

**НИКОЛАЙ ДРОЗДОВ
ЕЛЕНА МЯЛО**

ЭКОСИСТЕМЫ МИРА

Москва



1997

ББК 28.5
Д 75

Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Экосистемы мира. — М.: 1997. —
340 с.; илл.

Авторы книги - известные ученые, сотрудники географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

В книге даны сжатые описания некоторых биомов суши земного шара, выделены особенности экологических режимов и структурно-функциональные характеристики сообществ. Обобщены закономерности структуры и функционирования экосистем на глобальном уровне. Освещены проблемы трансформации биомов суши и сделаны попытки связать эти процессы с задачей сохранения биологического разнообразия.

Книга адресована студентам-биогеографам и преподавателям биогеографии университетов и педагогических ВУЗов.

Редактор
доктор биологических наук,
профессор, чл.- корр. РАН Д.А.Кривоуцкий

Д $\frac{2404010000 - 061}{\text{ОШ4(03) - 97}}$

ISBN 5—87484—019-2

© АБФ, 1997

*Светлой памяти нашего дорогого учителя
Анатолия Георгиевича Воронова посвящаем*



Анатолий Георгиевич Воронов — выдающийся ученый, один из основоположников отечественной биогеографии, глава целой школы биогеографов, работающих во многих научных и высших учебных заведениях России и стран СНГ. А.Г.Воронов заведовал кафедрой биогеографии географического факультета МГУ с 1953 по 1989 г.

А.Г.Воронов — руководитель и участник ряда крупных научных экспедиций в Казахстане и Алтайском крае, на Кубе, в Китае, на островах Тихого океана. Автор многих статей и учебных пособий, в том числе — "Биогеография", "Геоботаника", "Медицинская география". Заслуженный деятель науки РСФСР, лауреат Государственной премии СССР, почетный член Географического общества СССР.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Проблемы сохранения биологического разнообразия и охраны окружающей среды в настоящее время приобретают все большую актуальность. В связи с этим возрастают интерес и потребность в литературе, обобщающей закономерности структуры и функционирования экосистем на глобальном уровне. Учитывая недостаток в такого рода литературе, авторы предприняли попытку дать сжатую характеристику некоторых биомов суши земного шара, опираясь как на широко известные литературные источники, так и на некоторые малоцитируемые исследования и монографии на иностранных языках. При характеристике избранных биомов основное внимание уделено особенностям экологических режимов и структурно-функциональным характеристикам сообществ. Учитывая глобальные масштабы антропогенного воздействия на экосистемы, авторы отводят значительное место рассмотрению проблем антропогенной трансформации биомов суши под воздействием выпасов и пожаров и делают попытку связать эти процессы с задачей сохранения биологического разнообразия.

В работе использованы материалы, полученные на основе анализа мировой литературы при подготовке специальных курсов лекций для студентов-биогеографов Московского университета.

Большое влияние на формирование научного подхода и методику исследований авторов оказал известный ученый-биогеограф профессор А.Г. Воронов, в соавторстве с которым был издан учебник "Биогеография мира".

Авторы надеются, что настоящая книга окажется полезной для студентов-биогеографов старших курсов, специализирующихся в исследовании экосистем зем-

ного шара, а также для преподавателей-биогеографов университетов и педагогических ВУЗов.

Авторы считают своим приятным долгом выразить сердечную благодарность коллегам, оказавшим помощь при подготовке этой книги: И.Н. Горяиновой, С.С. Симонову, А.И. Маркину, А.С. Аболицу; особую признательность авторы выражают Д.А. Криволицкому, взявшему на себя нелегкий труд редактирования этой книги.

Книга подготовлена и издана при финансовой поддержке Российского Фонда фундаментальных исследований.

ВВЕДЕНИЕ

Синтез биологических и географических подходов к исследованию закономерностей живого покрова суши нашел отражение в интенсивно разрабатываемом в настоящее время учении об экосистемах. У истоков представления об экосистемах как единстве сообществ живых организмов и среды стояли крупнейшие исследователи XX века. Понятие экосистема, введенное в науку А. Тэнсли, емко и многогранно. Сущность экосистемы — интенсивность обменных процессов, определяемая соотношением биотических и абиотических блоков; в силу этого экосистема, как единство биоты и среды, характеризуется многофакторной обусловленностью.

Среди важнейших проблем в изучении экосистем актуальны исследования структурно-функциональных связей, закономерностей их организации и саморегуляции. Не менее актуально изучение пространственных закономерностей распространения связей, установление пределов их действия, вычленение лимитирующих факторов, ограничивающих эти пределы, что обуславливает необходимость типизации и создания иерархии экосистем, охватывающих разные уровни организации биосферы.

Элементарной ячейкой материального и энергетического обмена является биогеоценоз, трактуемый как экосистема в границах фитоценоза (Лавренко, Дылис, 1968), что позволяет считать его дробной единицей экологической дифференциации суши и реально, по фитоценозам, отделять элементарные экосистемы друг от друга (Describing ecosystems..., 1990, Вальтер, 1985). В один биогеоценоз включаются растительность, зоота, особенно мелкие животные, а также микроорга-

низмы и весь связанный с их существованием абиотический блок.

Экосистемы характеризуются достаточно прочными коррелятивными связями между их компонентами и блоками, что позволяет использовать наиболее физиономичные среди них (растительность и рельеф) в качестве показателей экосистемы в целом (Экосистемы Монголии, 1995). В структуре экосистем любого ранга именно растительность как совокупность автотрофных организмов образует центральный функциональный блок; будучи физиономичным и одним из наиболее легко выделяемых компонентов, растительность довольно тонко индицирует состояние окружающей среды, что и позволяет использовать ее для выявления территориальных единиц экосистем.

Макроструктура живого покрова суши определяется дифференциацией природной среды на планетарном уровне и находит отражение в зональном и высотнопоясном расчленении. На континентах по гидротермическому градиенту и от океана в глубь континента выявляются макрорегиональные различия, обусловленные не только нарастанием континентальности, но и историей формирования биоты.

Типизация и иерархия экосистем предопределяют необходимость учета соотношения и приоритетности факторов, исходя из их значимости в определении сущности экосистемы. Одним из наиболее удачных опытов, на наш взгляд, является дифференциация фитосферы с использованием категорий самого высокого уровня — крупных единств растительного покрова: северной внетропической, тропической и южной внетропической растительности (Сочава, 1986). Представляется, что эти категории могут быть распространены и на животное население. На этом уровне подразделения учитываются важнейшие различия в гидротермическом режиме, особенности формирования биоты, крупнейшие различия в палеогеографии.

В качестве территориальных единиц высокого ранга в иерархии экосистем широко используется понятие биом, под которым понимается “главный тип экоси-

стем любого континента, выделяемый по физиономическим признакам; это группы экосистем, которые имеют сходную структуру и физиономию растительности и общий характер условий среды, что находит отражение в этой структуре и в характеристиках их животного населения” (Уиттекер, 1980, с. 148). Объем биома понимается то шире, то уже, но всегда трактуется как экологическая территориальная единица, тип или группа типов экосистем, формирующихся при взаимодействии регионального климата с региональной биотой. Однако четкие критерии выделения отсутствуют.

Как связующее между климатом и биотой используется сходство-различие в наборе жизненных форм; типы экосистем, выделяемые на основе конвергентного подхода, имеют определенную зонально-ландшафтную приуроченность. Благодаря конвергенции форм роста, различных адаптаций, направленных на уменьшение неблагоприятного давления среды и освоение различных экологических ниш в сходных природных условиях, формируются физиономически сходные экосистемы, обладающие сходной структурой. Ценотическая организация сходных физиономически и структурно-функционально экосистем определяется ценобиотическими свойствами организмов (экобиоморфы, жизненные стратегии) и находится под контролем макроклимата. В то же время в различных очагах флоро- и фауногенеза формируются подобные, но отнюдь не тождественные биоценозы, что определяется глубокими различиями в систематическом составе и, соответственно, индивидуальностью таксонов различного генезиса.

Имея в виду выявление планетарных закономерностей размещения экосистем, используется понятие “тип биома”, охватывающее биомы разных континентов, сходные по структурно-функциональным связям и набору жизненных форм за счет конвергенции.

Основываясь на представлении о показательном значении экобиоморфного состава и отражении им комплекса условий среды, при выделении типов экосистем

высокого ранга часто используются классификационные единицы растительности высокого ранга физиономических и эколого-физиономических классификаций. При этом зачастую в названиях типов экосистем используются растительные формации. На основе физиономических подходов для всей суши выделяется относительно небольшое число типов биомов.

Известная схема положения основных биомов суши в условном экологическом поле по осям средней годовой температуры и годового количества осадков (рис. 1 — Уиттекер, 1980) в общем виде отражает зависимость различных типов (групп типов) экосистем от климата на глобальном уровне.

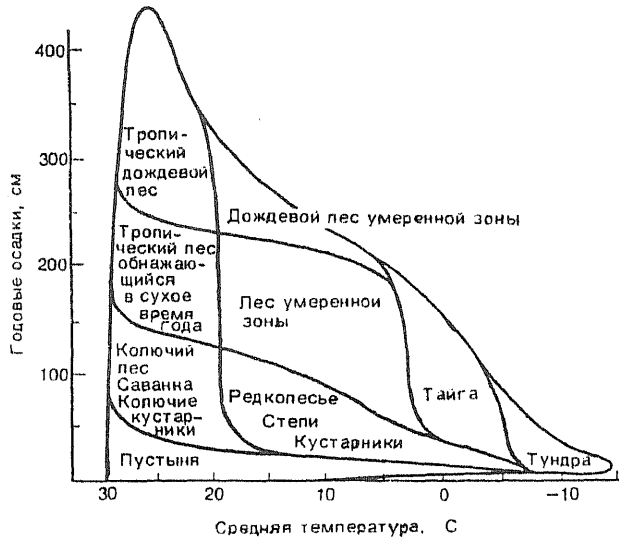


Рис. 1. Система классификации типов растительности по Уиттекеру, наложенная на распределение климатов по суши

На “сухом” конце градиента осадков в тропическом и умеренном климатах огромную роль в структуре и функционировании экосистем играют пожары, как один из важнейших факторов, регулирующих взаимоотношения не только между растениями различных

форм, но и между типами экосистем (взаимоотношения лесной и травянистой растительности в тропическом поясе). Следует заметить, что такие строгие зависимости возможно выявить только на уровне очень крупных обобщений, неизбежно упрощающих реальную картину. По существу, везде между выделенными на схеме биомами существуют переходные типы, для которых обязательно сопряженное и дифференцированное по мезорельефу сосуществование экосистем, относящихся к смежным биомам (рис. 2, 3). Строгая зависимость, выявляемая на таком уровне обобщения, нарушается вследствие возможности различных адаптивных реакций у разных таксонов. Например, некоторые виды австралийских эвкалиптов образуют лесные формации в таких климатических условиях, где на других материках произрастают кустарники и злаки. Однако, как известно, современные эколого-географические связи живого покрова суши разнообразны и обусловлены не только современными природными режимами, но и последствием различных воздействий прошлого (Сочава, 1978).

Г. Вальтер (Walter, 1985) предложил довольно стройную систему иерархически соподчиненных единиц “экологического зонирования биосферы”. Основное, исходное положение заключается в том, что природа (сущность) любой экосистемы определяется прежде всего абиотическими (климатическими, геоморфологическими, почвенными) условиями; биотические же факторы (совокупность видов растений и животных, их взаимоотношения между собой и с условиями среды) играют в известной степени подчиненную по отношению к абиотическим условиям роль. В ступенчатом, иерархическом подразделении биосферы выделение единиц различного ранга должно основываться на приоритетном учете того или иного фактора или факторов. Для выделения наиболее крупных единиц живого покрова суши (биогеосферы) используется климат как один из важнейших показателей среды, в которой протекают важнейшие

жизненные процессы и происходит трансформация вещества и энергии. По Г. Вальтеру, климат (на уровне макро- и меклимата) может рассматриваться в качестве определяющего по отношению к экосистемам. Используя экологическую классификацию климатов, построенную на основе биоклиматических показателей (соотношение осадков и активных температур), Г. Вальтер выделяет основные экологические зоны суши — так называемые зонобиомы (см передний форзац). Для характеристики зонобиомов отобраны климадиаграммы. Это, например, экваториальный зонобиом, бореальный зонобиом и т. д. В связи с отсутствием резких границ между зонобиомами вводится понятие зоноэкотон, который характеризуется переходным характером биоклиматических показателей между смежными зонобиомами.

Зоноэкотон — переходная зона экологического напряжения, в которой одни типы растительных сообществ и животного населения сменяются другими и при этом они конкурируют в пространстве. Размещение в пределах зоноэкотона растительных сообществ и животного населения, относящихся к разным зонобиомам, контролируется почвенно-геоморфологическими и климатическими условиями. Это, например, мозаика в широком смысле дубрав и степей лесостепи, лесных редиц, редколесий и тундровых сообществ лесотундры.

Зонобиомы, как правило, обширны и охватывают огромные площади суши. Вполне естественно, что типы экосистем, признаки среды могут существенно уклоняться от средней характеристики зонобиома. В связи с этим зонобиомы подразделяются на субзонобиомы, в основе выделения которых лежит изменение биоклиматических показателей (различия в температурах, характере выпадения осадков), а также флористические и фаунистические различия. Часто различные части одного и того же зонобиома относятся к разным биотическим царствам или областям. В этом случае наличие субзонобиомов определено исторически.

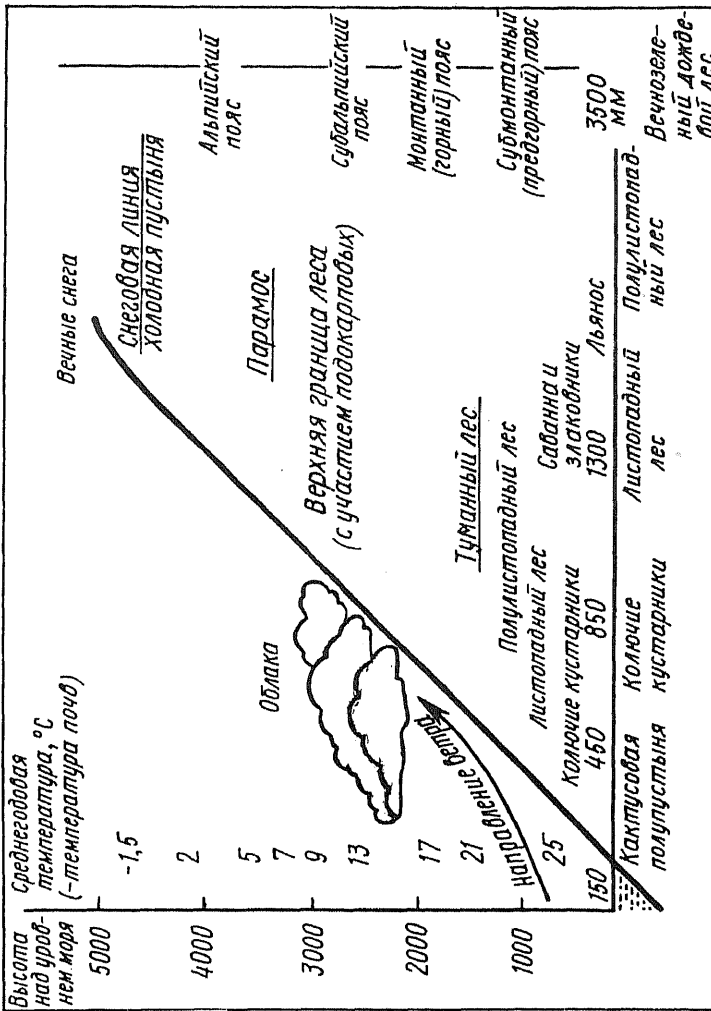


Рис. 2. Смены растительности в горах и на равнине Венесуэлы (по Вальтеру, 1973, с изменениями): по вертикали — высоты и средние годовые температуры; по горизонтали — смена растительности на равнине с севера на юг в связи с увеличением количества осадков

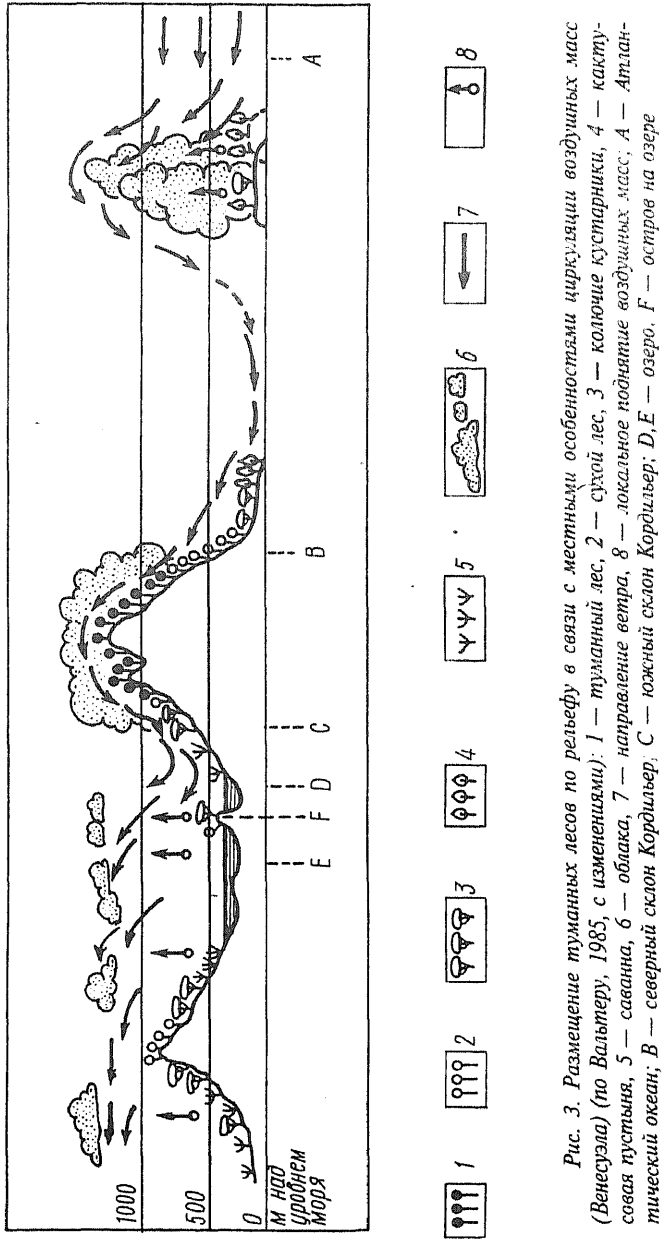


Рис. 3. Размещение туманных лесов по рельефу в связи с местными особенностями циркуляции воздушных масс (Венесуэла) (по Вальтеру, 1985, с изменениями): 1 — туманный лес, 2 — сухой лес, 3 — колючие кустарники, 4 — кактусовая пустыня, 5 — саванна, 6 — облака, 7 — направление ветра, 8 — локальное поднятие воздушных масс; А — Атлантический океан; В — северный склон Кордильер; С — южный склон Кордильер; D, E — озеро, F — остров на озере

Так, по биотическим критериям средиземноморский зообиом подразделяется на субзообиомы: Средиземье, Калифорния, центральная часть Чили, Южная и Юго-Западная Австралия, Южная Африка.

Перечисленные единицы подразделения биосферы соответствуют планетарному уровню размерности.

Основной единицей регионального уровня является биом, или зубиом, под которым понимается сложная конкретная ландшафтно-региональная единица, например, биом пустыни Соноры, широколиственных лесов Центральной Европы. Биом — экологическое единство косных и живых компонентов определенной территории, где в результате взаимодействия биоты и косных компонентов природных систем формируются свои функциональные связи, структура и динамика экосистем.

За основную экологическую единицу низкого ранга в рассматриваемой системе принимается биогеоценоз в понимании В.Н. Сукачева.

Биогеоценоз, выполняя функцию материального и энергетического обмена, одновременно является частью определенных территориальных сочетаний, находящихся в пространственной связи друг с другом. Это, например, экологически сопряженные ряды биогеоценозов долин рек, бессточных понижений, склонов (катены). Выделяются и сочетания биогеоценозов, находящихся во временной связи друг с другом — сукцессионные ряды, или серии. Примером может служить ряд последовательных стадий вторичной сукцессии, например, на гарях или вырубках. В системе иерархических единиц экологического подразделения суши, предложенной Г. Вальтером, это биогеоценокомплексы. При изучении пространственно-временных рядов биогеоценозов могут широко использоваться принципиальные подходы и разработки отечественных геоботаников по созданию системы территориальных единиц растительности, систематизации сукцессионных рядов.

По-видимому, каждый биом как сложное комплексное экологическое единство характеризуется своими биогеоценокомплексами, экологическими и сукцессионными рядами, отражающими количественные качественные изменения биогеоценозов в связи с варьированием экологических условий в пространстве.

Таким образом, мы имеем дело со стройной схемой “экологического зонирования суши”, где выделение территориальных экологических единиц разного ранга основано на учете соотношения биотических и абиотических факторов.

Представляется, что одной из наиболее привлекательных черт предложенной системы является выделение центральных типологических единиц на разных уровнях дифференциации биосферы. Необходимо исследования по дальнейшей разработке, уточнению принципов выделения и насыщению конкретным содержанием типологических единиц разного уровня и выявлению их границ.

На наш взгляд, при выявлении пространственных закономерностей размещения биомов и типов биомов должны использоваться обстоятельные и глубокие разработки отечественных биогеографов, и в первую очередь представления о дифференциации фитосферы, сформулированные В.Б. Сочавой. Основной таксон планетарного уровня размерности — тип растительности — в объеме и трактовке В.Б. Сочавы вполне может быть использован при характеристике типов биомов суши. Тип растительности — наиболее крупное объединение групп и классов формаций — характеризуется свойственным ему набором биоморф, между которыми существуют ценогенетические (эволюционные) и сукцессионные (динамические) связи (Сочава, 1979). Структурные элементы (сообщества, ярусы, синузии) в рамках типа растительности связаны друг с другом, эта связь проявляется в явлениях инкубации и декубации ярусов, смежного развития синузий, в смене во времени одного типа сообществ другим. Принципиально важным представляется включение в

состав биоморф, свойственных типу растительности, не только тех, которые определяют структуру коренных (или климаксовых) сообществ, но и свойственных вторичным и серийным сообществам. Формации, в состав которых входят различные биоморфы, образуют динамические и экологические ряды, между ними существуют динамические и ценогенетические связи. Типы растительности, понимаемые в таком объеме, формировались на огромной территории, в различных ландшафтно-геоморфологических условиях, нередко одновременно, за счет генетически различных элементов флоры. По-видимому, так же различен состав фауны и животного населения, формирующегося в границах типа растительности. В дальнейшем при характеристике важнейших типов биомов суши их объем понимается в основном в рамках типа растительности по В.Б. Сочаве. Географические ареалы типов биомов обширны: внутри них существуют различия, обусловленные как своеобразием биоты, связанным с особенностями исторического развития отдельных регионов, так и с некоторыми чертами природных условий.

ГЛАВА I. ТРОПИЧЕСКИЙ ПОЯС

Известна экологическая роль гидротермических факторов в дифференциации живого покрова суши. В пределах тропиков, где амплитуды температур не оказывают решающего влияния на жизнедеятельность организмов, важнейшим средо- и ценозообразующим фактором является сумма и режим выпадения осадков. Иными словами, большое значение имеет степень выраженности и продолжительность сухих сезонов.

В общем виде все разнообразие гидротермических режимов характеризуется:

- ⇒ постоянной влажностью (более или менее равномерным выпадением осадков в течение всего года), иногда со слабо выраженным сухим периодом,
- ⇒ контрастностью в выпадении осадков с четким выделением влажного и более или менее продолжительного сухого периода,
- ⇒ весьма укороченными одним или двумя влажными периодами в аридных и семиаридных регионах тропического пояса.

Общие закономерности смены главных растительных формаций тропического пояса, или типов биомов достаточно известны. Среди влажных типов лесов выделяются вечнозеленые дождевые леса, в режиме увлажнения которых характерно не менее 100 мм осадков в течение каждого месяца, при годовом количестве осадков 1200—2000 мм, наблюдаются различные вариации краткой сезонной листопадности. Существенный рубеж в изменении биомов тропического пояса примерно соответствует 700—1000 мм осадков в год. Сухой лес формируется при годовом коли-

честве осадков менее 1000мм и, в свою очередь, дифференцируется на сухой сомкнутый и сухой открытый, а также колючий.

Далее по градиенту увлажнения в обобщенном ряду располагаются тропические редколесья и формации листопадных и колючих кустарников, в режиме влажности которых не только резко возрастает продолжительность сухого периода (8—10 месяцев) и уменьшается количество годовых осадков, но и наблюдаются существенные колебания осадков от года к году — от 250 до 750 мм (рис. 4). Таким образом, эти формации развиваются в резко контрастных условиях, варьирующих год от года от субгумидных и субаридных до аридных (Schnell, 1971, Aubreville, 1965).

Количество осадков или продолжительность сухого периода, рассматриваемые по отдельности, не всегда достаточны для определения степени сухости климата, границ распространения различных формаций. На рисунке 5 (Г. Вальтер, 1968) показано распределение областей распространения различных тропических формаций в гидротермическом (экологическом) поле. Границы, отделяющие одни формации от других, показывают, что смена тропического дождевого леса полувечнозеленым, а затем сухим в значительно большей степени контролируется продолжительностью сухого периода, чем годовой суммой осадков. При переходе к субаридным и аридным биомам большее значение приобретает сумма осадков, о чем свидетельствует почти горизонтальный характер границ.

На экологический эффект атмосферного увлажнения оказывают влияние почвенно-геоморфологические условия, характер почвообразующих пород, в связи с чем иногда в достаточно влажных условиях формируются более сухие типы.

По градиенту увлажнения происходит изменение запасов биомассы, варьирование годичной продукции, изменение зоомассы.

Биомасса влажного тропического леса по данным различных авторов представлена величинами одного порядка.

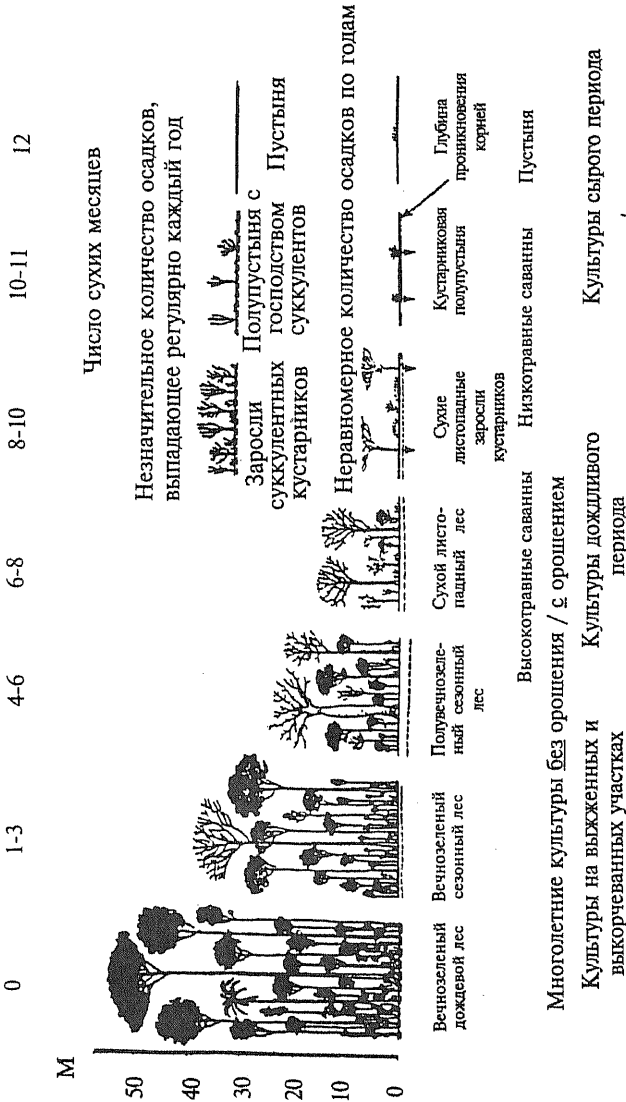


Рис. 4. Зависимость развития различных лесных формаций в тропических областях Перу от продолжительности периода засухи и количества осадков (по Эйленбергу). На схеме показаны также пути деградации лесов саванны после пожаров и пригодность лесных почв для использования под сельскохозяйственные культуры.

