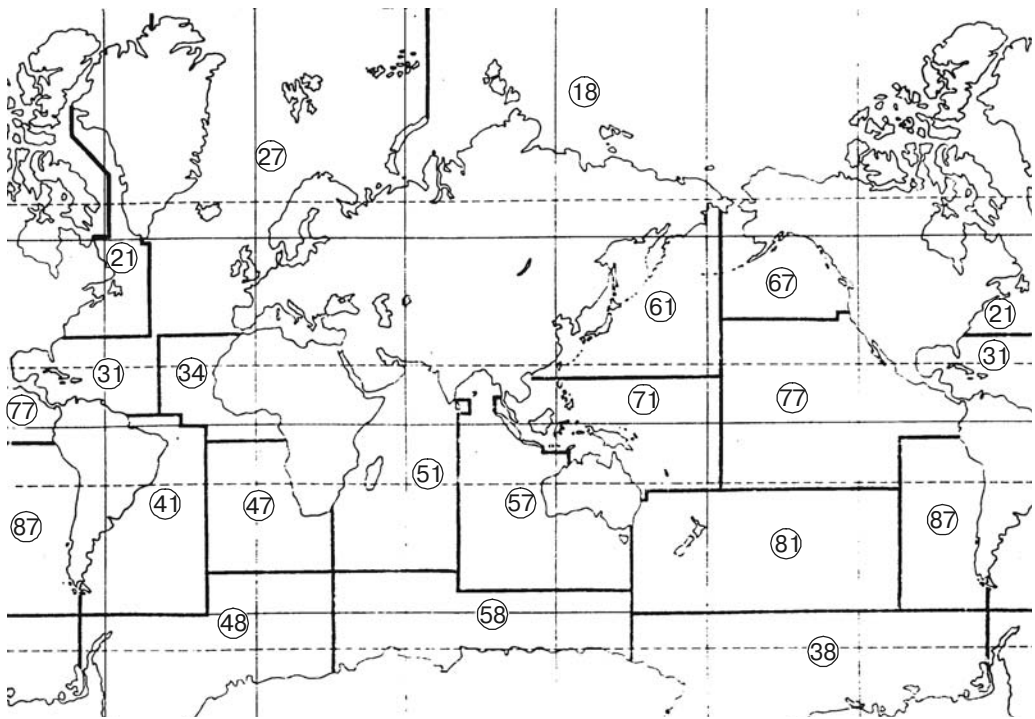


Рис. 6.9. Схема FAO.

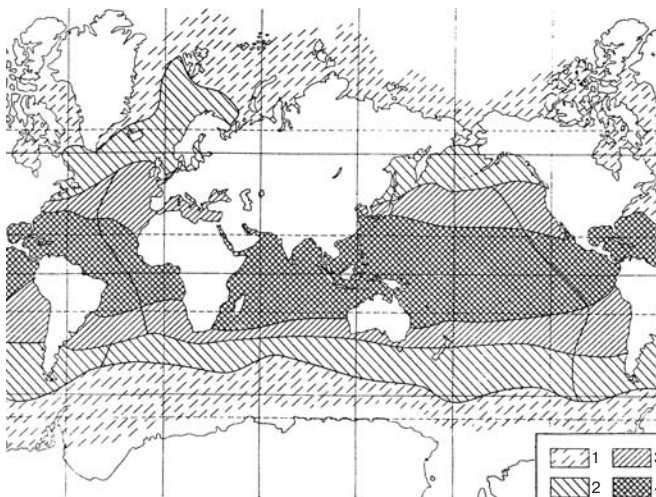


Рис. 6.10. Промыслово-географические комплексы (по: ###).

ние не только населения соседних регионов, но и самого биотопа. Из-за больших размеров Мирового океана число проб, собранных в единицу времени на единицу площади невелико, поэтому приходится обрабатывать данные, собранные за длительный период времени. Происходившие за этот период перемещения биогеографических границ в пространстве приводят к тому, что на карте отражаются положения границ в разные периоды времени. Фактически это приводит к «размыванию» и без того объективно не очень резкой границы. Поэтому К.В. Беклемишев проводил не одну общую границу, а три: «а) за пределами которой нет ни одного нахождения видов, обладающих ареалом данного типа («0%»); б) по обе стороны от которой про-

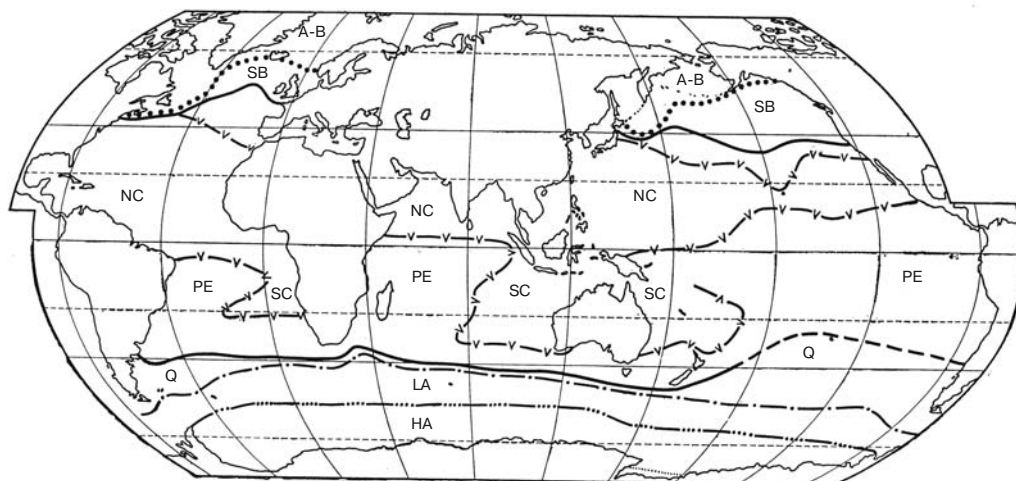


Рис. 6.11. Схема биогеографического районирования по распространению фитопланктона (Беклемишев, Парин, Сёмина, 1977).

A-B — ледово-неритическая зона Аркто-Бореальной области; SB — океаническая зона Аркто-Бореальной области; HA — высокоантарктическая зона Антарктической области; LA — низкоантарктическая зона Антарктической области, включающая Субантарктику; NC — северные центральные провинции Тропической области; SC — южные центральные провинции Тропической области; PE — экваториальные провинции Тропической области; Q — флористически обеднённые районы неясного ранга на южной периферии тропиков. Тропическая область расположена между сплошными толстыми линиями. В северном полушарии флористически обеднённая периферия тропиков не включается в северные центральные провинции.

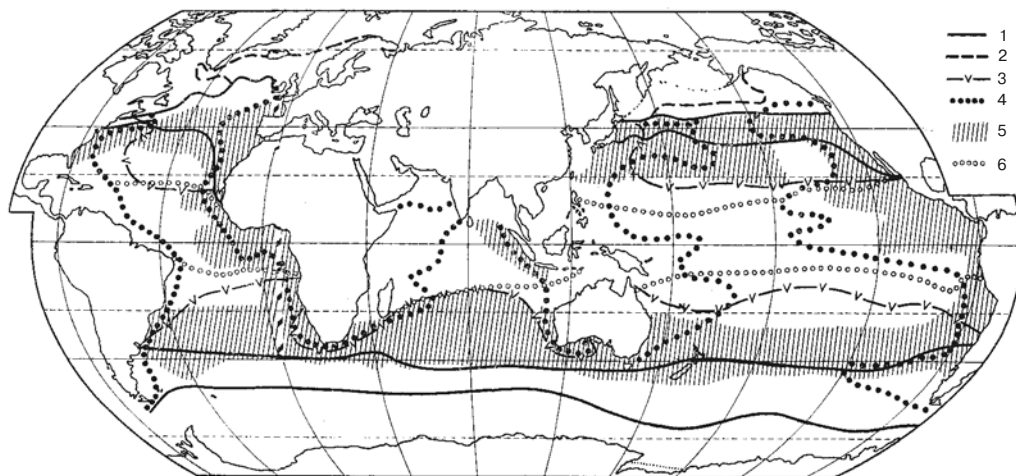


Рис. 6.12. Схема биогеографического районирования по распространению зоопланктона (Беклемишев, 1977).

1 — границы переходных зон; 2 — пределы выселения тропических видов в Бореальной области; 3 — границы распространения экваториальных видов; 4 — границы распространения дальне-неритических видов; 5 — границы распространения периферических видов; 6 — границы между экваториальными и центральными провинциями Тропической области.

ходит равное число границ ареалов («50%»); в) в пределах которой встречаются все виды с данным типом ареала («100%», или «ядро» данной группы видов)» (Беклемишев, 1969: 111). Использование осреднённых данных приводит к тому, что ареалы отдельных видов, установленные по всем находкам видов могут существенно отличаться от границ биогеографических регионов. Тот же метод был использован и при рай-

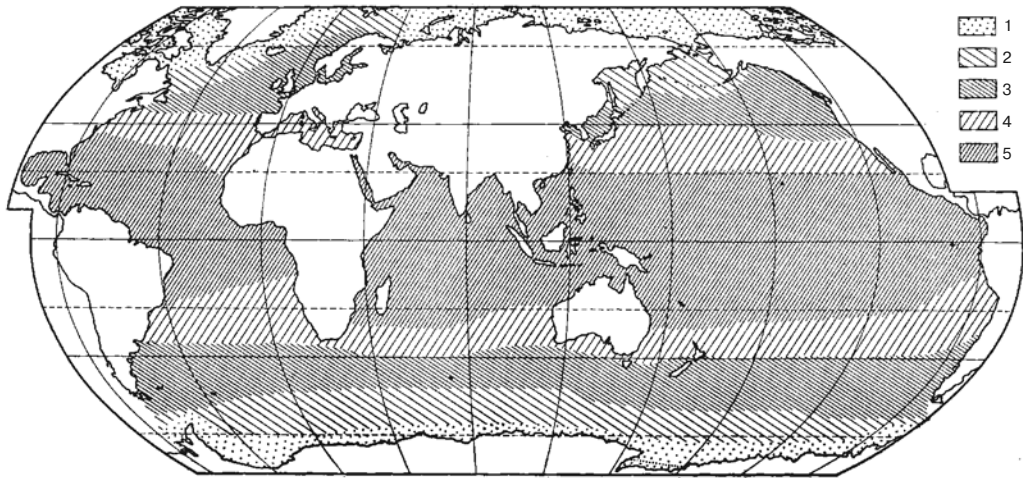


Рис. 6.13. Схема биогеографического районирования по распространению нектонных рыб (Парин, 1968, 1977).

Гомологичные районы обозначены одинаково. 1 — арктический и высокоантарктический; 2 — северобореальные и южноантарктический; 3 — южнобореальные и нотальный; 4 — северный и южный субтропические; 5 — тропический.

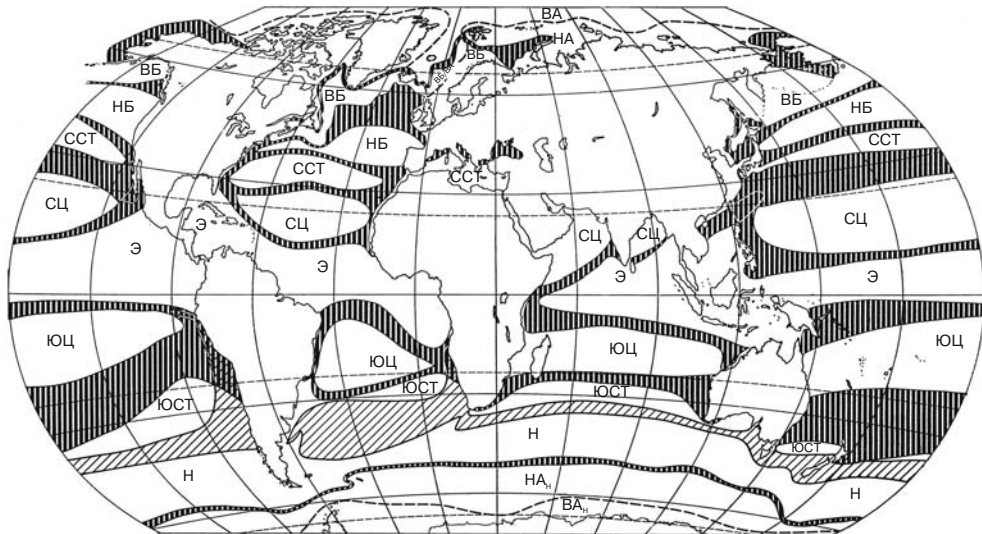


Рис. 6.14. Схема биогеографического районирования по распространению пелагических головоногих моллюсков (Несис, 1968, 1982).

ВА — высокоарктическая, НА — низкоарктическая подзоны арктической зоны; ВБ — высокобореальная, НБ — низкобореальная подзоны бореальной зоны; ССТ — северная субтропическая зона; СЦ — североцентральная, Э — экваториальная, ЮЦ — южноцентральная подзоны тропической зоны; ЮСТ — южная субтропическая зона; Н — нотальная зона; НАн — низкоантарктическая, ВАн — высокоантарктическая подзона антарктической зоны. Переходные полосы густозаштрихованы; пунктир — границы подзон арктической и антарктической зон; переходная полоса между южной субтропической и нотальной зонами показана редкой штриховкой.

онировании пелагиали по фитопланктону (Рис. 6.11), нектонным рыбам (Рис. 6.13) и головоногим моллюскам (Рис. 6.14). Авторы схем, основанных на распространении нектона использовали метод типизации ареалов, причём нерестовой части ареала в большинстве случаев придавали больший вес, нежели нагульной. Исключения свя-

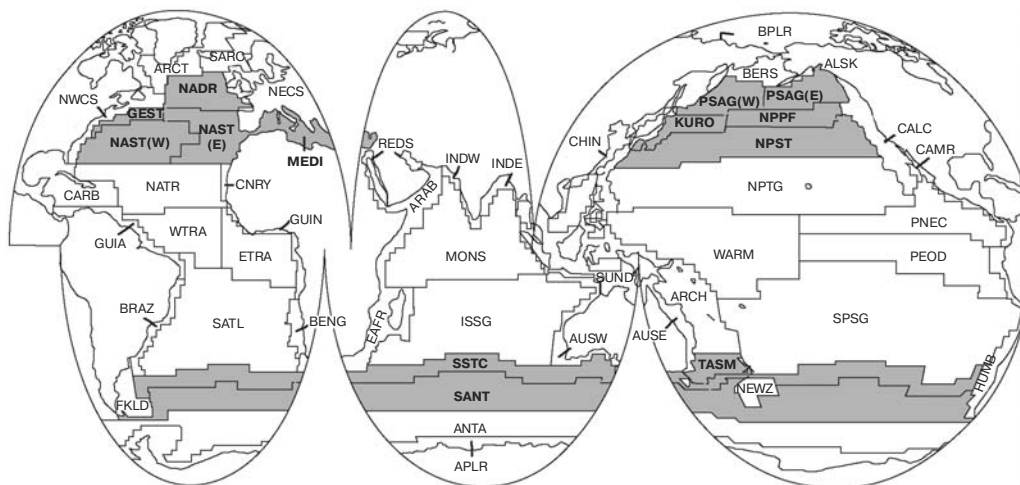


Рис. 6.15. Схема биогеографического районирования пелагиали По Longhurst (2007).

Полярный биом. Провинции: ANTA — Антарктическая; APLR — Южная полярная; ARCT — Атлантическая бореальная; BERS — Северопацифическая эпиконтинентальная; BPLR — Арктическая полярная; SARC — Атлантическая субарктическая;

Биом западных ветров. Провинции: GFST — Гольфстрима; KURO — течения Куроисио; MEDI — Средиземного и Чёрного морей; NADR — Северо-Атлантического дрефта; NAST (E) — Северо-Атлантического субтропического течения (Восточная); NAST (W) — Северо-Атлантического субтропического течения (Западная); NPST — Северотихоокеанская полярного фронта; NPST — Северотихоокеанская субтропическая; PSAG(E) PSAG(W) — Тихоокеанского субарктического течения (Восточная и Западная); SANT — Южного субантарктического круговорота; SSTC — Южной субтропической конвергенции; TASM — Тасманского моря.

Биом пассатов (торговых ветров). Провинции: ARCH — Глубоководных бассейнов архипелагов; CARB — Карибская; ETRA — Восточная тропическая атлантическая; ISSG — Индийского субтропического течения; MONS — Индийского муссона; NATR — Северо-Атлантического тропического течения; NPTG — Северотихоокеанского экваториального течения; PEOD — Тихоокеанской экваториальной дивергенции; PNEC — Северотихоокеанского экваториального противотечения; SATL — Южного тропического атлантического течения; SPSG — Южнотихоокеанская субтропического течения; WARM — Западнотихоокеанского тёплого бассейна; WTRA — Западная тропическая атлантическая.

Неритические биомы. Провинции: ALSK — Аляскинского даунвеллинга; ARAB — Апвеллинга северозапада Арабского моря; AUSE — Восточноавстралийская неритическая; AUSW — Австрало-Индонезийская неритическая; BENG — Бенгельского течения неритическая; BRAZ — Бразильского течения неритическая; CALC — Калифорнийского течения; CAMR — Центральноамериканская неритическая; CHIL — течения Гумбольта; CHIN — Китайского моря; CNRY — Канарского течения неритическая; EAFR — Восточноафриканская неритическая; FKLD — Югозападных атлантических шельфов; GUIA — Гвианская неритическая; GUIN — Гвинейского течения неритическая; INDE — Восточноиндийская неритическая; INDW — Западноиндийская неритическая; NECS — Северовосточных атлантических шельфов; NEWZ — Новозеландская неритическая; NWCS — Северозападных атлантических шельфов; REDS — Красного моря и Арабского залива; SUND — Зундо-Арафурского шельфа;

Примечание. На приведённой в монографии Longhurst (2007) карте биогеографического районирования показано больше биомов, чем описано в тексте, причем в некоторых случаях из текста ясно, что карта неверна. Воиспроизведенная тут карта исправлена в соответствии с текстом монографии.

заны с особенностями биологии: так, например, у морских лососёвых естественно, учитывают только нагульную часть ареала, поскольку нерестовая находится в пресных водах.

Схема по nektonным рыбам (Рис. 6.13) несколько отличается от схем по фито- и зоопланктону:

- отсутствуют какие-либо зоны со смешанным населением (аналогичные переходным), это связано со способностью организмов nekтона активно изменять своё по-

«Еще 25 лет назад Гентшелю не хватало биогеографических данных для более дробного деления пелагиали в тропиках, и он прибегал к экологическим признакам» (Беклемишев, 1969: 102).

ложение в пространстве, при этом виды nekтона, входящие в разные ЦС расходятся в пространстве, естественно, более чётко.

- нет экваториальных и центральных видов nekтона, по-видимому, это связано с недостатком ресурсов в этих районах.

- нет периферических видов, но зато имеется группа субтропических видов, правда незначительная по числу видов.

А. Longhurst (1998, 2007) акцентировал внимание на том, что, поскольку положение границ биогеографических регионов в пелагиали весьма изменчиво во времени, из практических соображений следует искать способы получения мгновенных «портретов». В последние десятилетия были созданы новые методы изучения верхних слоёв воды. Наиболее подходящим является изучение данных, полученных со спутников: течений, динамики температуры и концентрации хлорофилла. Такие данные начали собирать с конца 1970-х гг. Это дало исследователям огромное количество новой информации, которая позволяет понять многое в том, как функционируют экосистемы пелагиали и, особенно, их динамику во времени и пространстве. На основе анализа этих, а также традиционных данных А. Longhurst (1998) выделил 54 биомов, которые он сгруппировал в два основных типа биомов: океанические и неритические. Океанические, в зависимости от природы пикноклина стабилизирующего фотосинтезирующий слой и динамики вертикальной структуры поверхностной водной массы он разделил на биомы торговых ветров (пассатов), западных ветров и полярные. Биом в понимании А. Longhurst вполне соответствует изначальному смыслу этого термина и используемому в данной книге термину ЦС.

Сравнение схем районирования А. Longhurst (1998, 2007) (Рис. 6.15) со схемами районирования на Рис. 6.11 – 6.14) показывает их значительное сходство. Различия при детальном анализе оказываются скорее методическими. Границами биомов, выделенных Longhurst, являются полярные фронты и субтропические конвергенции (см. схемы в: Бурков, Булатов, Нейман, 1973; Бурков, 1980), что, впрочем и неудивительно. Практически те же границы имеют и зоны, выделенные К.Н. Несисом (1982, 1985), хотя они не вполне гомологичны зонам А. Longhurst. Так, южной границей северной субтропической зоны и северной границей южной субтропической зоны на схеме К.Н. Несиса является северный полярный фронт в Тихом океане и субтропическая конвергенция в Атлантике.

«Важное различие планктонной и nekтонной зоогеографии — отсутствие каких-либо зон распространения активноплавающих рыб, аналогичных переходным зонам, выделяемым по планктону и характеризующимся смешанным населением» (Парин, Расс, 1967: 138).

Переходная полоса между южной субтропической и нотальными зонами (имеющаяся в схемах Г.И. Семинной и К.В. Беклемишева) лежит между южной субтропической конвергенцией и южным полярным фронтом и полностью соответствует нотальной зоне Н.В. Парина. Но исследования планктона этого района Н.М. Ворониной (1969, 1984) показали, что в этой «переходной полосе» обитает большое число эндемичных видов, что

требует признания за ней статуса самостоятельного биогеографического выдела. Учитывая высокое сходство биогеографических схем, за основу принята экологически более проработанная схема А. Longhurst, откуда заимствованы многие данные по характеристике биомов (ссылки на его работы большей частью опущены, чтобы не загромождать текст). В целом все указанные схемы довольно хорошо соответствуют распределению температурных поясов и системы океанических течений, гораздо лучше, чем это наблюдается для бентоса.

Характеристики отдельных биогеографических регионов

В биогеографии пелагиали можно выделить четыре группы регионов (биомов):

«Экология и биогеография суть не более, чем удобные слова для обозначения перекрывающихся и плохо выраженных дисциплин...» (Glover, 1961: 202).

океанические, неритические, прибрежные и глубоководные. Функционирование океанических биомов не связано с дном, неритических — невозможно без дна. Биотоп океанических биомов — океанические круговороты, неритических — водные массы открытого шельфа, прибрежных — локальные прибрежные водные массы. Биотоп глубоководных биомов — глубинные воды, лежащие ниже главного термоклина.

В пелагиали часто выделяют несколько вертикальных зон: эпипелагиаль, мезопелагиаль, батипелагиаль, абиссопелагиаль. Эпипелагиаль включает эуфотическую зону и приповерхностный пикноклин (= сезонный в умеренных широтах). Мезопелагиаль подстилает эпипелагиаль. Часто мезопелагиаль делят на верхнюю и нижнюю. В верхней доминируют рыбы с зеркальными боками и частично прозрачные, частично красные декаподы. В нижней рыбы не имеют отражающих свет боков, а декаподы полностью красные. И то, и другое связано с падением освещённости с глубиной: внешний вид более глубоководных видов не учитывает возможность освещения организмов, поэтому они фактически имеют чёрную или близкую к чёрному окраску (красные лучи проникают на меньшую глубину, нежели остальные лучи видимого спектра). В эпипелагиали много видов, совершающих суточные вертикальные миграции: ночью поднимающихся вверх, а днём опускающихся вниз. Нередко мигрирующие организмы столь обильны и сконцентрированы, что образуют звукорассеивающие слои, образующие на экране эхолота как бы второе дно. Мигрирующие виды из верхней мезопелагиали по ночам пересекают поверхностный пикноклин, тогда как большинство мигрантов из нижней мезопелагиали (большой частью крупные виды макропланктона) остаются под поверхностным пикноклином. В отдельных случаях, например, рыбы *Ceratocopus warmingeri* вертикальные миграции достигают глубины 1600–1700 м (Angel, 1989). В то же время большинство более мелких видов макропланктона нижней мезопелагиали не мигрирует вовсе. В пределах эпи- и мезопелагиали солнечный свет играет значительную роль в поведении и распределении организмов. Биоты мезо- и эпипелагиали тесно связаны мигрирующими организмами. Разделение пелагиали на эпи- и мезопелагиаль не подтверждает и анализ ареалов видов. Поэтому ниже они рассмотрены как части одних эпипелагических ЦС.

Большинство авторов (Беклемишев, 1969; Беклемишев, Парин, Сёмина, 1977)

«Географическое распространение неритических пелагических рыб (анчоусы, сельди, сардины, скумбрии, ставридовые и др.) определяется теми же закономерностями, что и распространение придонных шельфовых рыб» (Парин, Расс, 1967: 132).

указывают, что биогеографическое районирование неритических районов сходно с районированием бентоса, и отлично от биогеографического районирования пелагиали, не проводя, однако, детального сопоставления. Его сделал К.Н. Несис (1982). Он показал, что наиболее крупные выделы в пелагиали и бентали идентичны, тогда как на уровне более мелких подразделений районирование по бентическим видам более детально, чем по пелагическим.

Общее число пелагических биомов невелико. К 54 биомам, выделенным Longhurst (2007) для эпипелагиали (в узком смысле), надо добавить некоторое (пока неизвестное) число глубоководных биомов. Водные массы, располагающиеся между прибрежным фронтом и берегом Longhurst (2007) специально не рассматривал. Вероятно из-за существенной роли в них донных организмов и их личинок их и не следует рассматривать отдельно от бентических (верхнесублиторальных). Общее число пела-

гических неритических и океанических биомов (без прибрежных) Мирового океана гораздо меньше 100.

Океанические биомы

Океанические биомы Longhurst (1998, 2007) сгруппировал в полярные (polar), западных ветров (westerlies) и тропические (trades, или trade winds, т.е. пассатов), которые можно считать широтной зональностью открытой пелагиали. Ниже даны характеристики этих групп биомов.

Тропические биомы (биомы пассатов)

Положение. Тропические биомы занимают 22% поверхности Мирового океана, их границы примерно совпадают с 30° параллелью в каждом океане.

Гидрология. Сезонные изменения поступления солнечной энергии недостаточны для зимнего охлаждения, поэтому для них характерна постоянная стратификация эпипелагиали на более тёплый поверхностный и более солёный и холодный подповерхностный слои. Поверхностный слой имеет температуру 28–29°C. Годовая разница между наибольшей и наименьшей температурой не превышает один градус. Подповерхностный слой существенно холоднее. В восточных частях океанов на глубине 35–40 м температура падает до 16°C. Лишь в центральных частях субтропических круговоротов, где происходит опускание воды, стратификация выражена плохо.

Таксономическое разнообразие тропических биомов наиболее велико. Ареалы тропических видов, обычно, циркумтропические, при более узких ареалах, они, обычно, охватывают или Индийский и Тихий океаны, или Атлантический.

Фитопланктон. В тропических биомах существуют два типа годовой динамики первичной продукции: постоянно низкая и зависящая от муссонов (см. выше). Первичная продукция низка из-за постоянной стратификации, ведущей к постоянному

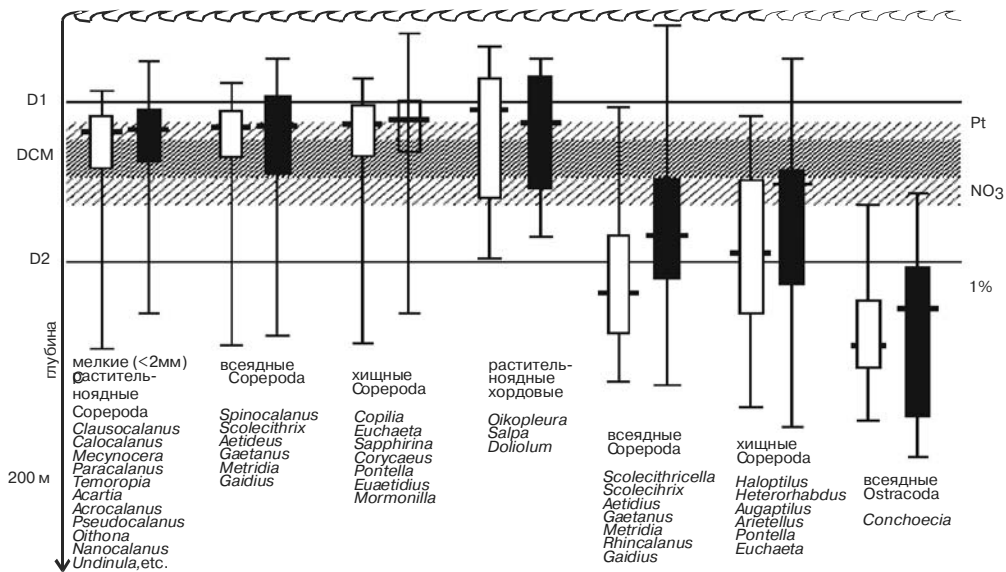


Рис. 6.16. «Типичное» распределение некоторых групп планктона со сходными стратегиями питания в Восточной Пацифике днём и ночью.

Показаны глубины максимальной численности, диапазон глубин 50% популяции и диапазон глубин распределения данной группы за исключением отдельных экстремальных находок. D1 и D2 — границы термоклина, DCM — дневной максимум концентрации хлорофилла, расположен в пределах зоны сравнительно высокой концентрации хлорофилла, Pt — глубина максимальной продукции, NO₃ — глубина, на которой нитраты неопределимы, 1% — глубина 1% уровня освещения. По Longhurst (2007).

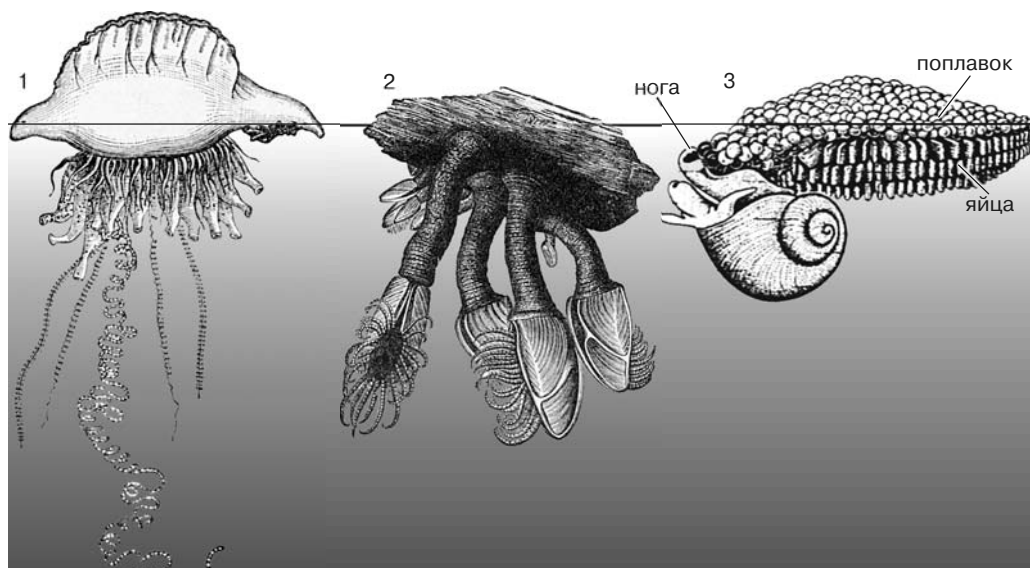


Рис. 6.17. Организмы нейстона.

1 — *Physalia* (по Перрье); 2 — *Lepas* (по Перрье); 3 — *Janthina* (по Руперт, 2010);

же дефициту биогенов. Поэтому основные продуценты — мелкие водоросли (пикопланктон), дающие до 90% биомассы и до 80% первичной продукции. Уровень первичной продукции в течение года на большей части площади тропических биомов меняется незначительно. Лишь в районах, подверженных действию муссонов есть аналог биологических сезонов Sverdrup'a (= В.Г. Богорова в отечественной литературе). В начале каждого из двух периодов муссонов происходит смена направления ветра на противоположный (это и называют муссоном). В результате направление течений также меняется на противоположное и апвеллинги сменяются на даунвеллинги. Происходит также заглупление пикноклина, хотя и значительно меньшее, чем в биомов западных ветров, всё же пикноклин часто опускается ниже компенсационной глубины. Это приводит к появлению четырёх сезонов в динамике первичной продукции. Наиболее отчётливо муссонная динамика выражена на севере Индийского океана. В тропическом биоме широко развита фиксация азота атмосферы. Основные азотфиксаторы — цианобактерии *Trichodesmium* spp. (= *Oscillatoria*), их распространение ограничено сезонной изотермой 20°C. В фиксации азота существенную роль играют некоторые диатомовые (*Rhizelia*), имеющие эндосимбиотические цианобактерии. Диатомовые образуют плавающие по поверхности маты размером до 1 м и более. Поскольку в фиксации азота участвует белок, содержащий железо, оно становится лимитирующим фактором. Основным источником железа в открытой пелагиали — пыль, приносимая ветрами с материков (Carpenter, 1989). Постоянно низкая первичная продукция способствует развитию разнообразных симбиотрофных связей, таких как пластиды водорослей, функционирующие в Heliozoa после того, как они съедят сами водоросли.

Зоопланктон. Стабильность вертикальной гидрологической структуры и равномерное распределение первичной продукции в течение года, позволяет формироваться видам, свойственным отдельным слоям: плейстону, поверхностному и подповерхностному. В результате для низких широт характерно очень высокое таксономическое разнообразие всех групп. Вертикальные миграции мелких фитофагов отсутствуют, редко слабо развиты суточные миграции. Из-за отсутствия миграций мелких фитофагов более выражены миграции следующего трофического уровня: макро-

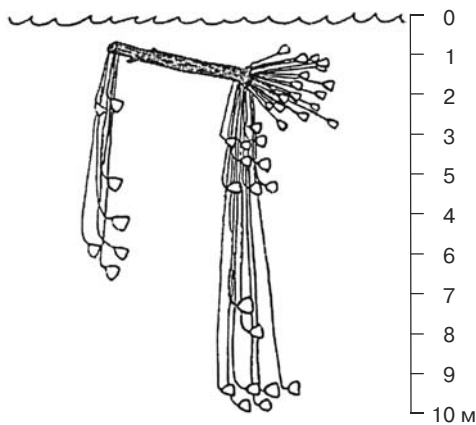


Рис. 6.18. Морские лилии пелагического обростания мезозоя (на бревне). Nagdorn *et al.* (2004).

планктона и нектона (кальмары, ракообразные, рыбы). Хотя вертикальные миграции зоопланктона существуют везде, в тропических биомах они особенно отчётливы: существенная часть макропланктона и нектона, особенно крупные копеподы (*Pleuromamma*, *Metridia* и *Euchaeta*), эуфаузиид, светящихся анчоусов *Mystophidae* и кальмаров поднимается к поверхности вечером и опускается вниз на 200–500 м (до 1500 м) днём. Даже такой крупный представитель планктона, как луна-рыба питается преимущественно на глубине 110–180 м, затем поднимается к поверхности (0–5 м), где согревается после охлаждения на глубинах (Itsumi *et al.*, 2015). Ежедневные вертикальные миграции фитофагов позволяют фитопланктону за день восстановить

свою численность, поэтому фактическая продуктивность в тропических биомах ближе к потенциальной, чем в прочих, где выедание более постоянно во времени (Беклемишев, 1969). Мигрирующий макрозоопланктон и нектон создаёт звукорассеивающие слои.

Роль копепод снижена вдвое по сравнению с полярными биомами (с 68% до 33% биомассы). Соответственно роль других таксонов и общее таксономическое разнообразие повышено, особенно увеличивается роль желтелых: с 1 до 15% и эуфаузиид (с 7,66% в полярных биомах до 30,21% в тропических). Доля хищного зоопланктона от 20–25% в полярных районах возрастает до 40–55% в тропических биомах, около трети этого роста обеспечивают виды, питающиеся желтелыми. Ведущие таксоны зоопланктона — копеподы и эуфаузииды, дают от половины до 70% биомассы (оценка по содержанию углерода). Рыб, питающихся фитопланктоном, нет, по-видимому, из-за очень низкой его концентрации и мелких размеров его клеток. Планктонных чисто эпипелагических рыб мало: лишь карликовые виды макрелешуковых и некоторых других. Гораздо больше планктонных рыб, совершающих вертикальные миграции. Это уже упоминавшиеся светящиеся анчоусы и близкие к ним семейства (*Photichthyidae*, *Gonostomatidae*)

Нейстон и пелагическое обростание. Как отмечено выше, настоящие плейстонные ВИДЫ (обитающие в приповерхностном слое воды или на её поверхности постоянно (Рис. 6.18)) есть только в тропических биомах, хотя плейстонные СТАДИИ в развитии видов есть и в других биомах. Положительная плавучесть организмов плейстона обеспечивается газовыми камерами (например, сифонофора физалия) или выделением пенистых поплавок (актиния минияс, гастроподы *Jantina*, *Recluzia*, *Glaucilla*); другие используют как опору поверхностную плёнку воды (например, гастропода *Glaucus*). Эти организмы плейстона живут непосредственно под поверхностной плёнкой. Усоногие раки *Dosima* spp., голожаберный моллюск *Fiona*, их называют **гипоплейстон**. Другие — на ней (клопы-водомерки *Halobates**), их называют **эпиплейстон**. Третьи частично находятся над поверхностью воды, частично — под ней, как хондрофоры (*Veleva*, *Porpita*, *Porpema*), сифонофора *Physalia* *aretusa*. В состав плейстона входят даже рыбы: *Nomeus* — комменсал кишечнорастных, обитающий

* *Halobates* — единственные насекомые, освоившие открытую пелагиаль. Как типично для клопов, они высасывают соки, в данном случае из кишечнорастных. Близкие к ним прибрежные плейстонные *Halovelina* и *Heremabates* в отлив питаются коралловыми полипами и другими литоральными животными (Савилов, 1970).

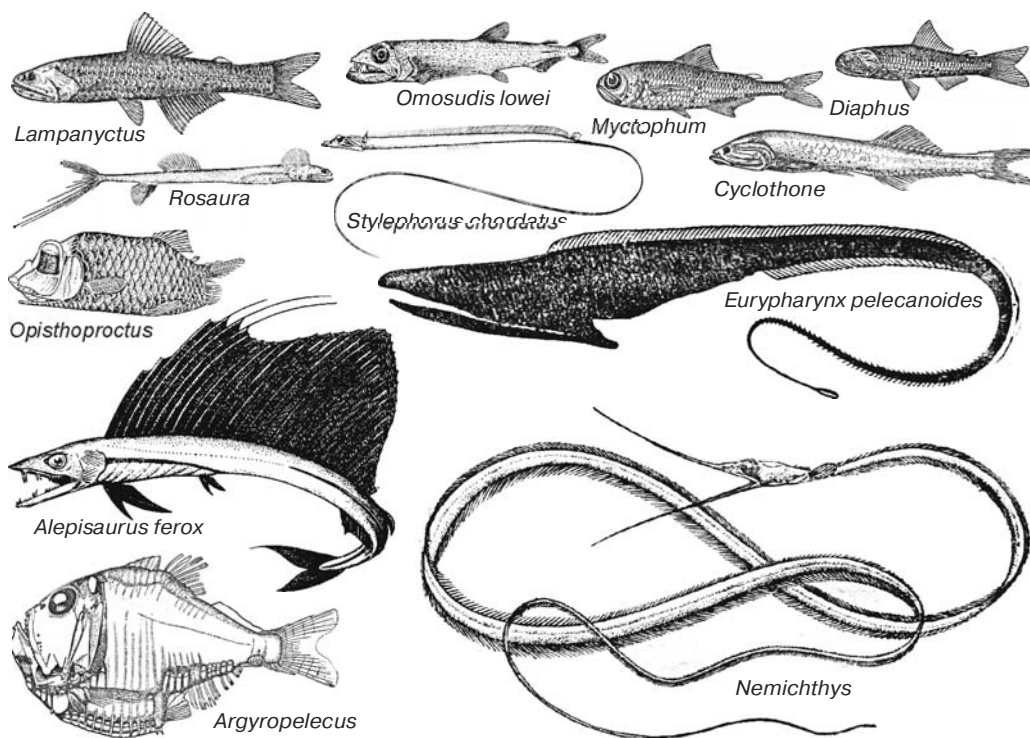


Рис. 6.19. Рыбы звукорассеивающих слоёв (верхний ряд) и мезопелагиали. По Парин (1988) и Жизнь животных (1971)

между их щупальцами, луна-рыба выставляет из воды спинной плавник и использует его как парус. Структуру ассоциаций плейстона создают хондрофоры и *Physalia*. И те, и другие имеют симбиотические зооксантеллы. Они образуют скопления протяжённостью в сотни миль и плотностью до 1 экз./кв. м и даже более. Их щупальца опускаются на глубину до 10 м и более. Учитывая, что плейстон характерен для олиготрофных районов тропических круговоротов, фактически он — один из существенных процентов (Савилов, 1970).

В состав нейстона входят и уже упоминавшиеся маты диатомовых водорослей.

Существенным компонентом нейстона является пелагическое обрастание и оно также имеется только в тропических биомах. Таксономический состав пелагического обрастания весьма специфичен. Биота сообществ пелагического обрастания высокоспециализирована. Генетическая связь между ними и донными сообществами отсутствует. Обрастание это формируется на длительное время плавающих по поверхности брёвнам и других аналогичных с точки зрения биоты предметам (кусках пемзы, а ныне — буюх и судах). Несмотря на кажущуюся эфемерность и экзотичность брёвен, судя по тому, что существуют и существовали специфические ассоциации, брёвна являлись и являются постоянным компонентом пелагиали. Специфическими видами, связанными с плавником, являются морские уточки *Lepadidae*, обычно дающие почти 100% биомассы пелагического обрастания (Рис. 6.18). В другие периоды времени пелагическое обрастание выглядело, по-видимому, совсем иначе. Так, в мезозое в его состав входили колоссальных размеров стебельчатые морские лилии (Рис. 6.19). В пелагическое обрастание входят также саргассовый рыба-клоун *Histrion histrio*, некоторые рыбы-иглы. Некоторые пелагические рыбы (сайра, «четырёхкрылые» ле-

тучие рыбы), как и их неритические родственники, откладывают икру на твёрдом субстрате, в пелагиали таким субстратом является плавник (Парин, 1968). В пелагическом обрастании могут встречаться и неритические виды, имеющие здесь стерильные зоны выселения. Под плавником нередко держатся крупные хищные рыбы.

Нектон. Только для тропических биомов свойственны голоэпипелагические рыбы, весь жизненный цикл которых от икры до взрослых особей проходит в эпипелагиали. В более высокие широты некоторые из них заходят летом, когда поверхностный слой воды достаточно прогреет. Большинство видов нектонных кальмаров также ограничено тропиками. Ареалы большинства голоэпипелагических видов циркумтропические, хотя есть и викарирующие индо-тихоокеанские и атлантические виды (Табл. 6.2). Многие виды нектона питаются в мезопелагиали, в частности её обитатели имеют важное значение в питании тунцов, марлинов и меч-рыб (Парин, 1967) и кашалотов. Голоэпипелагические виды нектона имеются только среди высших, филогенетически молодых семейств костистых рыб (преимущественно окунеобразных, несколько десятков видов) и акул, причём голоэпипелагические акулы по палеонтологическим данным известны с начала неогена (Парин, 1968), то же справедливо и в отношении нектонных кальмаров, среди которых активно и хорошо плавающих, всего 6 родов с 1–2 видами каждый (Несис, 1985). Это свидетельствует о весьма недавнем формировании современного нектона. Н.В. Парин (1968) предполагал, что в палеогене была своя голоэпипелагическая биота, но частично она вымерла без следа, и частично была вытеснена в батипелагиаль. При этом какие-либо свидетельства того,

«Тропические районы всех океанов почти не различаются по составу ихтиофауны... Тропическая ихтиофауна всех океанов представляет собой вполне монолитное образование» (Парин, Расс, 1967: 135).

что палеогеновая голоэпипелагическая биота вообще существовала, отсутствуют, он просто полагает, что коль скоро был биотоп, должны были быть и специализированные виды. Не удивительно, что относительно кальмаров К.Н. Несис (1985) придерживается противоположного мнения: он считает, что после вымирания белемнитов в конце мезозоя – раннем кайнозое, нектонных видов головоногих не было до сравнительно недавнего времени.

В тропических районах имеются специфические формы нектона. Наиболее известны рыбы-лоцманы и рыбы-прилипалы. И те, и другие используют крупных ос-

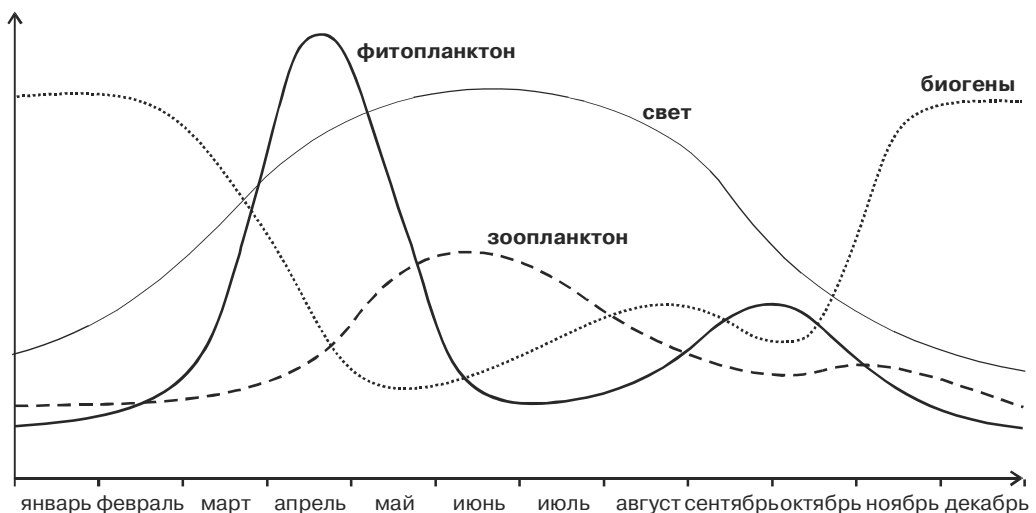


Рис. 6.20. Внутригодовая динамика планктона в Северном море. По Larink, Westheide (2006).

бей нектонных видов почти исключительно для снижения энергетических трат на плавание, а прилипалы — и на дыхание. Многие виды рыб-прилипал связаны с определёнными таксонами или даже видами. Сопровождают крупные объекты для снижения собственных энергозатрат на плавания не только рыбы-лоцманы, но и такие прекрасные пловцы, как тунцы (известны случаи сопровождения ими китовых акул) и дельфины (широко известны факты сопровождения ими кораблей).

Кроме рыб в состав пелагического нектона входят пресмыкающиеся: черепахи и морские змеи (*Pelamis platura* — неритический вид, могущий обитать и в открытой пелагиали), млекопитающие и птицы. Основной ареал (и места промысла) кашалота *Physeter macrocephalus* ограничены тропическими биомами.

Стабильность биотопа и сложность биома обеспечивают высокую стабильность высшего трофического уровня — нектона. Например, межгодовые колебания численности рекрутов тропических тунцов на порядок меньше, чем у boreальной трески.

В мезопелагиали постоянно обитает разнообразная фауна (Рис. 6.19). Одни виды постоянно находятся в мезопелагиали и питаются мигрирующими видами, другие, как, например алеписавры *Alepisaurus* и кинжалозубы *Anotopteridae* поднимаются к поверхности, где питаются эпипелагическим нектоном.

Биомы западных ветров

Гидрология. Для биомов западных ветров характерно наличие сезонного термоклина. Его появление связано с сезонными изменениями поступления солнечной энергии. Весной уменьшается скорость ветра и увеличивается нагрев поверхности солнцем. В результате стабилизируется верхний слой и появляется разделение эпипелагиали на более тёплый поверхностный и более холодный подповерхностный слой.

Фитопланктон и первичная продукция. В биомах западных ветров существуют два типа годовой динамики первичной продукции: с весенним и зимне-весенним пиками (см. выше). В течение зимы в поверхностной водной массе происходит накопление биогенов, а её вертикальное перемешивание обеспечивает их равномерное распределение по глубине. Поэтому весной в момент появления сезонного термоклина в поверхностном слое биогенов сравнительно много. Это делает возможной весеннюю вспышку фитопланктона. После того, как биогены израсходованы, первичная продукция снижается. Осенью, благодаря заглуплению термоклина, возрастанию ветрового перемешивания и опусканию фитофагов на глубину, может происходить осенняя вспышка, но её интенсивность значительно меньше весенней, из-за (1) меньшего количества биогенов, (2) большей толщины поверхностного слоя, (3) меньшей температуры и освещённости. Зимой термоклин разрушается и стратификация эпипелагиали исчезает (наступает гомотермия). Нижняя граница эпипелагиали (в среднем не менее 300 м) расположена значительно глубже компенсационной глубины, что препятствует развитию фитопланктона в нижних её слоях. Также падает общая освещённость и температура. В результате интенсивность фотосинтеза падает, а процессы редуции продолжают идти, это позволяет биогенам постепенно накапливаться, что и обеспечивает весеннее цветение (Рис. 6.20).

Вышеописанная схема впервые предложена норвежцем Harald Sverdrup в 1953 г. и её считают классической, но в полной мере она описывает только динамику в Северной Атлантике, где исследования начались и были сформулированы первоначальные представления. В других районах вспышки продукции могут происходить даже при отсутствии стабилизации поверхностного слоя. В этих случаях их обеспечивает пикопланктон, обладающей более высокой скоростью размножения. В районах с весенним пиком его ограничивает не только наличие биогенов, но и выедание фитопланктона поднимающимися с глубины фитофагами. В районах с зимне-весенним цветением роль фитофагов незначительна.

Зоопланктон. Крупные виды копепод, особенно в более высоких широтах, осенью опускаются на большие глубины (>500 м) и поднимаются к поверхности ранней

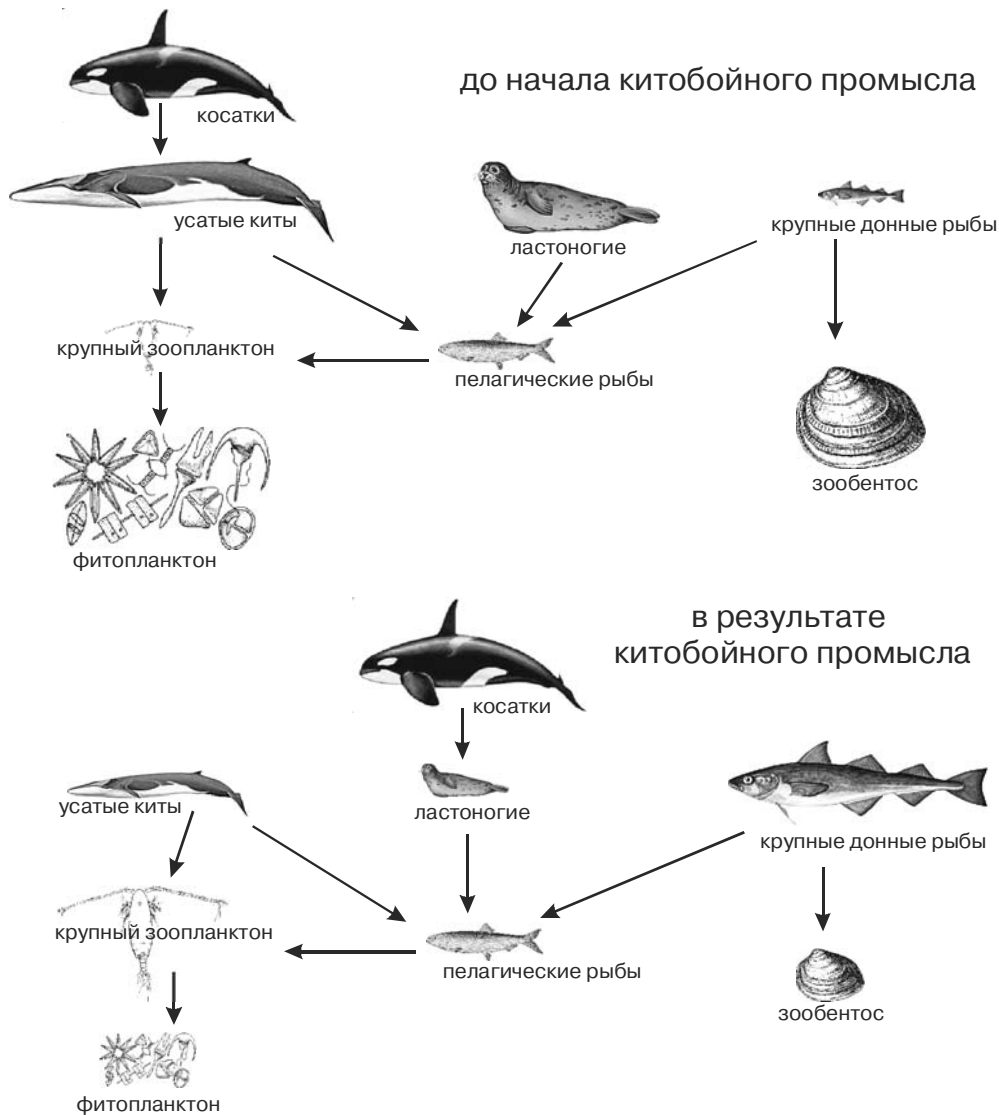


Рис. 6.21. Предполагаемый эффект китобойного промысла на некоторые главные компоненты пелагиали Берингова моря. Функционально доминирующие группы показаны крупным рисунками.

Изменение размеров рисунков отражает увеличение или уменьшение роли соответствующих функциональных групп. До развития китобойного промысла (до 1950 г.) в ЦС доминировали млекопитающие, после (после 1972 г.) — придонные рыбы (минтай, сайда). Уменьшение количества усатых китов привело к увеличению в рационе косаток ластоногих и каланов. Одновременно с интенсификацией китобойного промысла возрос промысел ластоногих и каланов. Все эти эффекты привели к резкому падению роли в ЦС млекопитающих и росту тресковых. Рост биомассы тресковых (в первую очередь сайды и трески) привели к росту биомассы макрозоопланктона (зуфаузиид и копепод) и, возможно, уменьшению биомассы зообентоса. Рост биомассы зоопланктона может привести к падению биомассы фитопланктона. По Worm et al. (2006).

весной. Эти миграции, вероятно, являются частью их жизненного цикла, а не обусловлены изменением количества доступной пищи. Для многих крупных видов, по крайней мере в течение части олиготрофной фазы, характерны суточные вертикаль-

ные миграции: ночью они находятся у поверхности, а днём опускаются на глубины 200–500 м.

Нектон. Все виды нектона так или иначе, обычно в период размножения, связаны с берегом. Наиболее известны и массовы: сельдь *Clupea harengus*, откладывающая икру на прибрежную растительность, доминирующая в Северной Атлантике и лососёвые, размножающиеся в пресной воде, *Oncorhynchus* spp. экологически замещают сельдей в Северной Пацифике. Отдельные виды представлены огромным количеством особей, давая уловы до 2–3 млн. т в год.

Нектонные головоногие представлены только разными видами *Gonathus*. Более высокий трофический уровень занимают тресковые, морские млекопитающие и птицы. Например, даже в настоящее время в Баренцевом море существенно больше половины нектона и макропланктона (мойва, сайка, сельдь, эуфаузииды и др.), потребляют гренландский тюлень и малый полосатик (Долгов, 2012). Учитывая, что биомасса китообразных и ластоногих существенно снизилась под воздействием промысла, роль млекопитающих в естественных ЦС была выше. В приантарктических водах коммерческий промысел китов, начиная с конца XVIII в. по официальной статистике было убито более 2,7 млн. китов, однако многие страны давали сильно заниженную статистику. Так, СССР занизил свой промысел на 74 000 особей (Brownell, Yablokov, 2002). Многие виды находятся на грани вымирания и, несмотря на десятилетия запрета промысла пока не показывают признаков восстановления популяций. Китобойный промысел в Северной Атлантике начался гораздо раньше и лишь в Северной Пацифике пик промысла пришёлся на вторую половину XX в., поэтому имеются данные о состоянии ЦС до его начала и на период минимальной численности китов. Произошедшие изменения в структуре пищевых цепей на примере Берингова моря показаны на Рис. 6.21.

В Южном полушарии из рыб доминируют нототеноидные, также откладывающие икру на дно. Анадромные виды Северного полушария замещены катадромными (Расс, 1966).

Эпипелагическими видами нектона питаются и мезопелагические хищники. Например в прикамчатских водах около 10% идущих на нерест лососевых имеет травмы, нанесённые мезопелагическими хищниками алеписаврами *Alepisaurus* и кинжалозубами Anotopteridae (Бугаев, 2015).

Полярные биомы

Полярные биомы характеризуются низким таксономическим разнообразием на всех трофических уровнях.

Положение. Полярные биомы расположены в высоких широтах: они занимают весь Северный Ледовитый океан и часть северо-западной Атлантики, а также воды вокруг Антарктиды внутри полярного фронта. Кроме того, основные черты полярных биомов имеют биомы Берингова и Охотского морей (Северотихоокеанская эпиконтинентальная провинция), поэтому их также следует относить к полярному биому. Полярные биомы Северного полушария расположены в районах, имеющих обширные шельфы, однако, различия акваторий, лежащих над шельфами и вне их невелики, что не позволяет выделить неритические и океанические биомы. В Южном полушарии есть всего два полярных биомов, концентрически окружающих Антарктиду, граница между ними соответствует антарктической дивергенции, где происходит опускание холодных вод, создающих глубинные воды Мирового океана, т.е. здесь также невозможно выделить неритические биомы.

Гидрология. Для полярных биомов характерно то, что стабилизацию фотического слоя воды обеспечивает поверхностный распреснённый слой (верхний слой распреснённой линзы). Основные источники пресной воды в Антарктике — тающий лёд, в Северном Полушарии — сток рек и тающий лёд. Поскольку распреснённая линза ограничивает вертикальную циркуляцию, в полярных биомов образуется лёд, по крайней мере, зимой (подробнее см. Главу 5).

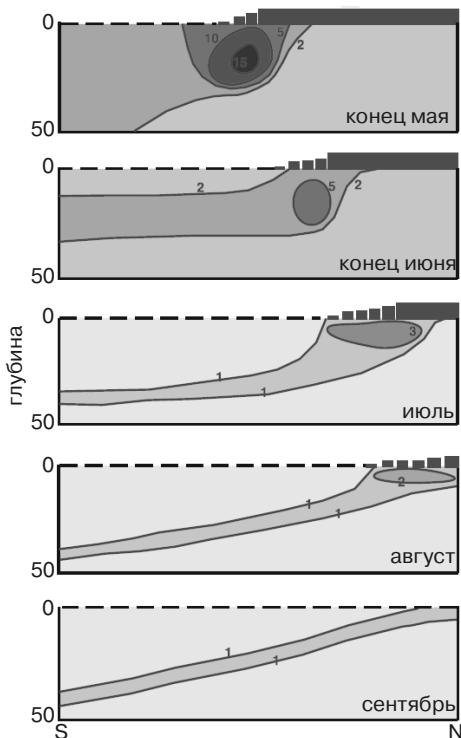


Рис. 6.22. Схема изменений концентрации хлорофилла А в Баренцевом море (мг/м^3). По Wassmann et al. (2006).

Фитопланктон и первичная продукция. 75–90% первичной продукции создают крупные диатомовые и кокколитофориды, остальное — пико- и нанофитопланктон. Лёд препятствует ветровому перемешиванию поверхностного слоя и снижает его освещённость: всё это сдерживает развитие фотосинтетиков. Лишь в самой толще льда и на его нижней поверхности формируются специфические сообщества, включающие виды, тесно связанные со льдом — криопелагические (Андрияшев, 1966), или ледово-неритические (Беклемишев, 1969). Разрушение льда приводит к резкому возрастанию освещённости и перемешиванию распреснённого поверхностного слоя ветром. Это приводит к вспышке фитопланктона за счёт крупных диатомовых. Весной кромка льда быстро отступает к полюсам (до 10 км/день), соответственно меняется в пространстве и положение максимальной продукции и биомассы фитопланктона (Рис. 6.22), а вслед за ним — и растительноядного зоопланктона и хищников. Многие виды мигрируют вслед за передвижением кромки льда. В северных полярных районах изначальное содержание биогенов в распреснённой линзе гораздо меньше, чем у Антарктиды. Это приводит к тому, что там

фитопланктон обычно выедает биогены полностью, тогда как у Антарктиды это наблюдается редко и только вблизи берегов. Объяснений этому феномену много, но общепринятого нет. Между вспышками после исчезновения биогенов в фитопланктоне доминируют мелкие водоросли. Для Антарктики, где в районе антарктической дивергенции постоянно происходит подъём обогащённых биогенами вод (апвеллинг) высокая первичная продукция создаётся в течение всего года, меняется лишь локализация мест, где она наиболее высока. В Арктике высокие величины первичной продукции характерны только для весенней вспышки фитопланктона.

Зоопланктон. Непостоянная в течение года вертикальная структура и длительные периоды гомотермии делают невозможным формирование видов, свойственных поверхностным и подповерхностным водам. В результате для умеренных и высоких широт характерно очень низкое таксономическое разнообразие. Основные фитофаги — разные виды рода *Calanus* и другие копеподы. Для крупных копепод свойственны длительные циклы развития (два и более года) и сезонные вертикальные миграции. В первый год они достигают V копеподитной стадии (предпоследней), после чего мигрируют большие глубины (до 2000–3000 м), где температура постоянно отрицательная или низкая положительная. Это позволяет им снизить расходы на обмен и уменьшить потери от выедания. В период весенней вспышки фитопланктона копеподиты поднимаются в поверхностные воды и завершают жизненный цикл, приступая к размножению. Там, где глубины недостаточны для завершения отогенетических миграций, копеподы не завершают свой жизненный цикл и образуют зависимые популяции. Численность некоторых видов копепод огромна и, вероятно, превышает даже численность наиболее массовых видов наземных насекомых.

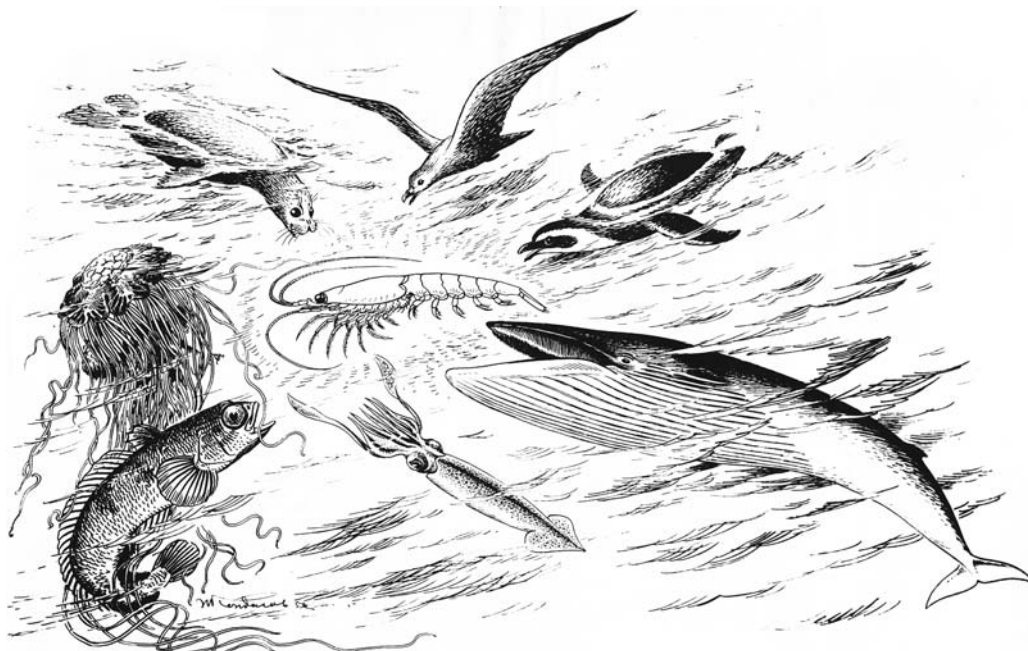


Рис. 6.23. Схема пищевых цепей Антарктической провинции.

В центре — криль *Euphausia superba*, его окружают его потребители: тюлень, птица, пингвин, усатый кит, кальмар, нототениевидная рыба и медуза. Рисунок Н.Н. Кондакова.

В противоположность широко распространённому мнению о большой роли эуфаузиид в зоопланктоне полярных районов эуфаузииды дают <1% по численности и <8% по биомассе (в пересчёте на углерод) от всего зоопланктона. Особенно мала роль эуфаузиид в Арктике (0,04% по органическому углероду). Но невелика она и в Антарктике: в большинстве других биомов роль эуфаузиид вдвое—втрое выше, чем в Антарктике, в тропических биомах они создают до 30% биомассы. Даже в неритических биомах они иногда тоже могут создавать очень большие скопления. Так А.Г. Погодин с соавторами (1982) описывает уловы эуфаузиид промысловым тралом до ста тонн за одно траление в Татарском проливе. Сореподы высоких и умеренных широт в условиях недостатка пищи опускаются в глубинные слои и впадают в дипаузу, неподвижно вися в толще воды. Низкая температура более глубоких слоёв дополнительно снижает траты на обмен. Нейтральную плавучесть обеспечивают запасы липидов и восковых эфиров, например, у *Calanus hyperboreus* липиды составляют до 60 % от сухой массы тела (Scott et al., 2000). Эуфаузииды — более крупные животные, размеры которых на порядок превышают размеры копепод. Вес *Euphausia superba* — около 1 г. Это слишком много для парения в воде: будучи неподвижным, рачок за три часа опускается на 500 м. Для поддержания нейтральной плавучести с помощью регуляции удельного веса тела эуфаузиидам требуются значительно большие запасы липидов, видимо, превышающие 50% от массы тела. Создание таких запасов, скорее всего, в высоких и, вероятно даже умеренных широтах, просто невозможно: содержание липидов у *T. raschii* в середине зимы в Баренцевом море не превышает 40% от сухой массы тела (Sargent, Falk-Petersen, 1981). Поэтому, чтобы не тонуть, эуфаузииды должны постоянно двигаться и питаться, а при недостатке корма — расходовать внутренние резервы. Это вынуждает их постоянно находиться в поверхностном слое воды с более высокой температурой, приводящей к более высоким тратам на обмен. Метаболизм *E. superba*, с учетом размеров рачков и температуры воды, необычно высок, что обуславливает потребность в большом количестве пищи. Для её удовлетво-

рения необходимо ежедневно отфильтровывать 50–100 л морской воды и съесть около 35 мг фитопланктона (сырой вес). Поэтому эуфаузииды не совершают вертикальных миграций. По-видимому, именно различиями стратегий переживания неблагоприятных условий можно объяснить то, что копеподы способны образовывать независимые популяции там, где сезон продуцирования органических веществ фитопланктоном непродолжителен по времени и локализован в пространстве (трещины, разводья во льдах, полыньи), например, под многолетними льдами в Центральном Арктическом бассейне. Для эуфаузиид подобные районы являются областями стерильного выселения (Тимофеев, 2005). Более того, эуфаузииды не размножаются регулярно в Арктике (Ломакина, 1964). Поэтому низкая роль эуфаузиид в высоких широтах и, особенно, в Арктике — низкая и очень неравномерно распределённая в течение года первичная продукция в Арктике.

Антарктический криль (эуфаузииды) более чем наполовину сконцентрирован в юго-западной части атлантического сектора. Скопления *Euphausia superba* в Антарктике при толщине по вертикали около 10 м могут простираться на километры. В них плотность особей составляет до 30000 экз./1 м³ воды. Живой вес такого скопления может достигать многих миллионов тонн. Синий кит, самое большое известное животное питается исключительно эуфаузиидами. Его желудок вмещает 1200 л криля, что соответствует весу более 1 т, а ежедневный рацион — 4 т криля. Кроме китов, крилем питаются тюлени, рыбы и морские птицы (Рис. 6.23).

В Арктике на второе место по биомассе в зоопланктоне вместо эуфаузиид выходят птероподы, дающие 10% С, что существенно выше, чем в любом другом районе Мирового океана (хотя птероподовые илы отсутствуют в Арктике и найдены только на вершинах глубоководных поднятий, верхних частях склонов в тропических и субтропических районах).

Нектон. Таксономическое разнообразие большинства таксонов нектона мало. Неритические рыбы нередко концентрируются у нижней поверхности льда.