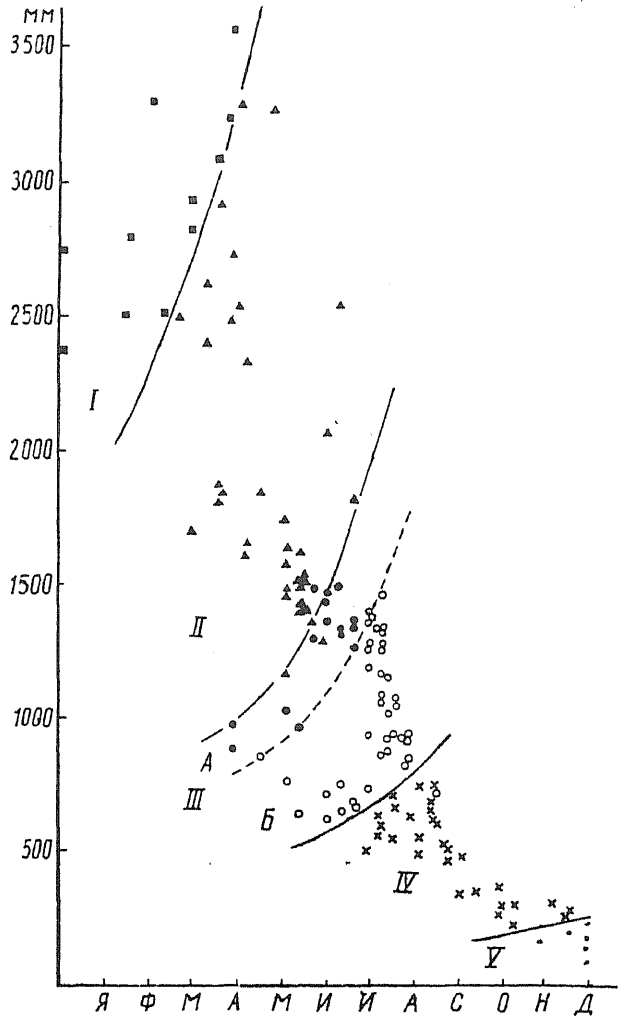


Рис. 5. Зависимость развития различных лесных формаций от количества осадков (ордината) и продолжительности засушливого периода (абсцисса) в Индии: I — вечнозеленый и II — полу-вечнозеленый тропический дождевой лес; III — муссонный лес (A — влажный, B — сухой); IV — саванна (колочекустарниковая); V — пустыня

Она составляет обычно в первичных лесах 350—700 т/га (горные влажные тропические леса Бразилии), во вторичных — 140—300 т/га. Из этой биомассы, наиболее значительной по сравнению с биомассой всех сообществ суши, большая часть приходится на надземные части растений, преимущественно деревьев, наименьшая — на корневые системы (на долю незеленых надземных частей растений приходится 72—80%, зеленых надземных частей — 4—9%, подземных частей — 17—23%). Основная часть корневых систем деревьев располагается в почве на глубине 10—30, редко глубже 50 см. Листовой индекс составляет 7—12, то есть площадь листьев колеблется от 7 до 12 га на каждый гектар поверхности почвы. Величины ежегодной продукции, а также опада сильно колеблются в разных типах леса. Чистая продукция может составлять 6—50 т/га, то есть 1—10% от биомассы, опад 5—10%.

Примечательно, что несмотря на кажущееся обилие животных организмов, они составляют ничтожную часть надземной биомассы — около 200 кг/га, то есть 0,02% ее запасов. Однако следует учитывать, что активная жизнедеятельность фитофагов и зоофагов играет незаменимую роль в экологическом равновесии, круговороте вещества и потоке энергии в экосистеме влажно-тропического леса.

В качестве примера приведем данные по измерению биомассы в лесной экосистеме центральной части бассейна Амазонки (Fittkau E., 1982). Общая фитомасса составила на пробном участке 996,5 т/га, из них 940 т/га — растения высотой более 1,5 м, 50 т/га — лианы, эпифиты и паразиты и 1,5 т/га — растения ниже 1,5 м. Зоомасса на этом же участке оказалась равной 200 кг/га, что составило 0,02% общего запаса биомассы.

Общие запасы биомассы в различных вариантах сезонно-влажных и сезонно-засушливых лесов и редколесий значительно меняются в зависимости от градиента увлажнения. В сомкнутых вечнозеленых сезонно-влажных лесах общая биомасса (сухая масса) достигает 200—250 т/га, а в сезонно-засушливых редколесьях,

например в светлых лесах миомбо, составляет не более 150 т/га. Еще меньше биомасса в сообществах колючих кустарников — менее 100 т/га. Соответственно и годовая первичная продуктивность в этом ряду сообществ колеблется от 30 до 10 т/га в год. Запасы зоомассы составляют около 0,01% от общего объема биомассы — от 30 до 10 кг/га в разных вариантах сезонно-листопадных лесов. Отметим, однако, что доля зоомассы по мере перехода к более засушливым вариантам постепенно нарастает — от 0,01 до 0,03%. Это обусловлено, с одной стороны, уменьшением доли древесных пород в составе фитоценоза (что снижает объем общего запаса фитомассы), а с другой стороны, значительным увеличением доли животных-зеленоядов, использующих травянистую растительность. Более высокий коэффициент использования зеленой массы трав по сравнению с древесными породами позволяет существовать в сообществах с сочетанием древесного и травяного ярусов относительно большему (на единицу фитомассы) количеству животных-гетеротрофов первого порядка.

Огромное влияние на состояние биоты тропиков оказывает воздействие человека, как в виде прямого выкорчевывания и сведения лесов, рубок, распашки, так и за счет использования палов для поддержания пастбищ.

Современное состояние и динамика экосистем каждой из выделенных групп типов биомов определяется не только природными условиями и специфическим для каждого региона комплексом биоты, но также деятельностью человека и воздействием огня.

Лесные типы биомов

Влажные тропические леса

Влажные тропические леса приурочены к областям наиболее влажных климатов с годовой суммой осадков

от 1500 мм в год и выше и относительно равномерным их распределением в течение года. Большое значение в их распространении, особенно в периферических областях, имеют не только средние месячные и годовые суммы осадков, но и флуктуации, экстремальные условия увлажнения, возникающие раз в несколько лет.

Влажные тропические вечнозеленые или дождевые леса сконцентрированы в трех обширных регионах мира — северной части Южной (включая обширный массив в бассейне Амазонки) и прилегающей к ней части Центральной Америки; Западной экваториальной Африке от Сьерра-Леоне до бассейна реки Заир (леса экваториальной Гвинеи); Индо-Малайском регионе, охватывающем западное побережье Индии, большую часть полуострова Индокитай, Индонезию, Папуа (Новая Гвинея) и северо-восточное побережье Австралии (рис. 6).

Одной из наиболее ярких и поразительных особенностей дождевых тропических лесов (rains forest по Ричардсу) является разнообразие видов деревьев. Свыше 70% видов тропического дождевого леса относятся к фанерофитам. Помимо деревьев в тропическом дождевом лесу представлены травы, лианы, полуэпифиты и эпифиты, каждая из этих групп жизненных форм отличается своеобразной экологией, образуя оригинальные синузии.

Преобладающей жизненной формой являются вечнозеленые гигроморфные и мегатермные кронообразующие деревья, местами примешиваются деревья с листовой кроной, преимущественно пальмы со стройными и прямыми гладкими стволами светло-зеленого или белого цвета, не защищенными коркой, ветвящимися только в самой верхней части. Для многих деревьев характерна поверхностная корневая система, при падении стволов принимающая вертикальное положение.

Среди важных эколого-морфологических особенностей, характеризующих деревья влажного тропического леса, следует отметить явление каулифлории —

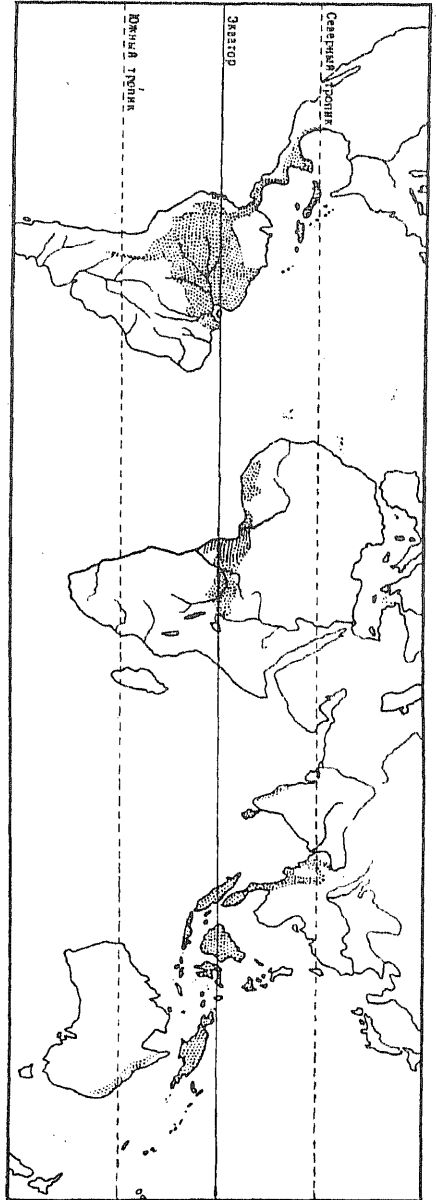


Рис. 6. Районы распространения тропического дождевого леса (по Ричардсу, 1961)

развитие цветков и соцветий на стволах и крупных ветвях деревьев, особенно расположенных в нижних ярусах леса. Сомкнутый древесный полог пропускает не более 1% от наружного солнечного света, что является одним из важнейших показателей фитолимата дождевого леса.

Как полагает А.Г. Воронов (1976), вопрос о вертикальной структуре влажного тропического леса, т.е. о ярусности, сложен. По-видимому, представление о ярусности возникло при изучении растительных сообществ умеренного и субтропического поясов, а затем невольно было перенесено на влажные тропические леса в качестве удобной абстракции, позволяющей сравнивать их вертикальную структуру со структурой лесов умеренного пояса. Обычно представление, что в этом лесу имеется 5 ярусов. Верхний древесный ярус А образован наиболее высокими деревьями, изолированными или образующими группы, так называемыми эмерджентами, поднимающими “голова и плечи” над главным пологом — сплошным ярусом В. Более низкий древесный ярус С зачастую проникает в ярус В. Ярус D принято называть кустарниковым. Он образован преимущественно деревянистыми растениями, из которых лишь немногие с трудом могут быть названы кустарниками в точном смысле этого слова, вернее, это “карликовые деревья”. Наконец, нижний ярус Е образован травами и сеянцами деревьев. Границы между смежными ярусами могут быть выражены лучше или хуже (рис. 7). Иногда один древесный ярус незаметно переходит в другой. В монодоминантных сообществах древесные ярусы выражены лучше, чем в полидоминантных.

Деревья разной высоты находятся во влажных тропических лесах в резко различных условиях: высокие обитают при интенсивной инсоляции, меньшей относительной влажности, высокой температуре, значительной силе ветра, низкие — при затенении, более низкой температуре, более высокой относительной влажности и штиле. Деревья, достигающие верхнего

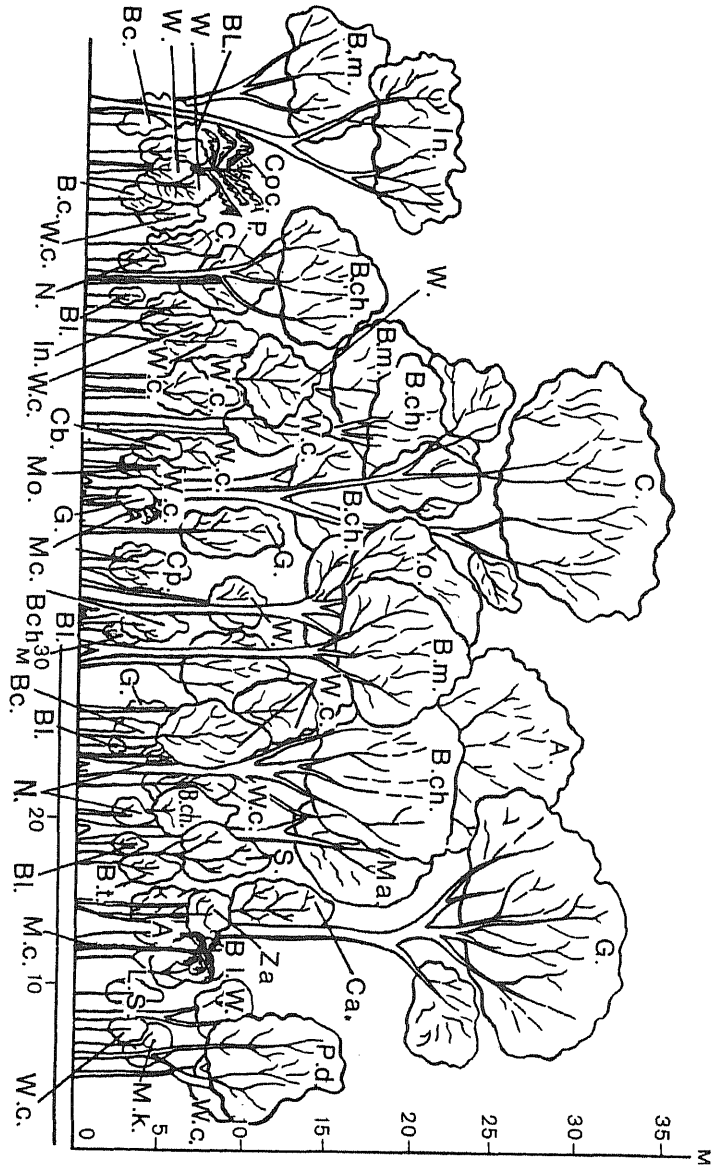


Рис. 7. Профильная диаграмма климаксового вечнозеленого леса на острове Тринидад, Вест-Индия, лес Крапо-Гуатекаре (по Ричардсу, 1961). Буквенные обозначения на рисунке соответствуют различным древесным породам:

A. — *Pera arborea*; B.c. — *Ataioua corymbosa*; B.ch. — *Diospyrosierensis*; B.l. — *Rnyania speciosa*; B.m. — *Pentaciethra macroloba*; B.t. — *Rudgea freemani*; C — *Carapa guianensis*; Ca. — *Virola surinamensis*; Cb. — *Guarea glabra*; Coc — *Maximilina elianaelegans*; Cp. — *Brownea latifolia*; G. — *Eschweilera subglandulosa*; In. — *Protium guianense*; L.S. — *Ocotea wachenbeimii*; M.a *Sterculia caribaea*; M.c. — *Euterpe iangloisii*; M.k. — *Sapium aucuparium*; N — *Callandra guildingii*; P — *Tabebuia serratifolia*; P.d. — *Inga sp.*; S. — *Rheedia sp.*; W. — *Warazewiczia coccinea*; W.c. — *Towomita aggeraii*; Y.o. — *Buchenavia capitata*

уровня полога леса, но, естественно, вырастающие в тени, в разном возрасте обитают в различных условиях, и это сказывается на их физиологических особенностях, хотя экспериментальные данные по этому вопросу отсутствуют. Те деревья, которые никогда не поднимаются к верхнему уровню лесного полога, всегда живут в постоянных условиях и не столь изменчивы по своим экологическим и физиологическим особенностям. Интересно, что все виды одного рода или даже одного семейства могут принадлежать либо к высоким, либо к низким деревьям. Далекое не все виды деревьев влажного тропического леса достигают значительной высоты, т.е. “выбиваются” в эмердженты или наиболее высокие деревья сплошного полога.

Таким образом, вертикальная структура влажного тропического леса характеризуется следующими чертами: более высокие деревья единичны; деревьев же, образующих основу полога от его верхних до нижних

границ, много, и поэтому полог сплошной. Иными словами, ярусность во влажных тропических лесах выражена слабо, а в ряде случаев практически и совсем не выражена, и выделение ярусов при полидоминантной структуре леса носит условный характер. Это подтверждается и тем, что при учете биомассы листвы деревьев по высотным уровням она не дает скоплений и разрежений, что должно было бы быть при существовании ярусов, а имеет плавный ход с максимумом где-то в средней части крон древостоя (Воронов, Дроздов, Мяло, 1985).

Причин слабой выраженности ярусов древостоя две: это, во-первых, древность биомов влажных тропических лесов, благодаря которой "прилаженность" одних видов к другим достигла максимально возможной степени; во-вторых, оптимальность условий существования деревьев, позволившая существовать здесь большому числу видов, весьма полно использующих пространство леса, с полной гаммой переходов от поверхности почвы до открытых солнцу и ветрам верхних уровней крон. Окончательно затушевывает распределение различных видов по высоте обилие разновозрастных стволов различных видов.

Видимо, сама дифференциация древостоя на ярусы — вторичное явление, возникшее в результате аридизации климата, понижения температур и возникновения сезонности.

Под пологом деревьев развиваются, во-первых, низкорослые деревья, в том числе пальмовидные; во-вторых, травянистые фанерофиты со стволом, сохраняющимся не один год, достигающие нередко значительных размеров — до 1—2, иногда до 6 м, из семейств марантовых, сцитаминовых и др.; в-третьих, близкие к ним по морфологическим особенностям бананы, у которых травянистый ложный ствол образован налегающими друг на друга черешками листьев, отмирающих после плодоношения. Эти высокие травянистые растения могут достигать нижних горизонтов древостоя и резко превышают по высоте ярус трав.

Разновозрастные сеянцы деревьев образуют постепенный переход к более высоким ярусам леса.

Число семейств (как и видов) травянистых растений значительно меньше, чем деревьев. Среди них хорошо представлены мареновые, постоянно присутствует незначительное число злаков, обычны селлагинеллы и папоротники; представители других групп встречаются значительно реже. Среди низкорослых трав, видимо, господствуют также травянистые фанерофиты с многолетними стеблями. Лишь на прогалинах среди леса травяной покров приобретает сомкнутый характер, обычно же он изрежен. Для него характерно нередко преобладание одного какого-либо вида (часто это папоротник и селлагинелла). Реже травостой имеет разновидовой состав. Иногда в этом ярусе встречаются корневые паразиты с невысокими стеблями (семейство *Balanophoraceae*) или без развитых надземных стеблей (семейство *Rafflesiaceae*).

Степень заполнения воздушного пространства влажного тропического леса возрастает за счет развития групп растений, нередко называемых внеярусными, но которые было бы правильнее называть межъярусными. К ним относятся лианы, эпифиты, душители и стеблевые паразиты (обычно представленные полупаразитами). Промежуточное положение между лианами и эпифитами занимают полуэпифиты. Полуэпифиты произошли от лиан, лазающих при помощи корней, путем постепенной утери связи с почвой как необходимого условия существования. Полуэпифиты остаются живыми даже в тех случаях, когда все корни, связывающие их с почвой, перерезаны. Эпифиты по отношению к свету подразделяются П. Ричардсом (1961) на теневые, солнечные и крайне ксерофильные.

Все эпифиты питаются сапрофитно, за счет отмирающих тканей, иногда при помощи микоризы. Многие (например, кувшинчики-непентесы) насекомоядны.

Эпифиты играют большую роль в жизни влажного тропического леса: они накапливают до 130 кг/га гу-

муса и перехватывают до 6000 л/га дождевой воды, т. е. больше, чем абсорбируют листья деревьев.

Флористическое разнообразие эпифитов выше в дождевых лесах Америки, чем в Африке. Согласно П. Ричардсу, в лесах Гвианы отмечено до 98 видов эпифитов, в то время, как в лесах южной Нигерии — 21 вид.

Горизонтальная структура влажного тропического леса так же своеобразна, как и вертикальная. Многообразие жизненных форм настолько велико, столь разнообразен набор видов, относящихся к одной и той же жизненной форме, что типизация микроценозов невозможна. Каждое дерево со всей совокупностью связанных с ним межъярусных растений, со всеми травами и проростками, обитающими под его кроной, или несколько деревьев, связанных лианой в единое целое с зависимыми от них растениями, составляют один микроценоз. Каждый такой микроценоз индивидуален и не повторяется в лесу, поэтому говорить о типизации микроценозов во влажном тропическом лесу нельзя. Таким образом, количество микроценозов во влажном тропическом лесу соответствует числу стволов деревьев или лишь несколько меньше его. По мере ухудшения экологических условий и смены типа леса становится возможной типизация микроценозов.

Дождевые леса чрезвычайно сложны флористически. Хотя и до самого последнего времени нет уверенности в достаточной степени их флористической изученности, число видов, зафиксированных в конкретных регионах, поражает. В среднем количество видов деревьев, фиксируемое на единицу площади, во влажном тропическом лесу варьирует от 40 до 170 (Schnell, 1971, Ричардс, 1961). Значительно меньше число видов трав, варьирующее в пределах десяти-пятнадцати видов. Учитывая видовое разнообразие лиан и эпифитов, число видов в относительно однородном участке леса может составлять 200—300 и более.

Важнейшие свойства экосистем влажного тропического леса — сложность структуры и видовое разнообразие — несомненно обусловлены как эволюционным

возрастом биомов, так и чрезвычайно благоприятным гидротермическим режимом. Особое место в механизмах саморегуляции и самоподдержания коренных лесов играют так называемые “окна”, вызываемые ветровалом.

Количество семян, всходов и подроста у разных видов весьма различно. Для некоторых видов самых верхних ярусов отмечается зачастую полное отсутствие подроста и всходов. Всходы и подрост растут чрезвычайно медленно; помимо недостатка света, их рост и развитие жестко лимитируются корневой конкуренцией взрослых деревьев.

В связи со спецификой процессов самовозобновления под пологом леса А. Обревиль разработал теорию так называемого мозаичного возобновления. Согласно этой теории, любой вид, доминирующий на данном участке, не является постоянным ни во времени, ни в пространстве, постоянно происходит смена одних видов другими, протекающая циклично. Как показали последующие исследования, этот механизм не является универсальным: мозаичность возобновления находится в связи как с экологическими особенностями растений (гелиофиты—сциофиты, анемохорность—зоохорность и т. д.), так и с особенностями структуры (моно- или полидоминантность). Не менее важно, в какой мере цикличность возобновления свойственна лесам разной степени нарушенности (Schnell, 1971).

Высказывается предположение, что для сложившихся, находящихся в динамическом равновесии влажных тропических лесов более характерно возобновление под пологом, и, наоборот, в той или иной степени нарушенные леса характеризуются значительным участием светолюбивых анемохорных деревьев первой величины, не возобновляющихся под пологом леса. Показательно, что между лесами Гвианы, которые могут рассматриваться как климакс, и африканскими лесами, представленными различными стадиями возобновления, существуют значительные различия по характеру возобновления.

Ван Стеннис (1969) при рассмотрении этой фундаментальной проблемы по сумме адаптаций, определяющих жизненную стратегию растений, предложил выделить группу растений “номад”, захватывающих освещенные участки и формирующих пионерные группировки, под которыми затем может происходить возобновление собственно лесных видов. Установлено, что все деревья верхних ярусов африканских дождевых лесов не являются гелиофитами на ранних стадиях роста и не относятся к анемохорам. Значительное число деревьев Африки возобновляются под пологом леса, благодаря более или менее ярко выраженной теневыносливости их подроста. В Западной Африке таковы виды из *Meliaceae* (*Turraeauthus africana*), из *Sapotaceae* — некоторые виды *Chrysophyllum*, в бассейне Конго — *Brachystegia laurcufi*.

Несмотря на глубокие флористические различия трех основных областей распространения влажных вечнозеленых тропических лесов, важнейшие особенности структуры и пространственно-временной дифференциации экосистем этих областей весьма сходны, что проявляется в механизмах саморегуляции, реакции на внешние воздействия, близких по экологическим особенностям производных сообществах на вырубках и расчистках. Удивительна также высокая степень не только физиономического, но и флористического сходства между вторичными формациями разных тропических регионов. Существуют общие роды, виды которых сходны по роли в сообществах — *Trema* (Африка, Америка, Азия), *Vismia* (Африка, Америка), *Mussaenda* (Африка, Азия), *Leea* (Африка, Азия) и другие (Schnell, 1971).

Полное восстановление леса после вырубки — многовековой процесс. Однако уже спустя десятилетия часто формируются вторичные леса, отличающиеся по структуре и составу от первичных. Важную роль в развитии демутации играют крупные быстро растущие гелиофильные деревья, под пологом которых начинается возобновление других лесных видов.

Общая схема демутиации влажных тропических лесов — через травянистую растительность и смены вторичных быстро растущих деревьев с постепенным восстановлением исходного состава — реализуется далеко не всегда. Вырубки и расчистки на различных стадиях вторичных лесов приостанавливают демутиацию, возвращая растительность на стадию залежи или вырубки. В сочетании с процессами смыва почв, возникающими каждый раз, демутиация может быть приостановлена на стадии вторичного леса или влажных саванн. Особенно широкое распространение вторичные леса и саванны получили в Западной Африке.

Животное население. Животный мир влажных тропических лесов отличается таким же богатством и разнообразием, как и растительные сообщества. В условиях постоянно высокой влажности, благоприятных для развития организмов температур, обилия зеленых кормов слагаются сложные по территориальной и трофической структуре, насыщенные полидоминантные сообщества животных. Подобно растениям, среди животных на всех “этажах” влажного экваториального леса трудно выделить доминирующие виды или группы. Во все сезоны года условия среды позволяют животным размножаться, и хотя отдельные виды приурочивают размножение к какому-либо периоду года, в целом этот процесс происходит в течение всего года, подобно смене листвы у деревьев.

Полидоминантная структура и круглогодичное размножение способствуют плавной динамике численности животных, без резких пиков и спадов. Это обеспечивает постоянную насыщенность экологической структуры и полифункциональность ее отдельных звеньев.

Соответственно мощно-гомогенной вертикальной структуре растительности сообщество животных многоярусно, причем верхние ярусы сообщества плавно переходят один в другой, и провести границы между ними еще более затруднительно, чем при анализе структуры растительности. Таким образом, в сообще-

стве животных можно четко выделить почвенный, подстилочный и наземный ярусы, а выше располагается серия плавно переходящих друг в друга древесных ярусов.

Обилие животных древесных ярусов обеспечивается высокой влажностью воздуха, обилием зеленых кормов, наличием “висячего” яруса почвы под эпифитами, обилием “надземных водоемов” в розетках эпифитов, пазухах листьев, дуплах и всевозможных углублениях на стволах деревьев. Поэтому в древесные ярусы широко проникают разнообразные околородные и почвенные животные — ракообразные, нематоды, пиявки, земноводные.

По функциональной роли в экосистемах влажно-тропического леса можно выделить ряд ведущих трофических групп, некоторые из них заметно преобладают в том или ином ярусе леса. Так, при общем обилии и разнообразии сапрофагов — потребителей отмершей растительной массы — наиболее выражено доминирование этих животных в почвенно-подстилочном ярусе, где столь обильна их пища — листовая, веточный и ствольной опад, поступающий из всех вышерасположенных ярусов. Различные группы фитофагов — потребителей живой растительной массы — распределены главным образом в средних и верхних “этажах” влажно-тропического леса. Это филлофаги, карпофаги, ксилофаги, осваивающие разные части растений: листву, плоды, живую древесину и др.

Более равномерно по сравнению с фитофагами и сапрофагами распределяются по ярусам тропического леса зоофаги — разнообразные хищники в самом широком понимании, т. е. любые организмы, использующие в пищу животных. Это и хищники в обычном понимании слова, и насекомоядные птицы, и хищные беспозвоночные (например, жужелицы или сколопендры), и всевозможные экто- и эндопаразиты — клещи, пиявки, кровососущие насекомые, плоские и круглые паразитические черви.