Число видов рыб полярного биота Антарктики <1% от мировой морской фауны, среди них нет пелагических видов. Большая часть рыб Антарктики (66–82% в зависимости от источника) принадлежит к Нототениевидным, все они имеют донную икру. В гораздо более молодом северном полярном биоме разнообразие ещё меньше, основным компонентом макропланктона и пищей птиц и млекопитающих является сайка *Boreogadus saida* и арктическая треска *Arctogadus glacialis*, а в южных районах — мойва *Mallotus villosus*, но икра их пелагическая. Нектонные головоногие представлены только разными видами *Gonathus* spp. Разнообразие водных млекопитающих (тюленей и китов) в полярных биотах гораздо выше, чем в тропиках, но ниже, чем в биотах западных ветров. Некоторые таксоны морских птиц также полностью или почти полностью эндемичны для полярных биомов, например пингвины — для Антарктики и нотальных вод и замещающие их экологически чистиковые и гагары в Северном полушарии.

Криопелагическая биота. Лёд, как твёрдое тело, выступает некоторым аналогом морского дна. Поэтому в составе населения льда встречаются многие бентосные организмы. Однако основу экосистемы морского льда создают специфические виды.

Неритические и прибрежные биомы

Неритические и прибрежные биомы характеризуются наивысшим среди пелагических биомов таксономическим разнообразием на всех трофических уровнях. Longhurst (1998, 2007), как и большинство планктонологов не выделяет прибрежные биомы. Причины этого обсуждены в предыдущей главе при рассмотрении вертикальной зональности.

Положение. Неритические биомы расположены над шельфами и мелководьями, окружающими острова между фронтами края шельфа и прибрежным. Прибрежные биомы расположены между берегом и прибрежным фронтом.

Гидрология. Прибрежный фронт, фронт края шельфа, апвеллинги (подробнее об апвеллингах см. предыдущую главу) и сток с материка обуславливают сравнительно высокую концентрацию биогенов. На шельфе, где глубины невелики, а рельеф — сложен, гидрологическая картина может существенно отличаться от схемы гидрологии океана соответствующей зоны, описанной в предыдущей главе. Местами в высоких и умеренных широтах средние глубины шельфа заняты постоянными линзами холодной воды, тогда как глубины ниже этих линз (в желобах, прорезающих шельф, особенно сообщающихся с большими глубинами склона) находятся под влиянием проникающих из океана более глубинных вод. Эти глубинные воды более солёные и в высоких широтах, особенно зимой, более тёплые. Материковый сток местами существенно усложняет эту картину, создавая распресненный поверхностный слой, особенно выраженный в морях Северного Ледовитого океана.

Гидрология прибрежных биомов рассмотрена в Главе 5.

Фитопланктон и первичная продукция. Первичная продукция неритических биомов часто существенно выше, чем океанических. Общий уровень первичной продуктивности прибрежных биомов определяет температура воды, уровень освещённости и продолжительность вегетационного периода. Величины эти взаимосвязаны и в первом приближении их определяет широта местности: в низких широтах и температура воды, уровень освещённости выше, чем в высоких широтах, а вегетационный период занимает весь год. Основные продуценты прибрежных биомов — рифы симбиотрофных животных и заросли макрофитов (подробнее см. Главу 5).

Общий уровень первичной продуктивности неритических биомов определяет доля площади фронтов и апвеллингов в общей площади акватории, занятой конкретным биомом. Вспышку фитопланктона всегда создают крупные диатомовые. В неритических биомах на особенности океанических биомов этой же зоны накладывается местная специфика, связанная как с особенностями гидрологии данного района, так и с особенностями их биоты.

Зоопланктон. Биоразнообразие неритических и прибрежных биомов значительно выше, нежели океанических. В районах постоянных или временных апвеллингов основной потребитель фитопланктона — копеподы, роль эуфаузиид существенно меньше. Их жизненные циклы сходны с жизненными циклами копепод полярных биомов: для них характерны протяжённые вертикальные миграции, при этом копеподиты V и взрослые переживают периоды низкой первичной продукции на глубинах 500–1000 м и поднимаются в фотический слой во время цветения. Продолжительность их жизненных циклов, однако, может быть значительно меньше, что позволяет им иметь до нескольких генераций в год. В тропических районах это *Calanoides carinatus* или близкие виды. Значительная часть популяции зоопланктона может быть вынесена в открытый океан, создавая зависимые популяции. Виды неритических биомов, обычно, принадлежат к тем же родам, что и виды соседствующих океанических биомов. Голопланктонные таксоны высокого ранга, специфичные для неритических биомов почти отсутствуют. Одно из немногих исключений — *Cladocera*. Интенсивное, а, нередко, и постоянное поступление биогенов в фотический слой, обеспечивающий высокий уровень первичной продукции позволяет перейти к питанию фитопланктоном и таким крупным организмам, как рыбы, например перуанскому анчоусу *Engraulis ringens*.

Существенную роль играют личинки донных беспозвоночных. Так у Калифорнии пелагическая стадия нектобентической декаподы-галатеиды *Pleuroncodes planiceps* в отдельных ячейках апвеллинга может составлять 90% биомассы зоопланктона и нектона и давать 85% потребления ими фитопланктона (Longhurst, 2007). В прибрежных биомах роль личиночных стадий бентосных видов может быть еще выше. В полярных биомах, где доля донных беспозвоночных без пелагической личинки существенно выше, чем в более низких широтах, роль меропланктона ниже. Вне периода размножения бентосных видов их личинок в планктоне немного и неритический зоопланктон становится сходным с океаническим соседних провинций.

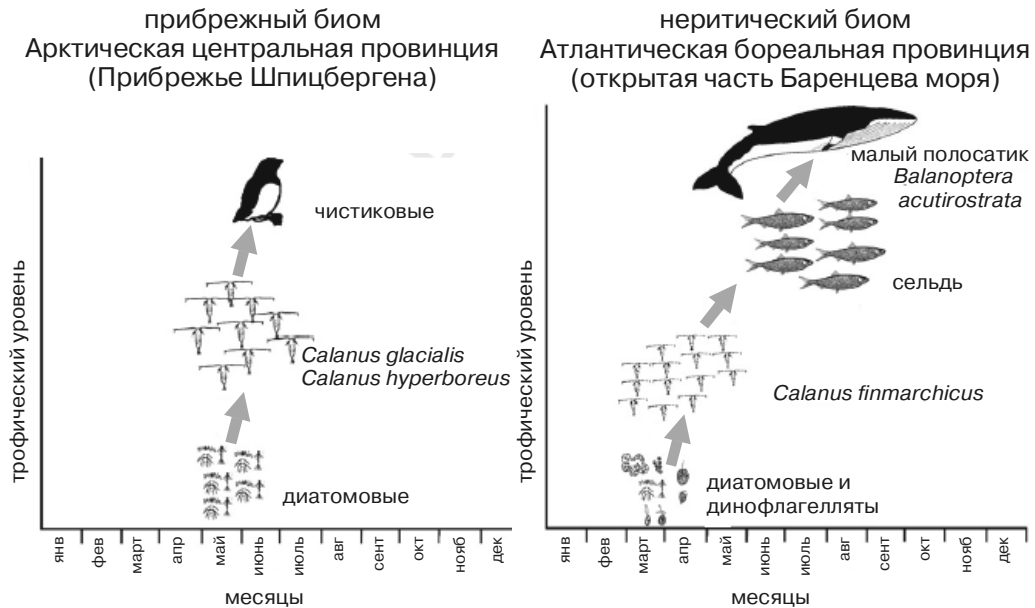


Рис. 6.24. Схема пищевых цепей Арктической центральной и Атлантической бореальной провинций. По: Falk-Petersen et al. (2005).

Нектон. Как и в случае зоопланктона, биоразнообразие неритических и прибрежных биомов значительно выше, нежели океанических. В неритических и, особенно, прибрежных биомах обитает большое число видов рыб, для которых не характерны миграции, особенно разнообразны рыбы тропиков. Многие таксоны обитают только тут. Так, из головоногих моллюсков к неритическим и прибрежным биомам приурочены каракатицы и большинство осьминогов, а также Nautiloidea. Из птиц в умеренных и высоких широтах высока роль чистиковых (Северное полушарие) и пингвинов (Южное полушарие). Находки ископаемых пингвинов за пределами их современного ареала отсутствуют. Вероятно, их ареал был всегда примерно тем же. Млекопитающие представлены ластоногими, сиренами (только в прибрежных биомах), дельфины также преимущественно обитают в неритических и прибрежных биомах, здесь же обитают и бентосоядные киты (серый и др.). Рис. 6.24 иллюстрирует различие пищевых цепей прибрежного и неритического биома, располагающихся в сходных климатических условиях.

Глубоководные биомы

Положение. Глубоководные биомы расположены ниже главного термоклина, т. е. примерно глубже 1000–1500 м. Снизу глабоководный биом ограничен донным пограничным слоем, толщина которого над дном составляет около 100 м, в отдельных районах донные штормы могут временами расширять донный пограничный слой до 1000 м над поверхностью дна (Weatherly, Kelley, 1985). Население этого слоя тесно связано с дном, поэтому его следует рассматривать как часть бентали. Учитывая, что средняя глубина Мирового океана около 3800 м, объём воды, которую занимают глабоководные биомы, очень велика.

«Глубоководный океанический комплекс [рыб — ИЖ] состоит из двух самостоятельных группировок — пелагической и придонной» (Парин, 1967: 38).

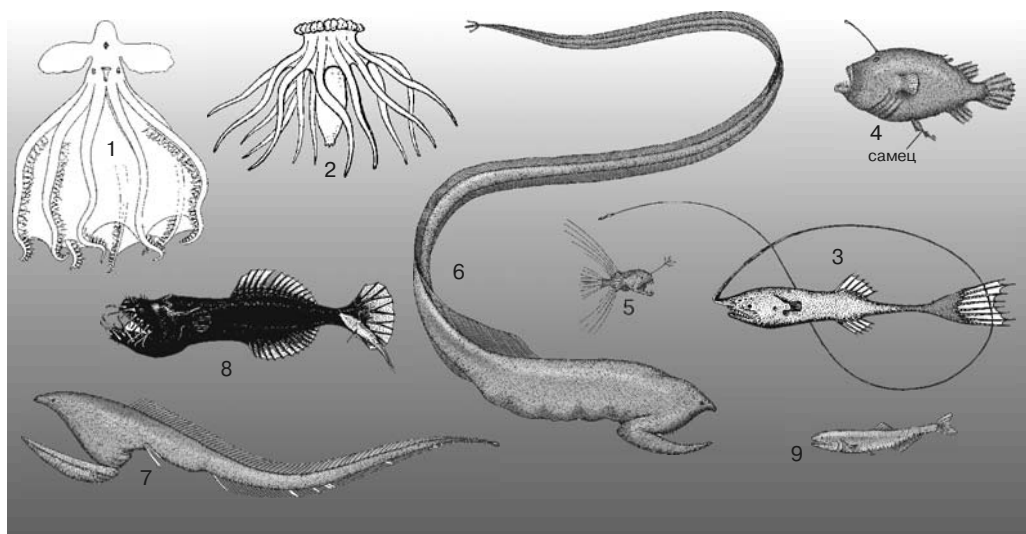


Рис. 6.25. Глубоководный зоопланктон.

1 — осьминог *Cirrothauma murrayi*; 2 — голотурия *Pelagothuria natans*; 3 — deep-sea anglerfish (*Gigantactis macronema*); 4 — самка удильщика *Cryptopsaras couesi* с присоединённым самцом; 5 — глубоководный удильщик *Caulophryne acinosa*; 6 — swallower *Saccopharynx ampullaceus*; 7 — gulper (*Eurypharynx pelicanoides*), 8 — 9 — deep-sea bristlemouth *Gonostoma bathyphilum*. 1, 2 по Hesse, 1924, 3–8 по Castro, Huber, 2003.

Биогеография глубоководной пелагиали не разработана. Несомненно, она неоднородна и включает несколько биомов. Однако их специфика и границы неясны.

Гидрология. Температура воды постоянна и низка (1–5°C между полярными фронтами и менее 0°C в приполярных районах).

Планктон. Фитопланктон, естественно отсутствует. Полностью отсутствуют и тонкие фильтраторы, грубые фильтраторы редки, основной тип питания — хищничество. Некоторые представители глубоководного планктона показаны на Рис. 6.25. В зоопланктоне резко доминируют Сороперода как по биомассе, так и по числу видов. Для глубоководных биомов характерно полное отсутствие вертикальных миграций планктона. Высокое давление делает невозможным существование организмов, регулирующих свою плавучесть с помощью газа (плавательный пузырь у рыб, воздушные камеры и пузыри у моллюсков и т. п.). Разнообразие (число видов, семейств и отрядов) макропланктонных рыб батипелагиали существенно выше, чем океанической эпипелагиали, хотя, естественно, уступает неритическим районам. Но обилие макропланктонных рыб резко снижается и они выпадают из состава до-

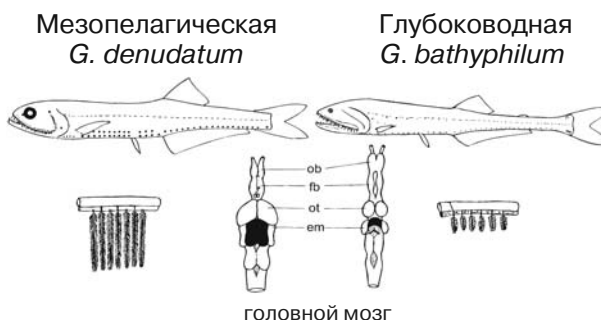


Рис. 6.26. Сравнение типичных черт строения мезопелагических и глубоководных рыб на примере двух видов *Gonostoma*.

Глубоководный вид имеет меньшие глаза, менее развитую мускулатуру, скелет, систему кровообращения, нервную систему, жабры (что заметно по размеру мозга и жаберных филламентов первой жаберной дуги); ob — обонятельная луковица, fb — передний мозг, ot — optic tectum, em — eminentia granularis, чёрным залит мозжечок. По Marshall (1971) из Angel (2003).

Таблица. 6.2. Сравнение типичных характеристик рыб разных вертикальных зон (по Castro, Huber, 2003).

биотоп	эпипелагиаль	мезопелагиаль мигранты в эпипелагиаль	мезопелагиаль не мигрирующие	глубоководная пелагиаль	бенталь, батыаль и абиссаль
внешний вид					
размер	разный, от маленьких до огромных	маленькие	маленькие	маленькие	сравнительно большие
форма	обтекаемая	сравнительно удлинённые и/или сжатые с боков	сравнительно удлинённые и/или сжатые с боков	не обтекаемая, часто шарообразные	очень удлинённые
мускулатура	хорошо развита, плавают быстро	сравнительно хорошо развита	слабая, дряблая	слабая, дряблая	хорошо развита
глаза	большие	очень большие, высокочувствительные	очень большие, высокочувствительные, иногда на выростах	маленькие или отсутствуют	маленькие
окраска	защитная: тёмная спина и белое или серебристое брюхо	чёрная или чёрная с серебристыми боками и брюхом, противодействующая освещению	чёрная или чёрная с серебристыми боками и брюхом, противодействующая освещению	чёрная, изредка красная	тёмно-коричневая или чёрная
биолюминисценция	сравнительно редка	обычна, часто используют для противодействия освещению	обычна, часто используют для противодействия освещению	обычна, часто используют для привлечения жертв	редка, только у некоторых групп

минирующих групп (Angel, 1997). Размеры глубоководных рыб невелики, обычно их длина не превышает 10 см. В среднем они, однако, крупнее мезопелагических рыб, что на первый взгляд странно, ибо количество доступной энергии падает с глубиной. Вероятная причина этого в том, что полученную энергию они тратят по-разному: глубоководные рыбы направляют её на рост, приступают к размножению позднее и малоплодовиты, они, как и большинство глубоководных пелагических животных обладают крупными лецитотрофными личинками (Виноградов, 1968: 275). Мезопелагические рыбы тратят меньше энергии на рост и больше на размножение. К тому же мезопелагические рыбы совершают вертикальные миграции, требующие значительных энергетических затрат.

Глубоководные рыбы представлены многими филогенетически древними таксонами, в то же время доминирующие в эпипелагиали, бентали и континентальных водоёмах перкоидные рыбы тут почти отсутствуют. Чисто пелагические рыбы принадлежат к примитивным таксонам, давшим адаптивную радиацию на глубинах, тогда как демерсальные рыбы принадлежат к более продвинутым таксонам, давшим адаптивную радиацию на меньших глубинах и отдельные представители которых проникли и на большие глубины (Андрияшев, 1953). Общее число видов глубоководных рыб порядка 2500, половина из которых демерсальные, половина — голупелагические (Waedrich, 1997). Большинство (глубоководные удильщики *Seratioidei* (именно для них характерны рудиментарные самцы, приросшие к самкам) имеет ранние эпипелагические стадии развития. С ростом глубиной упрощается строение, все системы организма становятся менее развитыми, боковые плавники редуцируются, чешуя отсутствует (Рис. 6.26, Таблица 6.2, 6.3), падает интенсивность метаболизма — всё направлено на сохранению энергии, получить которую на больших глубинах значительно сложнее, чем на малых. Многие батипелагические таксоны очень широко распространены, нередко одни и те же виды обитают в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах. Биолюминисценция широко распространена, за исключением глубоководных желобов.

Нектон полностью отсутствует, что, по-видимому, связано с малым количеством ресурсов, делающим активное хищничество энергетически невыгодным. Глубо-

Таблица 6.3. Сравнение типичных характеристик рыб мезо- и батипелагиали (по Marshall, 1971).

признаки	мезопелагические	батипелагические
фотофоры	многочисленные, хорошо развиты	маленькие, редуцированные за исключением приманок
зубы	сравнительно короткие	сравнительно длинные
глаза	сравнительно большие	обычно маленькие и редуцированные
органы обоняния	относительно развиты у обоих полов	маленькие и редуцированные за исключением самцов некоторых видов
центральная нервная система	вся хорошо развита	слаборазвита за исключением боковой линии
скелет	хорошо развит, включая чешую	слабо развит, чешуя часто отсутствует
плавательный пузырь	имеется	у большинства видов или отсутствует или заполнен жиром
жабры	с многочисленными филаментами с многочисленными ламеллами	несколько филаментов с редуцированными ламеллами
почки	большие с многочисленными канальцами	маленькие с несколькими канальцами
сердце	большое	маленькое

ководные хищники (удильщики, головоногие моллюски с длинными щупальцами (*Mastigoteuthis* и др.) используют исключительно стратегию поджидания добычи и не совершают миграций, поэтому их следует относить к планктону. В ультраабиссали нет даже быстро движущихся организмов (рыб, головоногих моллюсков, десятиногих ракообразных).

Резюме

1. Биотоп ЦС пелагиали — водные массы. Глобально ЦС пелагиали можно разделить на ЦС прибрежные (между берегом и прибрежным фронтом), собственно неритические (между прибрежным фронтом и фронтом края шельфа), эпипелагиали открытого океана и глубоководные. Функционирование ЦС двух последних обычно не требует существования берега и дна или, по крайней мере, мало от них зависит.

2. ЦС пелагиали не способны удерживать захваченные ими территории — их биотопы нестабильны и постоянно обмениваются населением.

3. Нестабильность биотопов ЦС пелагиали приводит к их малой эволюционной продвинутости. Малая эволюционная продвинутость пелагических ЦС приводит к слабой дифференциации их видов. Это делает затруднительным использование метода выделения ЦС на основе видовых ареалов.

4. Малая продолжительность жизненных циклов фотосинтетиков пелагиали и отсутствие почв или их аналогов позволяет: (1) при анализе многолетних данных пренебречь сукцессиями продолжительностью более года и (2) использовать спутниковые данные, собранные за короткий период времени, для непосредственного анализа функционирования пелагических и неритических ЦС.

5. В зависимости от (1) причин стабилизации пикноклина, ограничивающего вертикальную циркуляцию, и (2) динамики вертикальной структуры поверхностной водной массы в эпипелагиали открытого океана можно выделить три основных типа биомов: пассатов, западных ветров и полярные.

6. Биоразнообразие неритических и прибрежных ЦС существенно выше, чем глубоководных и, особенно, океанических. На фоне общей зональности, они обладают региональной спецификой, обусловленной географией шельфа и берега. В верхних трофических уровнях в прибрежных и неритических биомах велика роль

птиц и млекопитающих. В прибрежных ЦС велика роль бентоса в создании первичной продукции макрофитами, донными водорослями и симбиотрофными животными (в первую очередь герматипными кораллами). В зоопланктоне доминируют личинки беспозвоночных. В неритических ЦС роль личинок донных беспозвоночных может быть также велика (вплоть до доминирующей), первичную продукцию создаёт фитопланктон.

7. Широтная зональность проявляется в наличии большого числа ареалов видов (или групп близких видов), специфичных для каждой зоны, общих для разных океанов.

Предметный указатель

- blitzkreig 220, 309
 k-стратегии 78, 79, 85
 overkill 220, 329
 r-стратегии 79, 85
 sibling species 115
 абиссаль 119, 434, 443, 455, 459
 абиссопелагиаль 505
 альфа-разнообразие 198
 амплитуда экологическая 344
 апвеллинг 405, 507, 517
 ареал 124, 140, 142, 144, 146, 147
 ареал антитропический 478
 ареал биполярный 476
 ареал потенциальный 148, 151, 158, 159
 ареал разорванный 159
 ареал фактический 148, 151, 154, 158, 159
 ареал ЦС 141, 142
 ареала кружево 124, 148, 158, 252
 ареала основа 159
 ареала сеть 158
 ареала топография 158
 архибенталь 443
 асинперата 210
 аспект сезонный 107, 455
 ассектатор 85
 ассоциация 17, 25, 34, 61, 62, 63, 70, 72, 74, 114, 123, 134, 211
 ассоциация демутационная 66
 ассоциация климатическая 64
 ассоциация коренная 66
 ассоциация производная 66
 ассоциация сериальная 63, 64, 67
 аутоэкология 20, 114
 базис эрозии 332
 бактериопланктон 489
 батигаль 443, 446, 474
 батигаль верхняя 455, 457
 батигаль нижняя 455, 458
 батибенталь 454
 батипелагиаль 412, 505
 бенталь 9, 232, 397, 493, 495, 496, 505, 518, 520
 бентопелагиаль 398
 бентос 397
 бета-разнообразие 198
 биогеография 61
 биогеография биотическая 167
 биогеография биоценотическая 167
 биогеоценоз 23
 биом 23, 59, 133, 213
 биомы пассатов 506
 биомы тропические 506
 биота конкретная 175
 биоценоз 23, 70, 133
 видообразование букетное 56
 виды анадромные 494, 513
 виды бентические 398
 виды бентопелагические 398
 виды биотически успешные 80, 83
 виды глубоководных желобов 434
 виды дальне-неритические 210, 493
 виды демерсальные 398
 виды дублирующие 77, 210
 виды катадромные 495, 513
 виды криопелагические 514
 виды ледово-неритические 494, 514
 виды ледовые 494
 виды литоральные 434
 виды материкового склона 434
 виды неритические 398, 489, 491
 виды океанические 490
 виды океанического ложа 434
 виды пограничные 155, 209
 виды рудеральные 81
 виды стенобатные 439
 виды ценофильные 76, 77, 78, 85, 86, 88, 89, 98, 101, 102, 103, 104, 114, 121, 124, 137, 139, 150, 154, 156, 158, 159, 160, 166, 167, 172, 175, 179, 181, 187, 191, 192, 194, 195, 210, 211, 363, 367, 398, 401, 482
 виды ценофобные 69, 76, 77, 78, 84, 85, 89, 98, 102, 104, 111, 114, 121, 137, 139, 149, 154, 155, 158, 159, 166, 167, 172, 176, 179, 181, 187, 191, 192, 194, 210, 211, 356, 359, 362, 363, 364, 366, 398, 399, 425, 482
 виды шельфовые 434
 виды эврибатные 439
 виды-двойники 115
 виоленты 80
 вириопланктон 489
 водные массы прибрежные 9
 водораздел 333
 водосборный бассейн 333
 воды 400
 галоклин 342, 416, 498
 гамма-разнообразие 198
 гидросерия 219
 гидросерия мезотрофная 354
 гидросерия олиготрофная 354
 гидросерия эвтрофная 354
 гипонейстон 351
 гипоплейстон 508

- глубина компенсационная 497, 507, 511
 голопланктон 398, 489
 границы ривалитатные 125, 151
 группировка 76, 135, 203, 211
 даунвеллинг 507
 дельта 333
 демэкология 20
 долина реки 332
 ёмкость района таксономическая 208
 желоба глубоководные 430, 434
 затон 333
 зона кромки шельфа 455
 зона летнезелёных лесов 317
 зона эуфотическая 505
 зональность вертикальная 442, 452, 487
 зоопланктон 489, 490, 511, 514, 517
 исток 332
 ихтиопланктон 489
 климакс 23, 64, 69, 73, 123, 134, 195, 203, 213, 219, 440, 464
 климакс безлесный 214, 219, 249, 254, 298, 303, 330
 климакс климатический 69
 климакс лесной 219, 231, 233, 241, 242, 244, 245, 247, 248, 251, 252, 254, 256, 257, 272, 279, 286, 293, 298, 303, 304, 317, 325, 330
 климакс эдафический 112
 климакс-континуум 112
 компенсация карбонатная 436, 459
 комплекс биотический 58
 комплекс демулационный 66, 123
 континуализм 121
 коренные берега 331
 котидаль 417
 ксеросерия 219, 321
 лагуна 333
 ландшафт 14, 15, 16, 20, 133, 141, 169, 185
 ландшафт антропогенный 89, 100, 199
 ландшафт морской 14
 ландшафт наземный 14
 ларватон 398, 489
 леса неморальные 233
 леса субтропические 233
 леса тропические 233
 леса широколиственные 233
 лиман 333
 лимнофильный 342
 литораль 417, 433, 443, 450, 455
 литосерия 249
 лицензия 114
 макропланктон 489, 490
 макроэкология 17, 156
 масса водная 400
 масса водная прибрежная 10, 505
 меандры 332
 мегапланктон 490
 меженный период 331
 межень 331
 мезобенталь 454
 мезопелагиаль 505
 мезопланктон 490
 мезосерия 321
 меропланктон 398, 489
 метод биотагенетический 194
 метод биотических разрезов 210
 метод выделения конкретных биот 175, 210, 211, 280, 496, 499
 метод выделения ценотических систем 180, 187
 метод группирования регионов 182
 метод оценки сходства списков выделенных регионов 193
 метод соответствия ранга биогеографического региона рангу эндемичных таксонов 188, 468
 метод сравнения списков биот 169, 187, 278, 401
 метод типизации ареалов 502
 метод эндемичных таксонов 191
 микропланктон 490
 мощность границы 173
 надвид 115
 нанопланктон 490
 наяды 343
 нейстон 399, 490, 508, 509
 нектон 397, 489, 494, 510, 513, 516, 518, 520
 неоэндем 149
 ниша вакантная 114
 ниша виртуальная 113
 ниша опустевшая 114
 ниша потенциальная 113
 ниша реализованная 113, 148
 ниша свободная 114
 ниша фундаментальная 113, 148
 ниша экологическая 62, 113, 156, 203
 область выноса остатков 160
 область выселения нестерильная 160
 область размножения 160
 область сгущения границ ареалов 151, 175, 176, 210
 область стерильного выселения 160
 обрастание пелагическое 508, 509
 озёра галотрофные 339
 озёра гипертрофные 338

- озёра гиперэвтрофные 338
озёра гипотрофные 338
озёра димиктические 341
озёра дистрофные 336
озёра мезотрофные 338
озёра меромиктические 341
озёра мономиктические 341
озёра олигомиктические 341
озёра олиготрофные 337
озёра псевдоолиготрофные 339
озёра содовые 339
озёра сульфатные 339
озёра хлоридные 339
озёра эвтрофные 337
океаническое ложе 443
оппортунисты 83
пагон 399
палеоэндем 149
пампа 257
парцелла 73, 77
пациенты 80, 83
пелагиаль 9, 397, 493
перекат 332
петля микробная 497
пикноклин 342, 416, 498, 505, 521
пикноклин поверхностный 407
пикопланктон 490, 507, 511
плакор 239
планктон 397, 489, 519
планктон океанический 489
планктон сетной 490
планктонный парадокс 120
плейстон 490
плёс 332
площадь выявления 180
плюм 432
пойма 331
пойменные водоёмы 333
поликлимакс 112
полувид 115
популяция зависимая 160
природный комплекс 133
приток 333
прохорез 209
псевдоабиссаль 443, 449
псевдобатиаль 449
реликт 204, 205, 209
реликт биогеографический 204
реликт филогенетический 204
реофильный 336
рефугиум 148, 205, 209, 211, 401
речная система 333
рукав. 332
ряд сукцессионный 63, 123
синперата 174, 175, 177, 178
синэкология 20
система сукцессионная 60, 135
система ценоотическая 59
систематика 18
склон 154
склон материковый 433, 443
склон островной 433
слой звукорассеивающий 505, 508
слой нефелоидный 412
сообщество 17, 23, 32, 34
спираль Экмана 402
СС 58, 59, 216, 219, 220, 225, 227, 228, 229, 231, 233, 237, 239, 241, 244, 245, 246, 247, 249, 250, 253, 254, 257, 258, 265, 266, 267, 268, 269, 271, 272, 276, 278, 279, 280, 290, 293, 294, 296, 298, 302, 304, 305, 308, 312, 313, 316, 317, 321, 326, 328, 329, 330, 339, 400, 440, 442, 445, 464, 466, 487
старица 333
структурализм 23, 122
субклимакс биотопический 75, 280, 298, 303
субклимакс диаспорический 75, 203, 205, 304, 321, 325
субклимакс ретардационный 74, 214
субклимакс рецидивный 74, 251
сублитораль 434, 443, 446, 454
сублитораль верхняя 450, 455, 464
сублитораль нижняя 450, 455, 457
субмергенция 158, 463
сукцессия 15, 23, 27, 59, 62, 66, 69, 72, 123, 134, 497
сукцессия демутационная 65, 123, 255, 280
сукцессия экогенетическая 62, 123
супралитораль 443
тайга 233, 321
тайга северная 317
тайга южная 317
таксономия 18
таксоны амфибийные 358
таксоны архилимнические 360
таксоны вторично пресноводные 356, 358
таксоны вторичноводные 359
таксоны диадромные 356
таксоны дополнителные 357
таксоны замещающие 357
таксоны мезолимнические 359
таксоны неолимнические 359, 360

- таксоны облигатно пресноводные 358
 таксоны палеолимнические 359, 360
 таксоны первично пресноводные 356, 358
 таксоны первичноводные 359
 таксоны периферические 358
 таксоны спорадические 357
 таксоны телолимнические 360
 талассобатиаль 210, 449, 458
 тальвег 331
 термоклин 342, 498
 термоклин главный 457, 505
 термоклин сезонный 407
 террасы 332
 точки горячие 432
 троглобионты 354
 тропический дождевой лес 120
 ультраабиссаль 443, 455
 ультраолиготрофные озёра 337
 устье 332
 фауна сводная 367
 фемптопланктон 490
 филогеография 18
 фиталь 61, 422
 фитопланктон 489, 490, 511, 514, 517
 фронт 420
 фронт края шельфа 422, 457, 516
 фронт океанический 423
 фронт полярный 412
 фронт прибрежный 10, 455, 457, 516, 521
 хададь 443, 455
 хорология 144
 цветение фитопланктона 497, 498
 ценоклин 139
 ценотическая система 58, 85, 97, 98
 ценофилы 76, 84, 89
 ценофобы 76, 84
 центр аккумуляции 207
 центр перераспределения 209
 центр происхождения 207
 центр разнообразия 207
 цикл таксона 203
 циркумлитораль 443
 ЦС 60, 61, 62, 63, 64, 69, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 84, 85, 86, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 107, 109, 110, 111, 113, 114, 116, 118, 119, 121, 122, 123, 124, 126, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 139, 140, 142, 144, 150, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 162, 166, 167, 168, 171, 175, 176, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 185, 186, 187, 188, 191, 192, 194, 195, 196, 197, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 342, 344, 347, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 360, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 374, 375, 379, 395, 398, 400, 401, 398, 445, 446, 453, 459, 462, 472, 481, 482, 483, 487, 492, 493, 495, 496, 497, 504, 505, 513, 521, 522
 шельф 154, 402, 433, 463, 464
 эволюция когерентная 58
 эволюция некогерентная 58
 эдификатор 85, 214, 216
 экоклин 139
 экология 61
 экология вида 20
 экология особи 20
 экология популяционная 20
 экосистема 17, 23, 61, 133
 экосистемы азональные 239
 экосистемы зональные 239
 экосистемы интразональные 239
 экосистемы экстразональные 239
 экотон 23, 122, 123, 139, 420, 455
 эксклав 205, 211
 эксплеренты 80, 83
 элемент генетический 195, 426
 элемент географический 195, 426
 элемент исторический 195
 элемент миграционный 195
 элитораль 454, 455
 эндем 58, 195
 эпипелагиаль 412, 505, 520
 эпиплейстон 508
 эпсилон-разнообразие 198
 эстуарий 333
 эффект краевой 210
 эффект островной 475
 эффект пограничный 455
 эффективность границы 173

Словарь

В словаре даны краткие определения некоторых терминов, используемых в тексте и которые студенты наиболее часто просили объяснить. Во всех случаях первым стоит существительное, а вторым — прилагательное, независимо от практики использования терминов. Например, следует искать *основание логическое*, а не *логическое основание*. Рекомендую также использовать предметный указатель, поскольку для терминов, подробно рассмотренных и определённых в тексте, в словаре дано очень краткое формальное определение, или они вовсе не включены в словарь.

автохтонный (от греч. autos — сам и chthon — земля) — местный, аборигенный (о таксоне, органических веществах и т. п.), антоним — аллохтонный. Автохтонный таксон — таксон, формирование которого происходило в пределах его современного ареала.

аллохтонный (от греч. allos — другой, иной и chthon — земля) — не местный (о таксоне, органических веществах и т. п.), антоним — автохтонный. Аллохтонный таксон — таксон, формирование которого происходило за пределами его современного ареала.