Ведущей группой сапрофагов во влажно-тропическом лесу являются термиты. Эти общественные насекомые

строят свои гнезда как на почве, так и на ветвях деревьев. Наземные гнезда термитов в лесу невелики, гораздо менее внушительны, чем хорошо известные постройки термитов в саваннах. Нередко наземные термитники имеют грибовидную форму — это приспособление к защите от ежедневных тропических ливней. По зонтику гриба вода быстрее скатывается и не разрушает основной части термитника. Гнезда термитов, расположенные на деревьях, имеют каплевидную форму (размером с большой арбуз, обычно черного цвета) и располагаются у основания толстой ветви у ствола. Такое высокое размещение гнезд у термитов является защитой от переувлажнения, которое почти неизбежно в наземном ярусе.

Однако при любом размещении гнезд термитов их основной кормовой ярус — почва и подстилка. Эти слои буквально пронизаны кормовыми ходами термитов. Их корм — растительный опад, валежник, экскременты животных. Поедают они и древесину растущих деревьев. Переваривание клетчатки в кишечном тракте термитов осуществляется с помощью одноклеточных жгутиковых. Они разлагают клетчатку на более простые углеводы — сахара, которые и усваиваются термитами. Сами жгутиковые, составляющие по массе до трети общей массы тела своего хозяина, могут существовать только в кишечнике термита. Термиты, лишённые жгутиковых, не могут справиться с перевариванием пищи и погибают. Таким образом, между термитами и жгутиковыми складываются отношения облигатного (обязательного) симбиоза.

Термиты относятся к древнему отряду Isoptera. В него входят шесть семейств, из которых наибольшим видовым разнообразием отличается семейство высших термитов Termitidae. Общее число видов термитов — около 1900, из них только в тропической Африке обитает около 600 видов, группирующихся в 90 родов.

В каждом термитнике обитает сложное сообщество, состоящее из особей различных каст. Основу сообщества представляет “царица” — крупная, до 12 см длиной, самка, непрерывно продуцирующая яйца. Самки

различных видов термитов откладывают от нескольких сотен до миллионов яиц в год. Из них выводятся рабочие особи и солдаты, а в определенный период — самки и самцы, способные к размножению. Половозрелые особи вылетают из гнезда и после спаривания образуют новые колонии. Подавляющее большинство крылатых особей гибнет — их охотно поедают птицы, ящерицы, хищные млекопитающие. Новая колония образуется от потомства одной самки и вскоре достигает численности от нескольких сотен (у примитивных термитов) до нескольких миллионов особей (у высших термитов). Продолжительность жизни одной колонии — до 50 лет, после чего вся колония отмирает, а сооружение — термитник — разрушается.

Во влажном тропическом лесу число термитников на 1 га может достигать 800—1000, а самих термитов насчитывается от 500 до 10 тысяч особей на 1 кв. м. Термиты играют важнейшую роль в переработке и минерализации растительного опада во влажно-тропическом лесу. Они переводят его в минеральные соединения, доступные для усвоения зелеными растениями.

Функции переработки и минерализации во влажном тропическом лесу выполняют и другие почвенно-подстилочные беспозвоночные. Среди них свободноживущие круглые черви-нематоды, их длина мене 1 мм. На 1 кв. м почвы приходится миллионы особей нематод, до 100 тысяч мелких клещей, главным образом орибатид, до 50 тысяч первично-бескрылых насекомых-ногохвосток (*Collembola*). И хотя масса каждой особи составляет лишь несколько десятков миллиграммов, общая биомасса клещей и коллембол, по нашим данным, достигает 2—5 г/кв. м.

Переработкой растительного опада заняты также разнообразные личинки насекомых — двукрылых, жуков, тлей, взрослые формы (имаго) различных мелких жуков, сеноедов и тлей, личинки растительоядных многоножек-кивсячков и сами кивсячки длиной до 17 см. Обычны в подстилке и дождевые черви, относящиеся

к особому семейству мегасколецид (*Megascolecidae*). Большой частью попадают мелкие особи разных возрастов, но иногда можно обнаружить и взрослых червей, длиной около 1 м.

В подстилочном ярусе обитают также разнообразные тараканы, сверчки, уховертки, на поверхности листового опада можно увидеть крупных брюхоногих моллюсков — улиток ахатин (*Achatina*), поедающих отмершую растительную массу. Многие сапрофаги поселяются в валежнике и питаются мертвой древесиной. Это личинки жуков-оленей, бронзовок, а также взрослые формы сахарных жуков-пассалид (*Passalidae*), крупных глянцево-черных жуков, которые живут семьями и выкармливают потомство (личинок) ферментированной жвачкой из древесины.

Живую растительную массу потребляют фитофаги, распределяющиеся по всем ярусам влажно-тропического леса, при этом филлофаги и карпофаги тяготеют к верхним ярусам, а ксилофаги — к среднему и нижнему. В почвенно-подстилочном ярусе также можно обнаружить фитофагов — животных, питающихся корнями растений или сосущих соки из этих корней. Они образуют группу ризофагов. К ним относятся личинки цикад, развивающиеся в почве по нескольку лет и сосущие соки живых растений, а также личинки жуков и двукрылых, грызущие корни. Однако самые многочисленные фитофаги в этом ярусе — мелкие круглые черви нематоды, питающиеся соками растений.

В древесном ярусе наиболее разнообразны потребители зеленой листовой массы. Это жуки-листоеды, гусеницы бабочек, палочники, грызущие ткани листьев, а также клопы, цикады, сосущие соки из листьев. Муравьи-листорезы, характерные для тропиков Западного полушария и обычные, в частности, в лесах Кубы, где нам приходилось их наблюдать, разгрызают листья на мелкие кусочки и затем несут их в свои подземные муравейники. Там листовая масса измельчается и служит основой для роста грибов. Именно окончности

гиф грибов служат затем пищей муравьям. По стволу дерева, у которого расположен муравейник, идет непрерывный поток муравьев — вверх порожняком, а вниз каждая особь несет кусочек листа, в несколько раз превышающий ее собственные размеры.

Живую растительную массу потребляют и разнообразные прямокрылые: кузнечики и саранчовые, особенно многие виды семейства эвмастацид (*Eumastacidae*). Пыльцой и нектаром цветов наряду с листьями питаются взрослые формы жуков-хрушей, долгоносиков, долготелов, или брентид (*Brentidae*), усачей, или дровосеков (*Cerambycidae*). Многие потребители пыльцы и нектара функционируют одновременно и как опылители растений, что особенно важно в условиях сомкнутого полога леса, где опыление ветром практически исключается. Среди опылителей растений ведущее место занимают дикие медоносные пчелы, пчелы-древогрызы. Немалый вклад в опыление вносят различные жуки, бабочки и двукрылые, а из позвоночных — нектароядные и насекомоядные птицы и плодоядные рукокрылые.

Большую группу потребителей зеленой растительной массы, а также цветков и плодов деревьев образуют живущие на деревьях обезьяны. В африканском дождевом лесу это ярко окрашенные колобусы, или гвереды, — королевский колобус (*Colobus polykomus*), черно-красный колобус (*C. badius*); различные мартышки — мартышка-диана (*Cercopithecus diana*), мартышка-моно (*C. mono*). Обезьяны живут большими группами, иногда образуют стада в несколько особей. Колобусы почти исключительно растительноядны, а мартышки охотно поедают также различных мелких животных и нередко спускаются на землю, где собирают корм в траве и в подстилке. В южноамериканской гилее растительные корма поедают крупные обезьяны-ревуны (*Alouatta*), в дождевых лесах Южной Азии — лангуры, гиббоны и орангутаны.

В дождевых лесах Новой Гвинеи и Северной Австралии, где настоящих обезьян нет, их место занимают

древесные сумчатые — кускусы (*Phalanger*) и древесные кенгуру (*Dendrogale*), а на Мадагаскаре — различные лемуры.

Другие представители группы древесных фитофагов в дождевом лесу — грызуны-шипохвосты (*Anomalurus*), обитающие в Африке, двупалые и трехпалые ленивцы, населяющие леса Южной Америки, плодоядные крыланы (различные виды рода *Pteropus*), широко распространенные в тропиках восточного полушария.

В наземном ярусе африканского дождевого леса обитают типичные фитофаги — человекообразные обезьяны гориллы. Их пища — в основном проростки бамбука, побеги различных травянистых растений, реже — плоды деревьев. День гориллы проводят в поисках корма на земле и лишь в ночное время забираются в своеобразные “гнезда” на деревьях. Гнезда представляют собой сооружения из сломанных веток, которые строятся каждый раз заново. Иногда гориллы делают для ночлега и более простые наземные гнезда. Общая численность видовой популяции горилл составляет около 15 тысяч особей, и для охраны их организован ряд заповедников.

Копытные в дождевом африканском лесу немногочисленны. Среди них своими размерами выделяются кистеухая свинья, большая лесная свинья, антилопа бонго и карликовый бегемот. Другие копытные, живущие под пологом гилей, совсем крошечные — высотой всего около 40 см и массой 10-15 кг. Это африканский оленек и несколько видов дукеров (*Cephalophus*). Кроме растительной пищи оленьки и дукеры поедают всевозможных мелких животных — обитателей наземного яруса, — и по сути дела всеядны.

Такая же склонность к потреблению животных кормов характерна и для грызунов, населяющих экваториальные и тропические дождевые леса. В африканской гилее грызуны представлены такими видами, как болотная крыса (*Malacomys longipes*), ржавоногая крыса (*Oecomys huroxanuyhus*) и несколькими видами жесткошерстных мышей (*Lophuromys*). Чисто растительной

ным среди грызунов можно назвать конголезского дикобраза (*Atherurus centralis*).

В дождевом лесу Южной Америки в наземном ярусе наиболее крупный растительноядный зверь — равнинный тапир (*Tapirus terrestris*), масса которого до 250 кг. Здесь же можно встретить внешне похожих на кабанов пекари, из которых для лесов наиболее характерен белобородый пекари (*Tayassu albirostris*), а также несколько видов мелких примитивных спицерогих оленей — мазам (*Mazama*). Однако и пекари, и мазамы широко выходят за пределы собственно влажно-тропического леса. Зато в наземном ярусе южноамериканской гилеи обычны крупные грызуны, экологически замещающие здесь копытных животных. Наибольших размеров достигает капибара (*Hydrochoerus carubara*) — до полутора метров в длину и массой до 60 кг. Эти длинноногие грызуны держатся большими стадами, прекрасно плавают и часто пасутся на приречных заболоченных лугах. Другие типичные грызуны — пака (*Cuniculus paca*) и агути (*Dasyprocta*), относящиеся к эндемичным южноамериканским семействам. Все эти грызуны только растительноядные.

Птицы дождевого тропического леса, потребляющие растительные корма, исключительно разнообразны. Они населяют все ярусы леса. Потребители плодов и семян явно преобладают над теми, кто питается листвой деревьев. В наземном ярусе встречаются плохо летающие турачи (*Francolinus squamatus*) и черные цесарки (*Phasidus niger*). Особенно примечателен мало изученный конголезский павлин (*Afrapava congensis*), хвост которого гораздо короче, чем у его индийского родича. В кронах деревьев держатся бородачки (*Capitonidae*) из отряда дятлообразных. Эти яркие птицы с мощным прямым клювом, обрамленным пучком жестких волосовидных перьев, кормятся плодами, бутонами, семенами, но охотно используют в пищу также мелких беспозвоночных и ящериц. Бородаток можно увидеть в дождевых лесах всех континентов.

Характерные потребители плодов в африканской гилее — турако, или бананоеды (*Muso phagidae*), из отряда кукушкообразных. Длиннохвостые, с коротким клювом и хохлом на голове, бананоеды ярко окрашены. Их перья покрыты порошковидным красящим веществом, легко смываемым, поэтому часть их окраски может смываться при сильном дожде. Бананоеды летают плохо, чаще планируют с дерева на дерево, но зато ловко лазают по ветвям. Корм их составляют сочные плоды, а изредка и мелкие животные.

Крупные, с громадным толстым клювом, часто снабженным выростом сверху, птицы-носороги (*Bucerotidae*) водятся в тропических лесах восточного полушария. Они, как и бананоеды, плохие летуны и собирают плоды с концевых веточек, используя длинный мощный клюв, внутри полый и не тяжелый, как кажется на вид. Удивительна гнездовая жизнь птиц-носорогов: самец замуровывает насиживающую самку в дупле и кормит ее через маленькое отверстие, а когда выводятся птенцы, носит корм всей семье. Таким путем создается защита самки и птенцов от многочисленных древесных хищников.

В амазонской гилее сходную экологическую нишу занимают туканы (*Ramphastidae*) из отряда дятлообразных. Эти птицы также имеют длинный и толстый клюв, но без выростов на надклювье. Их основная пища — плоды деревьев, но при случае они поедают и мелких животных. Гнездятся туканы в дуплах, брошенных дятлами, либо в естественных дуплах, но сами их не долбят. В лесах Амазонки водятся также древесные куры, или краксы (*Cracidae*), крупные, неуклюжие, длиннохвостые птицы с курчавым хохлом перьев на голове. Наиболее обычен из них хохлатый гокко (*Crax alector*). Эта птица питается плодами и семенами деревьев, строит гнездо из веток в кроне высоко над землей.

Дальние родичи краксов — большеногие, или сорные, куры (*Megapodidae*) — населяют влажные тропические леса в Северной Австралии, на Новой Гвинее и

островах Малайского архипелага, однако некоторые виды распространены и в засушливых районах Австралии. Эти птицы почти не летают, держатся под пологом леса, собирая семена, плоды и мелких беспозвоночных. Самки откладывают яйца в кучи листвы, которые самец сгребает лапами. Самец следит и за инкубацией яиц, сгребая и разгребая кучу в зависимости от температуры внутри нее. На побережьях островов, где есть прогреваемый на отмелях песок, на склонах вулканов, покрытых теплым вулканическим пеплом, сорные куры закапывают яйца в песок или пепел и оставляют их для естественной инкубации.

В особое семейство выделяется своеобразный гоацин из отряда куриных (*Opisthocomus hoatzin*), живущий в лесах Амазонки. Внешне он похож на кракса и гнездится на деревьях, где строит открытую платформу из веток. Птенец прекрасно лазает по ветвям, используя особые когти на крыльях. Гоацины питаются в основном листвой деревьев, реже — плодами и семенами. Эти птицы местами весьма многочисленны и доминируют среди пернатого населения амазонской глилеи.

В тропиках Старого Света обычны мелкие яркие птицы, питающиеся нектаром цветов — нектарницы (*Nectariniidae*) из отряда воробьиных. У них длинный, тонкий, слегка изогнутый клюв, которым они с присады или даже на лету достают нектар из венчиков цветов, а также склевывают мелких насекомых. В амазонском дождевом лесу обитают внешне похожие на них колибри (*Trochilidae*) из отряда длиннокрылых, дальние родичи стрижей. Колибри наиболее приспособлены к потреблению нектара цветов, высасывают его всегда на лету, полет колибри исключительно быстрый и маневренный. Окраска колибри и нектарниц яркая, с металлическим блеском.

Плодами и семенами деревьев питаются в дождевых лесах разнообразные голуби, имеющие обычно зеленую окраску под цвет листвы. Есть и наземные го-

лубли, например, крупный венценосный голубь (*Goura victoria*), обитающий в лесах Новой Гвинеи. Много в тропических лесах красочных попугаев — ара (*Ara*) в Амазонии, лори (*Trichoglossus*), питающихся мягкими плодами и нектаром цветов. Их можно встретить в лесах Юго-Восточной Азии и на островах Полинезии.

На севере Южной Америки в пещерах среди влажно-тропического леса гнездится крупный (почти до полуметра в длину) гуахаро, или жиряк (*Steatornis caripensis*). В отличие от остальных представителей отряда козодоеобразных, питающихся насекомыми, он кормится плодами пальм и других деревьев, которые срывает на лету во время ночной кормежки.

Многочисленны растительноядные формы и в других группах животных. Даже среди рептилий, подавляющее большинство которых — хищники, есть типичные фитофаги. Это наземные черепахи и некоторые ящерицы. В амазонских лесах ведет древесный образ жизни крупная, более полутора метров в длину, зеленая игуана (*Iguana viridis*). Она и лазает по ветвям, и хорошо плавает, и ныряет. Ее пищу составляют плоды и листья деревьев, реже — животные корма.

Хищные животные влажно-тропического леса исключительно разнообразны благодаря обилию и разнообразию их пищевых ресурсов. В африканской гилее в почвенно-подстилочном ярусе обитают крупные сколопендры, черные скорпионы с мощными хватательными клешнями, различные пауки. На стволах деревьев можно обнаружить хищных жукелиц, клоповредувий (*Reduviidae*), а в кронах деревьев, среди листьев, охотятся осы, стрекозы, мухи-ктыри.

Доминирующей группой хищников влажного тропического леса являются муравьи. Среди них есть и растительноядные формы (о них упоминалось выше), однако большинство муравьев в основном или исключительно питается разнообразнейшими животными кормами. Их гнезда — муравейники — располагаются и под землей, и на почве, и на стволах деревьев, в дуплах, среди листвы. Только в африканской гилее на-

считывается более 600 видов муравьев — почти половина фауны этого семейства, свойственной Эфиопской (афротропической) области.

Ярко выраженные хищные муравьи относятся к подсемейству муравьев-бульдогов (*Ponerinae*). Основу их питания составляют термиты. Живут муравьи-бульдоги в наземных гнездах и активно защищают их от любого врага. При этом они пускают в ход и мощные челюсти, и ядовитое жало, расположенное на заднем конце брюшка. В Африке наиболее обычны понеры (*Ponera dulcis*, *P. coeca*), а в Амазонии — крупная (до 3 см) динопонера (*Dinoponera grandis*) — гигант среди муравьев.

Постоянно кочуют, уничтожая все живое на своем пути, бродячие муравьи-дорилины (*Dorylinae*). Днем они путешествуют, а на ночь сцепляются в большой шар, внутри которого помещаются личинки, куколки и прародительница семьи — самка-царица. У рабочих особей и солдат этих муравьев, как и у муравьев-бульдогов, есть ядовитое жало. Даже сравнительно крупные животные (ящерицы, змеи), попав в колонну бродячих муравьев, быстро погибают от их укусов. В африканской гилее наиболее обычны *Dorylus emeri*, *D. nigricans*, *Bothroponera soror*, а в Амазонии — и виды рода *Eciton*. Среди эцитонов есть и активные бродячие виды, и малоподвижные слепые эцитоны, передвигающиеся в подстилке или в построенных ими самими крытых галереях.

Наиболее многочисленны во влажно-тропических лесах Африки очень мелкие муравьи рода *Pheidole*, живущие в почве и поедающие термитов и прочих беспозвоночных, весьма обычны также более крупные виды рода *Crematogaster*. В африканском дождевом лесу обитает также фараонов муравей (*Monomorium pharaonis*), расселившийся ныне по всем тропическим странам мира и проникший вслед за человеком даже в страны Европы.

В Африке и Южной Азии обычны муравьи-портные (*Oecophylla longinoda*, *O. smaragdina*). Они соору-

жают гнезда в кроне деревьев из нескольких зеленых листьев, склеенных по краям тонкой липкой нитью. Эту нить муравьи получают от своих личинок. Одни особи стягивают края листьев, а другие, держа в челюстях личинку, заставляют ее выделять липкую нить, которой они соединяют края листьев. Стоит задеть такое гнездо, как его обитатели дождем сыплются на пришельца и больно кусают его.

Муравьи, поселяясь на растениях, защищают их от различных насекомых-вредителей. Поэтому у некоторых растений выработались приспособления для привлечения муравьев — так называемые “нектарники”. Сладкие выделения нектарников привлекают муравьев. Нектарники можно увидеть на стволах *Endospermum formicarum* в Африке, у цекропии *Cecropia adenops* в Южной Америке. У цекропии, кроме того, имеются полые ветви, внутри которых поселяются муравьи. Растения, привлекающие муравьев, называются мирмекофильными.

Земноводные во влажно-тропических лесах заселяют не только наземный, но и древесный ярус, уходят далеко от водоемов благодаря высокой влажности воздуха. Даже размножение у них происходит иногда вдали от воды. Наиболее характерные обитатели древесного яруса — ярко-зеленые, а иногда ярко-красные или голубые квакши (семейство *Hylidae*), распространенные в Амазонии и в тропических лесах Южной Азии. У квакш имеются концевые вздутия на пальцах ног, из пор которых выделяется липкий секрет. Этот секрет позволяет им удерживаться на листе и стволах деревьев. Самки квакш откладывают кладки яиц в водоемы, иногда используют дупла деревьев или пазухи листьев, заполненные водой, или устраивают особые “гнезда” из склеенной пары листьев. Такие гнезда квакши размещают над водоемом, поэтому вылупившиеся головастики падают прямо в воду.

В Южной Америке обитают сумчатые квакши (*Gastrotheca marsupiata*), самки которых вынашивают кладку яиц в особой выводковой сумке на спине. В африканской гилее, где квакши отсутствуют, а также в

Юго-Восточной Азии широко распространены веслоногие лягушки (*Rhacophoridae*). У них также имеются расширенные диски на концах пальцев. Некоторые виды (*Rhacophorus reinwardti*) способны совершать планирующие прыжки до 12 м длиной благодаря широко растопыренным перепонкам между пальцами ног. Наиболее разнообразны африканские представители семейства из рода *Hylambates* — около 200 видов мелких, ярко окрашенных лягушек. Особую заботу о потомстве проявляют африканские *Hylambates brevirostris*, вынашивающие икринки во рту. Во всех крупных регионах влажных тропических лесов обитают безногие земноводные — червяги (*Caeciliidae*), медленно роющиеся в подстилке и почве в поисках своего корма — дождевых червей и других почвенных беспозвоночных. В Южной Америке и Африке в этом же местообитании встречаются своеобразные рептилии — безногие и почти слепые амфисбены, или двуходки (*Amphisbaenidae*). Некоторые из них (например, южноамериканская ибижара (*Amphisbaena alba*) поселяются в термитниках или муравейниках и собирают постоянную дань с их населения, причем особые выделения амфисбен надежно защищают их от укусов муравьев.

В почве проводят жизнь также мелкие червеобразные змеи — слепозмейки (*Typhlopidae*), здесь же можно обнаружить мелких роющих ящериц из семейства сцинковых (*Scincidae*). Многие представители этого семейства имеют короткие, редуцированные ноги или вовсе лишены конечностей. Некоторые сцинки хорошо лазают по стволам деревьев и там ловят свою добычу — мелких насекомых. Но наиболее характерны для древесного яруса тропического леса ящерицы семейства гекконовых (*Gekkonidae*). Пальцы гекконов снабжены расширенными дисками с множеством микроскопических крючков, которыми эти ящерицы легко цепляются за поверхность стволов и даже гладких листьев. Широко распространены во всех тропических регионах полупалые гекконы (*Hemidactylus*), а в лесах

Мадагаскара живут причудливые плоскохвостые гекконы (*Uroplatus fimbriatus*) с плоским, отороченным складкой кожи хвостом. Окраска этого геккона делает его совершенно незаметным на фоне коры, а уплощенный хвост помогает геккону планировать с ветки на ветку. Там же обитают ярко-зеленые с красными пятнами дневные гекконы (*Phelsuma madagaskariensis*). В лесах Юго-Восточной Азии встречается крупный лопастнохвостый геккон (*Ptychozoon homalocephalum*), имеющий кожистые выросты не только на хвосте, но и по бокам тела. Прижавшись к стволу дерева, он совершенно сливается с фоном субстрата.

Наиболее своеобразные приспособления к жизни в древесном ярусе влажно-тропического леса выработались у хамелеонов. Особенно много этих удивительных животных в Африке и на Мадагаскаре. Двупалые клешневидные конечности, независимо вращающиеся глаза с кольцевым веком, далеко выбрасываемый липкий язык, способность быстро менять окраску — таковы общие черты хамелеонов. Они медленно передвигаются по веткам, выслеживая насекомых, и ловко схватывают их языком с расстояния, превышающего длину их тела. Размеры хамелеонов варьируют от полуметра (*Chamaeleo oustaleti*) до нескольких сантиметров (*Brookesia minima*). Соответственно размерам изменяется и рацион хамелеонов — от муравьев, термитов, мелких мух и бабочек до ящериц, крупных тараканов и даже птиц.

В наземном ярусе влажнотропического леса обитают крупные змеи, охотящиеся на грызунов, рептилий, амфибий, мелких копытных. В водоемах Амазонки живет самая крупная в мире змея — анаконда (*Eunectes murinus*), достигающая рекордной длины — 11 м, а обычная длина 5—6 м. Она проводит время в воде, выслеживая приходящих на водопой агути или пекари, в воде ловит черепах, молодых крокодилов, иногда водоплавающих птиц. В африканской гилее встречается небольшая, чуть более метра, но толстая и кургузая гадюка-носорог (*Bitis nasicornis*). Она пестро окрашена

— сочетание голубых, зеленых, черных и красных пятен. Однако на фоне пестрой листовой подстилки эта яркая змея будто растворяется — так действует ее расчленяющая окраска.

Особенно разнообразны змеи древесных ярусов, окрашенные обычно в разные оттенки зеленого цвета и совершенно незаметные среди листвы. У древесных змей тонкое плетевидное тело, они искусно маскируются: замирая среди ветвей, становятся похожими на лианы или тонкие ветви.

В африканском лесу такая внешность и поведение характерны для зеленых древесных змей (*Chlorophis*) из семейства ужеобразных и для мамбы Джемсона (*Dendroaspis jamesoni*) из семейства аспидовых. В лесах Мадагаскара встречается древесный уж (*Langaha*), на носу которого имеется вырост наподобие резного листа, дополняющий эффект маскировки среди листвы деревьев.

Много различных древесных змей в Южной Азии — это бронзовые змеи (*Ahaetulla formosa*), древесные змеи (*Dendrolophis pictus*), длиннорылые плетевидки (*Dryophis nasutus*), остроголовые змеи (*Oxybelis fulgidus*). Змеи чередуют полную неподвижность со стремительными бросками, прыжками с ветки на ветку. Они ловко схватывают добычу (ящериц, лягушек, птиц) и удерживают ее на весу. Одно из важных приспособлений этих змей к древесному образу жизни — способность к рождению живых детенышей, избавляющая их от необходимости спускаться на землю для откладки яиц. Все эти змеи относятся к семейству ужеобразных. В противоположность им древесные питоны, удавы, гадюки и куфии, окрашенные также в изумрудно-зеленые цвета, менее подвижны. Телосложение их плотное. Целыми днями они могут висеть на ветвях в одной позе, ожидая приближения добычи. Таковы южноамериканский собакоголовый удав (*Corallis caninus*), удивительно похожий на него новогвинейский зеленый питон (*Chondropython viridis*), африканские древесные гадю-

ки рода *Atheris* и южно-азиатская зеленая куфия (*Trimeresurus gramineus*).

Птицы, потребляющие животные корма, в дождевом лесу исключительно разнообразны. Они занимают все этажи леса, особенно много их в верхних, разреженных ярусах, где удобно ловить насекомых между кронами деревьев. Насекомоядные птицы относятся к различным семействам: мухоловки (*Muscicapidae*), дронговые (*Dicruridae*) и личинкоеды (*Campephagidae*) в тропиках Старого Света, трогоны (*Trogonidae*), обитающие на всех материках, тиранновые (*Tyrannidae*) и лесные певуны (*Parulidae*) Южной Америки. Представители этих и ряда других семейств экологически замещают друг друга в аналогичных местообитаниях тропического леса разных континентов.

Широко распространены во всех регионах влажно-тропических лесов ракшеобразные — зимородки, момоты, щурки. Щурки приурочены к тропическим царствам восточного полушария, момоты населяют Неотропическое царство, а зимородки обитают повсюду, хотя наиболее многообразны они в Юго-Восточной Азии. Некоторые зимородки связаны с водоемами и охотятся за рыбой и другими водными обитателями, но многие живут вдали от воды и питаются ящерицами, насекомыми, некоторыми грызунами.

В Африке можно встретить в тропическом лесу и громадных зимородков *Megasceryle maxima*, и крошечных *Ispidina picta*, в Юго-Восточной Азии — мелкого рубинового зимородка (*Ceyx rufidorsum*) и красочную галатею (*Tanisiptera galarteia*) с длинным хвостом, в Австралии живет кукабарра (*Dacelo gigas*) длиной до 40 см. Этот самый крупный представитель семейства способен поедать крупных ящериц и небольших змей.

Многие птицы тщательно обследуют листву и ветви, стволы и расщелины в коре, собирая всевозможных мелких насекомых. Это бюльбюлевые (*Pycnonotidae*), славковые (*Sylviidae*) и белоглазковые (*Zosteropidae*). Типичны для влажно-тропических лесов и дятлы, среди них крупные яркие *Campethera caroli*, а так-

же родичи дятлов — медоуказчики (*Indicator indicator*), питающиеся воском из гнезд диких пчел. Чтобы добраться до воска, медоуказчики привлекают к найденному пчелиному гнезду медоеда или человека и ждут, чтобы полакомиться остатками разрушенного гнезда. Конечно, воск не составляет основы питания медоуказчиков, обычно они кормятся насекомыми.

Немало птиц, потребляющих животные корма, и в нижних ярусах леса, под его пологом. Здесь держатся различные кустарницы (*Timaliidae*), питты (*Pittidae*), своеобразные лысые “вороны” (*Picathartidae*), близкие к кустарницам. Эти наземные крупные птицы с непоперенной головой, называемые воронами за громкое карканье, питаются насекомыми, лягушками, моллюсками и ракообразными, которых они находят в подстилке.

Немало во влажно-тропических лесах и настоящих хищных птиц, охотящихся на крупных грызунов, змей, обезьян. В лесах Амазонии живет гарпия-обезьянояд (*Harpia harpia*), название которой свидетельствует о ее пищевой специализации. Однако помимо обезьян этот крупный, длиной до метра, хищник ловит также ленивцев, агути, опоссумов, а иногда и попугаев ара.

Некоторые хищные птицы специализируются на поедании древесных змей, например хохлатый змеяд (*Spilornis*) из Юго-Восточной Азии, другие охотятся на птиц. Ночные хищные птицы, различные совы, а также ширококоротый коршун (*Machaeramphus alcinus*) питаются рукокрылыми.

Среди млекопитающих влажно-тропического леса многие виды потребляют муравьев и термитов. В африканской гилее ими питается панголин (*Manis tricuspis*), покрытый вместо шерсти крупными роговыми чешуями. В лесах Амазонии обитает древесный муравьед (*Tamandua tetradactyla*). У этих животных мощные передние лапы с крепкими когтями, которыми они разрушают стенки термитников.

В наземном ярусе мелких беспозвоночных поедают разнообразные землеройки (*Soricidae*), африканские

прыгунчики (*Macroscelididae*), в лесах Мадагаскара — тенреки (*Tenrecidae*), а в Амазонии и на севере Австралии — сумчатые землеройки (*Monodelphis*) и мелкие представители семейства *Dasyuridae*.

В верхних ярусах леса в ночное время охотятся за насекомыми разнообразные летучие мыши, среди ветвей деревьев собирают животные корма медлительные лори и проворные тупайи.

Крупные хищники представлены кошачьими: в Амазонии это ягуар, оцелот, онцилла, в Африке и Южной Азии — леопард, только в Южной Азии — дымчатый леопард. В тропиках Старого Света многочисленны представители семейства виверровых — генетты, мангусты, циветты. Все они в той или иной мере ведут древесный образ жизни.

Таким образом, животное население влажно-тропических лесов исключительно разнообразно, здесь высока насыщенность экологических ниш и представители разных таксономических групп в каждом из трех крупных регионов конвергентно адаптируются к аналогичным экологическим условиям, образуя сложную систему территориальных и трофических связей.

Экосистемы влажно-тропических лесов в разных регионах, несмотря на резкие различия во флористическом и фаунистическом составе, весьма сходны по структуре и представляют собой самые богатые и насыщенные сообщества в пределах биосферы Земли.

Листопадные тропические леса и редколесья

По климатическому градиенту изменения в сезонном облиствлении лесов происходят очень постепенно.

При выраженности засушливого периода 1—2,5 месяца вечнозеленый тропический лес может существовать лишь при сумме годовых осадков не менее 2500—3000 мм. Однако и здесь наиболее высокие деревья сбрасывают листья одновременно, а эпифиты и орхидеи прекращают проявление жизнедеятельности на сухое время. При возраста-

нии продолжительности засушливого периода или сокращении годовой суммы осадков меняется структура леса, наиболее высокорослыми оказываются листопадные породы, а под их пологом сохраняются вечнозеленые деревья. Такие леса называются полувечнозелеными. При дальнейшем ухудшении условий влажности воздуха и уменьшении количества осадков они сменяются листопадными тропическими лесами. Среди последних различают тропические влажные листопадные леса (влажные муссонные леса) и тропические сухие листопадные леса (сухие муссонные, саванновые леса). К сухим листопадным лесам, к которым нередко относят и колючие, при дальнейшем возрастании сухости климата примыкают редколесья и сообщества колючих кустарников.

Уменьшение годовой суммы осадков в сочетании с нарастанием продолжительности и степени выраженности сухого периода находит отражение в постепенном упрощении структуры лесов, уменьшении высоты древостоя, снижении видового разнообразия.

Тропические полувечнозеленые дождевые леса особенно хорошо развиты в муссонной области Индостана, Бирмы, Таиланда, полуострова Малакка, где непосредственно контактируют с дождевыми тропическими лесами, к которым они близки по структуре, отличаясь в то же время меньшим числом видов. В целом сохраняется тот же набор жизненных форм, разнообразие лиан и эпифитов. Различия проявляются именно в сезонной ритмике, в первую очередь на уровне верхнего яруса древостоя (до 30% деревьев верхнего яруса относятся к листопадным видам). В то же время нижние ярусы включают большое число вечнозеленых видов. Травяной покров представлен главным образом папоротниками и двудольными. В целом, это переходные типы сообществ, местами в значительной степени сведенные человеком и замененные саваннами, плантациями.

Тропические влажные листопадные, или, как их часто называют, *муссонные леса* развиваются в условиях, когда резко и достаточно продолжительно выражен сухой период (продолжительность 3—5 месяцев), сменяемый очень влажным дождливым периодом. Видовое разнообразие снижено, древостой верхнего яруса часто образован одним видом. Так, важнейшие леса юго-восточной Азии характеризует преобладание видов родов *Dipterocarpus*, тика (*Tectona grandis*), сала (*Shorea robusta*), все из семейства Dipterocarpaceae. В сезон дождей леса имеют вполне гигрофитный облик, лианы и эпифиты еще довольно многочисленны, однако видовой состав последних беден. Одна из важных структурных особенностей — частое развитие сомкнутого травяного покрова из двудольных, папоротников, с примесью геофитов (амариллисовые). Цветение большинства видов сдвинуто на сухой период.

Если в самом общем виде смена от вечнозеленых тропических лесов к полулистопадным и влажным листопадным носит постепенный характер, то *сухие листопадные леса*, развивающиеся при годовой сумме осадков менее 1200—1000 мм, имеют ярко выраженный ксероморфный облик. Они хорошо отличаются по упрощенной структуре, изменению набора жизненных форм, изменению видового состава. С типологической точки зрения сухие листопадные леса изучены еще недостаточно, что определяется их значительным разнообразием в разных регионах, высокой степенью нарушенности, частотой пожаров.

Как правило, деревья невысоки и корявы. Почki древесных пород защищены от засухи, стволы часто покрыты толстой коркой. Эпифиты отсутствуют, лианы мало характерны.

Один из важнейших факторов в жизни этих экосистем — пирогенный: пожары оказывают воздействие на леса этого типа в течение многих тысяч лет (Спурр, Барнес, 1984). Один из результатов этого воздействия — формирование сложных сочетаний сомкнутых и светлых (саванновых) сухих лесов с облесенными са-

ваннами и зарослями колючих кустарников. В восточной части тропической Африки развиты леса “миombo”, образованные видами из семейства *Fabaceae* (*Brachystegia*, *Isoberlinia*), напоминающие низкоствольные дубравы. В этих лесах может быть развит кустарниковый ярус, представлены всходы и подрост древесных видов, травяной покров разит чрезвычайно слабо. Однако при осветлении этих лесов в связи с антропогенной деградацией мощность травяного покрова возрастает, в нем увеличивается доля злаков (рис. 8).

Более разреженные леса, образованные *Colophospermum mopane*, различными видами из семейства *Combretaceae* или же видами *Acacia*, *Albizia* и *Commiphora* характеризуются более сомкнутым травяным покровом (леса “мопане” в Африке). Структура этих лесов модифицирована палами, по существу, это не коренные типы. Характерны ксерофильные леса с *Tectona grandis* (при осадках 760—1300 мм), тяготеющие к западной части Деканского плоскогорья. *Tectona grandis* сопутствуют *Terucinalia tomentosa*, *Pterocarpus marsupium*, *Albizia lebbek*, *Cassia fisfula*, *Dyospyros meloxylon* и другие. Следует отметить, что эти лесные формации содержат виды, относящиеся к родам, представленным в сухих лесах и саваннах Африки — *Terminalia*, *Pterocarpus* и др. Как и африканские формации, они деградируют, с осветлением уменьшается число видов деревьев и развивается злаковый покров.

Из редкостойных лесов тропических стран наиболее разнообразны *тропические редколесья*, переходящие в сообщества колючих кустарников. Они образованы то листопадными, то вечнозелеными древесными породами и кустарниками, по преимуществу колючими. Столь же различны и свойственные им условия атмосферного увлажнения. Как правило, продолжительность засушливого периода 4—6 месяцев, иногда до девяти месяцев в году. В области “каатинга” в Бразилии выражены два сухих периода, приходящихся на январь — апрель и июль — сентябрь, общей про-

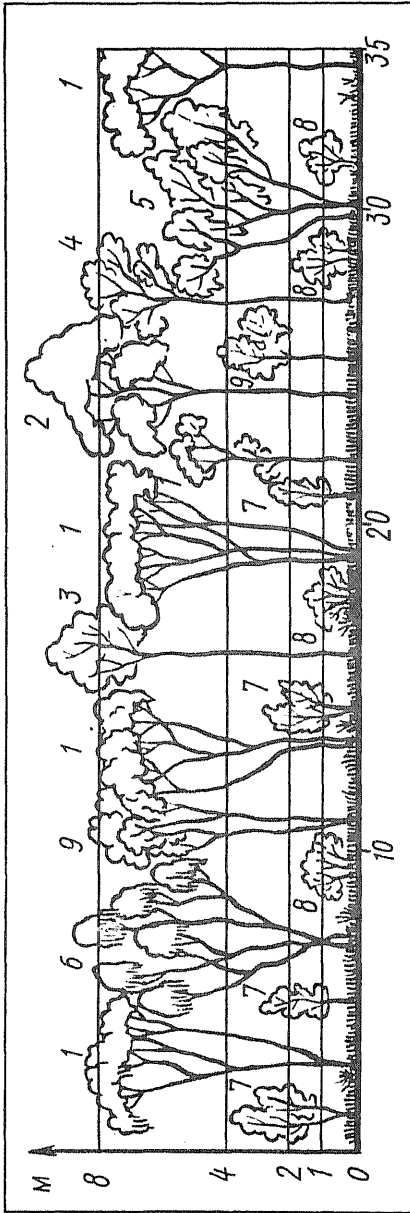


Рис. 8. Профильная диаграмма сухих листопадных (саванновых) лесов; льяносы Венесуэлы (по Вальтеру, 1985, с изменениями); 1 — *Liouea sapida* (Tiliaceae); 2 — *Spondias tobinii* (Anacardiaceae); 3 — *Tabebuia spectabilis* (Bignonaceae); 4 — *Astropitraguvelens* (Anacardiaceae); 5 — *Pithecolobium saraboiensis* (Mimosaceae); 6 — *Libidibia* sp. (Mimosaceae); 7 — *Lonchocarpus* sp. (Papilionaceae); 8 — *Randia* sp. (Rubiaceae); 9 — *Platymiscium* sp. (Papilionaceae)

должительностью около семи месяцев при 500 мм годовых осадков, распределенных между двумя влажными периодами (май—июнь и октябрь—декабрь).

Деревья обычно коренастые, с неправильным ветвлением, с кривыми ветвями, образующими чаще всего зонтиковидную крону; значительно реже встречаются деревья с прямыми стволами. Леса редкостойные, деревья никогда не образуют сколько-нибудь сомкнутого полога. Нередко среди изреженного древесного полога или отдельно стоящих деревьев развиваются кустарники с неправильным ветвлением, очень крепкой древесиной. Стволы деревьев и кустарников зачастую бывают очень мощными за счет роста в толщину и нередко имеют бочковидную или бутылковидную форму, содержат значительные запасы воды. У африканского баобаба при высоте 20 м ствол в обхвате имеет также до 20 м, и запас воды в стволе составляет до 120 000 л. Высота деревьев редко достигает 20 м, обычно они значительно ниже, высота кустарников, как правило, не выше 4 м.

Деревья и кустарники могут быть зелеными круглый год, могут иметь опадающую листву. В первом случае нередко листва стоит ребром по отношению к солнечным лучам (например, у эвкалиптов). На сухой период устьица могут наглухо замыкаться, почти отсутствует и кутикулярное испарение, хотя кожа листвьев не очень мощная. Довольно много растений микрофилльных или с чешуйчатыми листьями. Иногда роль листовой пластинки выполняет филлодий — уплощенный черешок. Листья часто перистые.

Среди кустарников и травяного покрова распространена суккулентность, как стеблевая, так и листовая (последняя преимущественно у трав). Большое разнообразие наблюдается в отношении лиан и эпифитов.

Обширные лесные массивы в настоящее время деградировали в результате многократных выжиганий, воздействия выпаса и заменены сухими саваннами той

или иной степени облесенности и зарослями колючих кустарников.

Гидротермический режим сезонно-влажных тропических сообществ характеризуется постоянно высокими температурами и резкой сменой влажного и сухого сезонов, что обуславливает специфические особенности структуры и динамики их фауны и животного населения, заметно отличающие их от сообществ влажных тропических лесов. Прежде всего наличие сухого сезона, продолжающегося от двух до пяти месяцев, обуславливает сезонную ритмику жизненных процессов практически у всех видов животных. Эта ритмика выражается в приуроченности периода размножения в основном к влажному сезону, в полном или частичном прекращении активности на время засухи, в миграционных перемещениях животных как в пределах рассматриваемого биома, так и за его пределы на время неблагоприятного сухого сезона. Впадение в полный или частичный анабиоз характерно для многих наземных и почвенных беспозвоночных, для амфибий, а миграции — для некоторых способных к полету насекомых (например, саранчовых), для птиц, рукокрылых и крупных копытных.

Фауна сезонно-влажных тропических сообществ не столь богата, как фауна влажно-тропических лесов из-за неблагоприятного для животных сухого периода. Хотя видовой состав различных групп животных в них специфичен, но на уровне родов и семейств заметно большое сходство с фауной гилеи. Лишь в наиболее сухих вариантах этих сообществ — в редколесьях и колючих кустарниках — начинают заметно преобладать виды, родственные типичным представителям фауны аридных сообществ.

Вынужденные адаптации к засухе способствовали формированию целого ряда особых, характерных именно для данного биома, видов животных. Кроме того, некоторые виды животных-фитофагов оказываются здесь разнообразнее по видовому составу, нежели в гилее, ввиду большего развития травяного яруса и

соответственно большего разнообразия и богатства травянистых кормов.

Ярусность животного населения в сезонно-влажных сообществах заметно проще, чем во влажно-тропических лесах. Особенно упрощение ярусности выражено в редколесьях и кустарниковых сообществах. Однако это касается главным образом древесного яруса, поскольку сам древостой менее густ, разнообразен и не достигает такой высоты, как в гилее. Зато травяной ярус выражен значительно отчетливее, поскольку он не затеняется столь сильно древесной растительностью. Также значительно богаче здесь и население яруса подстилки, так как листопадность многих деревьев и высыхание трав в засушливый период обеспечивают формирование довольно мощного слоя подстилки.

В отличие от полидоминантной структуры животного населения гилеи, в сезонно-засушливых сообществах наблюдается олигодоминантная структура: при общем значительном видовом разнообразии заметно преобладают по численности несколько видов животных в каждой трофической группе. Эти виды, наиболее адаптированные к ведущим кормовым ресурсам и к переживанию неблагоприятного засушливого периода, составляют основной костяк населения в биоценозах.

Наличие слоя подстилки, образованного листовым и травяным опадом, обеспечивает существование разнообразной по составу трофической группы животных-сапрофагов. В почвенно-подстилочном ярусе обитают круглые черви-нематоды, кольчатые черви-мегасколециды, мелкие и крупные кивсяки, клещи-орибатиды, ногохвостки-коллемболы, тараканы, термиты. Все они участвуют в переработке отмершей растительной массы, но ведущую роль играют уже знакомые нам по фауне гилеи термиты. Экология этих колониальных насекомых описана в предыдущем разделе, поэтому здесь мы остановимся на характерных чертах жизни термитов в сезонно-влажных тропических сообществах.

Ввиду того, что влажность воздуха в засушливый период весьма низкая, термиты не сооружают свои постройки на деревьях, как это часто наблюдается в гилее. Деятельность термитов ограничивается в основном почвенно-подстилочным ярусом. Кормовые ходы этих насекомых проникают глубоко в почву и буквально пронизывают всю подстилку. Некоторые виды термитов сооружают небольшие подземные гнезда, другие проникают под кору и в стволы старых деревьев, но наиболее типичные виды возводят крупные надземные постройки в виде причудливых башен, колонн, гигантских “грибов”. Грибовидные термитники характерны для районов с более выраженным дождливым периодом, так как именно грибовидная форма наиболее устойчива против размывания интенсивными осадками. Подобная форма термитников преобладает в сезонно-влажных лесах Северо-восточной Австралии, где грибовидные постройки термитов достигают 2 м высоты.

Средние размеры термитников, формирующих облик ландшафта, колеблется от 1 до 3 м в высоту и от 2 до 3 м в диаметре у основания. Максимальные габариты этих сооружений отмечены в сезонно-засушливых редколесьях Африки для термитов *Macrotermes bellicosus* — 9 м в высоту и 30 м в диаметре. В Северной Австралии термиты *Nasutitermes triodiae* строят башни высотой до 8,5 м и до 2 м в поперечнике у основания.

Деятельность термитов по перемещению и локальной концентрации почвенного материала из различных горизонтов оказывает мощное воздействие на структуру почвенного покрова и на жизнь ландшафта в целом. Дождевые потоки во влажный период непрерывно смывают с поверхности термитника его внешний покров, насыщая периферийные почвенные слои суглинистым материалом, а термиты наращивают свою постройку, перекрывая процесс эрозии. Так, постоянно обновляясь, живет термитник, пока колония не отомрет. Лишенное внутренней жизни сооружение

поддается разрушающей силе осадков и постепенно размывается.

Количество термитников на площади в 1 га может варьировать от одного до тысячи и более. Если на 1 га насчитываются сотни термитников, размеры каждого из них обычно не превышают 0,51 м в высоту. Доля общей поверхности, занимаемой надземными сооружениями, обычно составляет от 0,1 до 3%. Так, по данным Ли и Вуда (Lee, Wood, 1971), в сезонно-засушливых редколесьях Австралии термитники занимают 0,1—0,9% общей площади, а общая сухая масса надземных построек составляет от 0,5 до 45 т/га. Доминируют в сообществах *Tumulitermes hastilis*, *Amitermes vitosus*, *Drepanotermes rubriceps*, *Nasutitermes triodiae*. Количество термитов в местообитаниях за пределами самих термитников, в почве и подстилке составляет 50—300 особей на 1 кв. м. В сезонных вечнозеленых лесах Африки, по наблюдениям Мальдагю (Maldague, 1964), Харриса (Harris, 1963) и других исследователей, надземные постройки термитов занимают 0,3—3,7% площади, доминируют в северных районах *Trinervitermes geminatus*, *Macrotermes bellicosus*, *Odontotermes sudanensis* численность их в почве и подстилке составляет 500—1800 особей на 1 кв. м.

От каждого термитника отходят в стороны десятки разветвляющихся кормовых ходов и крытых галерей, которые нередко соединяются с ходами соседних колоний. Скорость движения рабочих особей по ходам составляет в среднем около 20 м/ч.

Помимо упомянутых видов термитов, сооружающих надземные постройки, в этих же местообитаниях сосуществуют с ними и термиты, строящие лишь подземные гнезда, от которых они и ведут свои ходы, пронизывающие почву и подстилку. В сезонных лесах Африки такой образ жизни ведут *Pseudacanthotermes militaris*, виды родов *Microtermes*, *Ancistrotermes*, *Anoplotermes*. В австралийских редколесьях — это виды родов *Heterotermes* и *Amitermes*. Совместная деятельность всех видов термитов в полном

смысле определяет существование почвы, ее структуру и функционирование.

Количество и размеры надземных построек термитов определяются в первую очередь количеством осадков, а также максимальными температурами засушливого периода и механическим составом почвы — строительным материалом. По мере перехода от густых сезонных вечнозеленых лесов к разреженным редколесьям число и высота надземных сооружений возрастают в связи с уменьшением количества осадков и, следовательно, с уменьшением разрушающей силы дождей. Однако по мере дальнейшей аридизации вступает в силу другой фактор — иссушающее влияние высоких температур и низкой влажности воздуха в период засухи. Будучи не в состоянии поддерживать в надземных постройках необходимую температуру и влажность, термиты вынуждены ограничиваться подземными гнездами. Такая картина наблюдается при переходе от редколесий и типичных саванн к оустынным саваннам, полупустыням и пустыням. Таким образом, пик интенсивности строительной деятельности термитов приходится на сезонно-засушливые редколесья и саванны.

Основным кормом термитов в сезонных сообществах, как и в гилее, остается отмершая растительность. Однако появляются виды, питающиеся зеленой растительностью. Некоторые виды термитов срезают зеленую траву, высушивают ее, а затем уже используют в пищу. Так поступают, например, южноафриканские термиты *Trinervitermes trinervoides*. Нередко термиты поедают также трупы животных, экскременты крупных копытных и слонов. Следовательно, термиты в условиях сезонных тропических сообществ оказываются не только дендритофагами, но также отчасти хлорофитофагами, некрофагами и копрофагами.

Потребители зеленой массы растений в сезонных сообществах весьма разнообразны. Это определяется в первую очередь наличием хорошо развитого травяного яруса в сочетании с более или менее сомкнутым дре-

весным ярусом. Таким образом, хлорофитофаги специализируются либо на поедании листьев деревьев, либо на использовании травянистых растений, многие питаются соками растений, корой, древесиной и корнями.

Корни растений поедают личинки цикад и различных жуков — хрущей, златок, чернотелок. Соки живых растений сосут взрослые цикады, клопы, тли, червецы и щитовки. Зеленую растительную массу потребляют гусеницы бабочек, палочники, растительноядные жуки — хрущи, листоеды, долгоносики. Семена травянистых растений используют в пищу муравьи-жнецы. Зеленую массу травянистых растений поедают в основном разнообразные саранчовые. Эта группа прямокрылых насекомых отличается особым видовым богатством именно в сезонных сообществах, причем в отличие от многих других групп насекомых не имеет больших родственных связей с фауной гилеи. Если другие беспозвоночные в фаунистическом отношении представляют в основном обедненные и измененные комплексы, ведущие свое происхождение от беспозвоночных влажно-тропических лесов, то саранчовые являются главным образом выходцами из семиаридных регионов. Наибольшее фаунистическое разнообразие их наблюдается в относительно засушливых вариантах рассматриваемого ряда сообществ, в которых древесная растительность в значительной мере уступает сомкнутому травяному ярусу. Из 5 тысяч видов саранчовых Африки, например, около 2 тысяч приурочены к сезонно-засушливым редколесьям.

Большинство саранчовых населяют наземный ярус и питаются травянистыми растениями, хотя есть в сезонных лесах и древесные виды, поедающие листья деревьев и кустарников. Саранчовые откладывают яйца в кубышках обычно в почву. Появившиеся личинки у стадных видов объединяются в кулиги, а затем взрослые крылатые особи образуют стаи, перемещающиеся на сотни километров. Стадные саранчовые могут мигрировать в пределах всех вариантов сезонных тропических сообществ, посещать сельскохозяйствен-

ные земли и наносить большой ущерб посевам и посадкам различных культур. Наиболее известны среди стадных саранчовых перелетная саранча (*Locusta migratoria*), встречающаяся и вне тропического пояса красная (*Nomadacris septemfasciata*), бурая (*Locustana pardalina*) и пустынная саранча, или схистоцерка (*Schistocerca gregaria*), размножающиеся во влажных местообитаниях и затем совершающие налеты в различные ландшафты — от сезонных лесов и редколесий до саванн и пустынь и даже за пределы тропического пояса.

Для сезонно-влажных лесов более характерны одиночные саранчовые, кормящиеся не только в травяном, но и в древесном ярусе. Среди них немало бескрылых видов из семейства эумастацид (*Eumastacidae*), крупные с жесткими покровами памфагиды (*Pamphagidae*), мелкие невзрачные прыгунчики (*Tetrigidae*).

Многочисленны и разнообразны потребители зеленой растительности и среди позвоночных животных. Это наземные черепахи из рода *Testudo*, зерноядные и плодоядные птицы, грызуны и копытные, а в австралийских сезонных лесах — также крупные сумчатые из семейства кенгуровых (*Macropodidae*). Кроме упомянутых ведущих групп фитофагов есть и отдельные представители более мелких таксонов, также участвующие в утилизации растительной массы в качестве гетеротрофов первого уровня.

Наиболее многочисленны зерноядные птицы в сезонных лесах и редколесьях западного полушария — воробьиные птицы семейства ткачиковых (*Ploceidae*). Они селятся на деревьях большими колониями, выют из травы шарообразные гнезда с округлым, трубчатым входом, либо сооружают гигантское поселение под общей крышей, где и размещаются отдельные гнезда. Для некоторых видов ткачииков, например для вдовушек (род *Vidua*), характерен гнездовой паразитизм.

Плодами и семенами кормятся в кроне деревьев и на земле различные голуби, в наземном ярусе собирают свой корм франколины, или турачи (*Francolinus*). В муссонных лесах Южной Азии обитают дикая курица

(*Gallus gallus*) и обыкновенный павлин (*Pavo cristatus*). Они часто взлетают на деревья, но корм находят на земле.

В кронах деревьев добывают свою пищу попугаи — африканские неразлучники (*Agapornis*), азиатские ожереловые попугаи (*Psittacula*), австралийские розеллы (*Platycercus*), розовые какаду (*Cacatoe roseicapilla*). Некоторые виды попугаев охотно переходят на питание зерновыми на полях (сорго, кукуруза, пшеница и др.) и наносят большой ущерб посевам.

В редколесьях и сезонных лесах Южной Америки в наземном ярусе обычно внешне сходные с куриными тинаму, или скрытохвосты (*Tinamidae*), по берегам водоемов держатся крупные большеногие паламеды (*Anhimidae*). Эти в основном растительноядные птицы нередко поедают также и мелких животных.

Среди растительноядных млекопитающих наиболее разнообразны грызуны. Их можно обнаружить во всех ярусах сезонных тропических лесов и редколесий. Древесный ярус обживают, главным образом, различные представители семейства беличьих (*Sciuridae*). В африканских лесах это кустарниковые белки (*Paraxerus*), в азиатских — пальмовые белки (*Funambulus*) и крупная белка-ратуфа (*Rarufa indica*). В наземном ярусе обычны грызуны из семейства мышиных (*Muridae*). Африканские лазающие мыши *Dendromus* могут ловко лазать по ветвям и стеблям трав, но в основном собирают корм на земле. По берегам рек держатся лохматохвостые крысы *Dasymys*, хорошо плавающие и даже ныряющие. В Южной Азии под пологом леса можно встретить крупного дикобраза (*Hystrix leucura*), повсюду обычны крысы *Rattus* и индийские бандикоты (*Bandicota indica*), делающие в своих глубоких норах большие кладовые с запасами зерна и различных плодов. Бандикоты, как и крысы, уже давностали массовыми вредителями сельского хозяйства в странах Юго-Восточной Азии.