амфи- (от греч. amphí — вокруг, около, с обеих сторон) — приставка к названию типа ареала, означающая: (1) распространение у разных берегов в пределах одной широтной зоны (амфибореальный, амфиатлантический, амфипацифический, амфитропический и т. п.); (2) О.Л. Крыжановский (2002) считает амфибореальным ареал, участки которого расположены в Северном и Южном полушарии, большинство исследователей называет такой ареал биполярным.

амплитуда экологическая — диапазон абиотических условий, в котором может функционировать СС система или существовать таксон.

ареал — площадь распространения (англ. — range, видовой ареал — species range).

ассектатор (термин В.Н. Сукачева) — виды, слабо воздействующие на окружающую среду, находящиеся под влиянием эдификаторов.

ассоциация — элементарная (т. е. не допускающую дальнейшего деления) (син)экологическую (сукцессионную) единица. Участок СС с одними и теми же господствующими видами и одной и той же сукцессионной тенденцией. Этот термин используют геоботаники, при изучении бентоса (особенно зообентоса) вместо него используют термины «биоценоз», «комплекс» и «сообщество», хотя это и не идентичные понятия. «Окончательное установление ассоциаций — последняя стадия исследования района, к которой следует переходить, лишь выяснив его сукцессионные ряды» (Разумовский, 1981: 84). В противном случае высока вероятность вместо ассоциации получить статистический артефакт.

афиталь — зона, в которой фотосинтез невозможен или же не покрывает расходов популяции на свою жизнедеятельность, расположена глубже фитали.

аутэкология — раздел **систематики**, изучающий биологию видов.

бентос — см. Главу 5.

биом (термин F. Clements (1916) от англ. biome, от греч. bios — жизнь и лат. окончания oma, обозначающего совокупность) в изначальном смысле — наименьшее сообщество: «the biome or plant-animal formation is the basic community unit» (Clements, Shelford, 1939: 20) в котором есть сукцессии и климакс, т. е., как об этом писал и сам F. Clements, это термин, близкий по смыслу, предложенному Mobius биоценозу, но подразумевающий квазиорганизм с сукцессиями и климаксом, а не просто статистический артефакт. Фактически в изначальном смысле термин Б эквивалентен принятому в данной книге термину ЦС. Позднее, термин Б стали использовать и континуалисты и в их использовании его смысл становился всё более расплывчатым, а требование функционального единства и сукцессионного развития в климакс было утрачено. В настоящее время под Б всё чаще подразумевают уже не отдельную экосистему, а совокупность экосистем какого-либо региона,

т. е. Б называют явления гораздо большего масштаба. Поскольку совокупность экосистем автор конкретной системы Б, выделяет по признакам, которые он считает существенными, у разных авторов смысл отдельных Б, и их число могут сильно различаться, т. е. использование термина стало субъективным.

биомасса — количество органического вещества на единицу площади или объёма. Различают сырую (с водой) и сухую (без воды) Б, а также Б, определяемую как количество органического углерода. Б. измеряют или в единицах веса или в единицах энергии.

биогеоценоз — то же, что и биоценоз. Многие полагают, что это — разные понятия: биоценоз считают чисто биологическим, поскольку в него входят только живые компоненты, а биогеоценоз — биолого-географическим, биолого-абиотическим и т. п. понятием, поскольку в него включают и неживые компоненты. С этим нельзя согласиться, поскольку с точки зрения самой точной из наук — логики, — главным для выделения категории является логическое основание деления, а не то, что попадает в эту категорию. Поскольку биоценоз и биогеоценоз выделяют на основе биотической компоненты, то это в своей сути — синонимы. О наличии абиотической компоненты можно вспоминать, а можно и нет, но объём выделяемого объекта от этого не изменится. Если же в качестве логического основания использовать абиотическую компоненту, то мы получим действительно принципиально отличное небиологическое понятие, например, ландшафт.

биота — список живого населения какого-либо региона неопределённого ранга, совокупности флоры и фауны. См. также *биота конкретная*.

биота конкретная — население, биота любого биогеографического выдела = биогеографического региона, если выдел естественный, то конкретная биота является суммой элементарных биот, входящих в данный биогеографический регион.

биота элементарная — население, биота минимального биогеографического выдела — биогеографического района = ареала ЦС.

биотоп — территория занятая данной экосистемой.

биофлота (термин П.П. Второва) — «исторически сложившийся комплекс видов и других систематических категорий определённого района» (Второв, Дроздов, 2001: 10), то же, что и биота

биоценология (термин Н. Gams (1918)) — в первоначальном смысле наука, изучающая растительность, в противоположность «биоценотике», изучающей остальные части сообщества, преимущественно животных. Ныне считают предметом биоценологии всё сообщество.

вагильность — «способность животного к расселению» (Воронов, 1963: 149). Возможно, этот термин следует применять и в отношении растений.

ватт — принятый в англоязычной литературе термин для обозначения горизонта литорали от нижней границы марша до среднего уровня малой воды сизигийного отлива, обычно для участков с малым уклоном дна.

виды дублирующие — термин, предложенный мной (2010) как замещающий термин эксплеренты в смысле С.М. Разумовского (но не в первоначальном Л.Г. Раменского (1938) для видов, дублирующих доминантов, становящихся массовыми лишь в случае экзогенного ослабления конкурентной мощи доминантов или при отсутствии доминантов по каким-либо причинам. При отсутствии экзогенного воздействия в составе ассоциации ДВ могут отсутствовать вовсе.

виды рудеральные (от лат. ruderalis — сорный) — сорные виды, синоним эксплерентов в смысле Л.Г. Раменского, термин Р в часто используют также в более неопределённом смысле для видов населяющих свалки, обочины дорог, вытопанные места и т. п., очень часто в их составе имеются заносные виды.

викарирующий (от лат. vicarius — заменяющий, замещающий) — о таксонах, замещающих друг друга в пространстве, см. комплементарный.

виолент (термин Л.Г. Раменского (1938)) — «энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией

жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды» (Раменский, 1938: 279). Синонимы: виды-«львы», виды-силовики.

воды — наиболее глобальные компоненты Мирового океана называют водами. Локальные воды называют **массами водными**, при этом указывают место их образования или иную отличительную особенность.

галоклин — разновидность пикноклина.

гильдия (термин Р.Б. Рут (1967)) — «группа видов, использующих один и тот же класс ресурсов среды одинаковым образом» (Фёдоров, Гильманов, 1980: 225), «группа видов, которые тесно связаны друг с другом своими нишами в пределах сообщества» (Уиттекер, 1980: 91).

голопланктон — виды, у которых в планктоне проходит весь жизненный цикл.

Гондвана (термин австрийского геолога Э. Зюсса, по имени древнего индийского племени гондов и района Вана в Индии) — древний материк, располагавшийся в Южном полушарии и объединявший существовавшие в то время части Южной Америки, Африки, Антарктиды, Австралии, а также Индостан, о. Мадагаскар и Аравию, существовал с начала палеозоя до конца карбона — начала перми.

границы ривалитатные — «(от латинского rivalitas, tatis — соревнование, конкуренция). Это будут те границы, которые обуславливаются существованием другого биологически близкого викарного вида, не допускающего данный вид распространяться в занятую им область в силу борьбы за существование. Иногда такую границу может обусловить целая комбинация видов, не дающая расселиться какому-либо виду далее» (Станчинский, 1922: 8). Здесь Г.р. понимаются шире, и как границы между ЦС. Как справедливо заметил С.М. Разумовский, фактически все границы в биосфере — ривалитатные.

движение ламинарное — см. **движение турбулентное**.

движение турбулентное — понятия турбулентного (с завихрениями) и противоположного ему ламинарного (без завихрений) течений ввёл в конце XIX в. ирландский физик Осборн Рейнольдс.

демерсальный — вид, проводящий большую часть своей жизни в придонном слое воды.

демэкология — раздел **систематики**, изучающий биологию видов с акцентом на популяционную структуру

доминант — вид, господствующий по тем или иным показателями, во многих сообществах доминирование не выражено; доминант не обязательно является эдификатором.

зона адаптивная — (термин Дж.Г. Симпсона) — экологическая ниша надвидового таксона. Существование А.з. доказывает объективный характер надвидовых таксонов. Эволюция СС вызывает изменения А.з. (см. также Симпсон, 1948; Северцев, 2005).

зона трофическая — совокупность бентосных сообществ, в которых доминирует одна трофическая группа.

климакс — ассоциация, которая в данных абиотических условиях (климат, глубина, обеспеченность пищей, освещённость и т. д. и т. п.) практически сбалансирована.

климакс-континуум — сочетание климаксовых сообществ, переходящих одно в другое в соответствии с изменением градиента условий внешней среды. Представление о К-К основано на неправильной интерпретации климакса (см. Главу 1).

комплекс биотический — то же, что **биота конкретная**.

комплекс демутиационный — совокупность демутиационных сукцессионных рядов и коренной ассоциации.

комплементарный (термин Ф.Д. Дарлингтона (1957) от англ. complementary) — «Здесь этот термин применяется к доминирующим, экологически эквивалентным, по-видимому, конкурирующим группам животных, которые взаимно дополняют друг друга. Эту географическую взаимосвязь я назвал комплементарной. Последнего слова в словарях нет, но я не нашел иного слова, чтобы выразить это значение»

(цит. по русскому переводу 1966: 30). Ареалы комплементарных таксонов дополняют друг друга в пространстве. Позднее смысл термина постепенно расширился и теперь К считают группы, ареалы которых дополняют друг друга в пространстве как частицы пазла, требование об экологической эквивалентности и конкуренции снято. Синонимы: взаимодополняющие, взаимоисключающие, или викарирующие группы.

консорция (термин В.Н. Беклемишева и Л.Г. Раменского (начало 1950-х гг.) — виды, связанные единой судьбой. Устранение одного вида, входящего в консорцию, влияет на судьбы других видов, входящих в неё. Вид, вокруг которого образуется консорция — консортоген, виды, ассоциированные с консортогеном — консорты. Устранение консортогена уничтожает консорцию (но не консортов). Например коралл *Lophelia* определяет судьбы, связанных с ним видов и является консортогеном. По значению к консортогену близки термины эдификатор и доминант. Эдификатор можно рассматривать как консортоген, консорцией которого является ассоциация, эдификатором которой он является, однако связь консортогена с консортами гораздо более очевидная и прямая, эдификатор же может влиять на входящие в сообщество виды как прямо, так и опосредованно. Доминант может быть, а может и не быть консортогеном (последнее обычно свойственно, например, сообществам рыхлых грунтов). Доминантом консортоген может быть, а может не быть (в тех случаях, когда образованная им консорция редка).

континуум — представление о том, что влияние видов друг на друга неспецифично. В результате их распределение образует непрерывный стохастический К.

Лавразия (термин австрийского геолога Э. Зюсса от Лаврентийского, т. е. Канадского щита и Азия) — древний материк, располагавшийся в Северном полушарии и объединявший существовавшие в то время части Северной Америки, Восточную Европу и внегондванские азиатские платформы (кроме Китайско-Корейской), существовал с начала девона до конца карбона — начала перми.

ларватор — совокупность планктонных личинок донных организмов.

лицензия (термин В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатова (Левченко, 1984; Левченко, Старобогатов 1986а,б, 1990)) — незанятая ниша, свободная нишевое пространство.

макроэкология — подразделение биологии, занимающееся «изучением обилия и распространения видов в крупных пространственных и временных масштабах» (Gaston, Blackburn, 1999: 16). На практике макроэкологи, анализируя базы данных с помощью математических методов и вычисляя различные индексы, пытаются найти закономерности, справедливые для данных, не использованных при анализе.

марш — принятый в англоязычной литературе термин (от англ. marsh — болото, топь) для обозначения горизонта литорали от нижней границы польдера (супралиторали) до среднего уровня полной воды квадратурного прилива, обычно для участков с малым уклоном дна.

мезофит — «термин, используемый по аналогии с термином «мезозой» для «средней эры» истории наземных растений. Границы мезофита и мезозоя по времени не совпадают: верхнюю границу мезозоя проводят (исходя из истории морских фаун) по границе мела и палеогена, а мезофита — по границе нижнего и верхнего мела» (Жерихин, 2003: 65).

население животное — совокупность сообществ животных (ассоциаций и группировок) какого-либо района. При характеристике ЖН, в отличие от фауны, учитывают и численные показатели видов (плотность поселения, биомасса, продукция и др.).

нейстон (термин Naumann (1917)) — обитатели приповерхностного слоя жидкой воды.

нектон — обитатели толщи воды, для которых характерны дальние миграции по горизонтали. В состав океанического нектона входят головоногие моллюски, рыбы

и китообразные, а в неритических районах, кроме них также рептилии (змеи, черепахи, крокодилы), птицы (пингвины, бакаланы и др.) и млекопитающие (ластоногие, сирены, выдры).

основание логическое — критерий, на основе которой произведено деление, проводимое при классифицировании объектов. Согласно правилам логики критерий должен быть единым для всей классификации. Любая классификация должна прежде всего соответствовать правилам логики, как наиболее точной науки, лежащей в основе научного познания вообще. Соблюдается это отнюдь не всегда. Если не выдерживать правила логики при классификации, то, по образному выражению В.Г. Мордковича, «впору сравнивать исследователей, сажающихся за письменный стол вечером, зимой или трезвыми» (Мордкович, 2001: 7).

Пангея (от греч. *pan-* — приставка, соответствующая русской всё- и *gaea* — Земля) — древний материк, образовавшийся в результате слияния Гондваны и Лавразии в районе северо-западной Африки и Северной Америки. Объединял все материки Земли и существовал с конца карбона — начала перми до конца триаса.

пациент (термин Л.Г. Раменского (1938) — см. Главу 1.

пикноклин — слой воды с резким вертикальным градиентом плотности. Основное экологическое значение П состоит в том, что он препятствует вертикальной циркуляции. Различают П, обусловленный резким изменением температуры (термоклин) и солёности (галоклин).

планктон — обитатели толщи воды, не совершающие дальние миграции по горизонтали (но могут совершать вертикальные миграции на 1000 м и более). Планктон образуют вирусы (вириопланктон), бактерии (бактериопланктон), водоросли (фитопланктон), простейшие, беспозвоночные, за исключением некоторых головоногих (зоопланктон) и многие костистые рыбы (ихтиопланктон). Хрящевых рыб в составе планктона нет. По размерам выделяют: 0,02–0,2 мкм — фемпто-, 0,2–2 мкм — пико-, 2–20 мкм — нано-, 20–200 — микро-, 0,2–2 мм — мезо-, 2–20 мм — макро- и >20 мм — мегапланктон (размеры отдельных планктонных организмов могут достигать нескольких метров и даже десятков метров). По постоянству пребывания в планктоне выделяют голопланктон, весь жизненный цикл которого проходит в планктоне (лишь покоящиеся стадии могут не входить в состав планктона) и меропланктон, у которого в планктоне проходит лишь часть жизненного цикла.

продукция (продукция общая) — скорость образования биомассы.

продукция чистая = **продукция общая** - дыхание.

плейстон (термин Schroter, Kirchner (1896)) — то же, что *нейстон*.

польдер (от голландского *polder* — осушённый участок земли, защищённый дамбой) — принятый в англоязычной литературе термин для обозначения супралиторали, т. е. пояса выше максимального уровня полной воды сизигийного прилива, обычно для участков с малым уклоном дна.

прохорез (термин Н. Termier и G. Termier (1956)) — перемещение ареала таксона или сообщества в пространстве в геологическом масштабе времени.

растительность — совокупность растительных сообществ (ассоциаций и группировок) какого-либо района. При характеристике Р, в отличие от флоры, учитывают и численные показатели видов (плотность поселения, биомасса, продукция и др.).

регрессия (от лат. *regressio* — движение назад) — понижение уровня Мирового океана.

реликт (от лат. *relictum* — остаток) — один или несколько таксонов или экосистем, сохранившихся от исчезнувших, более широко распространенных в прошлом биот.

система сукцессионная (СС) — разновидность **системы ценотической** с развитыми сукцессионными рядами. Формируются в тех случаях, когда биота способна существенно видоизменять свой биотоп.

- система ценотическая (ЦС)** — элементарная единица биосферы, способная удерживать занимаемую ею территорию (акваторию) неограниченно долго в условиях относительно стабильного климата (абиотического окружения). Подробнее см. Главу 1.
- систематика** — наука о разнообразии организмов.
- спрединг** — комплекс явлений, связанных с восходящими токами магмы, выражается в рельефе океанов в виде срединно-океанических хребтов, на суше и морях в виде трещин — рифтовых зон, в зона С образуется океаническая кора и расположены гидротермы. Основные зоны современного вулканизма и землетрясений.
- СС** — сокращение термина «**система сукцессионная**», принятое в данной книге.
- станция** (термин, восходящий, вероятно, к старорусскому военному термину «стацѣя» от от лат. *statio* — место остановки войск в походе и заготовки провианта, более позднее значение (Даль (1863–1866) — стан, станок *сиб.* станция, почтовый стан); однокоренное слово — стационар, в современном польском — *stacja* = станция) — место обитания вида в конкретной экосистеме.
- стенотопный** (термин G. Enderlein (1908)) — вид, входящий в состав одного биоценоза.
- субдукция** — комплекс явлений, происходящий в активных окраинах океанических платформ, выражается в рельефе в виде глубоководных желобов на границе плит, горами по краю материковых платформ, островными дугами. Центры современного вулканизма и землетрясений.
- субклимакс биотопический** — возникает, когда условия на данной площади выходят за пределы экологической амплитуды данной СС, но нет других СС, что смогли бы заселить данный участок.
- субклимакс диаспорический** — возникает, если виды следующей сериальной ассоциации по какой-либо причине не могут попасть в данное место, а, следовательно, не может сформироваться следующая сериальная ассоциация.
- субклимакс ретардационный** — возникает при крайнем замедлении смены под влиянием постоянно действующих факторов, не вызывающих нарушения ассоциации.
- субклимакс рецидивный** — возникает при частом повторении одних и тех же нарушений, возвращающих СС в данном месте на уже пройденную сукцессионную стадию. При этом ни последовательность сериальных стадий, ни скорость протекания сукцессии не отличаются от нормальных, иными словами, рецидивный субклимакс лишен какой-либо качественной специфики. Это частный случай обычного явления «нарушение — восстановление», отличающийся лишь значительной частотой нарушений. Частые нарушения создают лишь видимость стабильности, тогда как в действительности не происходит не только остановки, но даже замедления сукцессии.
- сукцессия** (термин F. Clements, от лат. *successio* — наследование) — последовательная смена ассоциаций, движущая сила С — несбалансированный обмен ассоциаций. О различных смыслах, вкладываемых в термин С см. Главу 1.
- таксоцен** — часть экосистемы, выделенная по принадлежности к одному таксону (например, малакоцен — моллюски одной экосистемы, ихтиоцен — рыбы).
- термоклин** — разновидность **пикноклина**.
- Тетис** (по имени древнегреческой богини Фетиды, по-английски *Tethys*) — древний океан, разделявший Гондвану и Лавразию.
- трансгрессия** (от лат. *transgressio* — переход) — повышение уровня Мирового океана.
- фауна** — список таксонов животных, обитающих на определённом участке поверхности Земли. См. также **население животное** и **биота конкретная**.
- фиталь** — зона океана, в которой возможен фотосинтез, в результате которого продуцируется больше энергии, чем тратится на поддержание популяции фотосинтетика. Глубже Ф. расположена **афиталь**.
- флора** — список таксонов растений (обычно также и грибов), произрастающих на определённом участке поверхности Земли. Для списков отдельных групп и таксонов

- используют термины «бактериофлора» — флора бактерий, «микофлора» — флора грибов и т. п. См. также флора конкретная и растительность.
- флора конкретная** (термин А.И. Толмачева (1931)) — флора любого фитогеографического выдела = фитогеографического региона, если выдел естественный, то конкретная биота является суммой элементарных биот, входящих в данный биогеографический регион.
- флора элементарная** (термин А.И. Толмачева (1931)) — флора минимального фитогеографического выдела = фитогеографического района.
- флорула** — то же, что **флора конкретная**.
- хорология** (термин Е. Наескел (1834–1919), от греч. choros — место, пространство и logos — смысл, понятие, суждение) — наука о пространственном распределении организмов, обычно используется при изучении явлений биогеографического масштаба.
- хорон** (термин предложен О.Л. Крыжановским (1987)) — биогеографическая единица любого ранга.
- ценофилы** (термин С.М. Разумовского (1969)) — виды, входящие в состав любой ассоциации данной СС.
- ценофобы** (термин С.М. Разумовского (1969)) — «группа видов, не входящих в цено-тические системы и существующих в специфических условиях отсутствия биотического давления» (Разумовский, 1969: 25).
- циркалитораль** — то же, что **элитораль**.
- ЦС** — сокращение термина «**система цено-тическая**», принятое в данной книге.
- эвапориты** — осадочные породы, образующиеся в результате испарения воды: каменная соль, гипс, ангидрит, доломит.
- эволюция когерентная** (термин В.А. Красилова (1969)) — биотически регулируемая эволюция.
- эволюция некогерентная** (термин В.А. Красилова (1969)) — эволюция проходящая вне влияния окружающих экосистем. По-видимому, в таких условиях скорость эволюции приближается к максимально возможной.
- эвритопный** (термин G. Enderlein (1908)) — вид, входящий в состав многих биоценозов.
- эдификатор** (термин В.Н. Сукачева, от лат. aedificator — строитель) — виды, создающие в результате своей жизнедеятельности, сильно изменённую среду, в которой вместе с ассектаторами формируют сообщества, см. также консорция. В англоязычной литературе термину Э близок по смыслу термин key-species (ключевой вид), однако, не всякий ключевой вид — эдификатор и наоборот.
- экосистема** (термин английского геоботаника Tensley) — в современной литературе под экосистемой обычно понимают население произвольно выделенной в соответствии с задачами исследования части поверхности Земли. Подробнее см. Главу 1.
- экотон** (термин F. Clements англ. ecotone, от греч. oikos — дом, место и tonos — оттенок) — переходная полоса между сообществами, см. соответствующий раздел Главы 1.
- эксплеренты** (термин Л.Г. Раменского (1938)) «фигурально уподобляющиеся шакалам, имеют очень низкую конкурентную мощьность, но зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они и вытесняются последними» (Раменский, 1938: 280). Синоним — рудеральные виды. С.М. Разумовский, изменив первоначальный смысл термина, называл Э конкурентно слабые ценофильные виды, для которых я, во избежание путаницы, предлагаю термин виды дублирующие.
- экосистемы азональные** — с позиций континуализма — экосистемы, распространение которых не укладывается в принятую данным автором схему зональности, связанная не с климатом, а с отличающимися от распространённых в данной местности

условиями (обычно экстремальными) и при этом могущих быть найденными в любой зоне, например сообщества водоёмов или антропогенные (обрастаний, полей, заливных лугов, городов). Никогда не образуют зоны. Обычно ареал отдельных видов А.э. охватывает несколько зон, иногда ареал почти космополитический (ряска *Lemna minor*, тростник *Phragmites communis*), но многие виды имеют ограниченные ареалы. Например, *Victoria regia* растёт только в районах, где никогда не бывает заморозков. Структурализм не признаёт существование А.э., считая их артефактом неадекватной классификации ассоциаций (см. Главу 3). См. также **экосистемы интразональные** и **экстразональные**.

экосистемы интразональные — с позиций континуализма — экосистемы, распространение которых не укладывается в принятую данным автором схему зональности, связанная не с климатом, а с отличающимися от распространённых в данной местности условиями (обычно экстремальными) и при этом могущих быть найденными в некоторых зонах, например экосистемы солончаков или сфагновых болот. Никогда не образуют зоны. Структурализм не признаёт существование И.э., считая их артефактом неадекватной классификации ассоциаций (см. Главу 3). См. также **экосистемы аazonальные** и **экстразональные**.

экосистемы экстразональные (термин И.К. Пачоского (1915)), изначально применённый к растительности) — с позиций континуализма участки зональных экосистем, расположенные за пределами своей зоны. Например, дубравы в зоне тайги или степей. Структурализм не признаёт существование Э.э., считая их артефактом неадекватной классификации ассоциаций (см. Главу 3). См. также экосистемы аazonальные и интразональные .

элемент — термин, используемый в биогеографии (особенно в фитогеографии) для группы видов, объединяемых по различным биогеографическим признакам. См. **Э генетический, Э миграционный, Э исторический, Э географический**.

элитораль — то же, что сублитораль нижняя (см. Главу 5).

элемент генетический — виды, возникшие в одном месте.

элемент географический — виды, имеющие одинаковые современные ареалы.

элемент исторический — виды, мигрировавшие в данный район в одно время.

элемент миграционный — виды, мигрировавшие в данный район одним путём.

эндем (от греч. endemos — местный) — таксон, обитающий в пределах какого-либо района. Обычно термин употребляют в написании «эндемик», но А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов считают это этимологически неверным, хотя Биологический энциклопедический словарь (1986) форму «эндемик» считает основной и эта форма гораздо шире распространена в литературе. Я лично верю больше А.И. Кафанову, чрезвычайно дотошному в таких деталях.

эндемик — см. эндем.

Литература

- Абдурахманов Г.М., Криволицкий Г.М., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. 2003. Биogeография. Учебник для студентов высших учебных заведений, обучающихся по географическим и экологическим специальностям // М.: Академия. 480 с.
- Абдурахманов Г.М., Лопатин И. К., Исмаилов Ш.И. 2001. Основы зоологии и зоогеографии. Учебник для студ. высш. пед. учебн. заведений // М.: Академия. 496 с.
- Абросов В.Н. 1987. О видообразовании в озёрах. М. Наука. 86 с.
- Агаджанян А.К. 2004. Отряд Proboscidea: страницы истории // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.6. М.: ПИН РАН.
- Азовский А.И. 2003. Пространственно-временные масштабы организации морских донных сообществ // Дисс. доктора биологических наук, М.: 291 с.
- Азовский А.И. 2010. [Анализ применимости индекса Престона в биогеографии] // В: Жирков И.А. 2010. Жизнь на дне, М. КМК. С. 351–353.
- Аладин И.В. и др. 2004. Роль чужеродных видов животных в экосистеме Аральского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах // М.: КМК. С. 275–296.
- Алехин В.В. 1926. Современное состояние вопроса о классификации русских степей // Дневн. Всесоюз. съезда ботаников. М. С.23–24.
- Алехин В.В. 1936. Растительность СССР в её основных зонах // Вальтер Г., Алехин В. 1936. Основы ботанической географии. М.-Л.: Биомедгиз. С. 306–694.
- Алехин В.В. 1944. География растений (Основы фитогеографии, экологии и фитоценологии). Второе переработанное и дополненное издание. Допущено ВКВШ в качестве учебного пособия для педагогических вузов и университетов // М.: Советская наука, 455 с.
- Алехин В.В. 1950. География растений (Основы фитогеографии, экологии и фитоценологии). Третье издание. Пособие для педагогических институтов. М.: Советская наука, 420 с.
- Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С. География растений // М.: Учпедгиз, 1957, 520 с.
- Алехин В.В., Кудряшов Л.В., Говорухин В.С. 1961. География растений с основами ботаники // М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР, 532 с.
- Алимов А.Ф. и др. 2004. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределы исторического ареала: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах // КМК. М.: С. 16–43.
- Алисов Б.П. 1956. Климат СССР. Изд-во МГУ, 126 с.
- Андреев Н.И. 1999. Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск, 452 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. 2001. Современный кризис экосистемы Аральского моря как модель эволюции биот // «Эволюция жизни на земле». Материалы II международного симпозиума 12–15 ноября 2001 г. Томск, 2001 С. 41–43.
- Андреева С.И. 2001. Двустворчатые моллюски Аральского моря в условиях экологического кризиса // Дисс. докт. биол. наук, М.: МГУ, 320 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. 2003. Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса // Омск С. Изд-во Омского государственного педагогического университета, 382 с.
- Андрияшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Диссертация на учёную степень кандидата биологических наук. Л.: Изд-во ЛГУ. 187 с.
- Андрияшев А.П. 1953. Древнеглубоководные и вторичноглубоководные формы рыб и их значение для зоогеографического анализа // Очерки по общим вопросам ихтиологии / под ред. Г. У. Линдберга. М.; Л.: Изд-во АН СССР.
- Андрияшев А.П. 1966 (Andrijashev A.P.). The problem of life community associated with the Antarctic fast ice // S.C.A.R. Symposium on Antarctic Oceanogr., Santiago, Chile.
- Андрияшев А.П. 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука С. 117–138.
- Андрусов Н. 1903. О двух новых родах гастропод из апшеронского яруса // Тр. С-Петербург. о-ва естествоиспытателей, Т.31. Вып.5.
- Аноним 1928. Комиссия по вопросу об однообразной номенклатуре морских зон // Тр. 2 Всесоюзн. гидрол. съезда, Л.: Гос. гидрол. ин-т, Ч.1. С. 114–116.
- Афанасьева Э.Л., Шамараев М.Н. 2006. Многолетние изменения зоопланктона пелагиали озера Байкал в период глобального потепления // В сб.: «Состояние и проблемы продукционной гидробиологии», М, КМК, С. 253–265.
- Балькин П.А. 2007. Ихтиоцены западной части Берингова моря: состав, промысловая значимость и состояние запасов // Автореферат диссертации... доктора биологических наук, М.: ВНИРО, 50 с.
- Бальзак О. Отец Горюи
- Бандурин К.В. 2007. Креветки (Crustacea, Decapoda, Natantia) северной части Охотского моря: распространение, биология и перспективы промыслового использования // Автореф. дисс. канд. биол. наук, М.: ВНИРО, 23 с.

- Баскаков Г.А. и др. 1987. Гидрологические и ледовые условия шельфовой зоны Арктических морей // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики, М.: Наука. С. 15–48.
- Бей-Биенко Г.Я. 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // ЖОБ, Т.27, №1.
- Бей-Биенко Г.Я. 1971. Общая энтомология // М.: Высшая школа. 479 с.
- Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП, Отд. биол. Т.56. Вып.5 С. 3–30.
- Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 291 с.
- Беклемишев К.В. 1982. О природе биогеографических доказательств // В кн. Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 5–11.
- Белковский С.А. 2014. Интервью М. Козыреву // Телеканал «Дождь» 23:35 21 июля 2016.
- Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1981. География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства // Новосибирск, Наука. Сибирское отделение, 278 с.
- Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1983. География стрекоз (Odonata) Меридионального фаунистического царства // Новосибирск, Наука. Сибирское отделение, 153 с.
- Беляев Г.М. 1966. Донная фауна наибольших глубин Мирового океана. М.: Наука. 248 с.
- Беляев Г.М. 1974. О возрасте глубоководной фауны океана и ультраабиссальной фауны желобов // Бюлл. МОИП, Отд. биол., Т.69, Вып.5.
- Беляев Г.М. 1977. Пути формирования глубоководной фауны // Ред. Виноградов М.Е.: Биология океана. I. Биологическая структура океана. М.: Наука. С. 205–218.
- Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г., Виноградова Н.Г., Виноградов М.Е., Зенкевич Л.А. 1959. О схеме вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР, Т.129, №3.
- Берг Л.С. 1920. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха // Изв. Академии наук С. 273–302.
- Берг Л.С. 1934. Об амфибореальном распространении морской фауны в Северном полушарии // Известия Географического общества, Т. 66, Вып.1 С. 69–78.
- Берг Л.С. 1947. Климат и жизнь. 2-е переработанное и дополненное издание. М.: ОГИЗ, Государственное издание географической литературы, 356 с.
- Берг Л.С. 1948. Байкал, его природа и значение в народном хозяйстве. Из-во Об-ва по распространению полит. и научных знаний
- Берг Л.С. 1949а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии Наук СССР, Т.30, Вып. 1–3, 1307 с.
- Берг Л.С. 1949б. Очерки по физической географии. Изд-во АН ССР: 280–338.
- Берг Л.С. 1955. Природа СССР. 3-е изд. М. Географгиз.
- Беренбойм Д.Я. 1980. Физико-географические закономерности изменчивости сроков нереста морских промысловых рыб в пределах ареалов // В сб. «Проблемы морской биогеографии», тез. докл. Всес. Совещ., Владивосток С. 13–14.
- Бианки В.Л. 1918. Пересмотр положений // Известия Ак. Наук, №1 стр. 30.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества М.: Мир. Т.1, 667 с., Т.2, 477 с.
- Бизина Е.В. 1997. Соотношение пресса хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции структуры и функционирования сообществ: обзор гипотез // ЖОБ Т.58, №5. С. 26–45
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах // М.: КМК. 436 с.
- Бирс А. 1966. Словарь сатаны // В сб. Словарь сатаны и рассказы, пер. с английского, М.: Художественная литература, 287 с.
- Бирштейн Я.А. 1946. Фауна материковых водоёмов. В кн.: Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. География животных. Для географических факультетов // М.: Советская наука. С. 223–249.
- Бирштейн Я.А., Виноградов М.Е. 1966. Смена способа питания как причина таксономической обособленности глубоководной фауны // Второй международный океанографический конгресс, Тезисы докладов, М.: Наука, С. 43–44.
- Бобринский Н.А. 1951. География животных. Для географических факультетов педагогических институтов // М.: Просвещение. 384 с.
- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. 1946. География животных. Для географических факультетов // М.: Советская наука, 455 с.
- Бобров В.В., Неронов В.М. 1993. Проблема экотонов в зоогеографии // Изв. АН, Сер. биол, №1 С. 896–902.
- Бобров В.В., Неронов В.М. 1995. О границе между палеарктическим и индо-малайским фаунистическими царствами на территории Китая (по данным о распространении грызунов // ЗЖ, Т. 74, Вып. 12 С. 94–105.
- Богданов И.П. 1990. Моллюски подсемейства Oenopotinae (Gastropoda, Pectinibranchia, Turridae) морей СССР // Фауна СССР. Моллюски. Т.5, Вып.3, Л.: Наука. 223 с.
- Богданов К.Т. 1975. Приливы Мирового океана // М.: Наука. 116 с.
- Боекоров Г.Г. 2001. Систематика и происхождение современных лосей. Новосибирск. Наука. 120 с.
- Бондарчук Л.Л. 1980. Некоторые данные по фотосинтезу бентосных диатомей Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука. С.108–118.