В сезонно-влажных лесах Южной Америки обитают те же виды крупных грызунов, что и в амазонской сельве — карибара, пака, агути. Эти виды придерживаются околоводных местообитаний. Характерны для сезонных лесов мелкие бесхвостые морские свинки (*Cavia*), ведущие подземный образ жизни туко-туко (*Stenomys*) и похожие на крупных крыс грызуны пунарес (*Cercomys*). Они сооружают гнезда в дуплах деревьев или среди камней. Все эти грызуны относятся к эндемичным южноамериканским семействам.

Обычны в сезонно-влажных лесах также и грызуны семейства хомяковых (*Cricetidae*) — зеленоядные, похожие на полевок акодоны (*Akodon*) и внешне сходные с крысами рисовые хомяки (*Oryzomys*). Они поселяются вдоль русел рек, способны хорошо плавать и нырять.

В австралийских сезонно-влажных эвкалиптовых лесах и сезонно-засушливых акациевых редколесьях также обычны грызуны, но на этот континент проникли только представители семейства мышинных (*Muridae*). Под пологом леса и на открытых травянистых участках живут настоящие крысы (*Rattus fuscipes*), несколько видов ложных мышей (*Pseudomys*), австралийских полевых мышей (*Gyomys*). Однако более существенное воздействие на растительность оказывают различные зеленоядные сумчатые. Листьями эвкалиптов питается коала, или сумчатый медведь (*Phascolarctos cinereus*), разнообразные листья, почки, цветы и плоды деревьев поедает кистехвостый поссум (*Trichosurus vulpecula*) и гигантская сумчатая летяга (*Schoinobares volans*), в наземном ярусе обычны средних размеров мелкие кенгуровые — валлаби (*Protemnodon*), когтехвостые кенгуру (*Onychogalea*), питающиеся и зеленой массой травянистых растений, и их корнями, а также вомбаты (*Vombatus ursinus*), называемые сумчатыми сурками за умение рыть сложные и глубокие норы длиной в несколько десятков метров.

В опылении цветов участвуют различные животные-антофилы: многочисленные насекомые, особенно из семейства пчелиных, например, пчелы-плотники (*Xylocopa*), птицы — южноамериканские колибри, африканские и азиатские нектарницы, австралийские медососы, млекопитающие — главным образом, рукокрылые, а также и такие своеобразные опылители, как карликовый поссум, или хоботноголовый кускус (*Tarsipes spenserae*), живущий в лесах Юго-Западной Австралии и потребляющий нектар, пыльцу, а заодно и мелких насекомых.

Среди зоофагов в сезонных лесах и редколесьях, как и в гилее, ведущее место занимают муравьи. Все они относятся в основном к тем же родам, что и муравьи гилеи (кочующие муравьи дорилины, живущие в почве и подстилке мелкие муравьи из родов *Pheidole*, *Ponera*), делающие гнезда из листьев муравьи-портные. Муравьи оказывают воздействие на популяции мелких насекомых во всех ярусах леса. Среди пищевых объектов муравьев основную долю составляют термиты. Некоторые муравьи-древоточцы (*Camponotus*), населяющие в гилее древесный ярус, в сезонно-засушливых лесах и редколесьях переходят к жизни в наземном ярусе.

В лесной подстилке обитают различные хищные беспозвоночные — крупные многоножки-сколопендры, пауки, скорпионы, хищные жуки. Многие пауки, строящие ловчие тенета, например крупные пауки-нефилы, заселяют и древесный ярус леса. На ветвях деревьев и кустарников охотятся на мелких насекомых богомолы, стрекозы, мухи-ктыри, хищные клопы. Некоторые насекомые, питающиеся растительными кормами в стадии имаго, имеют хищных личинок. Так, похожие на шмелей нектароядные мухи-жужжалы (*Bombiliidae*) и ядовитые зеленоядные жуки-нарывники (*Mylabris*) откладывают яйца в кубышки саранчовых, в гнезда ос. Выводящиеся личинки поедают кладки насекомых-хозяев или их личинок.

Кровососущие насекомые не только питаются кровью позвоночных животных, но и передают при укусе различных болезнетворных простейших. Большинство кровососущих относится к отряду двукрылых (*Diptera*). Комары *Anopheles* являются переносчиками малярийного плазмодия из отряда споровиков, вызывающего малярию у человека и обезьян, мухи-цеце (*Glossina*) поддерживают очаги сонной болезни человека и сходной болезни — наганы домашних копытных. Это заболевание вызывается простейшими жгутиковыми — трипанозомами, причем в крови диких копытных и грызунов эти жгутиковые могут существовать, не вызывая болезненных явлений. Москиты *Phlebotomus* также питаются кровью различных позвоночных. Они переносят жгутиковых — лейшманий, которые служат возбудителями целой группы кожных и внутренних заболеваний — лейшманиозов.

Позвоночные-зоофаги, обитающие в сезонных лесах и редколесьях, в большей степени связаны с наземным ярусом, нежели их сородичи во влажно-тропическом лесу.

В почвенно-подстилочном ярусе поселяются лягушки-узкороты (*Brevicipitidae*), жабы (*Bufo regularis*), здесь же много роющих рептилий — сцинки, амфибены, мелкие змеи слепозмейки и др. Однако немало амфибий и рептилий занимают также и древесный ярус, особенно в сомкнутых сезонно-влажных лесах. В африканских лесах из земноводных преобладают веслоногие лягушки (*Racophoridae*), а в азиатских и южноамериканских — настоящие квакши (*Hylidae*). Среди ветвей деревьев можно обнаружить хамелеонов, а под корой и на стволах — гекконов.

Наземный образ жизни ведут южноамериканские гремушники, азиатские и африканские кобры, среди которых выделяется своими размерами королевская кобра (*Ophiophagus hannah*), длиной до 5,5 м, самая крупная в мире ядовитая змея. В наземном ярусе африканских сезонных лесов обычна шумящая гадюка

(*Bitis arietans*), толстая и кургузая, а в азиатских лесах в этом же ярусе обитают родичи кобр — черно-белые крайты (*Bungarus fasciatus*). В сомкнутых лесах многие змеи поселяются в кронах деревьев, где охотятся на птиц и ящериц. Это африканские мамбы (*Dendroaspis*), бумсланги (*Dispholidus typus*), а также яичная змея (*Dasypeltiscaber*), поедающая птичьи яйца.

Многочисленны в сезонных лесах и редколесьях насекомоядные птицы. В основном они собирают корм в древесном и кустарниковом ярусе, реже на земле. Наиболее обычны разнообразные скворцы, славки, белоглазки, дронго, сорокопуть, бюльбюли. В африканских лесах обитают своеобразные птицы-мыши (*Coliidae*) — мелкие птицы с длинным хвостом и рыхлым оперением, поедающие насекомых, а также растительные корма. Нередко птицы-мыши расклевают яйца в гнездах других мелких птиц.

Мелкие хищные звери охотятся на грызунов, ящериц и птиц. Наиболее характерны различные виверровые — циветты, мангусты. В африканских лесах водится и представитель семейства куньих — африканский хорек, или зорилла (*Ictonyx striatus*), имеющий яркую черно-белую окраску, которая служит предупреждением для врагов (зорилла при опасности выбрызгивает зловонный секрет анальных желез).

Из крупных хищных в сезонных лесах сравнительно обычны леопард, проникающий сюда из гилеи, и лев, заходящий сюда из саванн. В историческое время лев, как и леопард, был широко распространен не только в африканских, но и в азиатских лесах. Теперь в Азии его можно увидеть лишь в небольшом заповедном лесу Гир в Западной Индии. В азиатских сезонно-влажных лесах помимо леопарда сохранился тигр, а в южноамериканских сезонных лесах по периферии сельвы обитают пума, оцелот и несколько видов более мелких кошек.

Биомы саванн

Саванны — это группа типов травянистых биомов тропического пояса, характеризующихся наличием сомкнутого злакового покрова различной высоты, относительно ксероморфного, с хорошо выраженной сезонной ритмикой развития злаков и варьирующей долей участия кустарников и деревьев. Саванны существуют в различных климатических условиях, они характерны для регионов с отчетливо выраженным сухим сезоном (как Суданские саванны в Африке и серрадос центральной Бразилии) и в регионах с достаточно влажным тропическим климатом (саванны Гвинеи). Широкая амплитуда количества и характера выпадения осадков определяет различия в наборе жизненных форм, продуктивности между саваннами влажных климатов и саваннами, формирующимися в более засушливых условиях.

В различных типах саванн в условиях дифференцированного увлажнения в пределах тропического пояса доминирует ограниченное число видов злаков, относящихся к нескольким родам широкого тропического распространения. Наиболее типичны роды *Loudetia*, *Andropogon*, *Hyparrhenia*, *Pennisetum*, *Imperata*, *Aristida*, *Themeda*, *Triodia*. Кроме того, представлены виды родов *Symbopogon*, *Heteropogon*, *Eragrostis*, *Digitaria*, *Setaria*, *Panicum*, *Paspalum*.

Для злаков, формирующих основу сообществ саванн, характерен более или менее выраженный ксероморфизм, их вегетативные части представлены плотными дерновинами, развиты длинные корневища. Размеры растений в зависимости от увлажнения и почвенных условий варьируют весьма существенно. Особенно большой высоты достигают генеративные побеги злаков, продуцирующих большое количество семян.

Древесно-кустарниковая флора саванн, в отличие от злаковой, значительно более специфична на разных континентах, в разных типах климата и различных эдафических условиях. В саваннах Африки обильны

акации (особенно много их в сухих областях), виды *Prosopis*, *Celtis*, *Combretum*, *Balanites*, масляное дерево (*Butyrospermum parkii*). Характерны также некоторые пальмы — масляничная (*Elaeis guineensis*) в западной Африке, борассовая (*Borassus*) в гвинейских саваннах, виды пальмы дум (*Hyphaene*) в Судане и на острове Мадагаскар; маврикиевая и восковая пальмы (*Mauritia*, *Copernicia*) в южной Америке. В Юго-Восточной Азии широко представлены деревья и кустарники из бобовых, миртовых, двукрылоплодных, в Австралии произрастают виды эвкалипта и акаций. В саваннах южного полушария велика роль протейных.

Довольно резкая граница во флористическом отношении проходит между влажными лесами и саваннами, лишь очень немногие виды влажных лесов могут обитать в саваннах. Однако существует известное число лесных родов, представленных викарными видами во влажных лесах и саваннах (*Lophira*, *Terminalia*, *Bombax*). Многие исследователи отмечают, что среди деревьев саванн Африки встречаются виды, не имеющие связи с флорой ее влажных лесов и могущие иметь различное происхождение, например, элементы азиатского происхождения (Aubreville, 1966, Lebrun, 1966). В саваннах Южной Америки состав древесной флоры также составляют виды, викарные лесным (из родов *Bauhinia*, *Parkia*, *Bombax*, *Didymopanax*) и виды, относящиеся преимущественно к ксерофитным родам (*Aspidosperma*, *Piptadenia*, *Croton*, *Cavanallesia* и др.). Род *Adansonia* встречается также в сухих формациях Мадагаскара и в Австралии. Некоторые роды, преимущественно свойственные саваннам, встречаются в саваннах как Старого, так и Нового Света (*Cochlospermum*). Различие древесно-кустарниковой флоры саванн в разных регионах их распространения свидетельствует о ее древности.

Древесно-кустарниковым формам саванн свойственны мощная корневая система, проникающая на значительную глубину даже при относительно не-

больших размерах надземной части, наличие толстой корки на стволах. Деревья часто низкорослы, с извилистыми, иногда прямыми или изогнутыми стволами, с раскидистыми кронами. Широко распространена зонтиковидная форма кроны, свойственная, например, многим акациям в саваннах Африки. Среди деревьев и кустарников преобладают листопадные формы, но в отдельных регионах встречаются виды деревьев, сохраняющие листву и в сухой сезон, чаще всего склероморфные.

В целом сообщества саванн сравнительно небогаты флористически, мало разнообразны по структуре. В зависимости от условий увлажнения изменяются высота травостоя, степень его сомкнутости, варьирует видовой состав деревьев и кустарников. По градиенту увлажнения меняется набор жизненных форм: мезофильные злаки сменяются жесткими и колючими, появляются стеблевые суккуленты и т. д.

В связи с этим все разнообразие сообществ саванн дифференцируется на несколько групп формаций, выделяемых по эколого-физиономическим признакам.

Влажные саванны. К ним относятся высокотравные злаковые сообщества, зеленеющие во влажный период и высыхающие в сухой, иногда без примеси древесных пород, иногда с участием одиночных деревьев или их небольших куртин, на выровненных или всхолмленных пространствах междуречий.

В травостое выражены 2 яруса, верхний образован многолетними кустистыми злаками. Злаки достигают 1,5 м высоты и более, с длинными и широкими листьями. Этот ярус характеризуется высоким проективным покрытием, число видов, слагающих его, невелико, но они составляют основную часть растительной массы. Помимо злаков для верхнего яруса характерно участие некоторых многолетних двудольных. Нижний ярус не превышает 0,5 м, виды, слагающие его, развиваются к началу дождливого сезона, в состав его входят луковичные, клубненосные растения, некоторые двудольные.

Древесные виды влажных саванн чаще всего представлены листопадными формами сравнительно небольшой высоты (6—12 м), с мягкими листьями и стволами, покрытыми толстой корой. Иногда встречаются вечнозеленые виды, чаще всего пальмы.

По речным долинам и влажным расщелинам протягиваются галерейные и овражные леса, в составе которых преобладают вечнозеленые виды, свойственные влажным тропическим лесам.

Во влажных саваннах четко проявляется сезонная ритмика развития, связанная с дождливым сезоном. Вегетация растений определяется влажностью, причем начало развития приходится на период перед началом дождей. Палы, широко практикуемые при использовании травянистых сообществ тропиков, уничтожают всю сухую массу, накопившуюся за вегетационный период, и там, где прошел пал, саванна в сухой период черна и безжизненна. Как правило, палы не затрагивают или почти не затрагивают галерейных и овражных лесов, и сеть вечнозеленых лесов пересекает выгоревшие пространства саванн в сухое время года.

Сухие саванны. К этому типу относятся злаковые формации, сформированные разреженно произрастающими злаками, не образующими сомкнутого покрова и достигающими высоты 1—1,5 м. Кроме злаков, в составе травостоя могут принимать участие мезофильные и ксерофильные виды разнотравья. Для этих формаций характерно спорадическое рассеянное произрастание деревьев, относящихся в основном к видам сухих листопадных лесов. Высота деревьев от 5 до 10 м, у них короткие, одетые толстой коркой стволы с твердой древесиной, у некоторых видов стволы суккулентные. Характерны широкие или зонтиковидные кроны, а также примесь пальм.

Колючие саванны. Формации этого типа значительно более ксероморфны, чем вышеописанные. Высота травостоя измеряется несколькими дециметрами (30—50 см), достигающая только в редких случаях 1 м. Господствуют ксероморфные жестколистные и узколистные злаки, отдель-

ные экземпляры которых произрастают на некотором расстоянии друг от друга, вследствие чего сомкнутый покров не образуется. Обычна примесь кустарников, но встречаются и отдельно растущие низкорослые деревья, колючие, с суккулентными стволами, иногда безлистные стеблевые суккуленты. В составе сообществ принимают участие некоторые кустарнички, суккулентные полукустарнички, в период дождей появляются мезофильные виды разнотравья. Изменение набора жизненных форм, особенно доли участия древесно-кустарниковых видов, терофитов и геофитов показано в таблице 1.

Таблица 1

Изменение набора жизненных форм от сухих саванн к влажным в Африке

(по R.Schnell, 1971)

Типы экосистем	жизненные формы (в %)					
	терофиты	геофиты	хамефиты	гемикриптофиты	фанерофиты	прочие
Сухие травянистые саванны с <i>Themeda triandra</i> и <i>Heteropogon contortus</i>	28,7	3,6	38,0	24,1	3,5	2,1
Сухие травянистые саванны с <i>Botriochloa insculpta</i>	30,2	5,7	37,7	20,7	5,7	0,0
Влажные облесенные саванны с <i>Acacia hebecladoides</i>	5,4	3,6	43,6	9,1	38,2	0,1

Одна из более поздних эколого-физиономических классификаций (Tropical grazing land ecosystems, 1973) предусматривает дифференциацию саванн на широколистные, узколистные, колючие и болотистые (затопляемые).

Несомненно, что по крайней мере определенная часть экосистем, относящихся к саваннам, представляет собой эдафические варианты или эдафические климаксы, сформировавшиеся в климатических условиях, благоприятных для развития тех или иных лесных формаций, вследствие специфики почвенно-геоморфологических условий.

Эдафически обусловленные саванны формируются на плоских поверхностях водоразделов с затрудненным стоком, в обширных депрессиях, где в сезон дождей происходит переувлажнение почв, пересыхающих и уплотняющихся в сухое время года. Такие же неблагоприятные для развития древесных видов условия создаются по периферии озер, в долинах крупных рек на временно заливаемых территориях. Широкому развитию древесных форм при благоприятном климате в таких местообитаниях препятствует избыточное увлажнение почвы в сочетании с ее неблагоприятными водно-физическими свойствами. В условиях переувлажнения может существовать сравнительно ограниченное число видов деревьев — различные пальмы — *Mauritia vinifera*, *Copernicia cerifera* в Южной Америке, в Африке — виды *Hyphaena* и *Borassus*, некоторые листопадные деревья. Эти эдафически обусловленные саванны флористически и положением в динамическом ряду связаны с болотными и пойменными формациями. В литературе они известны как затопляемые или болотные саванны.

Неблагоприятные для развития лесной растительности условия складываются также на участках с примитивными маломощными почвами, развивающимися на выходах скальных пород, латеритных корах, выходах известняков, песчаников, песках, подстилаемых водоупорными глинами или конгломератами. Развитие

древесной растительности ограничено известной степенью сухости почв, постоянной или периодической, низким плодородием.

Эдафически обусловленная сухость почв, постоянная или периодическая, часто сочетающаяся с низким плодородием, обуславливает развитие злаковых формаций с различной долей участия ксерофильных, часто колючих деревьев и кустарников, а также суккулентов. С регионами распространения таких эдафических вариантов некоторые исследователи связывают формирование светлюбивой и ксерофильной флоры (Обревиль, 1966, Лебрюн, 1966).

Примечательно размещение биомов саванн по градиенту увлажнения, свидетельствующем о производном характере значительной части экосистем этого типа (рис. 4). На значительной части градиента саванны выступают как антропогенные длительно-производные формации по отношению к различным типам влажных и сухих тропических лесов, а частично и тропических редколесий и колючих кустарников. Значительная часть саванн в их современном распространении — результат саваннизации экосистем тропического пояса, вторичные, устойчиво-производные составные части пирогенного климакса по Тэнсли.

В настоящее время признано, что огонь — один из важнейших экологических факторов, действующий с определенной периодичностью на различные типы сообществ. Зачастую структура растительного покрова, соотношение сообществ, относящихся к разным типам растительности, ее динамическое состояние определяются в первую очередь пожарами. Для целого ряда биомов пожары, их повторяемость сравнимы по значению с действием климата на структуру и организацию экосистем. До использования человеком огня основной причиной пожара была молния; в настоящее время по этой причине возникает около 50 000 лесных пожаров в год по всему земному шару (Спурр, Барнес, 1984). Свидетельства естественных пожаров в виде ископаемого древесного угля обнаружены в отложениях

каменноугольного периода и в отложениях бурого угля третичного периода. Однако с давних пор основной источник возникновения пожаров — человек; огромные территории тропиков, за исключением наиболее увлажненных лесов, на протяжении многих тысяч лет испытывают на себе более или менее частое действие пожаров. Искусственно запускаемые человеком палы в течение тысячелетий использовались для получения зеленой массы на пастбищах, уничтожения подроста, борьбы с насекомыми, расчистки земель под пашню, при охоте и т. д. В саваннах пал всегда проходит быстро, оказывая тем не менее разрушительное воздействие на структуру и состав сообществ.

Многочисленные эксперименты и наблюдения показали, что структура растительности, свойственная саваннам, есть результат воздействия огня. Именно оно обеспечивает доминирование нескольких видов злаков и препятствует внедрению других растений.

Не подлежит сомнению огромная роль пирогенного фактора в формировании и поддержании обширного ареала саванн в тропическом поясе. Согласно определению Шмиттхюзена, “саванны встречаются во всех тропических климатах, допускающих существование сомкнутого травяного покрова и имеющих продолжительность сухого периода, достаточную для возникновения пожаров на обширных площадях” (Шмиттхюзен, 1968, с. 218). Будучи абиотическим фактором среды, огонь влияет на растительность как непосредственно, так и косвенно. Прямое воздействие огня носит селективный характер, поскольку разные виды растений реагируют на него неодинаково и с этим связано представление о жизненной стратегии растений пирофитов. Различные адаптации видов направлены на смягчение ущерба, наносимого пожарами, на восстановление ущерба, на быстрое заселение выжженных участков. Важнейшими среди них у древесно-кустарниковых видов являются наличие толстой изолирующей коры, предохраняющей внутреннюю структуру от повреждения, способность давать поросль, ха-

раक्टर развития ветвей, восстановление побегов после пожаров. Не менее важны глубокое укоренение и способность к заселению выжженных участков. Большая часть древесно-кустарниковой флоры относится к анемохорным видам, что обеспечивает возможность быстрого заселения выжженных пространств. Исключения составляют характерные для саванн юго-восточной Азии деревья из *Dipterocarpaceae*, тяжесть плодов которых обеспечивает их рассеивание на малые расстояния.

Не менее велика среди различных адаптаций роль годичной ритмики, смещение времени цветения-плодоношения на влажный или сухой сезоны.

Огромное влияние оказывают пожары на состояние почвенного покрова, способствуя, в первую очередь, обеднению почв, поскольку оголение поверхности почвы после пожара усиливает смыв ее верхнего слоя, вызывает глубокие изменения почвенного профиля. Особенно сильная трансформация почв отмечается в тех регионах распространения влажных саванн, где почвы формировались на латеритных корках и где "свирепые тропические дожди", по образному выражению Обревиля, приближают или почти выводят на дневную поверхность за счет смыва почвенных слоев твердые коры, мало пригодные для восстановления лесной растительности.

Регулярно повторяющиеся пожары в условиях тропических климатов выполняют роль своего рода пускового механизма, приводящего в действие процессы эрозии, дефляции, развитию которых способствует перегрев почвенных слоев, малая скрепленность почвы корневыми системами и т. д.

Воздействие огня или, напротив, сопротивляемость огню различных растительных формаций тропического пояса весьма дифференцирована. Известно, что горят в первую очередь саванны и связанные с ними территориально и динамически так называемые сухие, или светлые, тропические леса. Практически не подвержены действию огня влажные типы тропических

лесов, лишённые травяного покрова (главной пищи и фактора распространения огня), и так же сравнительно мало подвержены его воздействию вторичные сообщества, возникающие на заброшенных плантациях и старых расчистках, за исключением тех случаев, когда в травяном покрове получают преобладание злаки подсемейства *Panicaceae* и бамбуки. В то же время колочие или опустыненные саванны (“степь” по терминологии некоторых авторов), практически мало страдают от огня. В отношении саванн Сахеля показано, что для распространения огня необходимо наличие довольно сомкнутого травяного покрова с фитомассой не менее 1 т/га. При меньшей фитомассе растения произрастают изолированно и огонь не может “перебегать” (Schnell, 1971).

В классических исследованиях А. Обревилья (1949) показано, что на большей части тропической Африки производные сообщества — различные типы саванн — заняли место лесных сообществ, полулистопадных, влажных и сухих листопадных.

А. Обревиль установил, что благодаря нивелирующему действию огня в тропической Африке на месте сухих и влажных тропических листопадных и вечнозеленых лесов формируются чрезвычайно сходные по видовому составу травянистые сообщества, основу которых составляют злаки, так называемые соломенные травы. Он показал, что по экологическим особенностям густой травостой злаков и древесная растительность — облигатные конкуренты. На открытых солнцу участках, освобожденных от лесной растительности, пышно разрастаются злаки. Под их пологом всходы лесных видов пробиваются с большим трудом. Регулярно повторяющиеся палы с каждым разом снижают возможность возникновения стабильного подроста древесных пород (рис. 9).

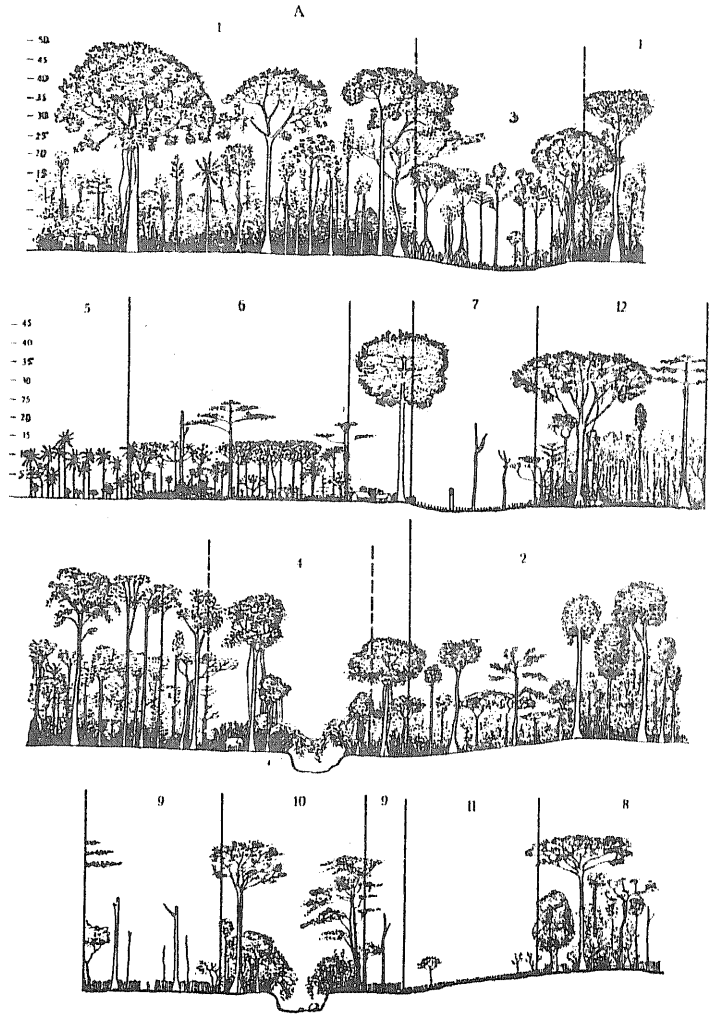
По-видимому, происходил известный отбор видов деревьев и кустарников, наиболее светолюбивых, ксерофильных. Они и получили распространение в составе саванн. В результате регулярных палов возникает

известное равновесие, формируются сообщества с огнестойкими видами. Именно поэтому на огромных пространствах тропической Африки господствуют сообщества с сомкнутым злаковым травостоем, на фоне которого могут быть разбросаны отдельные огнестойкие древесные и кустарниковые породы.

Анализируя процессы, связанные с саваннизацией Африки, Обревиль вскрыл глубокие изменения, происходящие в почвах при регулярном воздействии палов, и показал, что в целом ряде случаев восстановление лесной растительности, близкой к коренной, невозможно даже при полном исключении пожаров.

Развитие производных сообществ и степень их устойчивости зависят от природных условий, и в первую очередь от условий увлажнения. По мнению Обревиля, при годовой сумме осадков свыше 600—700 мм, каков бы ни был тип их выпадения, под влиянием повторных раскорчевок и палов все лесные формации, развивающиеся в разных типах тропического климата, трансформируются в слабо облесенную саванну. При сумме осадков менее 600—700 мм известной устойчивостью обладают колючие древесные и кустарниковые формации, сложенные видами светолюбивыми, сухолюбивыми, восстанавливающимися на месте палов и раскорчевок. По мере трансформации экологических условий в производных саваннах более влажных климатов в менее благоприятные (более засушливые, менее плодородные) некоторые виды этих колючих древесных и кустарниковых сообществ внедряются в более влажные области.

В общем виде принимается, что влажные (или высокотравные) саванны — длительно производные сообщества, сменившие различные типы влажных, с различной степенью проявления сезонной листопадности тропических лесов, развивающихся в субгумидных и гумидных типах климата тропического пояса. Один из важнейших критериев их выделения — участие в структуре растительного покрова фрагментов лесной растительности. Это так называемые облесенные саванны,



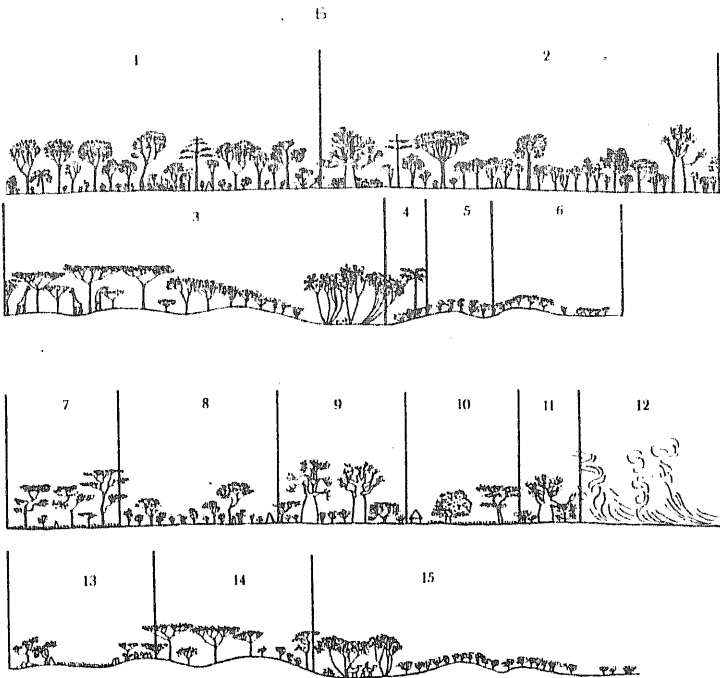


Рис. 9. Смены тропических лесов травянистыми и кустарниковыми сообществами (по А.Обревилье, 1948, с изменениями): А — во влажных тропических лесах: 1 — влажные тропические леса, 2 — влажные листопадные леса, 3 — влаголюбивые болотные сообщества, 4 — прибрежные леса, 5 — рощи масличной пальмы, 6 — производные вторичные леса, 7 — плантации, 8 — первичные леса в стадии эксплуатации, 9 — заросли высоких злаков (слоновой травы) на вырубке, 10 — галерейные леса, 11 — травянистые злаковые сообщества с участком некоторых светолюбивых древесных пород, 12 — фрагменты первичных лесов;

Б — в светлых сухих лесах: 1 — светлые сухие леса со вторым ярусом и подлеском из видов семейства комбретовых, 2 — кустарники, преимущественно из семейства комбретовых, с участием некоторых древесных форм, 3 — светлые колючие леса на песчаных почвах, 4 — заросли пальмы дум, 5 — колючие кустарники с преобладанием коммифоры, 6 — колючие саванны, 7 — плантации с единичными деревьями, 8 — кустарники с преобладанием видов комбретовых, 9 — облесенные колючие саванны, баобаб, виды комбретовых, 10 — плантации, 11 — колючие кустарники на залежи, 12 — участок с ветровой эрозией на песчаных почвах, 13 — деградирующие под воздействием выпаса колючие формации, 14 — светлые колючие леса, 15 — мало измененная первичная растительность

саванны в сочетании с фрагментами влажных лесов, еще сохраняющихся по понижениям рельефа, в речных долинах и т. д. Процесс замены влажных тропических лесов саваннами разного типа нашел отражение в формировании широкой переходной полосы, так называемой “Forest-savanna-mosaic”, между влажными тропическими лесами и облесенными влажными саваннами.

По мере трансформации условий местообитания под воздействием регулярных пожаров, инсоляции и смыва почв все более усиливается роль гелиофильной и ксерофильной флоры саванн, что постепенно может привести к нивелированию различий между влажными и сухими саваннами.

Сухие саванны динамически связаны с сухими светлыми и сомкнутыми лесами, являясь на большей части областей своего распространения также замещающими длительно-производными сообществами. В настоящее время в области распространения саванн этого типа чаще всего отсутствуют различия в травяном покрове светлых сухих лесов и саванн, что свидетельствует об их тесных сукцессионных связях. В то же время, по-видимому, с регионами распространения

сухих саванн связаны первично безлесные или слабо облесенные более или менее ксерофильные злаковые формации, эдафические климаксы в неблагоприятных почвенных условиях. Многие исследователи склонны считать, что эти эдафически сухие саванны с участием деревянистых и колючих форм — один из основных источников флоры более сухих вариантов вторичных саванн.

Гидротермический режим областей распространения колючих саванн (или колючекустарниковых тропических степей) характеризуется значительной продолжительностью сухого периода, варьирующим год от года количеством осадков, что определяет повторяющиеся засухи. Динамически формации этого типа связаны с формациями колючих и суккулентных лесов и редколесий, являясь одной из устойчивых стадий их трансформации под воздействием огня и выпаса.

Различная потребность в запасах влаги в почве в сухой период для поддержания растительного организма в покое, особенности корневой системы, возможность использования влаги из более глубоких горизонтов определяют конкурентные взаимоотношения между типичными саванновыми злаками и древесно-кустарниковыми видами (рис. 10). Там, где количество влаги, аккумулируемое в почве в сухой период, достаточно только для развития злаков, формируются злаковые сообщества, часто называемые тропическими злаковниками и рассматриваемые как переходные к аридным экосистемам. В тех случаях, когда годовое количество осадков обуславливает возможность сохранения в почве в сухой сезон количества влаги, превышающего потребности злаков, возможно внедрение в состав сообществ деревьев и кустарников, что приводит к формированию своеобразных кустарниковых или древесно-кустарниковых саванн, по физиономическим признакам относящихся к колючим. Распространение таких саванн контролируется не только осадками, но и эдафическими условиями. В одном и том же регионе (в равных условиях атмосферного увлажнения)

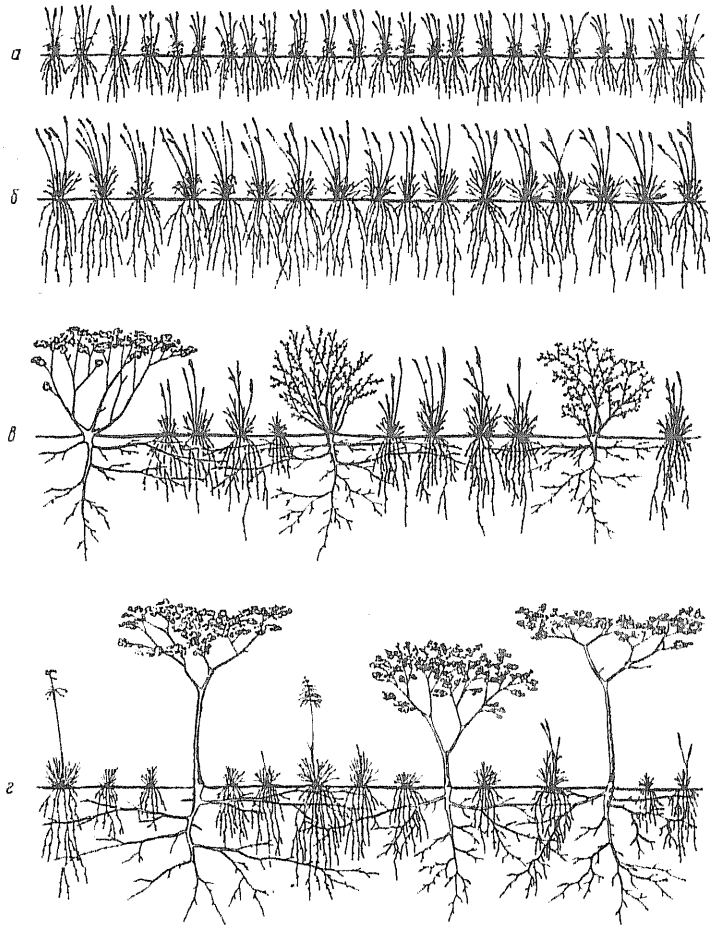


Рис. 10. Схематическое изображение смены злаковников (а и б) саваннами (в) и сухими лесами (г)

на бедных песчаных почвах развиваются злаковники, на более богатых — древесно-кустарниковые опустыненные или колючие злаковники. Это отмечено для южной Африки (Вальтер, 1968), Южной Америки (Archer, Scifres, 1988).

Таким образом, при годовом количестве осадков менее 600 мм, больших колебаниях год от года и значительной продолжительности сухого периода в зависимости от эдафических условий и интенсивности антропогенного воздействия в структуре растительного покрова могут сочетаться тропические редколесья, опустыненные саванны и злаковники. Две последние категории могут быть как коренными, так и производными.

Животное население. Ведущие факторы среды, определяющие существование животных в типичных древесно-кустарниковых и злаковых саваннах, — это наличие одного или двух засушливых периодов, продолжительность которых составляет до шести месяцев, ограниченное количество осадков, наличие хорошо развитого травяного покрова и отсутствие выраженного древесного яруса: отдельно растущие деревья или их группы отстоят далеко друг от друга. Все это обуславливает формирование у животных четко выраженных приспособлений к перенесению неблагоприятного периода засухи (или двух периодов в экваториальных областях). Длительность анабиоза у многих насекомых, амфибий и некоторых рептилий в этих регионах значительно больше, чем в сезонно-влажных сообществах. Миграции птиц и кочевки крупных травоядных животных приобретают особый размах.

Структура животного населения значительно упрощена по сравнению с сезонно-влажными лесами и редколесьями. Фрагментарность древесного яруса не позволяет обитать в саваннах узко специализированным древесным животным. В то же время обилие травяных кормов обеспечивает процветание исключительно бога-

тому и разнообразному комплексу крупных травоядных животных, в первую очередь — копытных.

Биомы саванн, располагающиеся обычно широкой полосой между сезонно-влажными лесами и редколесьями с одной стороны и аридными ландшафтами — с другой, населены животными различного происхождения. Некоторые группы животных проникают в биомы саванн из сезонно-влажных лесов, либо сохраняя привязанность к элементам древесно-кустарникового яруса, либо переходя к наземному образу жизни. Другие животные заселяют саванны из аридных биомов. Некоторые группы животных (термиты, саранчовые, из птиц — ткачи и хищные, из млекопитающих — копытные) именно в типичных саваннах достигают наибольшего видового разнообразия или исключительно высокой численности даже при сравнительно небольшом числе видов. Это косвенно свидетельствует в пользу соображений о наличии биома коренных, естественных саванн, хотя и несомненно, что многие варианты саванн являются производными от сезонно-засушливых редколесий и имеют антропогенное происхождение.

В саваннах, как и в ранее рассмотренных биомах, ведущую роль в утилизации отмершей растительной массы играют термиты. Именно здесь общая плотность населения термитов, количество и размеры их надземных сооружений достигают максимальных величин. В саваннах Заира, по наблюдениям Мейера (Meuer, 1960), термитники занимают до 30% поверхности почвы, а общая масса надземных сооружений термитов составляет 2400 т на 1 гектар. Такое количество почвы, распределенное равномерно, образовало бы слой более 20 см толщиной. Число термитников на 1 гектар достигает в некоторых районах 2 тысяч. Форма термитников в саваннах в основном башневидная, причем в некоторых особенно жарких приэкваториальных районах (на севере Австралии и др.) можно увидеть так называемые магнитные термитники. На их поверхности имеются вертикальные выступы-ребра, строго ориентированные с

севера на юг. Суть таких строительных ухищрений в том, что в наиболее жаркие полуденные часы лучи солнца скользят вдоль ребер и не столь сильно нагревают поверхность термитника, как при округлом его сечении. А после полудня нагретая ребристая поверхность быстрее остывает.

Большинство видов термитов, населяющих саванны, аналогичны видам сезонно-засушливых лесов и редколесий. Однако в саваннах еще большее место занимают термиты, потребляющие живую растительную массу, предварительно высушенную в особых кладовых (термиты-жнецы). Типичными жнецами саванн являются южноафриканские виды *Hodotermes*, североафриканские *Microhodotermes*, афро-азиатские *Trinervitermes*, южноамериканские *Syntermes* и австралийские *Tumulitermes*. Некоторые виды этих родов населяют также и пустынные ландшафты. Необходимость добывать зеленую растительную массу заставляет термитов-жнецов появляться на дневной поверхности и переносить низкую влажность воздуха. Поэтому покровы у термитов-жнецов более плотные и темные, чем у типичных нежно-желтых полупрозрачных термитов.

Некоторые виды термитов предпочитают питаться экскрементами крупных животных и входят таким образом в трофическую группу копрофагов. Таковы некоторые *Anitermes* и *Schedorhinotermes* в саваннах Австралии.

Трофическая дифференциация термитов, базирующихся иногда даже на одном виде растений, прослежена Бодо (Bodot, 1967). В саваннах Западной Африки доминирует многолетний злак *Loudetia*. Его высушенные листья потребляют термиты-жнецы *Trinervitermes*, корни поедают *Anitermes evuncifer*, а образующийся по отмиранию злака гумус утилизируют *Cubitermes severus*. На одном участке такой саванны обнаружены пять видов термитов, сооружающих надземные термитники, и 15 видов, ведущих исключительно подземный образ жизни. Число видов термитов, совместно обитающих на 1 гектар, может достигать в типичных саваннах 30.

Помимо термитов переработкой детрита заняты в саваннах кивсяки, тараканы, сверчки, жуки-чернотелки, личинки златок, бронзовок и других жуков, дождевые черви, наземные моллюски. Однако даже их суммарное участие уступает вкладу термитов в освоение этого кормового ресурса.

Среди потребителей зеленой массы растений в саваннах представлены и различные насекомые: личинки (гусеницы) бабочек, жуки-фитофаги — хрущи, бронзовки, листоеды, златки, муравьи-жнецы, цикады и палочники. Наиболее многочисленны в этой трофической группе саранчовые. Массовые стадные виды, способные к дальним миграциям, являются общими для саванн и сезонных редколесий. Они описаны в предыдущем разделе. В саваннах Северной Африки особенно часто бывают массовые нашествия перелетной красной и пустынной саранчи.

Среди птиц-фитофагов преобладают зерноядные виды семейства ткачиковых (*Ploceidae*), превосходящие другие группы птиц и по численности, и по видовому разнообразию. В саваннах Серенгети, например, насчитывается 44 вида ткачиковых. Некоторые виды — красноклювая квелия (*Quelea quelea*), общественный ткач (*Philetairus socius*) образуют крупные гнездовые колонии. Собираясь после гнездования в громадные стаи, квелии совершают опустошающие налеты на посевы зерновых. Проблема борьбы с квелиями в странах Сахеля стоит не менее остро, чем проблема борьбы с саранчой.

Обычны в саваннах птицы семейства фазановых (*Phasianidae*) — франколины, цесарки, из которых чаще других встречается шлемоносная цесарка (*Numida mitrata*).

Для злаковых саванн характерны крупные нелетающие птицы — страусы. Потребляя растительную пищу, они разнообразят ее насекомыми и мелкими позвоночными. В африканских саваннах обитает африканский страус (*Struthio camelus*) — самая крупная из современных

птиц. Ее высота до 2,7 м и масса до 90 кг. В саваннах Австралии живет более мелкий страус эму (*Dromiceus novaehollandiae*) ростом до 1,7 м, а в аналогичных местобитаниях Южной Америки — нанду (*Rhea americana*) ростом до полутора метров.

Зеленые части растений и семена используют в пищу зайцеобразные и грызуны. В африканских саваннах многочисленны крысы *Rattus natalensis*, обычные земляные белки *Geosciurus*, по долинам рек поселяются болотные крысы *Otomys*, в сухих саваннах живут песчанки *Tatera* и *Gerbillus*.

В древесно-кустарниковых саваннах Африки и в местах с выходами скал поселяются даманы — горный (*Heterohyrax brucei*) и скальный (*Procavia capensis*). Эти небольшие зверьки массой до 2 кг, в основном растительноядные, живут колониями. Внешне они похожи на грызунов, но относятся к особому отряду *Hyracoidea*, отдаленно родственному копытным и слонам.

Наибольшее воздействие на растительный покров саванны оказывают крупные травоядные животные, объединяемые под условным названием "крупные копытные". В эту группу входят представители нескольких отрядов млекопитающих: хоботных, непарнокопытных и парнокопытных. Общее число видов копытных в саваннах Африки превышает 70 и большую их часть составляют антилопы (из семейства полорогих отряда парнокопытных). Ресурсы фитомассы распределены между всеми копытными: каждый вид использует определенный ярус растительности или даже отдельные фрагменты данного яруса. Это и позволяет сосуществовать на одной площади исключительно разнообразию крупных животных.

Самые характерные группировки копытных в саванне — это большие стада антилоп гну (*Connochaetes taurinus*), совершающие ежегодные миграции на десятки и сотни километров в соответствии с региональными сменами периодов вегетации травянистой растительности. В период миграции черные ленты медлен-

но идущих животных растягиваются по саванне от горизонта до горизонта. Вместе с гну мигрируют и зебры (*Equus burchelli*), причем обычно небольшая группа зебр шествует во главе длинной колонны гну. По тем же маршрутам, но в стороне от стад зебр и гну кочуют мелкие антилопы — газель Томсона, или томми (*Gazella thomsoni*), и похожая на нее, но несколько более крупная газель Гранта (*Gazella granti*). Антилопы гну и томми — самые массовые виды копытных в саваннах Восточной Африки. Оба вида, а также зебры являются типичными пастбищными животными, они потребляют разные ярусы травяного покрова: зебры поедают верхние части злаков, гну — травы ближе к почве, а газели Томсона и Гранта могут пастись в разреженном и низкорослом травостое.

Характерны для африканской саванны крупные свиньи-бородавочники (*Phacochoerus aethiopicus*), также питающиеся травяными кормами. Они используют приземный ярус травяного покрова, становятся при пастыбе на передние колени и медленно передвигаются в такой позе.

В ряде районов африканских саванн большие стада образуют различные виды антилоп — болотный “козел” (*Kobus kob*), конгоны (*Alceraphus buselaphus*), топи (*Damaliscus lunarus*). Все они используют в пищу травяную растительность. Кстати, “козлами” именуют в Африке некоторые виды антилоп, но настоящие козлы подсемейства Caprinae в Африке к югу от Сахары отсутствуют.

Типичное пастбищное животное — белый носорог (*Caprotherium simum*) — самый крупный представитель семейства; масса крупных самцов может достигать 5 т. У него широкая, поперечно-обрезанная морда. Широкой верхней губой он, как косилкой, захватывает и срезает травостой под самый корень. Его ближайший родич — черный носорог (*Diceros bicornis*) — имеет заостренную, клювообразную верхнюю губу, которую он использует для захвата веток и листья кустарников, служащих его основной пищей.

Древесно-кустарниковая растительность, как и травянистая, четко распределена между обитателями саванны. Обитающая в зарослях кустарников мелкая антилопа дикдик (*Rhynchotragus kirki*) обкусывает самые нижние веточки, на высоте около метра объедают кусты черный носорог и антилопа импала (*Aepyceros melampus*), на высоте до двух метров поедает ветки антилопа геренук, или жирафовая газель (*Litocranius walleri*), имеющая удлинненную шею. Кроме того, во время кормежки она может вставать на задние ноги. На высоте 2—4 м обламывает и обдирает ветви акаций африканский слон, который, однако, может также пастись и на злаковых пространствах, захватывая хоботом и выдирая с корнем пучки травы. На наибольшей высоте находит себе корм жираф, рост которого около 5 м. Вытягивая полуметровый язык и даже вставая на “цыпочки” передних ног при кормежке, он пастется в кронах акаций. Зонтичная форма акаций в саванне во многом обязана жирафам. Молодые акации, беспорядочно объедаемые со всех сторон разными животными, имеют растрепанную, случайной формы крону. Но стоит акации прорваться сквозь пресс поедающих ее животных, среди которых самый высокий ярус занимает жираф, ее крона разрастается в виде зонтика, который снизу подстригают жирафы.

В азиатских саваннах травоядные и потребляющие веточный корм копытные не столь разнообразны, как в Африке. Здесь они разделяют эти кормовые ресурсы с грызунами и другими фитофагами. Наиболее обычны в саванновых редколесьях крупная антилопа нильгау (*Boselaphus tragocamelus*), своеобразная четырехрогая антилопа (*Tetraceros quadricornis*), самцы которой иногда имеют две пары рожек, на открытых пространствах пастется ныне редкая антилопа-гарна (*Antilopa cervicarpa*) со спирально извитыми рогами.

В австралийских саваннах функцию копытных выполняют крупные кенгуру. В эвкалиптовых редколесьях и акациевых саваннах обычны большой серый кенгуру (*Macropus gigantea*), а в более сухих вариантах

саванн распространен большой рыжий кенгуру (*Macropus rufus*), легче переносящий засушливый период и широко заселяющий также австралийские пустыни. Масса этих крупных животных, имеющих в длину до 2 м, не считая почти метрового хвоста, до 100 кг и более. Питаются они в основном травянистыми растениями. Кенгуру пасутся, присаживаясь на задние ноги и опираясь на землю короткими передними лапами. При спокойной пастьбе они перемещаются короткими прыжками, опираясь на все четыре ноги. Большие стада кенгуру оказывают заметное давление на растительный покров саванны.

Хищные животные саванн ввиду обилия животных-сaproфагов и фитофагов также очень разнообразны. Муравьи осваивают и наземный ярус, и все фрагменты древесно-кустарникового яруса. На некоторых мирмекофильных акациях можно видеть шарообразные полые вздутия в узлах ветвей, используемые как гнезда муравьями. Они лишь прогрызают несколько отверстий в таком вздутии — и убежище готово. Хищные муравьи поедают в основном термитов, а также других беспозвоночных. В термитниках поселяются сцинки, амфисбены, слепозмейки.

Специализируются на поедании термитов и муравьев в африканских и азиатских саваннах различные виды ящеров (*Manis*) из особого отряда *Pholidota*. Эти полностью беззубые, с длинным червеобразным языком млекопитающие покрыты плотными роговыми чешуями. Они разрывают термитники и муравейники мощными когтями передних лап. В южноамериканских саваннах аналогичный образ жизни ведут гигантский муравьед (*Myrmecophago tridactyla*) и несколько видов броненосцев (*Dasypodidae*). В кустарниковых саваннах Юго-Западной Австралии аналогичную экологическую нишу занимает сумчатый муравьед (*Myrmecobius fasciatus*).

Всеядные птицы на равнинах африканских саванн населяют разные местообитания: кустарниковые —

скворцы (*Spreo superbus*), открытые травяные пространства — дрофы (*Ardeotis kori*), жаворонки (*Mirafra*), рябки (*Pterocles*), проникающие сюда из пустынных ландшафтов. Разнообразны и насекомоядные птицы: сорокопуты, шурки, дятлы, мухоловки, славки. Поражает обилие и разнообразие хищных птиц и птиц-падальщиков. Только на равнинах Серенгети в пределах национального парка обитает 8 видов сов, 6 видов грифов и около 30 видов дневных хищных птиц — соколов, орлов, канюков, луней. Хищные птицы охотятся на мелких воробьиных, грызунов, самые крупные добывают и мелких копытных, а также даманов. Птицы-падальщики находят обильный корм, следуя за стадами копытных и подбирая павших животных и остатки трапезы хищных и млекопитающих.

Крупные четвероногие хищники саванн кочуют за стадами антилоп, совершая вместе с ними сезонные миграции. Львы охотятся на крупных антилоп и зебр, сочетая засаду, короткое преследование и групповую охоту с нагоном. Гепарды охотятся в одиночку. Они развивают большую скорость (110 км/час), преследуя свою добычу — мелких антилоп Томсона. Леопарды, заходящие в саванну по долинам рек и придерживающиеся густых зарослей, обычно нападают на добычу из засады вблизи водооя. Особенно эффективно и организованно проходят охоты у гиеновых собак. Эти хищники при длительном групповом преследовании передают выбранную жертву по эстафете членам стаи. Чередуясь таким образом, они способны загонять крупных копытных — зебр, антилоп гну. Подобные методы охоты в некоторых районах африканских саванн применяют и пятнистые гиены, хотя в основном они являются падальщиками, как и чепрачные шакалы.

В южно-азиатских саваннах крупных хищников не столь много. Помимо азиатского льва, ныне почти истребленного, в этих саваннах распространены шакалы и полосатые гиены. В саваннах Южной Америки обитают гривистый волк и саванновая лисица. Австралий-

ские саванны в историческое время (с появлением человека на этом материке) были заселены собакой динго.

Общие запасы биомассы в различных вариантах саванн составляют от 150 до 50 т/га в сухой массе. Продуктивность этих сообществ довольно высока и составляет от 15 до 5 т/га в год, что равно примерно 10% от общих запасов биомассы. Зоомасса обычно достигает 10—15 кг/га. В некоторых районах скопления крупных травоядных животных запасы зоомассы парадоксально высоки — до 50 кг/га и более.

Изменение саванн под воздействием выпаса. Все саванны, за исключением пахотных земель на их месте, используются как пастбища. Выпас — один из мощных факторов трансформации растительного покрова тропиков (см. задний форзац). Интенсивность воздействия выпаса такова, что в целом ряде случаев местобитания подвергаются необратимым изменениям, в результате которых становится невозможным восстановление исходных сообществ (Tropical grazing land ecosystems, 1979).

Воздействие выпаса при высокой пастбищной нагрузке вызывает развитие процессов пастбищной дигрессии, сопровождающейся падением продуктивности сообществ, выпадением из состава травостоя наиболее ценных в кормовом отношении видов, заменой их малосъедобными или совсем не поедаемыми растениями. Одним из наиболее заметных последствий перегрузки пастбищ является замена многолетних злаков однолетними, а также выпадение других многолетних видов с заменой их однолетниками. Этот процесс получил широкое распространение в различных регионах. Он характерен не только для сухих и колючих, но и для влажных саванн. Так, в Африке для областей с годовым количеством осадков 900 мм во многих случаях отмечается доминирование однолетних злаков, достигающих значительной высоты — до 1 м и более.

Исследования пастбищ тропического пояса, проведенные в разных регионах, показали, что на огромных площадях основу растительного покрова слагают од-

нолетние виды злаков, иногда с примесью других однолетних видов. Сообщества с доминированием однолетних видов более зависят от количества осадков текущего года. В годы с минимальным количеством осадков в подобных сообществах катастрофически падает урожайность. Так, в области, расположенной южнее пустыни Сахара, в течение веков осуществлялся интенсивный выпас и заготовка кустарников и деревьев на топливо, вызвавшие изменения их видового состава. В результате на обширных пространствах так называемой Сахельской области сформировались растительные сообщества из однолетников с участием колючих кустарников, местами сохранился единственный многолетний злак — *Panicum turgidum*. При большой сомкнутости травостоя из однолетников продуктивность сообществ в годы, не отклоняющихся существенно от средних по количеству осадков, может быть достаточно высокой. Однако однолетние растения слабее, чем многолетники, скрепляют поверхность почвы, поэтому при выпасе она подвергается более быстрому нарушению.

Еще один важный процесс трансформации сообществ саванн, связанный с интенсивным выпасом, — это неумеренное разрастание кустарников, которое в засушливых тропических областях земного шара происходит в огромных масштабах. Преимущественное распространение при таком направлении развития пастбищной дигрессии получают колючие кустарники, в Африке в первую очередь — различные акации (Archer, Scifres, Bassham, 1988). В связи с тем, что при перевыпасе возникает угроза зарастания кустарниками, в сообществах саванн, используемых в качестве пастбищ, широко применяется огневая чистка, т.е. те же самые палы, воздействию которых в значительной степени обязана своим распространением травянистая растительность тропиков (Белюченко, 1991).

ГЛАВА II. ПУСТЫНИ

Экологические режимы и адаптации организмов и сообществ

Важнейшая особенность гидротермического режима областей развития пустынных биомов — резкое преобладание испарения над осадками, в связи с чем особое значение по отношению к живым организмам приобретает влага, выступающая в качестве ограничивающего фактора. Дефицит влаги в сочетании с высокой испаряемостью, сухостью воздуха и интенсивной солнечной радиацией определяют главные условия обитания.