- Бордовский О.К., Гусарова А.Н., Винтовкин В.Р., Соколова И.А., Стунжас П.А. 1980. Гидрохимическая характеристика экосистемы // Экосистемы пелагиали Перуанского района, М.: Наука. С. 29–49.
- Бородин Р.Г. 1996. Киты: меры регулирования промысла и состояние запасов. М. Изд-во ВНИРО. 207 с.
- Борхес Х.Л. 1994. Кафка и его предшественники // Сочинения в трёх томах. Т.2. Полярис С. 89–91.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО, т.4 С. 5–126.
- Брызгин В.Ф. 1973. Амфиподы (Amphipoda, Crustacea) Баренцева моря // Автореф. дисс., Петрозаводск, изд. КГУ, 19 с.
- Булгаков М.А. 1973. Мастер и Маргарита.
- Бульон В.В. 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоёмов // Тр. ЗИН Т. 89, Л. Наука, 150 с.
- Бульон В.В. 1994. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах // Тр. ЗИН Т. 216, С-П Наука, 222 с.
- Бурков В.А. 1980. Общая циркуляция Мирового океана // Л., Гидрометеиздат, 253 с.
- Бурков В.А., Булатов Р.П., Нейман В.Г. 1973. Крупномасштабные черты циркуляции вод Мирового океана // Океанология, Т. 13, Вып. 3, С. 395–403.
- Бурковский И.В. 1992. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ // Издательство МГУ, 208 с.
- Бурковский И.В. 2006. Морская биогеоэкология. Организация сообществ и экосистем. М.: КМК 285 с.
- Буруковский Р.Н. 1984. Об уточнении схемы вертикальной зональности морской донной фауны // Океанология, Т.24, вып.3 С. 515–518.
- Буш Н.А. 1917 (1918). Главнейшие термины флористической фитогеографии // ЖРБО. Т.2. С. 19–21.
- Бугаев А.В. 2015. Биология и функциональная структура ареалов тихоокеанских лососей в период преднерестовых миграций в исключительной экономической зоне Российской Федерации // Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Петропавловск-Камчатский. 492 с. http://www.vniro.ru/files/disser/2015/bygaev_dissertaciya.pdf
- Буяновский А.И. 1994. Двустворчатые моллюски Камчатки и перспективы их использования // М.: ВНИРО, 99 с.
- Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: Изд-во ВНИРО, 306 с.
- Быков Д. 2004. Орфография. М.: Вагирус, 686 с.
- Бьерке А.Р. 1993. Норвегия. Гонконг: Изд. «М. Томкинсон». 128 с.
- Вавилов Н.И. 1931. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции.. Т. 26, вып. 3 С. 109–134.
- Вагнер И., Шнейдерова Н. 1984. Царь зверей — не лев // Братислава. Обзор. 210 с.
- Вагнер Я. 1987. Африка: рай и ад для животных // М. Мысль. 352 с.
- Вальтер Г. 1968. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. I. Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс. 551 с.
- Вальтер Г. 1975а. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. II. Леса умеренной зоны. М.: Прогресс. 424 с.
- Вальтер Г. 1975б. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. III. Тундры, луга, степи, внутритропические пустыни // М.: Прогресс. 428 с.
- Вальтер Г. 1982. Общая геоботаника. М. Мир, 261 с.
- Вальтер Г., Алехин В.В. 1936. Основы ботанической географии. М-Л, ___ с
- Ванд-дер-Спуль С. 1988. Характер распространения планктонных организмов и видообразование: заря биогеографии пелагиали // В: Биосфера. Эволюция, пространство, время, М., «Прогресс», С. 251–291.
- Василенко С.В. 1974. Капреллиды (морские козочки) морей СССР и сопредельных вод // Определители по фауне..., № 107 Л. Наука 288 с.
- Васильев С.А. 2001. Сибирь и первые американцы // Природа, № 8.
- Верещагин Г.Ю. 1935. Два типа биологических комплексов Байкала // Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР, Т. 6, С. 199–212.
- Верещагин Г.Ю. 1940а. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры // Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР, Т. 10, С. 73–239.
- Верещагин Г.Ю. 1940б. Загадка флоры и фауны Байкала // Вестн. знания, Вып. 11/12.
- Верещагин Н.К. 1971. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР // Материалы по фауне антропогена СССР. Л.: Наука. С. 200–232 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 49).
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. 1985. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. Л. С. 3–38 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 131).
- Верещака А.Л. 2000. Глубоководная бентопелагиаль: жизнь у дна // М.: Научный мир, 240 с.
- Верещака А.Л. 2003. Биология моря // М.: Научный мир, 192 с.
- Верещака А.Л., Гебрук А.В. 2002. Креветки (Decapoda Macrura Natantia) // В кн.: Биология гидротермальных систем, М.: КМК С. 185–197.

- Верпоорте А. 2008. Географический ареал человека современного типа: динамика северной границы ареала человека при переходе от плейстоцена к голоцену (<25→=8 тыс.л.н.) // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.), М, КМК, С. 489–518.
- Ветхий завет. <http://www.patriarchia.ru/bible/gen>
- Виноградова Н.Г. [Vinogradova N.G.] 1962. Vertical zonation in the distribution of deep-sea benthic fauna in the ocean // Deep-Sea Research, V.8 С. 245–250.
- Виноградова Н.Г. 1956. Зоогеографическое районирование абиссали Мирового океана // Докл. АН СССР, Т.3, №1.
- Виноградова Н.Г. 1958. Вертикальное распределение глубоководной донной фауны // Труды ИА АН СССР, Т.27 С. 86–122.
- Виноградова Н.Г. 1977. Фауна шельфа, материкового склона и абиссали // В кн.: Биология океана. Биологическая структура океана М.: Наука Т.1 С. 178–198.
- Волков П.В. 2008. Феномен Адама. Экспериментальная археология о человеке до Потопа. Новосибирск. Издательский дом «Сова». С. 265–294.
- Вомперский С.Э. и др. 1999. Заболоченность России как фактор связывания атмосферного углерода // В сб.: Кружоворот углерода на территории России. НТП «Глобальные изменения природной среды и климата» под ред. Заварзина Г.А. М.: Миннаука РФ. С. 124–145.
- Воронина Н. М. 1969. Планктон Южного океана // В кн.: Атлас Антарктики, Л, Гидрометеиздат, Т.2, С. 496–515.
- Воронина Н. М. 1985. Экосистемы пелагиали Южного океана // М, Наука, 206 с.
- Воронов А.Г. 1963. Биогеография с основами биологии. Изд-во МГУ, 229 с.
- Воронов А.Г. 1976. Общие вопросы биогеографии и её основные направления на современном этапе // Итоги науки и техники. Биогеография. Т.1. Общие вопросы и основные направления исследований современной биогеографии. Под ред. В.М. Неронова. М.: ВИНТИ. С. 8–97.
- Воронов А.Г. 1987. Биогеография с основами экологии. 2-е издание. М, 261 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г. 2002. Биогеография с основами экологии. Учебник для студентов высших учебных заведений, обучающихся по географическим и экологическим специальностям // М.: Изд-во МГУ, Высшая школа, 392 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. 1985. Биогеография мира. Учеб. для студ. географ. спец. ун-тов // М.: Высшая школа, 272 с.
- Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность 2004 // М.: Наука. кн. 1 479 с, кн. 2. 575 с.
- Второв П.П. 1980. Подходы и методы современной синтетической биогеографии// Современные проблемы зоогеографии. М. Наука. С. 31–60.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. 2001. Биогеография. М. Валгис. 184с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. 2001. Биогеография. М. Владос, 304 с.
- Галкин С.В. 2002. Пространственно-экологическая структура и география гидротермальных сообществ // В кн.: Биология гидротермальных систем, М.: КМК. С. 363–409.
- Галкин Ю.И. 1964. Многолетние изменения в распределении двустворчатых моллюсков в южной части Баренцева моря // Тр. ММБИ Вып. 6(10). М.–Л.. С. 22–40.
- Галкин Ю.И. 1976. Распределение моллюсков семейства Trochidae (Gastropoda, Prosobranchia) Баренцева моря // Донная фауна краевых морей СССР, М.. С. 61–76.
- Галкин Ю.И. 1986. Многолетние изменения донной фауны // Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря, Апатиты. С. 43–52.
- Галкин Ю.И. 1991. Многолетние изменения донной фауны под влиянием климата (на примере моллюсков Баренцева моря) // Автореф. дисс... доктора биол. наук, Л., ЗИН, 46 с.
- Гаузе Г.Ф. [Gause G.F.] 1934. The struggle for existence. Baltimore: Williams a Williams. (перепеч.: New York: Dover, 1971).
- Гаузе Г.Ф. 1999. Борьба за существование. Институт Зоологии Московского Университета. Электронная Версия. <http://www.gause.com/titpagru.htm>
- Гебрук А.В. 1990. Глубоководные голотурии семейства эльпидид. М.: Наука. 160 с.
- Гептнер В.Г. 1936. Общая зоогеография. М.–Л., Биомедгиз, 548 с.
- Гершанович Д.Е., Елизаров А.А., Сапожников В.В. 1990. Биопродуктивность океана // М.: Агропромиздат, 438 с.
- Гиляров А.М. 1988. Соотношение органицизма и редуционизма как основных методологических подходов в экологии // ЖОБ, Т. 49, №2, С. 202–217.
- Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология. Изд-во МГУ, 191 с.
- Гиляров А.М. 1992. Сто двадцать пять лет «экологии» Эрнста Геккеля // Журнал общей биологии, Т.53, №1, С. 5–17.
- Гладенков Ю.Б. 1978. Морской верхний кайнозой северных районов. М.: Наука. 194 с.
- Голиков А.Н. 1963. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Volten // Фауна СССР, Нов. сер., Л., Наука. Вып. 85. 218 с.
- Голиков А.Н. 1980. Моллюски Vuccininae Мирового океана // Фауна СССР, Л., Наука. Т. 5, вып. 2, 466 с.

- Голиков А.Н. 1982. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 94–99.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1972. Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов // Докл. АН СССР. Т. 203, № 5. С. 1190–1192.
- Городков К.Б., 1986. Трёхмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II // Энтомологическое обозрение, Т.65, №1. С. 81–95.
- Грабовский В.И. 1995. Зоны вторичного контакта: эффекты отбора против гибридов, ассортативности спариваний и конкуренции // ЖОБ Т.56 №3. С. 291–309.
- Грабовский В.И. 2005. <http://nature.air.ru/models/models.htm>
- Грант В. 1980. Эволюция организмов. М.: Мир. 407 с.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М.: Мир. 488 с.
- Григорьева Н.М. 2014. География растений. Учебное пособие. М. КМК. 400 с
- Гроссвальд М.Г. 1983. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука. 216 с.
- Грузов Е.Н. 1980. Батиметрия морских звезд и история формирования шельфовой фауны Антарктиды // Проблемы морской биогеографии. Владивосток ДВНЦ ИБМ. С. 29–31.
- Гурьянова Е.Ф. 1951. Бокоплавцы морей СССР и сопредельных вод. Определители по фауне СССР (Вып. 41). Л.: Наука. 1033 с.
- Гурьянова Е.Ф. 1957. К зоогеографии Арктического бассейна // Материалы наблюдений научно-исследовательских дрейфующих станций «Северный Полюс-3» и «Северный Полюс-4» 1954/55 года, Т. 1, Л., Изд-во «Морской транспорт», С. 343–355.
- Гурьянова Е.Ф. 1964. Зоогеографическое районирование донной фауны Мирового океана (донная фауна материковой отмели) // Физико-географический Атлас Мира, карта 686 и объяснительная записка к ней, М.: Изд-во АН СССР и ГУГК ГГК СССР.
- Гурьянова Е.Ф. 1972. Зоогеографическое районирование моря // Исследования фауны морей, Вып.10(18). С. 8–21.
- Давиташвили Л.Ш. 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений крымско-кавказской нефтеносной провинции. Государственное научно-техническое нефтяное изд-во, Л-М. 168 с.
- Данилкин А.А. 2009. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: КМК, 310 с.
- Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс. 518 с.
- Дерюгин К.М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Записки Импер. акад. наук, т.34, сер.8, 929 с.
- Дерюгин К.М. 1924. Баренцево море по Кольскому меридиану (33°30' в.д.) // Тр. Северной научно-промышленной эксп., вып.19, 103 с.
- Детинова Н.Н. 1993. Вертикальное распределение полихет у побережья Намибии // Питание морских беспозвоночных в разных вертикальных и широтных зонах, ИО РАН. С. 56–65.
- Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир 184 с.
- Джолли Э., Джолли Р. 1990. Экономика Мадагаскара и охрана окружающей среды: трагедия, в которой никто не виноват. В: Мадагаскар. М. Прогресс. С. 253–260.
- Дзунино, Дзуллини, 2011. Биогеография (эволюционные аспекты). Москва, Итало-российский институт экологических исследований и образования. 317 с.
- Дигас Л.А. 1969. Распределение фораминифер в современных осадках Баренцева моря и пограничных с ним участках Гренландско-Норвежского бассейна. Автореф. канд. дис., Саратов, изд. СГУ, 27с.
- Динесман Л.Г и др. 1989. История степных экосистем Монгольской народной республики. М. Наука. 215 с.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. Моря СССР. М.: изд-во МГУ, 192 с.
- Долгов А.В. 2012. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценоза Баренцева моря // Автореферат дис. д.б.н. ВНИРО. 48 с.
- Дорогогостайский В.Ч. 1923. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал // Сб. трудов проф. и преод. Иркутск. ун-та., Вып. 5, С. 103–131.
- Достоевский Ф.М. Записки из мёртвого дома
- Думнов и др. 2001. Природные ресурсы и окружающая среда России (аналитический доклад) // М.: НИИ-Природы РФФИ, 572 с.
- Дыбская Т.И., Разумовский С.М. 1978. О границе двух ботанико-географических районов на юге Московской области // Бюллетень Главного ботанического сада, Выпуск 109 М.: Наука. С. 33–37.
- Дьяконов А.М. 1945. Взаимоотношения арктической и тихоокеанской морских фаун на примере зоогеографического анализа иглокожих // Журн. общ. биол. Т. 6. № 2. С. 125–155.
- Дьяконов А.М. 1950. Фауна иглокожих Малайского архипелага и её связь с прошлым и настоящим Мирового океана // Тр. Ленингр. об-ва.
- Дьяконов А.М. 1955. Об амфиоцифическом распространении иглокожих // В кн. «Памяти академика Л.С. Берга» М.-Л. Издательство АН СССР. С. 449–462.
- Ефремов и др. 1994. Запасы углерода в экосистемах болот // Углерод в экосистемах лесов и болот России. Под ред. Алексеева В.И. и Бердси Р.А. Красноярск Ин-т леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН. С. 128–139.

- Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озёра и водохранилища СССР. Их фауна и флора // Государственное учебно-педагогическое издательство министерства просвещения РСФСР, М. 599 с.
- Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С. 2001. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, С. 287–306.
- Жерихин В.В. 1978. О возможном механизме экспансии покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. геол. № 3. С. 155.
- Жерихин В.В. 1987. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. №1. С. 3–12.
- Жерихин В.В. 1993. Природа и история травяных биомов // З.В. Карамышева (ред.) Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб-М.: Ин-т географии РАН, Ботанич. ин-т РАН, Росс. ботанич. общ-во. С. 29–49.
- Жерихин В.В. 1994. Генезис травяных биомов // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.1. М.: Недра. С. 132–137.
- Жерихин В.В. 1995. Природа и история биома средиземноморского типа // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.2. М.: Палеонтол. ин-т РАН. С. 95–100.
- Жерихин В.В. 1997. Основные закономерности филоценологических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя). Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. д. биол. н. М.: 80 с.
- Жерихин В.В. 2003. Механизмы филоценогенеза. В сб. Избранные труды по паэкологии и фиоценогенетике. М.: КМК. С. 449–459.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по паэкологии и фиоценогенетике. М.: КМК. 542 с.
- Жерихин В.В., Расницын А.П. 1980. Биоценотическая регуляция эволюции // К.Л. Паавер (ред.). Микро- и макроэволюция. Материалы симпозиума, Кяэрику, 2–5 сент. 1980. Тарту. С. 77–81.
- Жизнь пресных вод СССР под. ред. Е.Н. Павловского и В.И. Жадиной 1950 // изд-во АН СССР, М-Л. в 5-ти т.т.
- Жирков И.А. (при участии А.И. Азовского и О.В. Максимовой), 2010. Жизнь на дне. Био-география и биоэкология бентоса. М.: Т-во научных изданий КМК. 2010. 453 с.
- Жирков И.А. 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана // М.: Янус-К, 632 с.
- Жирков И.А. 2004. О методике биогеографических границ // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина, Владивосток, Дальнаука. С. 98–111.
- Жирков И.А. 2009. Ревизия Ampharetidae (Polychaeta) с модифицированными торакальными нотоподиями // Invertebrate Zoology, V.5, №7. С. 111–132.
- Жирков И.А., Леонтович М.К. 2012. Биогеография бентали Евразийской части Полярного бассейна // Биогеография: методология, региональный и исторический аспекты. Материалы конференции, приуроченной к 80-летию Вадима Николаевича Тихомирова (1932–1997) (Москва, 30 января – 3 февраля 2012). М.: Т-во научных изданий КМК. С. 76–79.
- Жирков И.А. 2013. Биогеография бентоса Баренцева моря // Invertebrate Zoology. V.10. N1. P. 69–88.
- Жирков И.А., Леонтович М.К. 2001. Terebellidae Grube, 1851 // В кн.: Жирков И.А., 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янус-К. С. 495–534.
- Жирков И.А., Леонтович М.К. 2012. Biogeography of Polychaeta of the Eurasian North Polar Basin // Invertebrate zoology, T. 9. Вып. 1. С. 41–51.
- Жирков И.А., Миронов А.Н. 1985. К зоогеографии полихет Северного Ледовитого океана // Тр. ИОАН, Т.120. С. 137–151.
- Жирков И.А., Паракецова Н.Ю. 1996. Обзор видов *Micronephthys* (Polychaeta, Nephtyidae) из Белого моря // Зоологический журнал, Т. 75, Вып. 6, с. 831–840.
- Житина Л.С., Ильяш Л.В., 2012. Видовой состав ледовых диатомовых водослей морей российской Арктики // С. 115–149.
- Завалко С.Е. 1988. Эпифитирование морских макрофитов как адаптация к эвтрофированию и подвижности воды // Биология моря. Вып. 6. С. 36–42.
- Заика В.Е., Киселёва М.И. и др. 1992. Многолетние изменения бентоса Черного моря // Киев: Наук. думка. 248 с.
- Заика В.Е., Макарова Н.П. 1986. Увеличение численности медуз в Чёрном море как показатель экологических нарушений // Вест. АН УССР, №11. С. 78–81.
- Замилатская Е.К., Гудимов А.В., Семёнов В.Н. 1987. Исходные комплексы моллюсков и закономерности формирования тапатоценозов в бассейне Белого моря // Проблемы четвертичной палеоэкологии и палеогеографии северных морей. Апатиты, изд. Кольского филиала АН СССР, С. 45–47.
- Захаров А.А. 2006. Миграционные стратегии у муравьёв // Чтения памяти академика М.С. Гилярова, 1-е чтения — 1 октября 2002 г, г. Йошкар-Ола, М.: КМК. С. 53–78.
- Захаров В.Ф. 1978. Мировой океан и ледниковые эпохи плейстоцена. Л.: Гидрометеиздат, 66 с.
- Зезина О.Н. 1973. Биогеографическое районирование бентали Мирового океана по брахиоподам // Тр. ВНИРО, Т.84. С. 166–180.
- Зенкевич Л.А. [Zenkevitch L.A.] 1959. The classification of brackish-water basins, as exemplified by the seas of the U.S.S.R. // Arch. oceanogr. e limnol., Vol. 11, Suppl, P. 53–61.
- Зенкевич Л.А. 1946. Фауна моря // В кн.: Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. География животных. Для географических факультетов // М.: Советская наука. С. 92–223.
- Зенкевич Л.А. 1947а. Фауна и биологическая продуктивность моря // Л., Сов. наука, Т.2, 588 с.

- Зенкевич Л.А. 1947б. О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн., Т.26, вып. 3. Цит. Л.А. Зенкевич. Избранные труды, Т.2, М.: Наука. С. 5–26.
- Зенкевич Л.А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря // Л., КМК, Т.1, 506 с.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР // М.: Изд-во АН СССР, 739 с.
- Зенкевич, 1966 462
- Зенкевич Л.А. 1971 К вопросу о древности океана и его фауны // В сб.: «История Мирового океана» М.: Наука. Цит. по: Л.А. Зенкевич. Избранные труды, Т.2, М.: Наука. С. 224–231.
- Зенкевич Л.А. 1977. Биологическая структура океана // Избранные труды. Том II. Биология океана. М.: Наука. С. 26–38.
- Зёрнов С.А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. Акад. наук по Физ.-мат. отд-нию. Т. 32, № 1. 299 с.
- Зёрнов С.А. 1949. Общая гидробиология. Издание второе // М.-Л.: изд-во АН СССР, 587 с.
- Зинова А.Д. 1962. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана // Комиссия по рыбохозяйственному исследованию западной части Тихого океана // Конф. по совмест. исслед. флоры и фауны. Тез. докл. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 11 с.
- Ильф И., Петров Е. 1931. Золотой телёнок // Сатирикон. Цит. по изд. 1975. М. Художественная литература, 319 с.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Фёдоров В.Д. 2003. Фитопланктон Белого моря // Москва Янус-К 167 с.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А. 1989. Ландшафты. М.: Мысль, 504 с.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А., Побозерова О.Д., Филиппова А.З. 1988. Ландшафты СССР. М. Национальное агентство геодезии и картографии.
- Кабачков О.Н. 2006. Пластинчатотусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) фауны России и сопредельных стран // М.: КМК. 374 с.
- Каган Б.А., Монин А.С. 1975. Приливы // Океанология. Физика океана. Т.2. Гидродинамика океана, М.: Наука. С.255-299.
- Кагулина-Гутник А.А. 1975. Фитобентос Чёрного моря. Киев, Наукова думка, 247 с.
- Казенс Д. 1982. Введение в лесную экологию М.: Лесная промышленность, 144 с.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1993а. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты // В сб.: «Проблемы доантропогенной эволюции биосферы», М.: Наука. С. 60–95.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1993б. Симптоматика экологических кризисов // Стратиграфия. Геологическая корреляция, Т.1, №5. С. 3–8.
- Калякин В.Н., Турубанова С.А. 2004. Изменение видового состава и растространения ключевых видов (эдификаторов) мамонтового комплекса Восточной Европы с позднего плейстоцена до позднего голоцена // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность М.: Наука. кн. 1, С. 96–118.
- Камалтинов Р.М. 2002 (дтировано 2001). Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // В: Тимошкин О.А. (ред.), Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна, Т. 1(1). Озеро Байкал. Наука. Новосибирск, С. 572–831.
- Камалтинов Р.М. 2002 (дтировано 2001). Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // В Тимошкин О.А. (ред.), Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна, Т. 1 (I). Озеро Байкал, Наука, Новосибирск, С. 572–831.
- Камелин Р.В. 2009. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды ЗИН РАН, Приложение №1, С. 141–149.
- Камелин Р.В. 2012. Флористическое районирование суши: новые решения некоторых проблем // Ботанический журнал, Т.97. №12. С. 1482–1487.
- Каменев Г.М. (Kamenev G.M.) 1995. Species composition and distribution of bivalve mollusks on the Commander island shelf // Malacological Review, Vol. 28, P. 1–23.
- Каменев Г.М. 1990. Биогеографическая характеристика и распределение двустворчатых моллюсков на шельфе Командорски х островов // В сб.: Жирмунский А.В. (отв. редактор) «Биология морских беспозвоночных», Владивосток, ДВО АН СССР, С. 44–52.
- Кантор Ю.И. 1990. Брюхоногие моллюски Мирового океана. Подсемейство Воллютопсина // М.: Наука. 180 с.
- Каплин П.А., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г. 1991. Берега. М. Мысль. 479 с.
- Карпевич А.Ф. 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов // М.: Пищевая промышленность, 432 с.
- Карпинский М.Г. 1984. Особенности распределения бентоса на подводной окраине Перу // Дисс. канд. биол. наук, М.: ИО АН СССР, 195 с.
- Карпинский М.Г. 1987. Распределение трофических группировок бентоса у берегов Перу // Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ, М.: ИОАН СССР. С. 54–59.
- Карпинский М.Г. 1988. Количественное распределение бентоса у берегов Перу в зависимости от факторов среды // Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосных рыб, М.: ВНИРО. С. 91–103.
- Карпинский М.Г. 1996. Оппортунистические популяции бентоса Перуанского шельфа и Эль-Ниньо // Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов, М.: ОНТИ ВНИРО. С. 21–29.

- Карпинский М.Г. 2000. Новый тип трофической структуры бентоса // Морские гидробиологические исследования, М.: ВНИРО. С. 99–103.
- Карпинский М.Г. 2002. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия // М.: изд-во ВНИРО, 283 с.
- Карташев Н.Н. 1974. Систематика птиц. М. Высшая школа. 367 с.
- Кафанов А. И. 1978. О центрах происхождения и некоторых чертах экологической эволюции холодноводных морских малакофаун Северного полушария // Биология моря, 1. С. 3–9.
- Кафанов А.И. (Kafanov A.I.) 1999. Neogene *Macoma* (Bivalvia, Tellinidae) migration from the Pacific to the Atlantic through the Bering Strait: taxonomic and biogeographic remarks // Bui. Delia Soc. Paleontol. Itahana. V. 38. P. 77–85.
- Кафанов А.И. 1982. Кайнозойская история малакофаун шельфа Северной Пацифики // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 134–176.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография Северной Пацифики // Владивосток ДВО ВН СССР 196 с.
- Кафанов А.И. 2004а. примечание редактора на стр. 77 // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина под ред. А.И. Кафанова, Владивосток, Дальнаука.
- Кафанов А.И. 2004б. Чарльз Лайель и становление исторической биогеографии // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина, Владивосток, Дальнаука. С. 8–48.
- Кафанов А.И. 2005. Континуальность и дискретность гемериды: бионимический и биотический аспекты // Журнал общей биологии, Т.66, №1. С. 28–54
- Кафанов А.И. 2005. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии Владивосток. Издательство Дальневосточного университета 208 с.
- Кафанов А.И. 2006. Биогеография: география или биология?
- Кафанов А.И. 2007а. К анализу творческого наследия Я.И. Старобогатова (вместо предисловия) // В сб.: «Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных памяти Я.И. Старобогатова» М.: КМК. С. 5–16.
- Кафанов А.И. 2007б. Мордкович В.Г. «Основы биогеографии». М.: т-во науч. изданий КМК. 2005, 236 с. Рецензия // Журнал общей биологии, Т.68, №1. С. 87–89.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. 2000. Морская биогеография. Учебное пособие для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности «география» // М.: Наука. 176 с.
- Келлер К. 1897. Жизнь моря. Животный и растительный мир моря, его жизнь и взаимоотношения // С-Петербург Издание А.Ф. Девриена, 633 с.
- Келлер. Н.Б. 2012. Глубоководные склерактиниевые кораллы. М. КРАСАНД. 384 с.
- Келлер Н. Б., Космынин В. Н. 1997. К вопросу о происхождении склерактиниевых кораллов (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Scleractinia) // ДАН, т. 356, № 5. С. 662–664.
- Кириченко А.Н. 1951. Настоящие полужесткокрылые Европейской части СССР (Hemiptera). Определитель и библиография // Определители по фауне СССР..., Вып. 42, М.-Л. Из-во АН СССР, 423 с.
- Киселёва К.В., Разумовский С.М. 1971. Динамика растительного покрова и возможности классификации сообществ // В кн.: Совещ. по классификации растительности ЛЛ. С. 45–49.
- Киселёва К.В., Разумовский С.М., Расницын С.П. 1969. Границы растительных сообществ и динамика растительности // Журнал общей биологии, Т. 30, № 2. С. 123–131.
- Кист А. 1988. По следам Альфреда Рассела Уоллеса: биогеография Азиатско-Австралийской переходной зоны // В: Биосфера. Эволюция, пространство, время, М., «Прогресс», С. 319–350.
- Книпович Н.М. 1921. О термических условиях Баренцева моря в конце мая 1921 года // Бюлл. Российс. гидрол. ин-та, №9. С. 10–12.
- Кобякова З.И. 1956. Закономерности распределения десятиногих раков (Decapoda) в районе южного Сахалина // Труды проблемных и тематических совещаний. Вып. VI. Третья конференция по исследованию фауны дальневосточных морей / Под ред. Н.Б. Ломакиной. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 47–64.
- Ковалёв О.В. Универсальная модель эволюции // Эно, № 4, С. 758–759.
- Ковнат Л.С. 1999. Стеллерова морская корова, её анатомия, биология, история и значения для природы и человечества. М. 116 с.
- Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. М.: изд-во АН СССР, 315 с.
- Кожова О.М., Измestьева Л.Р. [Kozhova O.M., Izmest'eva L.R. (Ed.)] 1998. Lake Baikal. Evolution and biodiversity. Backhuys Publishers, Leiden, 447 p.
- Козьма Прутков. Плоды раздумья. Мысли и афоризмы
- Константинов А.С. 1972. Общая гидробиология. Учебник для университетов 2-е издание // М.: Высшая школа, 472 с.
- Косинцев П.А. 2008. Вымирания млекопитающих на территории Европы в конце плейстоцена–голоцене // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.), М, КМК, С. 259–270.
- Кочмен Л.К. и др., 1979. Берингов пролив // Л., Гидрометиздат. 198 с.
- Красилов В.А. 1969. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток. С. 12–30.
- Красилов В.А. 1986. Нерешённые проблемы эволюции. Владивосток: ДВНЦ, 140 с.
- Кривохатский В.А. 2006. Рецензия на книгу В.Г. Мордковича «Основы биогеографии» // ЗЖ, Т. 85, № 6. С. 789–800.

- Кривохатский В.А., Емельянов А.Ф. 2000. Использование выделов общей биогеографии для частных зоогеографических исследований // Энтомологическое обозрение, Т. 79, №3, С. 557–578.
- Крупинова Т.Н. 2002. Марикультура бурых водорослей в Приморье: современное состояние и перспективы развития // Материалы Всеросс. конф. «Пути решения проблем изучения, освоения и сохранения биоресурсов Мирового океана». М.: ВНИРО. С. 196–201.
- Крыжановский О.Л. 1976. О принципах зоогеографического районирования суши // ЗЖ, Т.55, Вып. 7. С. 965–975.
- Крыжановский О.Л. 1987. Принципы единого зоогеографического районирования суши на основе распространения наземных беспозвоночных // ЖОБ, Т.48, № 1. С. 66–71.
- Крыжановский О.Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара // М.: Товарищество научных изданий КМК. 2002. 237 с. Пропущенные главы: Состав и распространение энтомофаун земного шара http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/kry_pap.htm.
- Кузнецов Б.А. 1936. О некоторых закономерностях распространения млекопитающих по европейской части СССР // Зоол. ж., Т.40 №1. С. 96–127.
- Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны // Издательство АН СССР М.-Л. 322 с.
- Кузнецов Г.В. 2006. Млекопитающие Вьетнама. М.: Т-во научных изданий КМК. 420 с.
- Кусакин О.Г. (Kussakin O.G.) 1973. Peculiarities of the geographical; and vertical distribution of marine isopods and the problem of deep-sea fauna origin // Marine biology, Vol. 23, No.1. С. 19–34.
- Кусакин О.Г. (Kussakin O.G.) 1977. Intertidal ecosystems of the seas of the USSR // Helgolander wiss. Meeresunters. Vol. 30. P. 243–262.
- Кусакин О.Г. 1971. Распространение и некоторые особенности вертикального распределения равноногих ракообразных холодных и умеренных вод Мирового океана // Автореф. дисс. ... д.б.н., Л.
- Кусакин О.Г. 1979. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод Северного полушария // Определители по фауне..., № 122 Л. Наука. 472 с.
- Кусакин О.Г. 1982. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод Северного полушария // Определители по фауне..., № 131 Л. Наука. 463 с.
- Кусакин О.Г., Ростовов С.А. 1982. Биогеографическая структура фауны равноногих ракообразных шельфа западного Сахалина и острова Монерон // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 176–184.
- Кучерук Н.В. 1985а. Сублиторальные донные сообщества зоны североперуанского апвеллинга // Дисс. канд. биол. наук, М.: ИО АН СССР, 120 с.
- Кучерук Н.В. 1985б. Многощетинковые черви рода *Nothria* (Onuphidae): диагностические признаки, видовой состав и распространение // Л. ЗИН Исследования фауны морей Т. 34(42). С. 83–87.
- Лабунцова М.А. 1969. О ботанико-географическом районировании Южной Америки // Бюлл. Гл. бот. сада, Вып.72. 255
- Лавров Л.С. 1981. Бобры Палеарктики. Воронеж. Издательство Воронежского университета. 270 с.
- Ламакин В.В. 1955. Байкал и естествознание // Памяти академика Л.С. Берга. М.-Л. Из-во АН СССР.
- Ламберт Д. 1991. Доисторический человек. Л.: Недра, 256 с.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А. 2004. Биологическое разнообразие. Учебное пособие для студентов..., обучающихся по направлению география и специальности география // М.: Владос, 432 с.
- Леванидова И.М. 1948. К вопросу о причинах несмешиваемости байкальских и пеларктических фаун // Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР, Т. 12, С. 57–81.
- Левченко В.Ф. 1984. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту. С. 22–23.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986а. Два аспекта жизни: физический и биологический // Физика: проблемы, история, люди Л. С. 102–142.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986б. Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы // Важнейшие биотические события в истории Земли Таллин. С. 44–45.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1990. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // ЖОБ, Т.51, №5. С. 619–631.
- Леме Ж. 1976. Основы биогеографии // М.: Прогресс. 309 с.
- Лепнёва С.Г. 1950. Жизнь в озёрах // Жизнь пресных вод СССР, Т.3. С. 257–552.
- Лесной фонд России (по учёту на 1 января 1998 года) 1999. М.: ВНИИЦ лесресурс. 649 с.
- Лесная энциклопедия 1986. Гл. редактор Г. И. Воробьёв. М.: Советская энциклопедия, Т. 2. 631 с.
- Ломакина Н. Б. 1964. Фауна евфаунид (Euphausiacea) антарктической и нотальной областей // Исследования фауны морей, II (X). Результаты биологических исследований Советской Антарктической экспедиции (1955–1958 гг.), 2. М.-Л.
- Лопатин И.К. 1989. Зоогеография. Допущено Министерством народного образования СССР в качестве учебника для студентов биологических специальностей университетов // Минск, Вышэйшая школа, 318 с.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и её регуляция в природе // М.: Изд-во иностранной литературы, 404 с.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога // М.: Иностранная литература, 504 с.

- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция // М.: Мир. 597 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики // М.: Мир. 454 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция // М.: Мир. 460 с.
- Максимова О.В. 1980. Некоторые сезонные особенности развития и определение возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука. С. 73–78.
- Максимова О.В. 2010. Сообщества морских макрофитов. В кн.: Жирков И.А. 2010. при участии А.И. Азовского и О.В. Максимовой. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 116–170.
- Марти Ю.Ю. 1980. Миграции морских рыб // М.: Пищевая промышленность, 248 с.
- Матишов Г.Г. 1986. Геоморфология дна в экосистемах моря // Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря, Апатиты. С. 5–26.
- Матюшкин Е.Н. 1972. Смешанность териофауны Уссурийского края: её общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня // Сб. Тр. Зоол. Музея МГУ, Т.13 / Исслед. по фауне Сов. Союза (млекопитающие). М.: МГУ. С. 86–144.
- Матюшкин Е.Н. 2005. Избранные труды // М.: Т-во научных изданий КМК. 660 с.
- Махлин М.Д. 1983. Семейство Цихловые (Cichlidae) // Жизнь животных, Т. 4, М.: Просвещение. С. 412–415.
- Машкин В.И. 2006. Зоогеография. Допущено Министерством сельского хозяйства Российской Федерации в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по биологическим специальностям. Изд. второе, исправленное // М.: Академический проект; Константа, 384 с.
- Машкин В.И. 2006. Зоогеография. М., Академический проект, Константа, 384 с.
- Медников Б.М. 1963. Экологические формы рыб и проблемы симпатрического видообразования // Зоол. ж. Т.42. Вып.1. С. 70–77.
- Медников Б.М. 2005. Избранные труды: организм, геном, язык // М.: КМК. 452 с.
- Медоуз Д., Рандерс Й., Медоуз Д., 2007. Пределы роста. 30 лет спустя // М. ИКЦ Академкнига, 342 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры 1999. <http://www.nhm.ac.uk/hosted-sites/iczn/code/>
- Международный кодекс зоологической номенклатуры 2004. М.: КМК.223 с.
- Мекаев Ю.А. 1987. Зоогеографические комплексы Евразии // Л. Наука. 126 с.
- Месяцев И.И. 1931. Моллюски Баренцева моря // Труды Государственного океанографического института, Т.1, Вып. 1, 168 с.
- Метелица К. 2004. Настоящую или искусственную // Независимая газета, 23 декабря 2004. С. 8.
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская (отв. ред). М: Товарищество научных изданий КМК, 383 с.
- Микулин А.Е. 2003. Зоогеография рыб // М.: Изд-во ВНИРО, 436 с.
- Миркин Б.М. 1984. О парадигмах в фитоценологии // ЖОБ Т.45 №6. С. 749–758.
- Миркин Б.М. 1987. О некоторых теоретических аспектах развития современной эколого-флористической классификации // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 92. Вып. 5. С. 4–89.
- Миркин Б.М. 2005. Проблема соотношения непрерывности и дискретности и современная экология // Журнал общей биологии, Т.66, №6. С. 522–526
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1997. Концепция фитоценоза: история дискуссий и современное состояние // Журн. общ. б. биологии. Т. 58, № 2. С. 106–116.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2000. Значение теоретического наследия С.М. Разумовского для науки о растительности // Журнал общей биологии, Т. 61. №6. С. 662–669.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. 2002. Современная наука о растительности. Учебник // М.: Логос 264 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1979. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М.: ВИНТИ, Т.3. С. 71–137.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 134 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1987. Фитоценология. М. Наука.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.
- Миронов А.Н. 1980. Два пути формирования глубоководной фауны морских ежей // Океанология Т.20 Вып.4. С. 703–708.
- Миронов А.Н. 1981. О принципах зонального районирования бентали на фаунистической основе // ЗЖ Т.60 Вып.8. С. 1125–1128.
- Миронов А.Н. 1982. Роль Антарктики в формировании глубоководной донной фауны мирового океана // Океанология Т.22 Вып.3. С. 486–491.
- Миронов А.Н. 1983. Аккумулятивный эффект в распространении морских ежей // ЗЖ Т.62 Вып.8. С. 1202–1208.
- Миронов А.Н. 1985. О возрасте глубоководной донной фауны антарктического происхождения // Тр. ЗИН АН СССР Т.130. С. 82–87.
- Миронов А.Н. 1985. Роль расселения в формировании современных фаунистических комплексов морских ежей в тропической зоне // Океанология Т.25 Вып.2. С. 301–307.

- Миронов А.Н. 1985. Циркумконтинентальная зональность в распространении морских ежей Атлантического океана // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 120. С. 70–95.
- Миронов А.Н. 1986. Вертикальное распространение морских ежей // ЗЖ Т.65 Вып.9. С. 1341–1349.
- Миронов А.Н. 1987. Эхиноидеи Мирового океана и формирование современных фаунистических комплексов: Дисс. ... докт. биол. наук / Ин-т океанологии АН СССР. М.: 243 с.
- Миронов А.Н. 1989. Меридиональная асимметрия и пограничный эффект в распространении морских ежей в открыто-океанических районах // Океанология. 1989. Т.29, Вып.5. С. 845–854.
- Миронов А.Н. 1990. Фаунистический подход к изучению современных экосистем // Океанология. Т. 30, вып. 6. С. 1006–1012.
- Миронов А.Н. 1993. Типы внешнего облика и адаптивная эволюция морских ежей // Океанология Т.33 Вып.3. С. 406–414.
- Миронов А.Н. 1994. Донные фаунистические комплексы океанических островов и подводных поднятий // Труды ИО РАН Т.129. С. 7–16.
- Миронов А.Н. 1999. Проблемы «чистой» биогеографии и разграничения биотического и биоценотического подходов // Журн. общ. биологии. Т. 60, № 2. С. 213–228.
- Миронов А.Н. 2004. Природа биотических границ // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина / под ред. А.И. Кафанова. Владивосток Дальнаука, С. 67–97.
- Миронов А.Н. 2006. Центры перераспределения морской фауны // ЗЖ Т.85 №1. С. 3–17.
- Миронов А.Н. 2013. Биотические комплексы Северного Ледовитого океана // *Invertebrate Zoology*. V.10. N1. P. 3–48.
- Миронов А.Н., Крылова Е.М. [Mironov A.N., Krylova E.M.] 2006. Origin of the fauna of the Meteor Seamounts, north-eastern Atlantic // In: Mironov A.N., Gebruk A.V. and Southward A.J. (Eds). *Biogeography of the North Atlantic seamounts* Moscow: KMK Scientific Press Ltd.. С. 22–57.
- Михайлов В.Н., Добровольский А.Д., Добролюбов С.А. 2008. Гидрология. Учебник для вузов. Издание третье, стереотипное // М, Высшая школа, 463 с.
- Михайлова Т.А. 2006. Восстановительная сукцессия после промысла ламинарий в Белом море // Материалы X научной конф. ББС им. Н.А. Перцова. М.: «Гриф и К». С. 157–160.
- Моисеев С.И. 2001. Вертикальное распределение и поведение нектонных кальмаров семейства Ommastrephidae и некоторых других групп головоногих // Дисс. ... канд. биол. наук, М.: ВНИРО, 158 с.
- Мокиевский М.О., Азовский А.И. [Mokievsky V., Azovsky F.] 2003. Re-evaluation of species diversity patterns of free-living marine nematodes // *Journal of experimental marine biology and ecology*. Vol. 243. P. 137–154.
- Монин А.С. 1977. История Земли // Л., Наука. 128 с.
- Монин А.С., Шишков Ю.А. 1979. История климата // Л., Гидрометеониздат, 407 с.
- Мордкович В.Г. 1982. Степные экосистемы // Новосибирск. Наука. 206 с.
- Мордкович В.Г. 2001. Биогеография (избранные лекции). Часть 1. Общая биогеография // Новосибирск, Новосибирский государственный педагогический университет, 171 с.
- Мордкович В.Г. 2005. Основы биогеографии // М.: КМК. 236 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М–Л.: из-во АН СССР, 288 с.
- Морская геоморфология. Терминологический справочник. 1980. М.: Мысль, 280 с.
- Мэггаран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.
- Насимович А.А. 1975. Африканский слон // М. Наука. 56 с.
- Невесская Л.А. 1999. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой // Труды Палеонтологического Института РАН, Т.274. М.: Наука. 502 с.
- Невесская Л.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Гончарова И.А. 1987. Эволюционные преобразования моллюсков в бассейнах различного типа // Палеонтологический журнал. № 4. С. 5–15.
- Невесская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П. 2006. Ускоренная эволюция моллюсков Восточного Паратетиса в условиях пониженной конкуренции // В сб.: Эволюция биосферы и био-разнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова М.: КМК. С. 334–358.
- Неронов В.М. 1980. Количественные методы в биогеографии // Итоги науки и техники, серия биогеография Т.2 Количественные методы в биогеографии М.: ВИНТИ. С. 6–64.
- Несис К.Н. 1958. Фареро-исландский порог как зоогеографическая граница для донной фауны // Доклады Академии наук СССР, Т. 122, № 6, С. 1011–1013.
- Несис К.Н. 1960. Изменения донной фауны Баренцева моря под влиянием колебаний гидрологического режима (на разрезе по Кольскому меридиану) // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М.: Пищепромиздат. С. 129–138.
- Несис К.Н. 1961. Пути и время формирования разорванного ареала у амфибореальных видов морских донных животных // Океанология Т.1. №5. С. 893–903.
- Несис К.Н. 1968. Донная фауна рыбобпромысловых районов Северо-Западной Атлантики как показатель продуктивности и режима вод // Автореф. дисс. ... кандидата биол. наук, Л., 31 с.
- Несис К.Н. 1977. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // В кн.: Океанология. Биология океана Т.2. Биологическая продуктивность океана. С. 5–13.
- Несис К.Н. 1980. Ассоциации, формации, фауны... // Биология моря, № 3, С. 92–96.

- Несис К.Н. 1982а. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 114–134.
- Несис К.Н. 1982б. Зоогеографическое положение Средиземного моря // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 270–299.
- Несис К.Н. 1985. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция // М.: Наука. 286 с.
- Нинбург Е.А. 2005. Введение в общую экологию (подходы и методы) // М.: КМК. 138 с.
- Новиков В.С. 2007. Инновации в туризме. М.: ИЦ "Академия". 208 с. http://tourlib.net/books_tourism/novikov.htm.
- Оводов Н.Д., Кузьмин Я.В. 2006. Были ли у неандертальцев собаки? // Альманах «Енисейская провинция», Вып. 2. Красноярск. С. 171–177.
- Одум Е. 1968. Экология. М.: Просвещение. 168 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир 740 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. М.: Мир Т.1 328 с. Т.2 376 с.
- Орлов А.М. 2004. Ихтиоцены нижнего шельфа и верхней батии тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточного побережья Камчатки // Автореф. диссерт... доктора биологических наук, М. ВНИРО. 49 с.
- Оценка экосистем на пороге тысячелетия, 2005 г. Экосистемы и благосостояние человека: деловые круги и промышленность — возможности и проблемы. Институт мировых ресурсов, Вашингтон, округ Колумбия: 36 с.
- Ошурков В.В. 2000. Сукцессии и динамика эпипелагических сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток, Дальнаука, 206 с.
- Павлов Б.К., Остроумов В.А. [Pavlov B.K., Ostroumov V.A.] 1998. List of pisces species // В кн: Кожова О.М., Измest'eva Л.Р. [Kozhova O.M., Izmet'seva L.R. (Ed.)] 1998. Lake Baikal. Evolution and biodiversity. Backhuys Publishers, Leiden. P. 415–418.
- Павлов В.А. 2006. Новые данные о крабе-стригуне *Chionoectes opilio* (Fabricius, 1788) Баренцево море // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным памяти Бориса Георгиевича Иванова (1937–2006). Тезисы докладов. М.: ВНИРО. С. 109–111.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.
- Парин Н.В. 1967. Общая характеристика эпипелагической ихтиофауны // В кн. Тихий океан. Биология Тихого океана. Рыбы открытых вод. 1967. М. Наука. С. 26–42.
- Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанской пелагиали. М.: Наука, 186 с.
- Парин Н.В. 1988. Рыбы открытого океана. М.: Наука, 272 с.
- Парин Н.В., Миронов А.Н., Несис К.Н. [Parin N.V., Mironov A.N., Nesis K.N.] 1993. Biology of the Nazca and Sala y Gomez submarine ridges, an outpost of the Indo-West Pacific fauna in the Eastern Pacific ocean: composition and distribution of the fauna, its communities and history // Advances in marine biology Vol. 32. С. 145–242.
- Парин Н.В., Расс Т.С. 1967. Основные особенности географического распространения рыб эпипелагиали // В кн. Тихий океан. Биология Тихого океана. Рыбы открытых вод. 1967. М. Наука. С. 128–138.
- Парфёнова М.Д. 1999. Историческая геология с основами палеонтологии. Томск НТЛ
- Пастернак Ф.А. 1982. Состав, происхождение и особенности распределения фауны глубоководных изопод Средиземного моря // Тр. ИОАН СССР, Т.117. С. 163–177.
- Пачоский И.К. 1915. Описание растительности Херсонской губ. Т. 1. Леса. Херсон. Паровая типо-литография С. Н. Ольховикова и С. А. Ходушина.
- Пачоский И.К. 1917. Описание растительности Херсонской губернии. Т. 2: Степи — Херсон: Паровая типо-литография С. Н. Ольховикова и С. А. Ходушина.
- Пачоский И.К. 1921. Основы фитоценологии. — Херсон.
- Пачоский И.К. 1927. Описание растительности Херсонской губернии. Т. 3: Плавни, пески, солончаки, сорные растения. — Херсон: Паровая типо-литография С. Н. Ольховикова и С. А. Ходушина.
- Перестенко Л.П. 1982. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 99–114.
- Перестенко Л.П. 1994. Красные водоросли дальневосточных морей России // С-П, изд-во Ольга, 331 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Петров В.П. 1968. Подсечное земледелие // Киев, Наукова думка, 228 с.
- Петров К.М. 1999. Биогеография океана. Биологическая структура океана глазами географа // Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет, 225 с.
- Петров К.М. 2000. Биогеография с основами учения об охране биосферы. С-П. 176 с.
- Петров К.М. 2001. Биогеография с основами охраны биосферы. Рекомендовано... для студентов, обучающихся по географическим специальностям // Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет, 376 с.

- Петров К.М. 2004а. Ландшафтно-биономический принцип биогеографического районирования океана // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина, Владивосток, Дальнаука. С. 49–66.
- Петров К.М. 2004б. Биономия океана. // СПб: изд-во С.-Петерб. университета. 242 с. (Из аннотации: «Для географов, гидробиологов, океанологов, а также студентов и аспирантов географических факультетов...»).
- Петров К.М. 2006. Биогеография: учебник для вузов. // М., Академический Проект, 400 с.
- Петров К.М. 2008. Биогеография океана. Издание второе, исправленное // М., Академический Проект; Альма Матер, 328 с.
- Петров О.В. 1966. Зоогеография с основами зоологии. Методическое пособие для изучения курса студентами вечернего и заочного отделения географического факультета государственных университетов. Изд-во Ленинградского университета. 70 с.
- Петров Ю.Е. 1974. Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния системы факторов // Ботанический журнал, т.59, № 7. С. 955–966.
- Петров Ю.Е. 1974. Флористическое деление океана // Жизнь растений, Т.1, М.: Посвящение. С. 153, карта 3.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с.
- План действий по биосферным заповедникам 1984 // ЮНЕСКО Природа и ресурсы. Т.20. №4. С. 11–23.
- Погодин А.Г., Чучукало В.И., Горбатенко К.М., Сафронова Р.К. 1982. Распределение и биомасса эвфаузиид в Татарском проливе в мае и ноябре 1975 г. // Изв. ТИНРО, Т.106, С. 115–118.
- Погребов В.Б. 1982. Классификация и ординация в гидробиологической практике // Экология. Вып. 6. С.37–42.
- Погребов В.Б. 1988. Литораль полузамкнутой акватории Белого моря в условиях распреснения. III. Ординация видов и градиентный анализ // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер.3. Вып. 4. С. 8–17.
- Пой Д. 1957. Математика и правдоподобные рассуждения. ИЛ (Цит. по: Физики шутят 1993).
- Попов Б.А., Совершаев В.А. 1979. Ветровые осушки на берегах арктических морей // Иссл. прибрежных равнин и шельфа арктических морей М.
- Промптов А.Н. 1934. Эволюционное значение миграций птиц // ЗЖ, Т.13 №3. С. 409–436.
- Прутков К. Мысли и афоризмы. Цит. по изданию: Козьма Прутков 1982. Сочинения. М.: Правда, 416 с.
- Пузанов Н.И. 1938. Зоогеография. М. Изд-во Наркомпроса РСФСР. 359 с.
- Пучков П.В. [P.V. Putshkov] 2001. «Proboscidean agent» of some Tertiary megafaunal extinctions // The World of Elephants - International Congress, Rome 2001 P. 133–136.
- Пучков П.В. [Putshkov P.V.] 1994. Uncompensated Wurm extinctions. 6. Final communication: the crisis outside the Old World // Вестн. зоол. №2, С. 65–73.
- Пучков П.В. 1991. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение. 1. Крупнейшие растительноядные: эври- или стенобионты? // Вестн. зоол. № 5. С. 45–53.
- Пучков П.В. 1992а. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение. 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Вестн. зоол. № 1. С. 58–66.
- Пучков П.В. 1992б. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение. 3. Перепромысел, «недопромысел» и другие факторы // Вестн. зоол. № 4. С. 73–81.
- Пучков П.В. 1993. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение. 4. Старый свет: смягченный кризис // Вестн. зоологии. № 1. С. 63–71.
- Пучков П.В. 1993. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение. 5. Кризис в Палеарктике // Вестн. зоол. №4. С. 59–66.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск, «Наука», 205 с.
- Разумовский С.М. 1969. О границах ареалов и флористических линиях // Бюллетень Главного Ботанического сада АН СССР, Выпуск 72, М.: Наука.
- Разумовский С.М. 1977. Ботанико-географическое и флористическое деление Северной Америки // Бюллетень Главного Ботанического Сада АН СССР, Выпуск 105, М.: Наука.
- Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 231 с.
- Разумовский С.М. 1999. Избранные труды // М.: КМК. 559 с.
- Разумовский С.М. 2012. Труды по экологии и биогеографии // М.: КМК. 722 с.
- Разумовский С.М., Лабунцова М.А. 1969. Географическое распространение // Главный ботанический сад АН СССР. Тропические и субтропические растения. Фонды главного ботанического сада АН СССР (Marattiaceae – Marantaceae), М.: Наука.
- Разумовский С.М., Тихомирова А.Л. Богач Я., Карасёва Н.А. 1984. Динамика биоценозов Костромской станции // Животный мир южной тайги, М.: Наука. С. 91–122.
- Раменский Л.Г. 1924. Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения // Вестн. опытного дела Средне-Чернозёмной области. Январь–февраль. Воронеж: Обл. ред. изд. комитета НКЗ. С. 37–73.
- Раменский Л.Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель // М.: Сельхозгиз. С. 279–280.
- Расс Т.С. 1966. Биогеографические комплексы мирового рыболовства фауны // Второй международный океанографический конгресс, Тезисы докладов, М.: Наука, С. 320.
- Растительный мир 1978 // В сб.: Проблемы Байкала (Г.И. Галазий, К.К. Вотинцев, ред.) Тр. АН СССР. Сиб. отд. Т.16 (36). Новосибирск, С. 145–179. <http://www.nbr.ru/books/element.php?ID=1151>
- Реймерс Н. Ф. 1992 (перездана в 1994). Экология (теории, законы, правила принципы и гипотезы). М.: Журнал «Россия Молодая». 365 с.

- Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. 1982. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы // М.: Наука. 144 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М. Наука. 300 с.
- Ржепишевский И.К. 1963. Размножение баянусов на восточном Мурмане // Автореф. дисс.... канд. биол. наук.
- Риклефс Р. 1979. Основы общей экологии // М. Мир. 424 с.
- Родин Л.Е. Базилевич Н.И. 1965. Динамика органического вещества и биологический кругооборот зольных элементов и азота в основных типах растительности Земного шара. Л. Наука.
- Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н. 2005. Теоретическая и прикладная экология // Нижневартовск, Издательство Нижневартовского педагогического университета, 292 с.
- Романовский Ю.Э. 1989а. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюционные и экологические последствия // Журнал общей биологии. Т.50. №3. С. 304–315.
- Романовский Ю.Э. 1989б. Современное состояние концепции стратегий жизненного цикла // Биологические науки. № 11. С. 18–31.
- Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. 2008. Зоология беспозвоночных. М.: Академия, 437 с.
- Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование. 1998. М. Типография Россельхозакадемии. 356 с.
- Сафьянов Г.А. 1977. Влияние подводных каньонов на морфологию и динамику береговой зоны // Вестн. МГУ, Сер. геогр. №2.
- Сахара 1990. М., Прогресс
- Световидов А.Н. 1952. Сельдёвые (Clupeidae) // Фауна СССР. Рыбы. Т.II, вып.1, М-Л.: Изд-во АН СССР, 331 с.
- Священник Тимофей 2012. Православное мировоззрение и современное естествознание. <http://nov.docdat.com/docs/index-13240.html?page=27>. февраль 2014.
- Северцов А.С. 1987. Основы теории эволюции // М.: изд-во МГУ, 320 с.
- Северцов А.С. 2005. Теория эволюция // М.: Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС, 380 с.
- Семёнов В.Н. 1977. Биогеографическая широтно-зональная номенклатура прибрежной морской биоты // Океанология Т. 178, Вып.1. С. 142–152.
- Семёнов В.Н. 1982. Биогеографическое районирование шельфа Южной Америки на основе классификации видовых ареалов донных беспозвоночных. // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 184–269.
- Семёнов В.Н. 1986. Краткий очерк зоогеографии бентоса Баренцева моря и система биогеографических характеристик для северных морей // Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря, Апатиты. С. 71–79.
- Семёнов В.Н., Замилатская Е.К. 1986. Условия биологической седиментации и преобразования донных осадков в полуизолированных краевых морских бассейнах Севера // Геология морей и океанов, М.: изд-во ИО АН СССР, с. 212–213.
- Семерной В.П. 2004. Олигохеты (Annelida: Clitellata, Oligochaeta) озера Байкал: Морфологические, экологические, фаунистические и исторические аспекты исследования // Автореф. Дис. ... д-ра биол. наук.
- Сикорский А.В. 1992. Spionidae (Annelida: Polychaeta) Северного Ледовитого океана // Дисс. ... канд. биол. наук, М.: МГУ 256 с.
- Симпсон Дж.Г. 1983. Великолепная изоляция // М.: Мир. 256 с.
- Сиренко Б.И., Василенко С.В., Петряшов В.В. 2008. Приложение 2. Типы ареалов видов, населяющих Северный Ледовитый океан // Исследования фауны морей, Т. 61(69), С. 221–231.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана // Определители по фауне..., № 126 Л. Наука 480 с.
- Слугина З.В., Стробогазов Я.И. 1999. Атлас и определитель двустворчатых моллюсков озера Байкал. Новосибирск, изд-во СО РАН. 144 с.
- Смирнова О.В. 2004. Популяционная организация ненарушенного биогеоценотического покрова лесных территорий лесного пояса Восточной Европы // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность М.: Наука. кн. 1, С. 25–43.
- Смирнова О.В. 2006. Реконструкция истории формирования и развития лесного пояса Восточной Европы в голоцене // В кн. «Динамика современных экосистем в голоцене» М.: КМК. С. 217–223.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. 1999. Методические подходы и методы оценки изменения биоразнообразия в ходе сукцессий // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. О.В. Смирнова, Е.С. Шапошникова (ред.). Спб. РБО. С. 26–34.
- Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. 2001. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. М.: ГЕОС. С. 200–208.
- Смирнова О.В., Турубанова С.А.; Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. 2001. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. Т. 121. № 2. С. 144–159. <http://paleobase.narod.ru/usp.html>
- Смирнова О.В., Турубанова С.А. 2004. Изменение видового состава и распространения ключевых видов деревьев (эдикаторов) лесного пояса с конца плейстоцена до позднего голоцена // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность М.: Наука. кн. 1, С. 118–134.

- Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. 2001. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. Т.121. № 2. С. 144–159. <http://paleobase.narod.ru/usp.html>
- Советов А. 1867. О системах земледелия // СПб, Общественная польза, 286 с. (Переиздана в 2010 г., Либроком, 192 с.).
- Соколов В.Е. 1979. Систематика млекопитающих. Отряды: китообразных, хищных, ластоногих, трубкозубых, хоботных, даманов, сирен, парнокопытных, мозолоногих, непарнокопытных // М, Высшая школа, 528 с.
- Сочава В.Б., Исаченко Т.И., Лукичева А.Н. 1953. Общие черты географического распространения лесной растительности Западно-Сибирской низменности // Изв. ВГО, Т. 85.
- Станчинский В.В. 1922. Послеледниковые изменения Европейской России по данным современного распространения птиц (Предварительное сообщение) // Изв. Геогр. ин-та. Вып. 3. С. 3–43.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара // Л.: Наука. 372 с.
- Старобогатов Я.И. 1982. Проблема минимального выдела в биогеографии и её приложение к фаунистической (фауногенетической) зоогеографии моря // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования, М.: Наука. С. 12–18.
- Старобогатов Я.И. 1984. Эволюция экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту. С. 22–23.
- Старобогатов Я.И. 2007. О биомах и их классификации // В сб.: «Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных памяти Я.И. Старобогатова» М.: КМК. С.17–34.
- Степанов В.Н. 1974. Мировой океан // М.: Знание, 256 с.
- Сушков С.Ф. 1974. Динамика почвенно-растительного покрова на залежных землях (на примере юго-западного районов Ленинградской области) // Автореф. канд. дисс. Л., 50 с.
- Тахтаджян А.Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений // Л.: Наука.
- Тахтаджян А.Л. 1974. Флористическое деление суши // Жизнь растений, Т.1, М.: Просвещение. С. 117–151.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли // Л.: Наука. 248 с.
- Тахтаджян А.Л. [Takhtajan A.] 1986. Floristic regions of the World // University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 523 p.
- Тереза Е.П., Раумова Е.Ю., Белых О.И., Логачёва Н.Ф., Помазкова Г.И., Дзюба Е.В., Мельник Н.Г. 2006. Вертикальное распределение и пищевая активность науплиусов *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda) в озере Байкал в зимний период в присутствии двух хищников // В сб.: «Состояние и проблемы продукционной гидробиологии», М, КМК, С. 98–109.
- Тимонин А.К., Озерова Л.В. 2002. Основы географии растений // М.: МГОПУ, 136 с.
- Тимофеев С.Ф. 2005. Вараиии пропорций тела у эвфаузиид *Thysanoessa raschii* (Crustacea, Euphausiacea) из Баренцева и Лаптевых морей // *Invertebrate Zoology*, 2005, Vol. 2, N.1. P. 61–66.
- Тишлер В. 1971. Сельскохозяйственная экология. М. Колос. 455 с.
- Тиховская З.П. 1948. Сезонные циклы развития фукоидов на Восточном Мурмане // Сб. памяти академика С.А. Зернова. М.-Л.: С. 94–107.
- Толмачев А.И. 1931. К методике сравнительно-флористических исследований // Журн. Рус. бот. об-ва, Т.16, №1. С. 111–124.
- Толмачев А.И. 1962. Основы учения об ареалах // Л., Изд-во Ленинградского ун-та, 100 с.
- Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений // Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 244 с.
- Толмачев А.И. 1986. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза // Новосибирск, Наука. 196 с.
- Тупикова Н.В., Комарова Л.В. 1979. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: изд-во МГУ, 192 с.
- Удинцев Г.Б. 1972. Тихий океан. Геоморфология и тектоника дна Тихого океана // М.: Наука. 396 с.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы // М.: Прогресс. 327 с.
- Украинцева В.В. 2002. Растительность и климат Сибири эпохи мамонта. Труды государственного биосферного заповедника «Таймырский», Вып.4. Красноярск. 192 с.
- Фауногенез и филогенез. 1984. М. Наука. 175 с.
- Фёдоров В.Д. 1987. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биологические науки, № 8.
- Фёдоров В.Д. 2004. Изменения в природных биологических системах // М.: РАГС, 366 с.
- Фёдоров В.Д., Гильманов Т.Г. 1980. Экология. М.: МГУ, 464 с.
- Фёдоров В.Д., Капков В.И. (ред.) 2006. Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы // М., «ПИМ», 367 с.
- Федяков В.В. 1986. Закономерности распределения моллюсков Белого моря // Л., ЗИН АН СССР. С. 1–126.
- Федяков В.В., Нумов А.Д. 1987. Двустворчатые моллюски Арктики // Природа, 3. С. 49–57.
- Физики шутят 1993. Сборник переводов. Выпуск 1 // Москва Мир Российское физическое общество 183 с. + 24 с.
- Филатова З.А. 1938. Количественный учёт донной фауны юго-западной части Баренцева моря // Тр. Полярного НИИ морского рыбного хоз-ва и океаногр., Вып.2, С. 3–56.
- Филатова З.А. 1948. Класс *Bivalvia* (Lamellibranchiata) — Двустворчатые моллюски // В: Определитель фауны и флоры Северных морей СССР под. ред. Н.С. Гаевской, М.: Советская наука. С. 405–446.

- Филатова З.А. 1957. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двусторчатых моллюсков // Тр. ИО АН СССР, 23. С. 195–215.
- Флинт М.В. 2005. Роль шельфовых фронтов в формировании биологической продуктивности (на примере Берингова моря) // Автореф. дисс. докт. биол. наук, ИО РАН, 56 с.
- Хамфриз К.Дж. 1988. Биогеографические объяснения и южные буки // В: Биосфера. Эволюция, пространство, время, М., «Прогресс», С. 292–318.
- Хлебович В.В. 1962. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды // Журн. общ. биол. Т. 23, № 2. С. 90–97.
- Хлебович В.В. 1963. К биологии *Nereis virens* Sars в Кандалакшском залива Белого моря // Тр. Кандалакшского госзаповедника, Вып. 4 и Тр. ББС МГУ Т. 2, С. 250–257.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука. 235 с.
- Хржановский В.Г., Викторов С.В., Литвак П.В., Родионов Б.С. 1986. Ботаническая география с основами экологии растений // М.: Агропромиздат, 255 с.
- Черемисина В.Т. 1948. К зоогеографии Баренцева моря // Тр. МБС, Т. I. С. 293–298.
- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши // М.: Мысль, 222 с.
- Чернов Ю.И. 1978. Структура животного населения Субарктики, М. Наука. 166 с.
- Чернов Ю.И. 1984. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. М. Наука. С. 5–23.
- Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные работы // М. КМК, 580 с.
- Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. 1983. Таксономический состав арктической флоры и пути освоения цветковыми растениями среды тундровой зоны. Журн. общ. биол., т. 44, №2, с. 187–201.
- Чертопруд М.В. 2009–2013. Разнообразие водных экосистем. Курс лекций на кафедре гидробиологии Биофака МГУ им. М.В. Ломоносова www.hydro.bio.msu.ru/data/lecture/FRESHWA.pdf. Скачено с сайта 2009.12.23, 2010.11.20, 2011.10.04 и 2013.06.30.
- Чертопруд М.В. 2010. Биогеографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макробентоса // Журнал общей биологии, Т.71, №2, С.144–162.
- Шабанов Д.А., Литвинчук С.Н. 2010. Зелёные лягушки: жизнь без правил или особый способ эволюции? // Природа, №3, С. 29–36. <http://www.ras.ru/publishing/nature.aspx>
- Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. М.: Иностран. лит.
- Шварц Е.А. 2004. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: КМК. 112с.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Шенников А.П. 1964. Введение в геоботанику // Л.: изд-во Ленинградского университета, 447 с.
- Шер А.В. 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. М.: Наука. 310 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации // Тольятти: ИЭВБ РАН, 463 с. <http://www.ievbran.ru/Kiril/Library/Book1/content121/content121.htm>
- Шорыгин А.А. 1928. Иголокожие Баренцева моря // Тр. Плавуч. морск. науч. инст. т.3, Л 3, 107 с.
- Шорыгин А.А. 1955. О биоценозах // Бюлл. МОИП, отд. биологии Т.60(6). С. 87–98.
- Шпанский А.В., Печерская К.О. 2009. Систематическое положение *Phanagoroloxodon irtyschensis* Shpansky в подсемействе Elerphantinae Gray, его палеоэкология и палеобиогеография // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований // Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода 19–23 октября 2009 г. г. Новосибирск. С. 643–646.
- Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Нов. сер. Птицы Т.1, Вып.2 Изд-во АН СССР, 156 с.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Том 1 // Владивосток, ТИНРО-центр 580 с.
- Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.) 2008. М, КМК, 556 с.
- Экосистема 1993. Трофические отношения организмов // В кн.: Байкал: Атлас (Г.И. Галазий, ред.). М, С. 11–12. <http://www.nbrb.ru/books/element.php?ID=1150>
- Ярошенко П.Д. 1950. Основы учения о растительном покрове. М.: Географгиз.
- Abell R., Thieme M.L., Revenga C., Bryer M., Kottelat M., Bogutskaya N., Coad B., Mandrak N., Contreras Balderas S., Bussing W., Stiassny M.L.J., Skelton P., Allen G.R., Unmack P., Naseka A., Ng R., Sindorf N., Robertson J., Armijo E., Higgins J.V., Heibel T.J., Wikramanayake E., Olson D., López H.L., Reis R.E., Lundberg J.G., Sabaj Pérez M.H., Petry P. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation // BioScience Vol.58 No.5, P. 403–414.
- Adler P.B., HilleRisLambers J., Levine J.M. 2007. A niche for neutrality // Ecology Letters.. Vol. 10 No 2. P. 95–104.
- Agassiz L. 1857. Contribution to the natural history of the United States of America // Little, Brown and Co., Boston, Vol. 1–3.
- Agusti J., Anton M. 2002. Mammoths, sabertooths, and hominids. 65 million years of mammalian evolution in Europe // Columbia University Press New York, 345 p.
- Akerman K., Willing T. 2009. An ancient rock painting of a marsupial lion, *Thylacoleo carnifex*, from the Kimberley, Western Australia // Antiquity Vol. 83, Issue 319 March 2009 <http://www.antiquity.ac.uk/projgall/akerman1/>
- Allaby M. 2006. Tropical forests Biomes of the Earth Chelsea House NY 272 p.
- Allen G.R. 1975. Damselfishes of the South Seas. New Jersey: T.F.H. Publ. Inc, Neptune City. 240 p.