Типы сообществ, относимые к пустынным, формируются в условиях умеренного, субтропического и тропического природных поясов, что определяет существенные различия в их тепловом режиме. Однако облик, структура, динамика пустынных сообществ, уровень продукционных процессов контролируются в первую очередь увлажнением, количеством осадков, их распределением в течение года (рис. 11).

Количество осадков в разных пустынных регионах и внутри них варьирует от 200—150 до 50—40 мм в год, вплоть до полного их отсутствия. Крайне засушливые пустыни (менее 50 мм осадков) называют гипер- или экстрааридными. Велики также различия и в характере распределения осадков: они могут выпадать во все сезоны года или имеются 2 их максимума (зимой, летом); осадки нерегулярны (Мейтс, 1955). Для одного и того же пустынного региона характерно сочетание экстрааридных, аридных и семиаридных условий, что определяет важнейшие закономерности смены типов экосистем от полупустынных до полных пустынь.

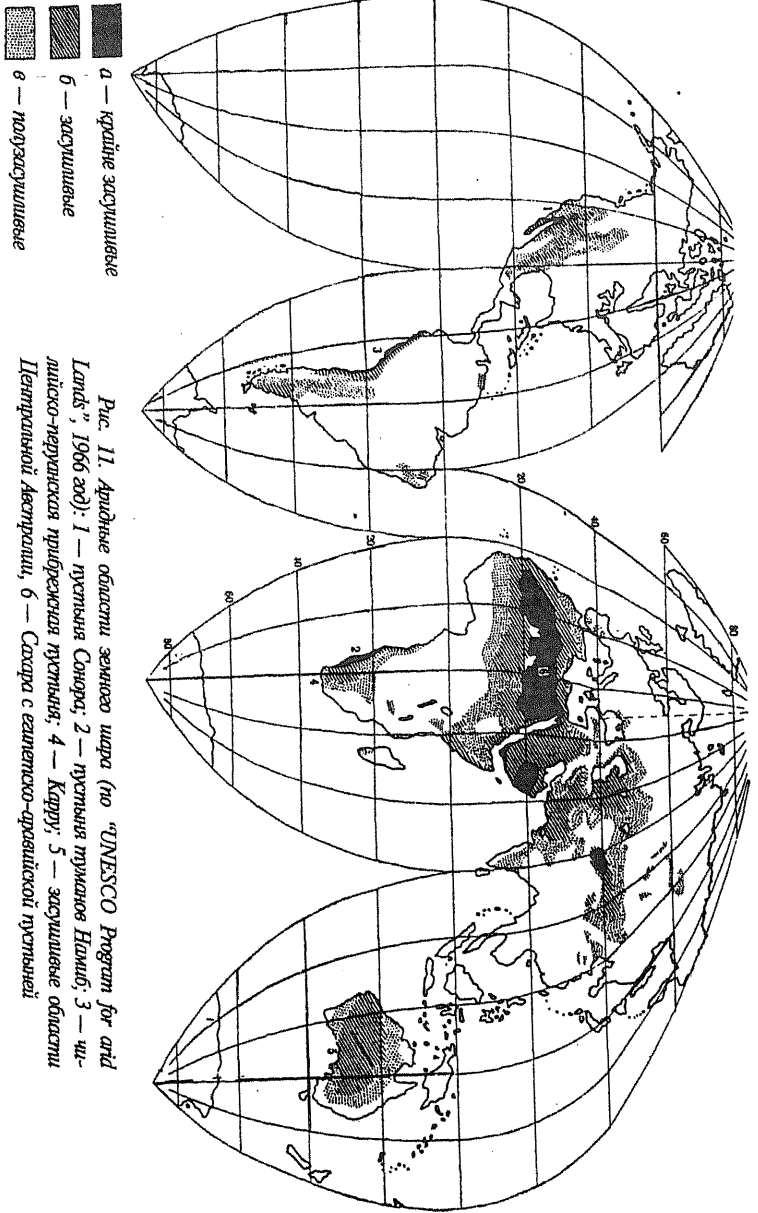


Рис. 11. Аридные области земного шара (по "UNESCO Program for arid Lands", 1966 год): 1 — пустыня Сонора; 2 — пустыня туманов Намиб; 3 — чилиско-перуанская прибрежная пустыня; 4 — Сахара с галитово-оравийской пустыней Центральной Австралии; 6 — Сахара с галитово-оравийской пустыней

Морфофизиологические адаптации растений к аридным условиям определяются дефицитом влаги, бедностью почв, часто сочетающейся с засолением, высокими температурами, действующими круглогодично или в течение сезона (Ресурсы биосферы..., 1984).

Возможности развития растений в жестких условиях водного режима в сочетании с действием высоких температур обеспечиваются за счет более эффективного поглощения воды из почвы при повышении осмотического давления или развитии мощных поверхностных или глубоко проникающих корневых систем.

Наиболее полно и разнообразно в пустынных регионах суши представлены растения, относящиеся к группе ксерофитов или гиперксерофитов. Для них характерно уменьшение площади испаряющей поверхности, которое достигается за счет афиллии и микрофиллии, сбрасывания ассимилирующих органов по мере нарастания сухости почвы и воздуха, замены крупных листьев первой генерации более мелкими листьями побегов последующих генераций.

Многие пустынные растения характеризуются мощной корневой системой. Быстрый рост в глубь почвы позволяет корням проникать в горизонты повышенной влажности, за счет чего растения могут существовать в течение довольно длительного времени. Так, семенные побеги деревьев и кустарников развивают стержневые корни, длина которых в 10 раз превышает длину надземного побега; многие злаки аридных областей образуют густую корневую систему в верхних почвенных горизонтах, напоминающую войлок, а их нитевидные корни проникают в почву на метр и более. Соотношение между массой побегов и массой корней изменяется в сторону увеличения последней при возрастании засушливости. Ксерофиты сохраняют способность к интенсивной транспирации, и в те сезоны, когда есть поступление влаги, характеризуются активными обменными процессами, относительно быстрым ростом, увеличением массы (Свешникова, Заленский, 1956).

Важнейшими анатомо-морфологическими особенностями пустынных растений являются редуцированность листовой пластинки, членистость или прутьевидность побегов, сбрасывание части побегов и листьев при неблагоприятных условиях, мелкоклеточность и склероморфность тканей, наличие многослойного эпидермиса, как правило, погруженные устьица. Среди разнообразных морфофизиологических адаптаций выделяется способность растений запасать влагу.

Ксерофиты пустынь представлены кустарниками, полукустарничками, многолетними травянистыми растениями, а также древесными формами, как правило, тяготеющими к специфическим местообитаниям.

В качестве особой группы ксерофитов пустынь выделяют суккуленты, которые решают проблему водного баланса путем накопления влаги в водозапасующей паренхиме листьев и стеблей. Среди них различают стеблевые (кактусы, многие представители семейства молочайных) и листовые (например, агавы, алоэ) суккуленты. Сильно разветвленная поверхностная, охватывающая большой объем почвы, корневая система суккулентов позволяет эффективно перехватывать осадки в период их поступления. Негалофитные суккуленты запасают влагу в водозапасующих тканях листьев, стеблей и подземных органов и, благодаря толстой кутикуле, мощному восковому налету, глубокому погружению устьиц в ткань листа или стебля (ассимиляция у стеблевых суккулентов осуществляется только стеблем), крайне экономно расходуют влагу в неблагоприятные периоды. Специфический тип фотосинтеза, так называемый САМ-путь, свойственный многим суккулентным растениям, характеризуется поглощением углекислого газа ночью, вследствие чего повышается эффективность использования воды. В период жесткой продолжительной засухи многие суккуленты не открывают устьица ни днем, ни ночью, поддерживая низкий уровень метаболизма за счет рефиксации CO_2 . Особенно характерно разнообразие суккулентов и формирование своеобразных сукку-

лентных формаций для пустынных регионов субтропического и тропического поясов с “двухтактным” режимом выпадения осадков (два коротких периода дождей), что обеспечивает накопление влаги в запаасающих тканях. Однако такой путь поддержания водного баланса не позволяет растениям вести интенсивную транспирацию, ведет к снижению ассимиляции углекислого газа, вследствие чего суккуленты характеризуются слабым и медленным ростом и относительно низкой конкурентоспособностью (Заленский, 1977).

Важное различие в анатомо-морфологических особенностях растений безморозных (жарких) пустынь и пустынь умеренного пояса заключается в особенностях развития первичных и вторичных тканей. Так, у типичнейших представителей азиатских пустынь — саксаула черного (*Haloxylon aphyllum*) и саксаула белого (*H. persicum*) — суккулентность обусловлена исключительно характером первичных тканей, вторичные же ткани склероморфны. С наступлением жаркого периода саксаулы сбрасывают свои первичные ткани и к зиме теряют суккулентность, тем самым становясь склерофитами, легко переносящими морозы (Вознесенская, 1974).

Особую группу представляют растения с укороченным жизненным циклом, смещенным на влажные отрезки года, что позволяет им избегать засушливых и жарких периодов. Это травянистые растения — эфемеры и эфемероиды, называемые иногда некоторыми авторами ложными ксерофитами. Их надземные органы лишены ярко выраженных признаков ксероморфного строения. Семена эфемеров и подземные органы эфемероидов (луковицы, клубни, корневища) сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет, благодаря чему легко переживают годы, когда количество осадков бывает снижено. Цикл развития может быть смещен на конец зимы — начало весны (как в пустынях Средней Азии), на весну и осень (в пустыне Сонора); связь с определенным сезоном может и отсутствовать, если осадки выпадают нерегулярно.

Среди экологических групп растений, выделяемых по типу водного питания, своеобразна группа фреатофитов (растений-насосов), корневая система которых достигает уровня грунтовых вод или каймы капиллярного поднятия. Глубина проникновения корневых систем фреатофитов от 3 до 10 м и более обеспечивает известную независимость их ритма развития от режима атмосферных осадков. Сообщества с доминированием этих растений приурочены к руслам временно функционирующих водотоков, котловинам и депрессиям рельефа, перифериям песчаных массивов и т. д.

Весьма специфичны адаптации растений к эдафическим условиям; своеобразие псаммофитов, галофитов, гипсофитов, пелитофитов определяется адаптациями к литолого-механическим и физико-химическим свойствам почвообразующих пород, часто едва затронутых процессами почвообразования, обогащенных токсичными солями, сыпучих или чрезвычайно плотных. Существуют как высокоспециализированные виды (группы видов), осваивающие главным образом один комплекс эдафических условий, так и виды (группы видов), благодаря экологической пластичности произрастающие в разных эдафических условиях.

Адаптации растений песчаных пустынь — псаммофитов — направлены на обеспечение существования на рыхлом, подвижном субстрате. Не менее важна большая водопроницаемость песков, способствующая легкому просачиванию осадков и их проникновению на большую глубину, а также слабая капиллярность, позволяющая влаге сохраняться в более глубоких горизонтах.

В первую очередь следует отметить необычайно разветвленную и глубоко проникающую корневую систему псаммофитов. Так, у видов рода джужгун (*Caligonum*), белого саксаула (*Haloxylon persicum*), развивающихся в сыпучих песках, корневая система протягивается по склонам барханов на 25—30 м. Одновременно корни уходят на глубину более 20 м, достигая более увлажненных горизонтов. Многие псаммо-

фиты обладают способностью давать придаточные корни и развивать побеги в любой части стебля. Виды джугуна могут быть засыпаны песком почти до вершины, но новые побеги вновь пробьются на дневную поверхность. Злак селин (*Aristida karelinii*) обладает неограниченной возможностью давать вегетативные побеги, образующиеся на разной глубине. У песчаной акации (*Ammodendron conolii*) в нижней части стебля у корневой шейки легко образуются придаточные корни, растение дает боковые отпрыски. В случае засыпания центрального ствола песком его замещает целая группа новых побегов, растущих в направлении движения песка.

Корни многих псаммофитов защищены толстой корой (у джугуна, песчаной акации) или чехликом из сцементированных песчинок, что предохраняет их от иссушения в случае развеивания песчаной толщи. Плоды псаммофитов характеризуются небольшой массой и большой парусностью, что позволяет им долго скользить по поверхности песков, опережая в движении более тяжелые песчаные частицы. Таким образом плоды избегают засыпания.

Не менее своеобразны галофиты — растения засоленных местообитаний, способные накапливать в своих органах значительное количество солей, особенно хлорида натрия. Это позволяет им уравнивать высокое осмотическое давление почвенного раствора и обеспечивает возможность поглощения влаги из почвы. У части галофитов это равновесие достигается за счет выделения солей при помощи солевых железок и волосков. Это солевывделяющие галофиты. К ним относятся виды рода тамариск, или гребенщик (*Tamarix*), галофильный злак прибрежница (*Aeluropus litoralis*), виды рода *Limonium*.

Особую группу составляют суккулентные галофиты, или галосуккуленты, для которых характерно усиленное всасывание воды. Особенно много галосуккулентов среди представителей семейства маревых (*Salsicornia europaea*, виды рода *Suaeda* и др.).

Растительным сообществам пустынь свойственно разреженное произрастание растений, невысокое проективное покрытие, величина которого варьирует и может быть совсем ничтожной. Большая разреженность в надземной части сочетается с большей или меньшей сомкнутостью в подземной, что является, по мнению В.М. Свешниковой и О.В. Заленского (1956), "фитоценологическим путем регулирования водного баланса". Именно разреженная структура сообществ дает возможность составляющим их растениям наиболее полно использовать запас влаги. Видовой состав ограничен и, как правило, не превышает 1—2 десятков видов, часто их может быть всего несколько. В то же время в пустынных сообществах хорошо выделяются доминанты, ярусная структура, как правило, выражена, но чаще всего ни один ярус не характеризуется высокой сомкнутостью.

Известное деление пустынь на глинистые, песчаные, солончаковые, каменистые и т.д., в сущности, основано на различиях в экологических условиях местообитаний, которыми определяются важнейшие особенности формирующихся экосистем.

Основные показатели водного режима местообитаний существенно отличаются на разных субстратах при одном и том же количестве осадков. Согласно данным, приводимым Г. Вальтером (1968), при 50 мм осадков глинистые почвы промачиваются на 10 см, песчаные — на 50 см, по трещинам каменисто-щебнистых субстратов влага проникает на глубину до 1 м. Глинистые почвы за счет испарения почти сразу теряют до 1/2 влаги, песчаные — 1/10, потеря влаги каменистыми почвами ничтожна. Таким образом, наименее благоприятные условия увлажнения складываются на глинистых почвах; в песчаных, за счет инфильтрации осадков, на известной глубине формируется горизонт повышенного увлажнения. Проникающие по трещинам каменисто-щебнистых субстратов осадки задерживаются в мелкоземле, и локально формируются участки повышенного увлажнения, которые

могут использовать растения с глубоко проникающей корневой системой. В связи с этим находятся и различия в растительности, формирующейся на разных по механическому составу почвах, меняются набор жизненных форм, структура, проективное покрытие сообществ, различаются динамические ряды.

Вплоть до настоящего времени обзорная характеристика растительности пустынь земного шара чаще всего приводится на основе экологического разделения. Немалую роль в сохранении такого подхода при типизации растительности и животного населения играет то обстоятельство, что пустынные типы экосистем характеризуются преобладанием слабо развитых почв, и в формировании облика местности наряду с растительностью огромную роль играют свойства субстрата, местами вовсе лишенного растительного покрова. Иными словами, в пустынных биомах взаимодействие климата и подстилающей поверхности осуществляется при сниженной структурно-функциональной роли растительности. В связи с этим чаще всего типизация экосистем осуществляется с использованием ландшафтных, в сущности, литолого-эдафических критериев, часто дополняемых географическими. Экологические типы пустынь в различных регионах характеризуются сообществами, аналогичными по облику и приспособлению компонентов, сходными по реакции в связи с динамикой условий природной среды и антропогенными воздействиями, но весьма своеобразными во флористическом и фаунистическом отношениях.

Велико разнообразие в пустынных регионах суши щебнистых и каменисто-щебнистых типов пустынь, для которых часто характерно формирование на поверхности своеобразного панциря щебенки, с выраженным в той или иной степени пустынным загаром. В крайне жестких эдафических условиях характерна высокая разреженность растительности, преимущественно развиты гиперксерофильные мелкие полукустарнички.

Глинистые и суглинистые типы пустынь характеризуются также, как правило, крайне неблагоприятными условиями почвенного увлажнения и высокой степенью засоления слабо развитых почв и почвообразующих пород. В зависимости от мощности развития суглинистого слоя, характера засоления почвообразующих пород для глинистых пустынь характерна разная степень сомкнутости растительности, вплоть до лишенных растительного покрова такыров. С глинистыми пустынями, формирующимися на засоленных почвообразующих породах (такие пустыни часто называют бедленды) связано часто представление о полных (или абсолютных) пустынях, когда на уплотненных и сильно засоленных поверхностях единично произрастают однолетние травянистые и полукустарничковые суккулентные галофиты. На выровненных глинистых поверхностях, перекрытых слоем суглинка, наиболее характерны различные полукустарнички и кустарники, иногда с небольшой долей участия травянистых растений.

Песчаные пустыни характеризуются специфической псаммофильной растительностью, преимущественно древесно-кустарниковой. Здесь, как правило, прослеживается эколого-динамический ряд сообществ, развивающийся в связи с высокой подвижностью субстрата.

Своеобразные солончаковые пустыни, формирование которых связано с близким к поверхности уровнем грунтовых вод, характеризуются сравнительно ограниченным набором высокоспециализированных видов, а также крайней разреженностью покрова в сочетании с участками, вовсе лишенными высших растений.

Особое место в структуре растительного покрова занимают сообщества, приуроченные к временно функционирующим водооткам. Общая особенность этих типов местообитаний — лучшее по сравнению с окружающими территориями увлажнение за счет периодического скапливания поверхностного стока, а также часто наличие грунтовых вод или верховодки, доступных для корневых систем растений-фреатофитов. К этим условиям приурочено распространение некоторых дре-

весных форм, причем в зависимости от степени увлажнения изменяются высота, сомкнутость таких насаждений, вплоть до формирования так называемых пустынных лесов.

Жесткое давление природных условий определяет набор сходных адаптаций; виды, различные по генезису, обнаруживают высокое сходство по формам приспособления, вследствие этого при большом систематическом различии на разных континентах обнаруживается сходный набор жизненных форм.

Наличие пустынных очагов на всех континентах, их большая территориальная удаленность по отношению друг к другу определяют значительные биотические различия. В самом деле, области развития пустынных формаций представлены в Старом и Новом Свете, северном и южном полушариях (рис. 11), систематические единицы, слагающие видовой состав сообществ, относятся к разным биотическим и флористическим царствам.

В то же время высокая древность становления пустынной флоры определяет наличие двух семейств, подавляющая часть представителей которых сосредоточена в пустынных очагах, в связи с чем эти семейства — маревые, или лебедовые (*Chenopodiaceae*) и парнолистниковые (*Zygophyllaceae*) — принято относить к панэремейским, т.е. охватывающим все пустынные области. Имеется также ряд древних ксерофитных и галофитных родов, ареалы которых как бы соединяют воедино разобщенные пустынные очаги (роды *Tamarix*, *Nitraria*, *Ephedra*). Длительность существования пустынных ландшафтов каждой из пустынных областей определяет высокий эндемизм флоры пустынь отдельных регионов, наличие самобытных центров видообразования.

Животное население. Состав и структура животного мира пустынь формируются под воздействием тех же основных факторов, которые определяют облик растительного покрова экосистем. Однако реакции животных на дефицит влаги, жесткий температурный ре-

жим, интенсивную инсоляцию, характер субстрата приводят к принципиально иным адаптациям, чем у растений.

Общими для растений и животных приспособлениями к жизни в пустынях являются разреженность и мозаичность распределения по территории, наличие длительного периода покоя в неблагоприятные для активной жизни сезоны года (анабиоз у беспозвоночных, спячка у рептилий и грызунов). Сходные приспособления проявляются в широком освоении подземных ярусов. В отличие от растений животные ввиду своей подвижности и независимости от прямой инсоляции как источника энергии могут проводить под землей всю свою жизнь или отдельные ее циклы (термиты, мокрицы, личинки многих насекомых и других беспозвоночных).

Морфофизиологические адаптации животных к экономии влаги выражаются в особенностях структуры кожных покровов, окраски, строения и функционирования почек и кишечника. Отдаленной аналогией с растениями-суккулентами можно считать запасание жира в некоторых органах тела у копытных, мозоленогих и грызунов (жировые депо в хвосте у тушканчиков, песчанок, сумчатых мышей, в горбе у верблюдов). Этот жир используется как резерв влаги в условиях ее дефицита (путем химического разложения жировых запасов).

Специфическими адаптациями животных к аридным условиям среды являются их миграции как в пределах пустынных регионов, так и за их пределы. Так, дальние кочевки совершают многие копытные, а большинство видов птиц, гнездящихся в пустынях, мигрируют в другие климатические зоны с наступлением особо неблагоприятных периодов.

Для многих животных пустынь и полупустынь характерен ночной или сумеречный образ жизни, при котором активность их приходится на наиболее гигротермически благоприятные часы суток.

Многие животные, активные в дневное время, чтобы избежать прямой инсоляции и перегрева тела, пе-

ремещаются в тень кустарников. Так поступают насекомые, ящерицы, мелкие птицы. Некоторые дневные ящерицы и змеи забираются в середине дня на высокие ветви кустарников, где воздух менее нагрет, чем в приземном слое. В такие часы на ветвях саксаула или акации можно увидеть сидящими агаму, шипохвоста или стрелу-змею.

Своеобразная адаптация к дефициту влаги наблюдается у типичных пустынных птиц рябков из семейства *Pterocletidae*. Прилетая на водопой, расположенный нередко за многие километры от мест гнездования, эти птицы смачивают водой перья брюшка и переносят на них значительное количество воды к гнезду. Вода удерживается на перьях благодаря их особой структуре. Этой водой птицы смачивают кладку или поят птенцов.

Передвижение по сыпучему субстрату в песчаных пустынях также требует особых приспособлений. У псаммофильных ящериц и грызунов на пальцах имеются особые щеточки из роговых чешуек или удлиненных жестких волос. Некоторые ящерицы способны вибрирующими движениями тела за несколько секунд зарыться в песок. Песчаные сцинки и удавчики также легко зарываются в песок и могут двигаться в его толще. Они как бы “плывут” в нем.

У ряда змей (рогатый гремучник, песчаная эфа, песчаная гадюка) выработался особый способ передвижения по сыпучему субстрату — так называемый боковой ход, при котором задняя часть тела приподнимается над поверхностью земли и переносится вбок, а за ней подтягивается передняя часть тела и голова. След от движения такой змеи представляет собой не зигзаг, а ряд косых параллельных вмятин, не связанных между собой.

Животные, обитающие в глинистых пустынях и роющие там норы, обладают крепкими лапами с острыми когтями или (некоторые грызуны) мощными острыми резцами на верхней челюсти.

Конкретные адаптации животных к аридным условиям среды чрезвычайно разнообразны. Для каждого вида пустынных животных благодаря различным комбинациям приспособлений условия среды, в целом характеризуемые как экстремальные, становятся оптимальными в полном смысле этого слова.

Структура населения животных в различных пустынных регионах, соотношение и взаимосвязи функционально-трофических групп в сообществах очень сходны в аналогичных типах пустынь — песчаных, глинистых, щебнистых или каменистых. Однако фаунистический материал, из которого слагаются аналогичные блоки сообществ, весьма различен в каждом из изолированных аридных регионов.

Общий характер условий в пустынных экосистемах накладывает отпечаток на облик формирующихся здесь сообществ живых организмов. Хотя флористический и фаунистический материал, из которого слагаются эти сообщества, весьма различен в разных регионах, однако структурно-функциональное сходство однотипных аридных сообществ поразительно велико. Все это — следствие сходных адаптаций развивающихся конвергентно организмов к аналогичным условиям среды. Конвергентные адаптации проявляются и на уровне видов, и на уровне сообществ в целом. В однотипных пустынях (например, песчаных) изолированных регионов сходными оказываются трофическая структура сообществ, количество и соотношение слагающих их блоков, численность и биомасса живых организмов.

Так, в среднем в пустынях общая биомасса составляет около 2,5 т/га сухого органического вещества, в наиболее бедных пустынях с экстрааридными условиями она снижается практически до нуля, а в пограничных с саваннами или полупустынями районах суммарная сухая биомасса может достигать 10 т/га. Максимальные запасы биомассы формируются в короткие периоды вегетации после выпадения дождей. В некоторых пустынях такие условия могут наступать раз в 2—3 года.

Первичная продукция в пустынных биоценозах также невелика, но может составлять до трети суммарной биомассы — 0,8—1 т/га в год. При этом чем выше величина биомассы, тем меньшую долю ее составляет первичная продукция.

Наибольшими запасами биомассы характеризуются аридные редколесья Австралии (до 25 т/га) и бело- и черносаксаульники Средней Азии (до 50 т/га). Однако годовая продуктивность этих сообществ составляет лишь около 20% запасов биомассы (соответственно 5 и 8 т/га). По этим показателям упомянутые сообщества приближаются к саванновым редколесьям.

Наиболее бедны по запасам биомассы и по годовой продуктивности пустыни Намиб, Атакама, многие районы Сахары, аравийские и центрально-азиатские пустыни (Такла-Макан, Гоби).

Зоомасса в пустынных сообществах — 1—15 кг/га, причем основу ее составляют жесткокрылые, таракановые, прямокрылые и полужесткокрылые, хотя более физиономичными группами в пустынях являются (среди беспозвоночных) перепончатокрылые (муравьи) и чешуекрылые (бабочки семейства совок и др.). Из позвоночных ведущей по зоомассе группой в пустынных сообществах оказываются рептилии (из них — ящерицы) и грызуны.

В сложении живого покрова каждой из пустынных областей суши значительное место, помимо собственно пустынных формаций, занимают и сообщества переходного типа, экологический режим которых характеризуется семиаридностью. В связи со значительными вариациями дефицита влаги в конкретном регионе формируется закономерное чередование различных переходных и собственно пустынных сообществ, отражающее постепенное изменение в пространстве экологических режимов. По существу, это зоноэкотопы Г. Вальтера, трактуемые им как зоны экологического напряжения, для которых свойственно сопряженное и часто дифференцированное по мезо- и микро-рельефу сосуществование экосистем, по ряду при-

знаков относящихся к биомам смежных зон. Важнейшая особенность переходных формаций — повышенная, по сравнению с пустынными, роль злаков, часто проникающих из смежных биомов, в том или ином сочетании, часто с дифференциацией по рельефу с собственно пустынными видами.

Для разных регионов мира формации переходного типа известны под названием “опустыненная саванна”, “колочая степь” и т. д., что, по существу, и отражает буферный характер экосистем этого типа. С экологических позиций принципиально важно то, что именно территории с развитием формаций этого типа характеризуются существенными флюктуациями условий увлажнения, что определяет повышенную уязвимость экосистем экотона по отношению к антропогенному воздействию.

Региональные типы пустынных биомов

Сахаро-гобийская или Афро-азиатская пустынная область

Сравнительный анализ *растительного покрова* пустынь Северной Африки и Азии позволил Е.М. Лавренко (1962) рассматривать все эти пустыни как составные части единого, хотя и весьма сложного, ботанико-географического целого — Сахаро-Гобийской пустынной области (СГПО). Таким образом, СГПО объединяет пустыни Центральной, Средней, Передней и внутренней части Малой Азии, Прикаспия, Месопотамии, Северной Аравии, всю Северную и Центральную Сахару от Египта до Марокко. При существенных различиях в климатических условиях характер растительного покрова на огромном протяжении обнаруживает известное единство.

Ведущая роль в растительном покрове принадлежит панэремейским семействам лебедовых и отчасти парнолистниковых, что сближает флору СГПО с флорой

Сонорской, Южно-Африканской и Австралийской пустынных областей. Характерны представители семейств злаковых, крестоцветных, бобовых, сложноцветных. При сравнительном анализе бросается в глаза относительное богатство пустынных флор Турана и относительная бедность таковых Центральной Азии и Сахары, что находится в известном соответствии с крайне малым (вплоть до полного отсутствия) количеством осадков в последних.