- Alvarenga H.M.F., Öfling E.H. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes) // *Papéis Avulsos de Zoologia* Vol.43. N.4. P. 55–91
- Angel M.V. 1997. What Is the Deep Sea? In: Randall D.J. Farrell A.P. (eds.) 1997. *Deep-Sea Fishes*. Academic Press Limited. London. UK. P. 1–42.
- Angel M.V. 2003. The pelagic environment of the open ocean. In: *Ecosystems of the world*. Vol. 28. *Ecosystems of the deep oceans*. Elsevier. P. 39–79.
- Appanah S., Turnbull J.M. (eds.) 1998. *A Review of Dipterocarps: taxonomy, ecology and silviculture*. Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia. ISBN 979-8764-20-X. 220 p.
- Arp A.J., Childress J.J., Fisher C.R. 1984. Metabolic and blood gas transport characteristics of the hydrothermal vent bivalve, *Calymene magnifica* // *Physiological Zoology*, Vol.57. P. 648–662.
- Arrhenius O. 1921. Species and area // *J. Ecol.*, 9. P. 95–99.
- Audzijonyte A., Vainola R. 2005. Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water Mysis (Crustacea: Mysida): descriptions of *M. relicta* Loven, 1862, *M. salemaai* n. sp., *M. segerstralei* n. sp. and *M. diluviana* n. sp., based on molecular and morphological characters // *Hydrobiologia* Vol. 544. P.89–141
- Audzijonyte A., Vainola R. 2007. *Mysis nordenskiöldi* n. sp. (Crustacea, Mysida), a circumpolar coastal mysid separated from the NE Pacific *M. litoralis* (Banner, 1948) // *Polar Biol.* Vol.30. P.1137–1157.
- Bailey R.G. 2009. *Ecosystem Geography. From Ecoregions to Sites*. Second Edition. Springer 251 p
- Baker A.J. et al. 2005. Reconstructing the tempo and mode of evolution in an extinct clade of birds with ancient DNA: The giant moas of New Zealand // www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0409435102
- Baker S.M., Bohling M.H. 1916. On the Brown Seaweeds of the Salt Marsh. Part II // *Journ. Linn. Soc., Bot.* Vol. XLIII. P.325–380 + 3 Plates.
- Balian E.V., Segers H., Leveque C., Martens K. 2008a. An introduction to the freshwater animal diversity assessment (FADA) project // *Hydrobiologia* 595, P. 3–8.
- Balian E.V., Segers H., Leveque C., Martens K. 2008b. The Freshwater Animal Diversity Assessment: an overview of the results // *Hydrobiologia* 595, P. 627–637.
- Banarescu P. 1990. Zoogeography of fresh waters. Vol. I. AULA-Verlag, Wiesbaden, P. 1–511.
- Banarescu P. 1992. Zoogeography of fresh waters. Vol. II. AULA-Verlag, Wiesbaden, P. 512–1091.
- Banarescu P. 1995. Zoogeography of fresh waters. Vol. III. AULA-Verlag, Wiesbaden, P. 1091–1617.
- Barber-James H.M., Gattoliat J.-L.c, Sartori M, Hubbard M.D. 2008. Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater // *Hydrobiologia*, Vol. 595, P. 339–350.
- Barker G.M. 1979. The introduced slugs of New Zealand // *New Zeal. J. Zool.* Vol.6. P.411 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Barluenga M. et al. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // *Nature*. Vol. 439. 9 February 2006. doi:10.1038/nature04325.
- Be A. W. H., Damuth J. E., Lott L., Free R. 1976. Late Quaternary climatic records in western equatorial Atlantic sediment // *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 145, 165–200.
- Berlekamp, Stegemann & Lieth <http://www.usf.uni-osnabrueck.de>
- Bessy C.E. 1908. The taxonomic aspect of species // *Amer. Nat.*, Vol. 42, p. 218–224. Цит. по: Майр, 1971.
- Bianchi C.N., Morri C. 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, problems and prospects for future research // *Marine Pollution Bulletin*, Oxford, Vol. 40, P. 367–376.
- Bocherens H., Fizet C., Mariotte A. et al. 1991. Isotope biogeochemistry (¹³C, ¹⁵N) of fossil vertebrate collagen: Application to the study of a past food web including Neandertal man // *Journal of Human Evolution* Vol.20. P.481–492.
- Bogan A.E. 2008. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 139–147.
- Bold H.C., Wynne M.J. 1978. *Introduction to the Algae. Structure and reproduction*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 706 p.
- Bond-Buckup G., Jara C.G., Perez-Losada M., Buckup L., Crandall K.A. 2008. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 267–273.
- Boschi E.E. Gavio M.A. 2005. On the distribution of decapod crustaceans from the Magellan Biogeographic Province and the Antarctic region. *Scientia Marina*, 69, 195–200. recognized a single Magellan Province for the decapod crustaceans, their data indicate about 35% endemism for the Pacific side and about 18% for the Atlantic. These references provide additional justification for a separation between Southern Chile and Southern Argentina provinces.
- Bouchet Ph., Warren A. 1979. The molluscan fauna of the Norwegian Sea and its relation to other faunas // *Sarsia* 64. P. 211–243.
- Bowman D.M.J.S., Haberle S.G. 2010 Paradise burnt: How colonizing humans transform landscapes with fire // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107 (50) 21234–21235 <http://www.pnas.org/content/107/50/21234.full.pdf>
- Boxshall G.A., Strong E.E. 2006. An extraordinary shift in life habit in a genus of cyclopoid copepods from Lake Tanganyika // *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 275–285 (цит. по: Boxshall, Defaye, 2008).
- Boyle K.V. 2007. Interactions with Hominids. In: Scott A.E. (ed). *Encyclopedia of Quaternary Science* Elsevier Ltd. P. 3253–3262.
- Braga J.C., Martin J.M. 1988. Neogene coralline-algal growthforms and their palaeoenvironments in the Almanzora river valley (Almeria, S. E. Spain) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* Vol. 67, N 3/4. P. 285–303, Cit. ac.: Невеская, 1999.

- Brattegard T., Holthe H. (eds.) 1995. Kartlegging av egnede marine verneområder i Norge. Tilradning fra radgivende utvalg // untredning for DN 1995-3. Direktoratet for naturforvaltning. 174 p.
- Brattegard T., Holthe H. (eds.) 1997. Distribution of marine, benthic macro-organisms in Norway. Research report for DN 1971-1. Directorate for Nature Management. 409 p.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Wien-N.Y.; Springer, 865 S.
- Brazier M.D. 1975. An Outline History of Communities // Palaeontology, Vol.18. P. 681-702.
- Briggs J.C. 1974. Marine zoogeography // Amsterdam: Elsevier.
- Briggs J.C. 1984. Centres of origin in biogeography. Biogeographical Monographs 1. Leeds: University of Leeds. 106 p.
- Briggs J.C. 1992. The marine West Indies: centre of origin? // Global Ecol. Biogeogr. Lett., 2. P. 149-156.
- Briggs J.C. 1995. Global biogeography // Elsevier, Amsterdam-Lausanne-New York - Oxford - Shannon - Tokyo, 454 p.
- Briggs J.C. 1999. Extinction and replacement in the Indo-West Pacific Ocean // J. Biogeogr. V. 26. № 4. P. 777- 783.
- Briggs J.C. 2000. Centrifugal speciation and centres of origin // J. Biogeogr. V. 27. № 5. P. 1183-1188.
- Briggs J.C. 2003. Marine centres of origin as evolutionary engines // J. Biogeogr. V. 30. № 1. P. 1-18.
- Briggs J.C. 2007. Marine biogeography and ecology: invasions and introductions // J. Biogeogr. V. 34. P. 193-198.
- Briggs, Bowen 2012 469 471
- Briggs J.C., Bowen B.W. 2013. Marine shelf habitat: biogeography and evolution // Journal of Biogeography. Vol.40. P. 1023-1035.
- Bringhuis B.H. 1977. Comparisons of salt-marsh fucoid production estimated from three different indices // J. Phycol. Vol. 13. P. 328-335.
- Broch H. 1928. Alcyonariane with a systematic-biogeographical discussion of the Northern *Eumephthya*-species // The Norwegian North Polar Expedition with «Maud» 1918-1925. Scientific results, V.5. N 7. P. 3-19.
- Brook B.W., Johnson C.N. 2006. Alcheringa 1, 39 Cit. ac. Rule S. et al. 2012.
- Brooks J. L. 1950. Speciation in ancient lakes // Quart. Rev. Biol. Vol.25 N.1, P. 30-60, Vol. 25, N. 2, P. 131-176. Cit. ac.: Banarescu (1995).
- Brown J. H. 1999. Macroecology: progress and prospect. // Oikos 87: 3-14.
- Brown J.H., Lomolino M.V. 1998. Biogeography // Sinauer Associates, Inc. MA, U.S.A. 691 p.
- Brown J.H., Maurer B.A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents // Science. V. 243. P. 1145-1150.
- Brownell R.L., Jr., Yablokov A.V. 2002. Illegal and pirate whaling // In Encyclopedia of marine mammals. W.F. Perrin, B. Wursig, and J.G.M. Thewissen, eds. San Diego: Academic Press, P. 608-612.
- Bruun A.F. 1956. The abyssal fauna its ecology, distribution and origin // Nature 177. P. 1105-1108
- Bryan A., Casamiquela J., Cruxent J., Gruhn R., Ochsenius C. 1978. An El Jobo Mastodon Kill at Taima-Taima, Venezuela // Science, 200, P. 1275-1277 (цит. по: Prado et al., 2001).
- Buckley H.A., Johnson L.R. 1988. Late Pleistocene to Recent sediment deposition in the central and western Mediterranean // Deep-Sea Research, Oxford, Vol. 35, P. 749-766
- Buechner H.K., Dakins H.C. 1961. Vegetation change induced by elephants and fire // J. Ecol., Vol. 49, p. 752-766. Цит. по Г. Вальтер (1968).
- Bullock J.A. 1971. The investigation of samples containing many species // Biol. J. Linnean Soc. 3(1). P. 1-56.
- Bush M.B., Whittaker R.J. 1991. Krakatau: Colonization patterns and hierarchies // Journal of Biogeography 18. P. 341-356.
- Candolle A. de. 1855. Geographie botanique raisonnee ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle. Paris: V. Masson ; Geneve: J. Kessman, Vol. 1, 2 1365 p.
- Cannariato K.G, Ravelo A.C. 1997. Pliocene-Pleistocene evolution of eastern tropical Pacific surface water circulation and thermocline depth // Paleoceanography Vol. 12. P. 805-820.
- Carpenter E.J. 1972. Nitrogen fixation by a Blue-Green Epiphyte on Pelagic Sargassum // Science. Vol. 178. P. 1207-1209.
- Carpenter E.J., Smith K.L. 1972. Plastics on the Sargasso Sea Surface // Science. Vol. 178. P. 1240-1241.
- Carsola A.J. 1954. Recent marine sediments from Alaskan and northwest Canadian Arctic // Bull. Am. Ass. Petrol. Geol. Vol.38. P. 1552-1586.
- Carsola A.J., Fisher R.L., Shipkand C.J., Shumway G. 1961. Bathymetry of the Beaufort Sea // In: Geology of the arctic. Ed. by G.O. Raash, Toronto, University of Toronto. P. 678-689.
- Castro P., Huber M. 2003. Marine Biology. The McGraw-Hill Companies. 456 p.
- Cebrión E., Ballesteros E. 2003. Zonation patterns of benthic communities in an apwelling area from the western Mediterranean (La Herradura, Alboran Sea) // Scientia Marina. Vol. 68, № 1. P. 69-84.
- Chambers P.A., Lacoul P., Murphy K.J., Thomaz S.M. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater // Hydrobiologia 2008. N. 595, P. 9-26.
- Chesher R.H. 1972. The status of knowledge of Panamanian echinoids, 1971, with comments on other echinoderms // Bull. Biol. Soc. Wash. Vol. 2. P. 139-158.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity // Annu. Rev. Ecol. Syst., Vol.31. P. 343-366.

- Cione A.L.; Tonni E.P.; Soibelzon L. 2003. The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America // *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, Vol.5. No.1. P. 1–19.
- Cione et al 2003 Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America
- Claridge M.F., Wilson M.R. 1981. Host plant association, diversity and species-area relationships of mesophyll-feeding leafhoppers on trees and shrubs in Britain // *Ecol. Entomol.* Vol.6 No.3 P.217–238 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Clements F.E. 1916. Plant succession An analysis of the development of vegetation // N.Y. Carnegie Inst Wash Publ , p 242–512 p.
- Clements F.E. 1936. Nature and structure of the climax // *The Journal of Ecology*, Vol.24, No.1. P. 252–284.
- Clements F.E., Shelford V.E. 1939. *Bio-Ecology* // J. Wiley & Sons, Inc New York VI+425 p.
- Conran J.G. 1995. Family distribution in the *Liliiiflorae* and their biogeographical implication // *J. Biogeogr.*, 22. P. 1023–1034 (цит. по: Cox, Moore, 2000).
- Coomans H.E. 1962. The marine mollusk fauna of the Virginian area as the basis for defending zoogeographical provinces // *Beaufortia*, Vol. 9. P. 83–104.
- Cornelius P.F.S. 1995. North-West European thecate hydroids and their medusae // *Synopses of the British Fauna (New Series) No. 50.*
- Correal Urrego G. 1981. Evidencias culturales y megafauna pleistocena en Colombia // Bogota: Fundacion de Investigaciones Arqueologicas Nacionales 12, 148 p. (цит. по: Prado et al., 2001).
- Coulter G. 1991. Lake Tanganyika and its Life // Oxford University Press, Oxford, 347 p.
- Coulter G.W., Spigel R.H. 1991. Chapter 3. Hydrodynamics. In: Coulter G.W. (Ed.) *Lake Tanganyika and its life* Oxford University Press, P. 49–75.
- Cowen R. K., Agegian C.R., Foster M.S. 1980. The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 64, № 2. P. 189–201.
- Cowling R., Rundel P.W., Lamont B.B., Arroyo M.K., Arianoutsou M. 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions // *Trends Ecol. Evol.*, 11. P. 363–366.
- Cox C.B. 2001. The biogeographic regions reconsidered // *Journal of Biogeography* 28(4): 511–523.
- Cox C.B., Moore P.D. 2003. *Biogeography an ecological and evolutionary approach*. Sixth edition // Blackwell Science London, 298 p.
- Crame J.A. 1993. Bipolar molluscs and their evolutionary implications // *J. Biogeography*, Vol. 20. P. 145–161 цит. по: Briggs, 1995.
- Crandall K.A., Buhay J.E. 2008. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae—Decapoda) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 295–301.
- Crisp M.D., Trewick S.A., Cook L.G. 2011. Hypothesis testing in biogeography // *Trends in Ecology and Evolution*, February, Vol. 26, No. 2. P. 66–72.
- Craw R. C., Grehan J.R., Heads M.J. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford biogeography series. New York Oxford Oxford University Press. 229 p.
- Damuth J.E., Kumar J. 1975. Amazon Cone Morphology, sediments, age and growth pattern // *Bull. geol. Soc. Am.*, Vol.86, P. 863–878.
- Dana J.D. 1853. On an isothermal oceanic chart illustrating the geographical distribution of marine animals // *Amer. J. Sci. Arts. Ser. 2.* Vol. 16, N 47. P. 153–167; Vol. 16, N 48. P. 314–327.
- Danois le D.S. 1948. *Les profondeurs de la mer* // Payot, Paris, 303 p.
- Darlington P.J., jr. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. L.: Chapman and Hall, xiv, 675 p. Русский перевод 1966 г.
- Darren C.J.Y., Peter L.K.N. 2004. Recognition of two subfamilies in the Potamidae Ortmann, 1896 (Brachyura, Potamidae) with a note on the genus Potamon Savigny, 1816 // *Crustaceana* Vol.76. No.10. P. 1219–1235.
- Dennis R.L.H., Williams W.R., Shreeve T.G. 1998. Faunal structures among European butterflies: evolutionary implications of bias for geography, endemism and taxonomic affiliation // *Ecography*, Vol.21, No.2. P. 181–203 (цит. по: Кривохатский, Емельянов, 2000).
- Dewar R.E. 1997. Were people responsible for the extinction of Madagascar's subfossils, and how will we ever know? In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. P. Patterson. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. P. 364–377.
- Diamond J. 2005. *Collapse: how societies choose to fail or succeed* // Penguin Group, 571 p. (есть русский перевод: Даймонд Дж. 2008. Коллапс // АСТ, 764).
- Dice L.R. 1943. *The biotic provinces of North America*. Univ. Mich. Press, Ann. Arbor, 78 p.
- Dillehay T.D., Collins, M.B. 1988. Early cultural evidence from Monte Verde in Chile // *Nature*, 332, P. 150–152 (цит. по: Prado et al., 2001).
- Dixon A.P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., Loucks, C.J. 2014. Distribution mapping of world grassland types // *Journal of Biogeography*, in press.
- Dnestrovskaya N.Yu., Jirkov I.A. 2010. *Micronephthys* (Polychaeta: Nephtyidae) of Northern Europe and Arctic // *Invertebrate zoology* V. 7, N2: 107–121.
- Drude O. 1876. *Die Anwendung physiologischer Gesetze zur Erklärung der Vegetationslinien*. // Göttingen: A. Breithaupt, 33 S.
- Dudgeon D. et al. 2006. Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges // *Biological Reviews* Vol.81, P. 163–182.

- Dunbar, M. J. 1979. The relation between the oceans // In: Zoogeography and Diversity of Plankton (Svan der Spoel and A. C. Pierrot-Bults, Eds.). P. 112–125 (цит. по: Longhurst, 1998. P. 31)
- Durham J.W., MacNeil F.S. 1967. Cenozoic migrations of marine invertebrates through the Bengg Strait region // Ed. Hopkins D.M. The Bengg Land Bndge. Stanford, California: Stanford University Press. P. 326–349.
- Duthie C., Gibbs G., Burns K.C. 2006. Seed Dispersal by Weta // Science. V. 311. P. 1575.
- Dyer R. A. 1975. The Genera of Southern African Flowering Plants, vol. 1 // Pretoria: Department of Agricultural Technical Services, Botanical Research Institute.
- Edmeades B. 2005. Megafauna — First Victims of the Human-Caused Extinction // <http://www.megafauna.com/index.htm>
- Edroma E. 1989. The response of tropical vegetation... // The biology of large african mammals in their environment. Oxford, P. 1–13.
- Eggert, L.S., Rasner, C.A., Woodruff, D.S. 2002. The evolution and phylogeography of the African elephant inferred from mitochondrial DNA sequence and nuclear microsatellite markers // Proceeding of the Royal Society of London. Vol.B 269. P.1993–2006.
- Ekman S. 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft. 542 S.
- Ekman S. 1953. Zoogeography if the sea // Sidwick and Jackson, London.
- Elton C. 1927. Animal ecology. London. Цит. по Clements, Shelford (1939).
- Emiliani C., Gartner S., Lind B. et al. 1975. Paleoclimatological analysis of Late Quaternary cores from the Northeastern Gulf of Mexico // Science, 189, 4208, 1083—1087.
- Enderlein G. 1908. Biologish-faunistische Moor- und Diinenstudien Danzig. Цит. по Clements, Shelford (1939).
- Englisch U., Coleman C.O., Wagele J.W. 2003. First observations on the phylogeny of the families Gammaridae, Crangonyctidae, Melitidae, Niphargidae, Megalurotidae and Oedicerotidae (Amphipoda, Crustacea), using small subunit rDNA gene sequences // Journal of Natural History Vol. 37, P. 2461–2486.
- Fedorov A.V., Dekens P.S., McCarthy M., Ravelo A.C., deMenocal P.B. et al. 2006. The Pliocene paradox (mechanisms for a permanent El Nino) // Science Vol.312. P.1485–1489.
- Feldmann R.M. et al. 1998. Cretaceous Arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla,México // Journal of Paleontology, Vol.72, No.1, P. 79–90.
- Fink S.V., Fink W.L. 1981: Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 7 N. 4. P. 297–353.
- Fisher H.I. 1948. The question of avian introductions in Hawaii // Pacific Science, 2. P. 59–64 — цит. по: Лэж, 1957.
- Flacourt É. de 1858. *Histoire de la Grande Isle Madagascar* <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k1047463.image.f2>
- Flitt W.K. 1993. Nutrition of giant clams // Flitt W.K. (ed.) Biology and mariculture of giant clams. ACIAR Proceedings No.47. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra. P. 31–40.
- Fochetti R., de Figueroa J.M.T. 2008. Global diversity of stoneflies (Plecoptera; Insecta) in freshwater // Hydrobiologia V.595, P. 365–377.
- Forbes E. 1856. Zoological geography: distribution of marine life // A.K. Johnston's The physical atlas of natural phenomena. 2nd ed. Edinburgh; L. W. Blackwood. P. 99–102, pl. 31.
- Forbes G.A. 1854. The natural history of the European Seas // London
- Forster R.R. 1975. The spiders and harvestmen // Biogeography and ecology in New Zealand. the Hague: Junk. P.493–505 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Fossa J.H., Mortensen P.B., Furevik D.M., 2000. *Lophelia*-korallrev langs norskekysten forekomst og tilstand // Fisken og havet, No.2, 94 p.
- Foster M.S. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places // Journal of Phycology. Vol. 37, № 5. P. 659–667.
- Freeland J.R. 2006. Molecular Ecology. Wiley Pblsh. 402 p.
- Freiwald, A., Fosse, J.H., Grehan, A., Koslow, T., Roberts, J.M. 2004. Cold-water Coral Reefs. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. 84 p.
- Frid C.L.J. 2011. Temporal variability in the benthos: Does the sea floor function differently over time? // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Vol. 400. P. 99–107.
- Fryer G., Iles T. D. 1972. The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: Their Biology and Evolution. Edinburgh, Oliver & Boyd.
- Gaston K.J., Blackburn T.M. 2000. Pattern and process in macroecology // Blackwell Science Ltd., XII + 377 p.
- Gaston K.J., Blackburn T.M., Spicer J.I. 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph? // Trends in Ecology & Evolution Vol. 13, No. 2 P. 70–74.
- Geary D.H., Magyar I., Muller P. 2000. Ancient Lake Pannon and its endemic molluscan fauna (Central Europe; Mio-Pliocene) // Adv. Ecol. Res. Vol.31. P.463–482.
- Geer A. et al. 2010. Evolution of island mammals. Adaptation and extinction of placental mammals on islands. Oxford, UK. Blackwell Publishing. 479 p.
- Gerard V.A. 1999. Positive interactions between cordgrass, *Spartina alterniflora*, and the brown alga, *Ascophyllum nodosum* ead scropioides, in a mid-Atlantic coast salt marsh // J. exp. mar. Biol. Ecol. Vol. 239. P. 157–164.
- Gheerbrant E., Rage J-C. 2006. Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? //Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology Vol. 241. P. 224–246
- Giraffes... in the desert 1981. // Oryx. 16, N 2. P. 164.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. Vol.53 No.1. P. 7–26.

- Glemarec M. 1979. Problemes d'ecologie dynamique et de succession en Baie de Concerneau // Vie Milou? Vol. 28–29, Fasc.1, Ser. AB. P. 1–20 (цит. по: Одум, 1986).
- Glover R. S. 1961. Biogeographical boundaries: the shapes of distribution // In: Oceanography, M. Sears (Ed.). Washington, Amer. Assoc. Advance Sci., Publ. No. 67.
- Goldblatt, P. 1978. An analysis of the flora of southern Africa: its characteristics, relationships, and origins // Annals of the Missouri Botanical Garden 65. P. 369–436.
- Good, 1973 37, 255, 257
- Good R. 1974. *The Geography of the Flowering Plants*. 3rd edition. White Plains, NY: Longman. [First published in 1947.]
- Goodman S.M., Jungers W.L. 2014. Extinct Madagascar: Picturing the Island's Past. The University of Chicago Press, 206 p.
- Gordon A.L. 2001. Bottom water formation // Encyclopedia of Ocean Sciences, P. 334–340.
- Gottschlich G. 1985. Die Haupt- und Zwischenarten der Gattung *Hieracium* L. (*Compositae*) in südwest-Deutschland // Jahresh. Ges. Naturk. Württemberg. № 140. P. 151–182.
- Gottschlich G., Raabe U. 1991. Zur Verbreitung, Oecologie und Taxonomie der Gattung *Hieracium* L. (*Compositae*) in Westfalen und angrenzenden Gebieten // Abh. Westfal. Mus. Naturk. 53, T 4. P. 1–140.
- Grabert H. 1971a. Die Pra-andme drainage des Amazonas-Stromsystems // Munster Forsch Geol. Paleont. Vol. 20–21, P. 51–61
- Grabert H. 1971b. Die Wasserfallstrecke des Rio Madeira (Terntonum Randoma, Brasilien) als Rest emer vortertiären Wasserscheide zwischen dem Atlantik und dem Pazifik // Die Erde, Vol. 20, P. 53–62.
- Graf D.L., Cummings K.S. 2007. Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoidea) // Journal of Molluscan Studies. Vol.73. P. 291–314.
- Grave S. D., Cai Y., Anker A. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater
- Grayson J.P. 1977. Pleistocene avifaunas and the overkill hypothesis // Science, 195. P. 691–693.
- Greenwood P.H. 1965. The cichlid fish of Lake Nabugabo, Uganda // Bull Br Mus nat Hist, Zool, Vol.12. P. 315–357, цит по: Grove, 1983
- Griffiths H.W., Barnes D.K.A., Linse K. 2009. Towards generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. Journal of Biogeography, 36, 162–177.
- Grime J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies // Nature, London, Vol.230. P. 26–31.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Amer, Nat. 111. P. 1169–1194.
- Grime J.P. 1979. Plant strategies and vegetation process New York, John Wiley, 222 p.
- Grime J.P. 1982. The concept of strategies: use and abuse // Journal of Ecology Vol.70. P. 863–865
- Grubb, P., Groves, C.P., Dudley, J.P., Shoshani, J., 2000. Living African elephants belong to two species: *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797) and *Loxodonta cyclotis* (Matschie, 1900) // Elephant Vol.2. No.4. P.1–4.
- Grün R. et al. 2008. Aust. J. Earth Sci. 55, 917 цит. по Rule S. et al. 2012.**.
- Guggisberg C. 1975. Wild cats of the world // London, 328 p.
- Hagdom J.H., Xiao-feng Wang, Bachmann G.H., Cuny G., Sander Martin, Chuan-shang Wang 2004. Kolonien der pelagischen Seelilie *Traumatocrinus* aus der obertriassischen Xiaowa-Formation von Guanling (Süd-China, Provinz Guizhou) // Echinoderms 2004 3rd meeting of German-speaking Echinodermologists, October 29–31, 2004, Ingelfingen Papers & abstracts of talks and posters. P. 17–30 (на рисунку написано Kolonie A).
- Hagmeier E.M., Stults C.D. 1964. A numerical analysis of the distribution patterns of North American mammals // Syst. Zool. Vol.13. No.3.
- Hall C.A. 1964. Shallow-water marine climates and molluscan provinces // Ecology. Vol. 45, N 2. P. 226–234.
- Hallagan J. 1981. Elephants and war... // Oryx. 16, N 2. P. 161–164.
- Harington C.R. 1996. Canadian Museum of Nature March <http://www.beringia.com/02/02maina6.htm>
- Harington C.R. 1998. Canadian Museum of Nature April <http://www.beringia.com/02/02maina11.html>.
- Harlin M.M., Craigie J.S. 1975. The distribution of photosynthate in *Ascophyllum nodosum* as it relates to epiphytic *Polysiphonia lanosa* // Journal of Phycology. Vol. 11. P. 109–113.
- Hart M.W., Scheibling R.E. 1988. Heat waves, baby booms and the destruction of Kelp beds by sea urchins // Mar. Biol. Vol. 99, № 2. P. 167–176.
- Hatton J., Hobsley C., Smart N. 1982. Elephant poachig and vegetation changes in Uganda // Oryx. 16, N 5. P. 411–414.
- Haussermann V., Forsterra G. 2005. Distribution patterns of Chilean shallow-water sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia), with a discussion of the taxonomic and zoogeographic relationships between the actinofauna of the south east Pacific, the south west Atlantic and Antarctic. Scientia Marina, 69 (Suppl. 2), 91–102. noted that the polychaetes and anemones indicated a barrier between the Pacific and Atlantic sections because those faunas showed very little overlap.
- Heckenberger M.J., Kuikuro A., Kuikuro U.T., Russell J.C., Schmidt M., Fausto C., Franchetto B., 2003. Amazonia 1492: Pristine Forest or Cultural Parkland? // Science, Vol. 301, P. 1710–1714.
- Hecky R.E. 1991. Chapter 5. The pelagic ecosystem. In: Coulter G.W. (Ed.) Lake Tanganyika and its life Oxford University Press, P. 90–110.
- Hecky R.E., Spigel R.H., Coulter G.W. 1991. Chapter 4. The nutrient regime. In: Coulter G.W. (Ed.) Lake Tanganyika and its life Oxford University Press, P. 76–90.

- Hedgpeth J.W. 1957. Marine biogeography // Treatise on marine ecology and paleontology, Vol. I. Mem. Geol. Soc. Am. 67. P. 359–382.
- Heilprin A. 1887. The geographical and geological distribution of animals // N. Y.: D. Appleton and Co., xii, 435 p.
- Hengeveld R. 1992. Dynamic Biogeography // Cambridge University Press. 249 p.
- Hernandez C. E., Moreno R. A. and Rozbaczylo N. 2005. Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast // *Ecography* 28. P. 363–373.
- Hess H., William L. Ausich Carlton E., Simms Brett Michael J. 1999. Fossil Crinoids // Cambridge University Press 275 p.
- Hesse R. 1924. Tiergeographie // Gustav Fisher, Jena, 613 p.
- Highsmith R.C. 1980. Geographic patterns of coral bioerosion: a productivity hypothesis // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 46. P. 177–196.
- Hillebrand H., Azovsky A.I. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient // *Ecography*, Vol. 24 (3), P. 251–256.
- Hofsten N. 1915. Die Echinodermen des Eisfjords // *Kunigl. Svensk Vetensk. Acad. Handl.*, Bd. 54, N 2, 286 S.
- Holloway J.D. 1974. The biogeography of Indian butterflies // In: Mani M.S. (Ed.) *Ecology and biogeography in India*. The Hague. The Netherlands. P. 473–499 (цит. по: Кривохатский, Емельянов, 2000).
- <http://australianmuseum.net.au/Australias-extinct-animals#>. 277
- <http://donsmaps.com> 277
- <http://en.wikipedia.org/wiki/282>
- <http://en.wikipedia.org/wiki/Microhylidae> 268
- <http://en.wikipedia.org/wiki/Smilodon> 285
- <http://ibc.lynxeds.com/family/birds-paradise-paradisaeidae> 268
- <http://pogoda.ru.net/climate/27612.htm> 225
- <http://terranature.org/moa.htm> 279
- <http://terranature.org/weta.htm#earthworms> 280
- <http://uk.wikipedia.org> 277
- <http://www.pleistocenepark.ru/ru> 251
- <http://www.riosysenderos.com/baul/lapancora2.htm> 372
- <http://www.zeno.org/Meyers-1905/1/040637a> 36
- http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/kry_pap.htm 267
- <https://en.wikipedia.org/wiki/Nothofagus> 264
- Huggett R.J. 2002. Fundamentals of biogeography. Taylor & Francis e-Library 261 p.
- Huggett R.J. 2004. Fundamentals of biogeography. Second Edition. Routledge NY, 439 p.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, Vol. 22. P. 415–427.
- Hutchinson G.E. 1961. The paradox of the plankton // *Amer. Natur.*, Vol. 95. P. 137–145.
- Hydrobiologia* 2008. N. 595, 637 p.
- International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>
- International Commission on Zoological Nomenclature (2003). "Opinion 2027. Usage of 17 specific names based on wild species which are predated by or contemporary with those based on domestic animals (Lepidoptera, Osteichthyes, Mammalia): conserved". *Bulletin of Zoological Nomenclature* **60**: 81–84.
- Isumi N., Yusuke G., Katsufumi S. 2015. Ocean sunfish rewarm at the surface after deep excursions to forage for siphonophores // *Journal of Animal Ecology*. 2015. V. 84. P. 590–603.
- Jirkov I.A., Leontovich M.K. 2012. Biogeography of Polychaeta of the Eurasian North Polar Basin // *Invertebrate zoology*, Vol. 9, No. 1: 41–51
- Johnson C. 2006. *Australia's Mammal Extinctions: A 50,000 Year History* (Cambridge Univ. Press, Melbourne.).
- Johnson T.C., Scholz C.A., Talbot M.R., Kelts K., Ricketts R.D., Ngobi G., Beuning K., Ssemmanda I., McGill J.W. 1996. Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* Vol. 273. P. 1091–1093 цит. по: Briggs, 1995.
- Jorgensen S.E. 2008. Freshwater Lakes // In: *Ecosystem Ecology*. Elsevier. P. 270–274.
- Kaiser M.J., Attrill M.J., Jennings S., Thomas D.N., Barnes D.K.A., Polunin N.V.C., Raffaelli D.G., Williams P.J.leB. 2005. *Marine Ecology: Processes, Systems, and Impacts*. New York: Oxford University Press.
- Kingdon I. 1979. *East African Mammals*. Vol. 3. Part B // London. 436 p.
- Kingdon J. 1982. *East African Mammals*. Vol. 3. Parts C, D // London. 746 p.
- Kleypas J.A. 1997. Modeled estimates of global reef habitat and carbonate production since the last glacial maximum // *Paleoceanography*, Vol. 12. P. 533–545
- Klinge H. 1962. *Über Epiphithenhumus aus El Salvador (Zentralamerika) I und II* // *Pedobiologia*, S. 1–8.
- Klinge H. 1963. *Über Epiphithenhumus aus El Salvador (Zentralamerika) I und II* // *Pedobiologia*, S. 102–107.
- Knox E.B., Palmer J.D. 1995. Chloroplast DNA variation and the recent radiation of the giant senecios (*Asteraceae*) on the tall mountains of Eastern Africa // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92. P. 10349–53.
- Komiyama, A., Ong, J.E., and Pongparn, S. 2008. Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: a review // *Aquatic Botany* 89: 128–137.
- Köppen W.P. 1936. *Geographisches System der Klimate*.

- Kornfield I., Smith P.F. 2000. African cichlid fishes: model systems for evolutionary biology // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 31. P. 163–196.
- Latini G. de 1957. (1956). Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt // *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg.* P. 380–410.
- Laws, 1970 210, 211
- Laubenfels D.J. de 1985. A taxonomic revision of the genus *Podocarpus*. *Blumea* 30:51-278. Laws R. 1971. The Tsavo elephants // *Oryx*. 9, N 1. P. 32–34.
- Lessios H.A. 1998. The first stage of speciation as seen in organisms separated by the Isthmus of Panama. // In *Endless Forms: Species and Speciation*, ed. D.J. Howard, S. Berlocher. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 186–201.
- Lessios H.A. 2008. The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms After the Rise of the Central American Isthmus // *The Annual Review of Ecology*, Martin P.S. 1984.
- Leveque C., Oberdorff T., Paugy D., Stiassny M.L.J., Tedesco P.A. 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 545–567.
- Lewin R. 2005. Human evolution: an illustrated introduction 5th ed. // Blackwell Publishing Ltd., 277 p.
- Likens G.E. 1975. Primary production inland aquatic ecosystems // *Primary productivity of the biosphere*. Berlin etc. P. 185–202.
- Liversidge R. 1962. Distribution of birds in relation to vegetation. *Ann. Cape Prov. Museums* Vol.2. P. 143–151.
- Longhurst A. 1998. Ecological geography of the sea. Academic Press Elsevier San Diego – San Francisco – New York – Boston – London – Sydney – Tokyo, 399 p.
- Longhurst A. 2001. Pelagic biogeography. In: Steele J., Thorpe S., Turekian K. (eds.) 2001. *The Oceans Overview*, Encyclopedia of Ocean Sciences Academic Press. P. 2114–2122.
- Longhurst A. 2007. Ecological Geography of the Sea, Second Edition. Academic Press Elsevier San Diego – San Francisco – New York – Boston – London – Sydney – Tokyo. 558 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*, 17. P. 373–387.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography* // Princeton. N.J.: Princeton Univ. Press, 203 p.
- Macdonald K.S., Yampolsky L., Duffy J.E. 2005. Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 323–343.
- Madl P. 2001. Essay about the phenomenon of Lessepsian Migration // *Colloquial Meeting of Marine Biology*. Zalzburg, April 1999: <http://www.sbg.ac.at/ipk/avstudio/pierofun/lm/lesseps.htm>
- Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G.K.C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka J.-P., Moller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M., Svendsen J.I. 2004. Ice-dammed lakes and re-routing of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // *Quaternary Science Reviews* Vol. 23, P. 1313–1332.
- Mann K.H. 1973. Seaweeds: Their Productivity and Strategy for Growth // *Science*. Vol. 182. P. 975–981.
- Marlier G. 1955. Un Trichoptère pélagique nouveau du Lac Tanganika // *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 52 (1/2). P. 150–155.
- Marshall L.G. 1988. Extinction. In A. A. Meyers and P. S. Ciller (eds.), *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*, New York: Chapman and Hall. P. 219–254.
- Marshall N.B. 1971. *Explorations in the Life of Fishes*. Cambridge University Press, Cambridge, 204 p.
- Martin P.S. 1967. Prehistoric overkill // In: *Pleistocene extinctions, the Search for a Cause*, P. S. Martin and H. E. Wright, Jr., Eds. (Yale Univ. Press, New Haven, Conn), P. 87–89.
- Martin P.S. 1973. The discovery of America: The first Americans may have swept the Western Hemisphere and decimated its fauna within 1000 years // *Science* V.179, P. 969–974. http://www.sciencemag.org/cgi/search?&andorexactfulltext=and&journal_search_volume_go.y=10&volume=179&journal_search_volume_go.x=11&journal_search_volume_go=go&andorexacttitleabs=and&FIRSTINDEX=120
- Martin P.S. 2005. Twilight of the mammoths. Ice age extinctions and the rewilding of America. University of California press. 250 p.
- McCutcheon S.C., Martin J.L., Barnwell T.O.Jr. 1993. *Water Quality in Maidment*. Handbook of Hydrology, McGraw-Hill, New York, NY.
- McGlone M. 2012. The Hunters Did It *Science* Vol. 33. No.51452. P. 1452–1453. DOI: 10.1126/science.1220176
- McMahon R.F. 1991. Mollusca: Bivalvia. In: Thorp J.H., Covich A.P. (eds.) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, Academic Press, New York. P. 315–99..
- McWethy et al. 2010. Rapid landscape transformation in South Island, New Zealand, following initial Polynesian settlement // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 21343–21348 <http://www.pnas.org/content/107/50/21343.full.pdf+html?sid=6d9b83ff-ab04-4d1b-9f16-c8ac9cd76129>
- Menzies K.J., Wilson J.B. 1961. Preliminary field experiments on the relative importance of pressure and temperature on the penetration of marine invertebrates into the deep sea // *Oikos*. Vol.12. P. 302–309.
- Menzies R.J., George R.J., Rowe G.T. 1973. Abyssal environment and ecology of the World Ocean // NY–London–Sydney–Toronto.
- Menzies R.J., Zaneveld J.S., Pratt R.M. 1967. Transported turtle grass as a source of organic enrichment of abyssal sediments off North Carolina // *Deep-Sea Research*. Vol. 14. P.111–112 + 4 Phototabl.
- Mey, Speidel, 2007 393
- Mifsud C.R., Stevens D.T., Baldacchino A.E. 2002. Strategic Action Plan for the Conservation of Maltese Coastal and Marine Biodiversity, 2002–2003 // <http://www.mepa.org.mt/environment/pallicatiens/sap-bio.pdf>

- Mildenhall D.C. 1980. New Zealand late Cretaceous and Cenozoic plant biogeography: a contribution // *Paleogeogr., paleoclimatol., paleoecol.* Vol.31 No.2–3 P.197–233 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Miller D.H. 1978. The factor of scale: ecosystem, landscape mosaic, and region. In: K.A. Hammond, G. Macinko, and W.B. Fairchild (eds.). *Sourcebook on the environment*. Chicago: University of Chicago Press. P. 63–88.
- Miller G.H. et al. 2005. *Science* 309, 287 цит. по Rule S. et al. 2012.
- Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowich W., Krystufek B., Reinders P.J.H., Spetzenberger F., Stubbe M., Thissen J.B.M., Vohralik V., Zima J. 1999. *The atlas of european mammals*. T&D Poyser Ltd, 484 p.
- Mittermeier J.C., Cottee-Jones H.E.W. 2012. Avifaunal patterns in Wallacea: how can we account for the unknown? // In Conference program and abstracts. International Biogeography Society 6th Biennial Meeting – 9-13 January 2013, Miami, Florida, USA (ed. by J. Hortal, K. Faller, K. Fee-ley, R. Field, C. Graham, F. Guilhaumon and D. Gavin), *frontiers of biogeography* Vol.4, suppl.1, P. 138.
- Montane J. 1967. Investigaciones interdisciplinarias en la ex laguna Taguatagua. Provincia de O'Higgins. *Anales de la Academia Chilena de Ciencias Naturales* // *Universidad Catolica*, 52(30), P. 327–331.
- Moor F.C. de, Ivanov V.D. 2008. Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 393–407.
- Mora C., Chittaro P.M., Sale P.P., Kritzer J.P., Ludsin S.A., 2003. Patterns and processes in reef fish diversity // *Nature*. V. 421. P. 933–936.
- Morat P. 1993. Our knowledge of the flora of New Caledonia: endemism and diversity in relation to vegetation types and substrates // *Biodiv Letters*, Vol.1. P. 72–81.
- Moreira-Muñoz A. 2011. *Plant Geography of Chile*. Springer. 343 p.
- Morrone J.J. 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny // *Journal of Biogeography*, Vol. 29, P. 149–152.
- Mortensen P.B., 2000. *Lophelia pertusa* (Scleractinia) in Norwegian waters. Distribution, grows, and associated fauna // Thesis... for Dr. Scient. Department of Fisheries and Marine Biology, University of Bergen, Norway, 42 p.
- Mortensen P.B., Hovland M., Fossa J.H., Furevik D., 2000. Distribution, abundance and size of *Lophelia pertusa* coral reefs in mid-Norway in relation to seabed characteristics (Manuscript), 25 p.
- Muizon C. de, McDonald H.G. 1995. An aquatic sloth from the Pliocene of Peru // *Nature* N. 375, p. 224–227.
- Murray R.J., Wheeler A.J., Freiwald A. 2006. Reefs of the Deep: The Biology and Geology of Cold-Water Coral Ecosystems // *Science* V.312. P. 543–547.
- Musard et al. 2014. *Underwater Seascapes: From geographical to ecological perspectives*. Springer. 291 p.
- MUSSELP, 2013. The Freshwater Mussels (Unionoida) of the World (and other less consequential bivalves) // <http://mussel-project.uwsp.edu/db/db.php?project=zambongo&p=div&l=spp&n=879>
- Myers A.A., Giller P.S. 1988. Process, pattern and scale in biogeography // *Analytical biogeography* London – New York – Tokyo – Melbourne – Madras Chapman & Hills. P. 3–12.
- Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of lake Lana and the evolution of higher taxonomic categories // *Evolution*, Vol.14, No.2–3.
- Myers R.F. 1999. *Micronesian reef fishes*. 3rd edition. Barrigada, Guam: Coral Graphics, 330 p.
- Nagalingum N.S., Marshall C.R., Quental T.B., Rai H.S., Little D.P., Mathews S. 2011. Recent synchronous radiation of a living fossil // *Science*. V.334. P. 796–799.
- Naish D. 2007. Extinct Cuban canids and Darwin's fox and Darwin's fox // http://scienceblogs.com/tetrapodzoology/2007/12/cuban_canids_darwins_fox.php
- Naish D. The small, recently extinct, island-dwelling crocodylians of the south Pacific // http://scienceblogs.com/tetrapodzoology/2009/05/mekosuchines_2009.php
- Naumann E. 1921. Die Bodenablagerungen des Susswassers // *Arch. f. Hydrobiol*, Vol.13.
- Neushul M. 1963. Studies on the giant kelp, *Macrocystis*. II. Reproduction // *American J. of Botany*. Vol. 50, № 4. P. 354–359.
- Newell N.D. 1967. Revolution in the history of life // *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, Vol. 89. P. 63–97.
- Nogués-Bravo D., Rodríguez J., Hortal J., Batra P., Araújo M.B. 2008. Climate Change, Humans, and the Extinction of the Woolly Mammoth // *PLoS Biology*. V. 6. No. 4: e79 doi:10.1371/journal.pbio.0060079 (вся статья в открытом доступе).
- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Sanders, Philadelphia, ed.3.
- O'Harra D. 2010. Arctic melting pot: Whales, seals and bears having sex? // *Alaska Dispatch*, October 1, 2011 <http://www.alaskadispatch.com/article/arctic-melting-pot-whales-seals-and-bears-having-sex>
- Okajima Y., Kumazawa Y. 2009. Mitogenomic perspectives into iguanid phylogeny and biogeography: Gondwanan vicariance for the origin of Madagascan oplurines // *Gene (Elsevier)* Vol.441. No.1–2. P. 28–35. doi:10.1016/j.gene.2008.06.011.
- Olabarria C. 2005 Patterns of bathymetric zonation of bivalves in the Porcupine Seabight and adjacent abyssal plain, NE Atlantic // *Deep-sea research I*. Vol. 52. P. 15–31.
- Oliver M.K. 2013. Checklist of the Invertebrate Animals of Lake Malawi // <http://malawicichlids.com/mw12000.htm>
- Oliver P.G., Holmes A.M., Killeen I.J., Turner J.A. 2010 *Marine Bivalve Shells of the British Isles (Mollusca: Bivalvia)*. Amgueddfa Cymru — National Museum Wales. Available online at <http://naturalhistory.museumwales.ac.uk/britishbivalves/Findrecords.php>.

- Olson A.M., Lubchenko J. 1990. Competition in seaweeds: linking plant traits to competitive outcomes // *Journal of Phycology*. Vol. 26. P. 1–6.
- Olson D.M. et al. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth // *BioScience* Vol. 51 No. 11. P.933–938.
- Ormond R.F.G., Roberts C.M. 1997. The biodiversity of coral reef fishes // In: Ormond R.F.G., Gage J.D., Angel M.V. eds. *Marine biodiversity patterns and processes*. Owen-Smith, N. R. 1988. *Megaherbivores: The Influence of Very Large Body Size on Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. Cambridge University Press. P. 216–257.
- Ortmann A. 1896. *Grundzuge der marine Tiergeographic*. Jena.
- Peden A.E., Wilson D.E. 1977. Distribution of intertidal and subtidal fishes of northern British Columbia and southeastern Alaska // *Syesis*, Vol. 9, P. 221–248 (цит. по: Briggs, 1995).
- Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 11, P. 1633–1644, doi:10.5194/hess-11-1633-2007. <http://www.hydrol-earth-syst-sci.net/11/1633/2007/hess-11-1633-2007.html>
- Peres J.M. 1961. *Océanographie biologique et biologie marine*. T.1. La vie benthique. Paris, Press. Univ. France.
- Peterson R.T. 1948. *Birds over America* // New York — цит. по: Лэк, 1957
- Petryashov V.V. et al. 2013. Biogeographical analysis of the Chukchi Sea and adjacent waters based on fauna of some macrobenthos taxa // *Invertebrate Zoology*, Vol. 10. N.1. P. 49–68.
- Phillips R.C. 1978. Seagrasses and the Coastal Marine Environment // *Oceanus*. Vol. 21, № 3. P. 30–40.
- Phillips R.C., Menez E.G. 1988. *Seagrasses*. - Washington, D.C. Smithsonian Institution Press (Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, № 34). 104 p.
- Pielou E.C. 1979. *Biogeography* // A Wiley-interscience Publication John Wiley & Sons New York – Chichester – Brisbane – Toronto 351 p.
- Polhemus J.T., Polhemus D.A. 2008. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 379–391.
- Por F.D. 1990. Lessepsian migration. An appraisal and new data // A propos des migrations lessepsiennes // *Bull. de l'Institute Océanographique*. Numéro spécial 7. P. 1–10.
- Prado J.L., Alberdi M.T., Azanza B., Sanchez B., Frassinetti D. 2001. The Pleistocene Gomphotheres (Proboscidea) from South America: diversity, habitats and feeding ecology // *The World of Elephants*. International Congress, Rome 2001, P. 337–340.
- Prell W. L., Hays J. D. 1976. Late Pleistocene faunal and temperature pattern of the Colombia Basin, Caribbean Sea // *Mem. Geol. Soc Amer.*, 45, 201— 220.
- Research reveals first evidence of hunting by prehistoric Ohioans". [Cleveland Museum of Natural History](http://www.cmnh.org/site/ResearchandCollections/Archaeology/Announcements/Sloth.aspx). Feb 2012. Retrieved 12 Apr 2012.
- Rhodin A.G.J. et al. 2015. Turtles and Tortoises of the World During the Rise and Global Spread of Humanity: First Checklist and Review of Extinct Pleistocene and Holocene Chelonians // *Chelonian Research Monographs*, No. 5 66 p.
- Rickaby R.E.M., Halloran P. 2005. Cool La Nina during the warmth of the Pliocene? // *Science* Vol. 307. P. 1948–1952.
- Ricklefs R.E., Cox G.W. 1972. Taxon cycles of the West Indian avifauna // *American Naturalist* Vol. 106. P. 295–219.
- Riedl R. 1983. *Fauna and Flora des Mittelmeeres* // Verlag Hamburg, Berlin, 836 c.
- Riesen W., Reise K. 1982. Macrobenthos of the subtidal Wadden sea: revisited after 55 years // *Helgolander Meeresuntersuchungen* Vol.35 No.4. P. 409–423.
- Riley G.A. 1957. Phytoplankton of the North Central Sargasso Sea, 1950–52 // *Limnol. and Oceanogr.* Vol. 2. P. 252–270.
- Roberts T. R. 1975. Geographical distribution of the African freshwater fishes // *Zool. J. Linnean Soc.* Vol.57, N.4, P. 249–319. Cit.: Banarescu (1995).
- Robertson D.R., Grove J.S., McCosker J.E. 2004. Tropical transpacific shore fishes // *Pacific Science*, Vol.58, P. 507–565.
- Roca, A.L., Georgiadis, N., Pecon-Slattery, J., O'Brien, S.J., 2001. Genetic evidence for two species of elephant in Africa // *Science* Vol.293. P.1473–1477.
- Rogaev E.I., Moliaka Yu.K., Malyarchuk B.A., Kondrashov F.A., Derenko M.V., Chumakov I., Crigorenko A.P. 2006. Complete Mitochondrial Genome and Phylogeny of Pleistocene Mammoth *Mammuthus primigenius* // *PloS Biology*. March. V. 4. № 3. P. 73.
- Rosenzweig M.L. 1978. Competitive speciation // *Biological Journal of the Linnean Society*, 10, 275–289.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species diversity in space and time* // Cambridge University Press, Cambridge.
- Roth R.A. 2009. *Freshwater aquatic biomes (Greenwood guides to biomes of the world)* Greenwood Press, 237 p.
- Rothschild B.M., Diedrich C.G. 2012. Pathologies in the extinct Pleistocene Eurasian steppe lion *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) — Results of ghts with hyenas, bears and lions and other ecological stresses // *International Journal of Paleopathology* <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpp.2012.09.004>
- Rowe J.S., Sheard J.W. 1981. Ecological land classification: a survey approach // *Environmental Management*. Vol. 5. P. 451–464.
- Rueness J. 1998. *Alger i farger* // Oslo: Ailmater Forlag AS. 138 p.

- Rule S. et al. 2012. The aftermath of Megafaunal extinction: ecosystem transformation in Pleistocene Australia // *Science*. V. 335. P. 1483–1486.
- Rutimeyer 1867. Ueber der Herkunft unerser Thierweet.
- Saegusa H. 2001. Comparisons of Stegodon and Elephantid Abundances in the Late Pleistocene of Southern China, The World of Elephants, Second International Congress. (Rome, 2001). P. 345–349.
- Sahlins M. 1972. Stone age economics. Adelaide. Atherton Inc. Chicago & New York. 230 p.
- Sancetta C., Robinson S.W. 1983. Diatom evidence on Wisconsin and Holocene events in the Bering Sea // *Quat. Res.* Vol. 20, P. 232–245.
- Sancetta C. 1983. Effects of Pleistocene glaciation upon oceanographic characteristics of the North Pacific Ocean and Bering Sea // *Deep-Sea Res.*, Vol. 30(8A), P. 851–869.
- Santelices B., Correa J., Avila M. 1983. Benthic algal spores surviving digestion by sea urchins // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 70. P. 263–269.
- Santelices B., Montalva S., Ojiger P. 1981. Competitive Algal Community Organization in Exposed Intertidal Habitats from Central Chile // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 6. P. 267–276.
- Santelices B., Ugarte R. 1987. Algal life-history strategies and resistance to digestion // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 35. P. 267–275.
- Sargent J.R., Falk-Petersen S. 1981. см. Тимофеев С.Ф. 20__.
- Sars G.O. 1927. Notes on the Crustacean fauna of the Caspian Sea // *Сборник в честь проф. Н.М. Книповича*. P. 315–396.
- Schepartz L.A., Miller-Antonio S. 2008. Taphonomy, life history, and human exploitation of *Rhinoceros sinensis* at the Middle Pleistocene site of Panxian Dadong, Guizhou, China // *International Journal of Osteoarchaeology*. Vol.20. Issue 3. P. 253–268.
- Schoener A., Rowe G.T. 1970. Pelagic *Sargassum* and its presence among the deep-sea benthos // *Deep-Sea Research*. Vol.17. P. 923–925.
- Schrenk H. 1892. Beitrage zur Biologie und Anatomie der Lianen // *Bot. Mitt. Tropen* H.4 (цит. По: Вальтер, 1968).
- Schrenk H. 1893. Beitrage zur Biologie und Anatomie der Lianen // *Bot. Mitt. Tropen* H.5 (цит. По: Вальтер, 1968).
- Sclater P.L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves // *J. Linn. Soc. (Zool.)*. Vol. 2. P. 130–145.
- Scott A.E. (ed). 2007. *Encyclopedia of Quaternary Science* Elsevier Ltd. 3495 p. online <http://www.sciencedirect.com/science/referenceworks/9780444527479>
- Sergerstrel S.H. 1957. Baltic Sea // *Geol. Soc. Amer. Mem.* Vol.67, No.1. P. 751–800.
- Seton E.T. 1929. *Lives of Game Animals*, 3, New York. Цит по: Clements, 1936.
- Sheehan P.M. 1985. Reefs are not so different — They follow the evolutionary pattern of level-bottom communities // <http://macroevolution.narod.ru/paperlist.htm#paleo>
- Sherbakov Yu.D. 1999. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal // *TREE* 14: 92–95.
- Shoshani J., Tassy P. 2005. Advances in proboscidean taxonomy & classification, anatomy & physiology, and ecology & behavior // *Quaternary International* Vol.126–128. P. 5–20.
- Sideleva V. G. 1994. Speciation of endemic Cottoidei in Lake Baikal // *Advances in Limnology* 44: 441–450.
- Smith C.H. 1983. A system of world mammal faunal regions. I. Logical and statistical derivation of the regions // *Journal of Biogeography*, Vol. 10, No. 5. P. 455–466.
- Soibelzon L.H., Schubert B.W. 2011. The Largest Known Bear, *Arctotherium angustidens*, from the Early Pleistocene Pampean Region of Argentina: With a Discussion of Size and Diet Trends in Bears // *Journal of Paleontology* Vol.85. No.1. P. 69–75. doi: <http://dx.doi.org/10.1666/10-037.1>
- Southwards E.C., Campbell A.C. 2006. Echinoderms. Keys and notes for the identification of British species // *Synopses of the British Fauna (New Series)* No. 56. 271 p.
- Sreenivasan A. 1972. Energy transformation through primary productivity and fish production in some tropical freshwater impoundments and ponds // In: *Productivity problems of freshwaters*. Warszawa; Krakow, P. 505–514.
- Stanley S. M., Campbell L. D. 1981. Neogene mass extinction of Western Atlantic molluscs // *Nature*, 253, 5832. P. 457–459.
- Steadman, D. W.; Martin, P. S.; MacPhee, R. D. E.; Jull, A. J. T.; McDonald, H. G.; Woods, C. A.; Iturralde-Vinent, M.; Hodgins, G. W. L. (2005-08-16). "Asynchronous extinction of late Quaternary sloths on continents and islands" // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 102. No. 33. P. 11763–11768.
- Stehli F.G., Wells J.W. 1971. Diversity and age patterns in hermatypic corals // *Systematic Zoology*, Vol. 20, P. 137–147.
- Strong E.E., Gargominy O., Ponder W.F., Bouchet P. 2008. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 149–166.
- Strong E.E., Gargominy O., Ponder W.F., Bouchet P. 2008. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 149–166.
- Stuessy T.F., Crawford D.J., and Marticorena C. 1990. Patterns of phylogeny in the endemic vascular flora of the Juan Fernandez Islands, Chile // *Systematic Botany*, 15, 338–346.
- Surovell T. et al., 2005. Global archeological evidence for proboscidean [elephant] overkill // *Proceedings of the National Academy of Sciences* Vol. 102. No 17. P. 6231–6236.

- Surovell T., Waguespack N.M., 2008. How many elephant kills are 14? Clovis mammoth and mastodon kills in context // *Quaternary International* Vol.191. P. 82–97.
- Tansley A. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology*. Vol. 16, N 4. P. 284–307.
- Tansley A.G. 1956. The vegetation of British Isles // Cambridge Univ. Press.
- Tao Deng, Xiaoming Wang, Mikael Fortelius, Qiang Li, Yang Wang, Zhijie J. Tseng, Gary T. Takeuchi, Joel E. Saylor, Laura K. Säilä, Guangpu Xie. 2011. Out of Tibet: Pliocene Woolly Rhino Suggests High-Plateau Origin of Ice Age Megaherbivores // *Science*. V. 333. P. 1285–1288.
- Teranes J.L., Geary D.H., Bemis B.E. 1996. The oxygen isotopic record of seasonality in Neogene bivalves from the Central American Isthmus. *Cit. Lessios*, 2008.
- Termier H., Termier G. 1956. La notion de migration en paleontologie // *Geol. Rdsch.*, Bd. 45, N 1. P. 26–42.
- Thienemann A. 1925. Die Binnengewässer Mitteleuropas.
- Thompson P.A. 1973. Seed germination in relation to ecological and geographical distribution // *Taxonomy and ecology*, ed K H Heywood, Academic Press London P. 93–119.
- Tiercelin J.-J., Mondeguer A. 1991. Chapter 2. The geology of the Tanganyika Trough. In: Coulter G.W. (Ed.) *Lake Tanganyika and its life* Oxford University Press, P. 7–48.
- Tizard T.H., Moseley H.N., Buchanan J.Y., Murray J. 1885. Narrative // Report on the scientific result of the voyage of H.M.S. Challenger Reports during the years 1872–76, Vol.1, Pt.1, 509 p.
- Tobias, Tobias 2008. *Trichoptera africana* // <http://www.rz.uni-frankfurt.de/~wtobias/>
- Turner A., Anton M. 1996. The giant hyaena *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) // *Geobios* Vol.29. No.4. P.455–468.
- Turner R.E. 1976. Geographic variations in salt marsh macrophyte production. Review // *Contribution in Marine Science* 20. P. 47–68.
- Udvardy M.D.F. 1969. Dynamic zoogeography with special reference to land animals // Van Nostrand Reinhold Company New York – Cincinnati – Toronto – London – Melbourne, 445 p.
- Vainola R., Witt J.D.S., Grabowski M., Bradbury J.H., Jazdzewski K., Sket B. 2008. Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 241–255.
- Valdovinos C., Navarrete S.A., Marquet P.A. 2003. Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? // *Ecography*. Vol. 26. P. 139–144.
- Van Valen L. 1971. Group selection and the evolution of dispersal // *Evolution* 25. P. 591–598.
- Vences M., Kohler J. 2008. Global diversity of amphibians (Amphibia) in freshwater // *Hydrobiologia* Vol. 595 P. 569–580
- Vermeji G.J. 1978. Biogeography and adaptation. Patterns of marine life // Harvard university press Cambridge, Massachusetts and London, England, 332 p.
- Vermeji G.J. 1991. Anatomy of an invasion: the trans-Arctic interchange // *Paleobiology* V.17, No.3. P. 281–307.
- Vermeji G.J. 1992. Trans-equatorial connection between biotas in the temperate eastern Atlantic // *Marine Biology*, Vol. 112. P. 343–348.
- Veron G., Patterson B.D., Reeves R. 2008. Global diversity of mammals (Mammalia) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 607–617.
- Veron J.E.N. 2000. Corals of the world // Australian Institute of Marine Science, Townsville, Queensland, V. 1–3, 1410 p.
- Veron J.E.N. et al. 2015. Overview of distribution patterns of zooxanthellate Scleractinia // *Frontiers in marine science*. doi: 10.3389/fmars.2014.00081
- Vitousek P.M., Walker L.R., Whiteaker L.D., Mueller-Dombois D., Matson P.A. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii // *Science*. Vol.238. P. 802–804, цит. по Шварц, 2004
- Vesey-FitzGerald, 1960 211, 212
- Waedrich R.L. 1997. Distribution and population ecology. In: Randall D.J. Farrell A.P. (eds.) 1997. *Deep-Sea Fishes*. Academic Press Limited. London. UK. P. 79–114.
- Wallace A.R. 1869. The Malay Archipelago: the Land of the Orangutan and the Bird of Paradise: a narrative of travel with studies of man and nature. Scotland: Tynron Press.
- Walter R.C., Merritts D.J. 2008. Natural streams and the legacy of water-powered mills // *Science*. V. 319. P. 299–304.
- Wassmann P., Reigstad M., Haug T., Rudels B., Carroll M.L., Hop H., Gabrielsen G.W., Falk-Petersen S., Denisenko S.G., Arashkevich E., Slagstad D., Pavlova O. 2006. Food webs and carbon flux in the Barents Sea // *Progress in Oceanography*, Elsevier www.elsevier.com/locate/pocean, doi:10.1016/j.pocean.2006.10.003
- Watling L. et al. 2013. A proposed biogeography of the deep ocean floor. *Prog. Oceanogr* // <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2012.11.003>
- Watt J.C. 1977. Conservation and type localities of New Zealand Coleoptera, and notes on collectors 1770–1929 // *J.Roy. Soc. N.Z.* Vol.7. P.79–91 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Weatherly G.L., Kelley E.A. 1985. Storms and flow reversals of the HEBBLE site // *Mar. Geol.* Vol.66. P. 205–218.
- Westheide W. 2004. Annelida // In: Westheide W., Reiger R. *Spezielle Zoology*. Neil 1: Eizeller und Wirbellose Tiere // *Spectrum Akademischer Verlag Gustav Fisher*, 919 S.
- Westheide W., Reiger R. 2004. *Spezielle Zoology*. Neil 1: Eizeller und Wirbellose Tiere // *Spectrum Akademischer Verlag Gustav Fisher*, 919 S.

- Whatley R.I. 1987. The southern end of Tethys: an important locus for the origin and evolution of both deep and shallow water Ostracoda / Ed. McKenzie K.G. Shallow Tethys 2. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 461–474.
- White G. B. 1981. Semispecies, sibling species and superspecies // In: The evolving biosphere (chance, change and challenge) (ed. P. L. Forey), pp. 21–28. British Museum (Natural History) and Cambridge University Press, Cambridge.
- Whittaker R.H. 1975. Communities and Ecosystems. 2nd edition. New York: Macmillan. Русский перевод 1980 М.: Издательство «Мир». 326 с.
- Whittaker R.J. 1998. Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation // Oxford University press 285 p. Имеются переиздания 2001 (дважды), 2002 и 2003. Прочитано издание 2003 г.
- Whittaker R.J. Fernandez-Palacios J.M. 2007. Island Biogeography Ecology, evolution, and conservation Oxford University Press 416 p.
- Wikipedia – The Free Encyclopedia. <http://en.wikipedia.org>.
- Williams D.D. 2006. The biology of temporary waters. Oxford University Press. 337 p.
- Willis J.C. 1922. Age and Area. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wilson E.O. 1959. Adaptive shift and dispersal in a tropical ant fauna // Evolution, 13, 122–144.
- Wilson G.D.F. 2008. Global diversity of Isopod crustaceans (Crustacea; Isopoda) in freshwater // Hydrobiologia 2008. N. 595, P. 231–240.
- Wilson J.T. 1963. A possible origin of the Hawaiian islands // Canadian Journal of Physics, 41, 863–870.
- Wohlgemuth T. 1993. Der Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz (Welten und Sutter, 1982) auf EDV: Die Artenzahlen und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren // Bot. Helv. Bd 103, N 1. P. 55–71.
- Wood T.G. 1974. The distribution of earthworms (Megascolecidae) in relation to soil vegetation and altitude on slopes of Mt Kosciuszko // J. Anim. Ecol. Australasia. Vol.43. P.87–106 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Woodruff L.L. 1912. Observation on the origin and sequence of the protozoan fauna of hay infusions // J. Exp. Zool. Vol.12. P. 205–264. (цит. по: Одум, 1986).
- Woodward S.L. 2008. Marine biomes. Greenwood guides to biomes of the world. Greenwood Press, USA. 212 p.
- Woodward S.L. 2009. Introduction to Biomes. Greenwood guides to biomes of the world. Greenwood Press, USA. 164 p.
- Worm B., Lotze H.K., Myers R.A. 2006. Ecosystem effects of fishing and whaling in the North Pacific and Atlantic oceans // ESTES J.A. et al (eds.) Whales, whaling, Wood R.A. 1998. Reef Evolution. Oxford, Oxford Univ. Press.
- WoRMS 2014. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxlist> данные по *Calanus* 14.05.2014.
- Yamamoto G. 1972. Trophic structure in Lae Tatsunuma, an acidotrophic lake in Japan, with special reference to the importance of the terrestrial community // Productivity problems of freshwaters. Warszawa; Krakov, P. 405–409 (цит. по Бульон, 1994).
- Yee D. 2 (ed.) 2014. Ecology, systematics, and the natural history of predeceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). Springer Dordrecht Heidelberg New York London. 468 p.
- Yeo D.C.J. et al. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater // Hydrobiologia. Vol. 595. P. 275–286
- Yeo D.C.J., Ng P.K.L., Cumberlidge N., Magalhaes C., Daniels S.R., Campos M.R. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater // Hydrobiologia 2008. N. 595, P. 275–286.
- Zeh D.W., Zeh J.A. 2000. Reproductive mode and speciation: the viviparity-driven conflict hypothesis // BioEssays 22:938–946.
- Zibrowius H. 1980. Les Scleractiniales de la Mediterranee et de l'Atlantique nord-oriental // Memoires de l'Institut oceanographique, No.11, 226 p.
- Zwick P. 1990. Transantarctic relationships in the Plecoptera. In Campbell I.C. (ed.), Mayflies and Stoneflies, Life History and Biology. Kluwer Academic Publishers, London, 141–148 (цит. по: Fochetti, Tierno de Figueroa, 2008).