На пролювиальных и аллювиально-пролювиальных равнинах с суглинистыми, пылевато-песчано-галечниково-щебнистыми, щебнисто-суглинистыми и суглинисто-щебнистыми почвами. эдификаторами и доминантами выступают виды таких родов, как солянка (*Salsola arbuscula*, *S. laricifolia*, *S. rigida*), ежовник (*Anabasis salsa*, *A. brevifolia*, *A. articulata*), терескен (*Ceratoides papposa*), корнуляка (*Cornulaca monocantha*), гаммада (*Hammada articulata*), реомюрия (*Reaumuria songorica*), виды рода полынь подрода *Seriphidium*) (рис. 12). В связи с изменением количества осадков, ритма их выпадения и температурных условий выявляются существенные различия на огромном пространстве от Алашаньской Гоби до Марокканской Сахары.

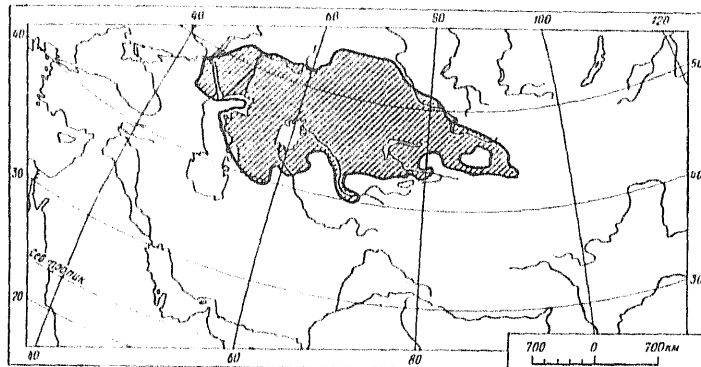


Рис. 12. Ареал бигоргуна (*Anabasis salsa*)

В Средней Азии и Казахстане выпадение осадков весной определяет наличие хорошо выраженной в ритмике развития сообществ синузии эфемеров и эфемероидов. Мягкие зимы, свойственные пустыням Средней Азии, позволяют многим растениям вегетировать в течение значительной части зимы.

В ирано-туранских пустынях в качестве зональных принято рассматривать сообщества с господством видов полыней (*A. lerchiana*, *Artemisia terraealbae*, *A. Kemrudica*) и некоторых солянок (*Anabasis salsa*, *Salsola orientale*, *S. arbusculiformis*, *S. gemmascens*), составляющих основу растительного покрова каменистых, гипсоносных, глинистых пустынь (рис. 13). В последних в зависимости от водно-физических свойств почв и степени их засоления развиваются сложные комбинации полынных и злаково-полынных сообществ с сообществами из ежовника, солянок, терескена и других растений.

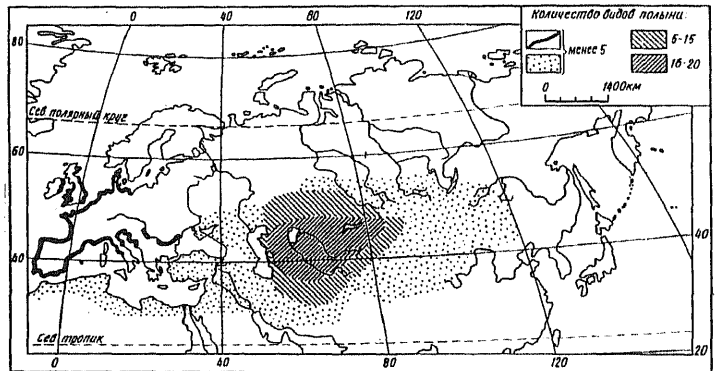


Рис. 13. Распределение видов полыней (подрод *Seriphidium*) на территории Евразии

В глинистых пустынях староречий на древних аллювиальных наносах формируются эфемерово-полынные сообщества, часто сочетающиеся с сообществами сведы (*Suaeda*), солянок (*Salsola gemmascens*) и др. Ха-

рактерно присутствие разреженных сообществ черного саксаула (*Haloxylon aphyllum*). В условиях глинистых пустынь это низкорослый кустарник, не превышающий 1—1,5 м. Очень своеобразны свойственные глинистым пустыням водорослево-лишайниковые и эфемеровые сообщества, развивающиеся на такырах.

В каменистых гипсоносных пустынях развиваются солянковые сообщества с доминированием многолетних видов рода *Salsola* (*S. arbuscula*, *S. laricifolia*). Характерно участие многочисленных колючих и прутьевидных форм из родов кузиния, колючелистник, реомюрия и другие.

В песчаных пустынях эколого-динамический ряд, помимо пионерных группировок с многолетними травянистыми растениями (*Tournefortia*, *Aristida karelinii*, *A. pennata*), включают в себя сообщества белого саксаула (*Haloxylon persicum*), сообщества видов джужгуна, в нижнем ярусе которых часто развивается почти сплошной покров песчаной осоки (*Carex physodes*) (рис. 14). Эфемероид по типу развития, с хорошо развитыми корневищами, осока песчаная — прекрасный пескоукрепитель; ее поселение и связанное с этим формирование мощной дернины — этап стабилизации подвижных субстратов.

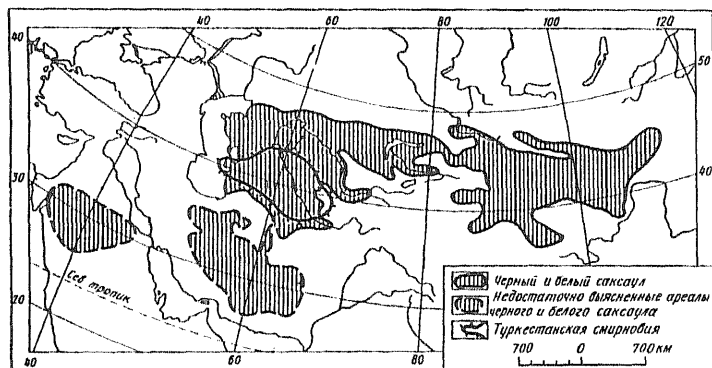


Рис. 14. Ареалы некоторых типичных растений пустынь Евразии

В межрядовых понижениях с относительно неглубоким уровнем залегания грунтовых вод развиваются сообщества с доминированием черного саксаула, часто называемые лесами. Черный саксаул достигает в этих условиях 7—9 м в высоту, имеет мощную корневую систему, проникающую на глубину 4—5 м, по некоторым данным — до 7 м. Если почвы засолены, то в нижнем ярусе развиваются галофильные виды. Для сообществ песчаных пустынь характерно развитие в конце зимы и ранней весной синузиды эфемеров и эфемероидов: виды *Senecio*, *Malkolmia* и многие др.

Для солончаковых пустынь, формирующихся в бессточных депрессиях, характерно разреженное произрастание галосуккулентов — сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*), видов поташника (*Kalidium*) и селитрянки (*Nitraria*). Роль представителей двух последних возрастает в центрально-азиатских пустынях. Кроме того, значительную роль играют травянистые однолетние виды семейства маревых — солерос *Salicornia europaea*, виды *Suaeda* и другие. От внутренних частей депрессий к периферии происходит изменение уровня грунтовых вод, их минерализации, в связи с чем идет и постепенная смена сообществ. В растительном покрове это отражается в сложном сочетании сочно-солянковых и лугово-солончаковых (или галофитно-луговых) сообществ. Здесь характерны пятна с участием видов тамариска, поташника, селитрянки, прибрежницы, франкении (*Frankenia*), а также почти обязательное участие для ирано-туранских и особенно центрально-азиатских пустынь хорошо выраженных сообществ гигантского дерновинного злака чия (*Achnatherum splendens*).

Область развития пустынь Центральной Азии своеобразна по режиму выпадения осадков: для большей части территории характерны летние или летне-осенние осадки, что неблагоприятно сказывается на развитии весенних эфемерово-эфемороидных синузид. Сложная орография внутренних областей Центральной Азии определяет развитие пустынных экосистем

на значительных высотах над уровнем моря. Большое разнообразие почвообразующих пород и глубины залегания грунтовых вод обуславливает и чрезвычайное разнообразие растительности. Полные пустыни и разреженные сообщества полукустарничков и кустарников сочетаются с сомкнутыми, довольно сложными по структуре сообществами на участках с близким залеганием грунтовых вод.

Значительное место среди центрально-азиатских пустынь занимают песчаные пустыни, весьма обедненные флористически. Помимо представителей таких восточномонгольских родов, как *Caragana*, псаммофлора Центральной Азии включает и много растений, общих со среднеазиатскими пустынями. Динамический ряд сообществ начинается почти лишенными растительности барханными массивами с единичными экземплярами кустарников (*Caragana korginskii*, *C. microphylla*) и некоторых однолетников (кумарчик — *Agriophyllum pungens*, верблюдка — *Corispermum hyssopifolium* и др.). По мере уменьшения степени переувлажнения песка появляются полыни (*Artemisia ordosica*, *A. sphaerocephala*), злак псаммохлоа (*Psammodactylopusis villosa*).

С песчаными массивами связано формирование линз пресных и слабоминерализованных грунтовых вод, приближенных к поверхности в межбарханных и межрядовых понижениях и по периферии массивов, что обуславливает развитие фреатической растительности. В зависимости от степени минерализации воды встречаются сообщества зайсанского саксаула (*Haloxylon ammodendron*) — вида, идентичного, или викарного, черному саксаулу, селитрянки (*Nitraria schoberi*) с однолетними солянками, чаще всего на мелко-кучевых песках. При наличии обильного пресного водоносного горизонта развиваются сообщества тростника (*Phragmites australis*) или чия (*Achnatherum splendens*), которые часто бывают окаймлены зарослями селитрянки, тамариска, иногда поташника (*Kalidium foliatum*).

Особенно своеобразны Таримская впадина и пустыня Такла-Макан, относящиеся к экстрааридной части Центральной Азии. Годовое количество осадков в районе Кашгара равно 65 мм, а на востоке пустыни только 11 мм. Из-за небольшого количества осадков Такла-Макан совершенно лишена растительности. Эоловые пески как бы “плавают” по насыщенной водой толще аллювиальных отложений, в которых на небольшой глубине, видимо, существует сплошное зеркало грунтовых вод. В понижениях между барханами, где вода (пресная или солоноватая) вскрывается на глубине 1,2—1,5 м, можно встретить единичные растения — тамариск, иногда тростник.

На галечниковых субстратах с маломощным навешным слоем песка развиваются кустарниковые и полукустарничковые сообщества, основу которых образуют селитрянка круглоплодная (*Nitraria sphaerocarpa*), реомюрия джунгарская (*Reaumuria songorica*), боялыч (*Salsola arbuscula*), потаниния монгольская (*Potaninia mongholica*) и другие. Для низкогорных хребтов и мелкосопочников характерны гипсофильные кустарнички и полукустарнички из родов *Anabasis*, *Salsola*, *Ceratoides*, *Ephedra* и различные виды полыни. Состав сообществ и степень их сомкнутости варьируют в зависимости от водно-физических и химических свойств почвообразующих пород и степени их переработанности внешними агентами, поэтому характерны большое разнообразие и пестрота растительного покрова.

Распределение сообществ и структура растительного покрова осложнены проявлениями высотной дифференциации.

В сложной структуре растительного покрова ирано-туранских и центральноазиатских пустынь особое место занимают своеобразные тугайные комплексы, приуроченные как к современным речным долинам, так и к староречьям. Динамический ряд сообществ от водно-болотных и луговых до лесных и кустарниковых, составляющих тугайный комплекс, образует на местности причудливую мозаику. От русел к террасам сме-

няют друг друга виды тополя (*Populus pruinoso*, *P. diversifolia*, *P. ariana*), виды тамариска, лоха, облепихи. Характерны лианы (*Clematis orientalis*, *Cynanchum sibiricum*, *Calystegia sepium*), развиты сообщества злаков (*Calamagrostis pseudophragmites*, *Erianthus purpurascens*, *Arun-do donax* и др.), луговые сообщества с доминированием пырея ползучего (*Elytrigia repens*), солодки (*Glycyrrhiza*) и многих других видов.

В почвах террас, не испытывающих влияния затопления, идут солончаковые процессы. Местами они приводят к формированию солончаков грунтового питания. К этим местообитаниям приурочены некоторые виды тамариска, чингиль (*Halimodendron halodendron*), лох, а также черный саксаул (часто в сочетании с разреженными зарослями низкорослого тростника) и солончаковые сообщества с доминированием типичных галофитов.

Описанный тугайный ряд сообществ (с теми или иными отклонениями) характерен для среднеазиатских, казахстанских и центрально-азиатских пустынных областей и представляет интразональную растительность речных долин пустынь умеренного пояса. Крайний форпост тугаев расположен в юго-западной части Аравийского полуострова, где в речных долинах, подпитываемых грунтовыми потоками, развиты фрагменты тугайной растительности с участием тополятуранги (*Populus euphratica*) и на более засоленных местообитаниях — группы тамариска (*Tamarix aphylla*).

Своеобразны пустынные экосистемы Сахары и Аравии, где представлены все экологические типы пустынь. Жесткость гидротермического режима определяет довольно значительное распространение абсолютных или полных пустынь, практически лишенных высших растений.

В суглинисто-щебнистых и галечниково-щебнистых пустынях даже сильно разреженный растительный покров чаще всего отсутствует; там же, где количество осадков позволяет развиваться растительности, видовой состав в значительной степени зависит от мощно-

сти навееянного песчаного плаща. Характерны один из видов саксаула (*Haloxylon scoparium*), некоторые виды аристыды (*Aristida plumosa*, *A. obtusa*, *A. ciliaria*), довольно разнообразны луковичные эфемероиды и эфемеры.

Очень беден растительный покров пустынь типа гаммада с каменистыми почвами, покрытыми пустынным загаром. После дождей здесь могут развиваться временные ковры из однолетников (виды *Erodium*, *Convolvulus supinus*) и геофитов. В приатлантических районах Сахары, где смягчающее влияние океана обуславливает повышенную влажность воздуха, на каменистых почвах пустынь типа гаммада развиваются кустарниковые формации (*Rhus oxyacantha*, *Lycium intricatum*) со значительным участием суккулентных молочаев (*Euphorbia echinus*, *E. balsamifera* и др).

Своеобразны склоны останцовых возвышенностей — убежища богатой флоры, в составе которых много редких и эндемичных видов — *Limoniastrum feei*, *Zygophyllum simplex*, *Aerva persica*. Если на склонах и у их подножий создаются условия, благоприятные по увлажнению, появляются такие виды, как *Salvadora persica*, *Ficus salicifolia*.

В эколого-динамическом ряду песчаных пустынь Сахары пионерные группировки *Aristida pungens* на барханах и грядах сменяются на полузакрепленных и закрепленных песках сообществами с доминированием видов джужгуна (*Calligonum ozel*, *C. comosum*), дрока (*Genista saharae*), эфедры (*Ephedra alata*). Нижний ярус таких сообществ образует злак под местным названием “дрин” (*Aristida pungens*), а также *Molikia ciliata*, *Cyperus conglomeratus* (Ozenda, 1958).

В долинах временных водотоков развиваются сообщества, которые в литературе иногда называют пустынными лесами. В зависимости от степени увлажнения характерны либо сообщества с господством акаций (*Acacia raddiana*, *A. tortillis*, южнее — *A. seyal*, *A. scorpioides*) и многолетнего жесткого злака *Panicum turgidum* в нижнем ярусе с примесью других видов, либо заросли тамариска (*Tamarix articulata*). Если увлаж-

нение сочетается с засолением, то в нижних ярусах присутствуют франкения, виды рода парнолистник (*Zygophyllum*).

По широтному градиенту от северных субтропических пустынь к южным тропическим в Сахаре происходит постепенное исчезновение голарктических видов и некоторое увеличение роли видов, относящихся к суданскому элементу палеотропической флоры (виды родов *Tucligofera*, *Tephrosia*, *Cleome*, *Eragrostis* и др.).

В Аравии также развиты песчаные, каменистые и солончаковые типы пустынь. Значительную площадь занимают пустыни, почти лишенные растительного покрова. На супесчано-суглинистых поверхностях развиваются кустарниковые сообщества, особенно с доминированием многолетнего кустарника высотой до 1 м рантериума (*Rhanterium eppaposum*), приуроченные к территориям, сложенным карбонатными породами и перекрытым супесчано-суглинистыми и илесто-песчаными почвами. Вместе с рантериумом произрастают *Plantago albicans*, *Neurada procumbens*, *Aristida plumosa*.

Севернее возрастает роль полынных сообществ с *Artemisia herba alba*. Для песчаных массивов характерны кустарниковые сообщества с джужгуном (*Calligonum comosum*), в которых принимает участие полынь (*Artemisia monosperma*). В грядовых песках развиваются сообщества белого саксаула, на маломощных песчаных субстратах доминирует другой его вид — *H. Salicornicum*.

Часто на песчаных субстратах развиваются эфедровые формации, в северной части с господством неуреды (*Neurada procumbens*), вместе с которой произрастают виды аристиды. По мере движения к югу господство в эфемеровых формациях переходит к *Tribulus longipetalus*.

В каменисто-щебнистых пустынях типа гаммады произрастают *Dipteridium glaucum*, *Leptadenia pyrotechnica*, *Astragalus spinosus*. В долинах вади и по побережьям водоемов развиты сообщества с доминированием тамариска и зизифуса (*Zizyphus*). По цепочкам кустов

тамариска можно проследить дельты потоков, заканчивающихся в тех или иных песчаных массивах.

Наиболее крупным единым *фаунистическим регионом* является Сахаро-Аравийский. С ним тесно связан Ирано-Туранский регион, имеющий в свою очередь широкие контакты с Центральноазиатским фаунистическим регионом. Эти три фаунистических региона можно объединить в единую Сахаро-Гобийскую фаунистическую область, подобную одноименной ботанико-географической области Е.М. Лавренко (см. выше).

Животный мир пустыни Сахары и Аравийских пустынь формировался на обширных пространствах с преобладанием экстрааридных условий, поэтому здесь в наиболее полной форме сложились глубоко адаптированные к этим условиям сообщества.

Беспозвоночные — потребители отмершей растительной массы — представлены в первую очередь термитами, среди которых наиболее обычны виды рода *Acanthotermes*. Пустынные термиты не строят крупных надземных сооружений, зато их подземные ходы очень обширны и уходят от основного гнезда на 30—40 м по горизонтали и на 12—20 м в глубину. Как сухую, так и зеленую массу поедают жуки-чёрнотелки (*Tenebrionidae*), активные главным образом в вечерние и утренние часы. Окраска жуков в основном черная, иногда с белыми пятнами или полосками. Надкрылья у чёрнотелок сросшиеся, они утратили способность к полету, однако проворно бегают по земле в поисках корма. Особенно заметны длинноногие адесмии (*Adesmia*), часто скапливающиеся по несколько десятков под кронами кустарников, где обилён сухой листовой и веточный опад.

Отмершей растительной массой, а также экскрементами животных питаются крупные египетские тараканы (*Polyphaga aegyptiaca*) и священные скарабеи (*Scarabaeus sacer*). Последние используют шарики, изготовленные из экскрементов, не только для питания, но и для откладки яиц, чем обеспечивают заранее пищей будущих личинок.

Многие личинки жуков-златок (*Buprestidae*), жуков-хрущей, или пластинчатоусых (*Scarabaeidae*), а также гусеницы пустынных бабочек-огневок (*Pyralididae*) и совок (*Noctuidae*) являются ризофагами, т.е. поедают корневые части растений. Взрослые формы златок и хрущей переходят на зеленые части растений. Они грызут листья акаций, зеленые безлистные веточки саксаула и других кустарников. На стеблях трав и на стволах кустарников можно заметить мелких клопов и цикадок, сосущих соки этих растений.

Зеленую растительную массу поедают саранчовые (*Acrididae*), среди которых наиболее обычны представители родов *Sphingonotus* и *Oedipoda*. Семена растений поедают муравьи-жнецы (*Messor*). Многие муравьи пустынь всеядны, некоторые специализируются на собирании и запасании пади — сладкого сиропа, выделяемого тлями, которых муравьи специально для этого охраняют на своих “пастбищах”. В Сахаре эта особенность свойственна бледным бегункам (*Cataglyphis pallida*), которые собирают падь, приносят ее в гнезда и передают неподвижно висящим на стенках гнезда “живым медовым бочкам”. Это особи с раздутыми прозрачными брюшками, заполненными падью, — хранилища корма.

Хищные беспозвоночные представлены скорпионами, пауками, жуками. Бледно-желтые скорпионы рода *Buthus* активны ночью, днем скрываются среди опада под кронами кустарников или в собственных норках. Обычны по ночам в песчаных пустынях сольпуги (*Galeodes*, *Rhagodes*), поедающие мелких беспозвоночных. Они находят их на поверхности почвы или раскапывают песок в поисках зарывшихся в него личинок насекомых и мелких ящериц.

Наиболее заметны в пустынях ящерицы. Они охотятся на открытых местах, численность этих мелких животных обычно высокая, поэтому именно ящериц можно назвать фоновой группой животных пустынного ландшафта. В сахаро-аравийских пустынях многочисленны ящерицы из родов ящурка (*Eremias*), круг-

логоловка (*Phrynocephalus*), агама (*Agama*). Для каждого типа субстрата характерны свои виды данного рода. Ящурки роют небольшие норы, а круглоголовки предпочитают закапываться в песок в любом подходящем месте. В толще песка охотятся за мелкими насекомыми сцинки (*Scincus*, *Chalcides*), песчаные удавчики (*Eryx*). Около больших нор встречаются крупные, до 75 см в длину (вместе с хвостом) ящерицы-шипохвосты (*Uromasryx aegyptius*) из семейства агамовых. Шипохвосты охотно поедают листья, цветы и плоды травянистых растений и мелких кустарничков. Они активны даже в полуденную жару, но периодически прячутся в своих норах для охлаждения.

На ветвях кустарников затаиваются тонкие и быстрые песчаные змеи (*Psammophis*). Их основная добыча — мелкие ящерицы. Немало в Сахаре ядовитых змей из семейства гадюковых (*Viperidae*) — рогатая гадюка (*Cerastes cerastes*), песчаная эфа (*Echis carinatus*), есть и представители семейства аспидовых (*Elapidae*) — египетская кобра (*Naja haje*).

В Сахаре распространены наземные черепахи, поедаящие сочную растительность. Они впадают в спячку, закопавшись глубоко в почву, на 8—9 месяцев в году. Наиболее обычны мелкие (до 12 см в длину) египетские черепахи (*Testudo kleimanni*).

Птиц, способных круглогодично обитать в пустыне Сахаре, немного. Это пустынные жаворонки (*Ammodramus desertii*), пустынные снегири (*Bucanetes githagineus*), несколько видов каменок (*Oenanthe*) и рябков (*Pterocles*). Некоторые птицы используют благоприятные сезоны для гнездования, а затем отлетают за пределы пустыни (пустынные бормотушки и другие представители семейства славковых). Множество птиц ежегодно пересекают пустыню Сахару во время миграций. В эти периоды в пустыне можно обнаружить всевозможных птиц умеренных широт, области зимовок которых лежат южнее Сахары. Однако мигранты лишь ненадолго задерживаются в оазисах, по руслам рек и избегают наиболее типичных участков пустыни.

Среди млекопитающих пустыни Сахары наиболее заметны, наиболее "физиономичны" для нее грызуны — песчанки родов *Gerbillus*, *Psammomys*, *Tatera*. Некоторые из песчанок ведут дневной образ жизни, но даже и ночные виды оставляют свои следы благодаря интенсивной норной деятельности. Характерны ночные грызуны — тушканчики (*Jaculus*), на каменистых участках и выходах скал обитают дневные грызуны из семейства гребнепалых — гунди (*Stenodactylus gundi*) и представители особого отряда млекопитающих — даманы (*Procavia*). Хотя и немногочисленны, но весьма характерны для пустынного ландшафта антилопа аддакс (*Addax nasomaculatus*) и саблерогая антилопа (*Oryx dammah*). Все эти животные образуют группу фитофагов — потребителей зеленой массы растений.

Позвоночные животные хищники, помимо ящериц и змей, представлены также млекопитающими, большинство из которых имеет очень низкую численность. Их трудно обнаружить, т.к. они ведут скрытый сумеречный образ жизни. Наиболее типичны кошачьи — пустынная рысь, или каракал (*Felis caracal*), барханная кошка (*F. margarita*), а также полосатая гиена (*Hyena hyaena*), шакал (*Canis aureus*).

Ирано-туранские пустыни, включающие и среднеазиатские Каракумы и Кызылкумы, имеют много общего с фауной Сахаро-Аравийских пустынь, однако характеризуются наличием эндемиков — отмечены эндемичные виды, роды и даже семейства животных. Особенно высок эндемизм среди беспозвоночных — саранчовых, жесткокрылых, чешуекрылых. Упомянем жужелиц родов *Scarites* и *Anthia*, питающихся в основном муравьями. Эндемичны песчанки рода *Rhombomys*, тушканчики *Dipus*, *Paradipus*, тонкопалые суслики *Spermophilopsis leptodactylus*, песчаные удавчики *Eryx miliaris*, стрелы-змеи *Psammophis lineolatum*. Среди птиц также имеются эндемики видового уровня: бухарские синицы (*Parus bocharensis*), пустынные вороны (*Coryus ruficollis*). Крупные гнезда пустынных воронов и беркутов используются мелкими воробьиными птицами для

защиты от перегрева. В тени такого гнезда можно всегда обнаружить несколько гнезд пустынного воробья, буланого вьюрка. Характерна для песчаных пустынь этого региона саксаульная сойка (*Podoces panderi*), гнездящаяся в основании пустынных кустарников и строящая плотное гнездо, защищающее кладку и птенцов от весенних похолоданий и от перегрева в летние месяцы.

Пустынные биомы Северной Америки

Североамериканская пустынная область, протянувшаяся от 22° до 44° с.ш., аналогично Сахаро-Гобийской, расположена в пределах умеренного и субтропического поясов западной части континента, протягиваясь в меридиональном направлении более чем на 2000 км. Соответственно пустынные сообщества региона относятся к умеренному и субтропическому пустынным типам экосистем, важнейшие различия в структуре и функционировании которых обусловлены хорошо выраженным периодом с отрицательными температурами и выпадением части осадков в виде снега. По обеспеченности осадками значительная часть территории области относится к семиаридным, экстрааридный режим характерен только для отдельных пустынь (Мохаве).

Орографические и геоморфологические особенности пустынного региона определяют сложное чередование в рельефе пустынных широких межгорных впадин и котловин и окружающих их невысоких горных хребтов. Этим обусловлена частая смена поверхностных отложений, сопряженная, в свою очередь, с чередованием в пространстве песчаных, глинистых и щебнисто-каменистых пустынь, часто приуроченных к конусам выноса вдоль подножий гор.

В растительном покрове между северными (умеренными) и жаркими (субтропическими) пустынями проходит граница, отделяющая кустарниково-кустарничковые формации внетропических пустынных об-

ластей от суккулентных формаций субтропического типа, подчеркнутая северными и южными пределами распространения ценотически значимых растений.

Кустарниково-кустарничковые формации внетропических пустынь хорошо представлены в пустынях Большого Бассейна, где они развиваются при годовом количестве осадков от 100 до 200 мм. Наиболее характерны лебедово-полынные (*Atriplex confertifolia*, *Artemisia tridentata*) и полынные типы сообществ, формирующие растительный покров на глинистых и щебнисто-каменистых субстратах. В структуре растительного покрова значительное место занимают лебедовые сообщества (*Atriplex confertifolia*, *A. nutallii*, *A. corrugata*) на засоленных почвах, характерна хорошо развитая весенняя эфемеровая синузия, развивающаяся после таяния снега. Обильно представлены виды *Eriogonum*, *Abronia*, *Lepidium*, *Lupinus*, *Astragalus*, *Bromus* и др.

По мере движения к югу в растительном покрове происходят изменения, обусловленные снижением температурных контрастов между зимними и летними периодами, что находит отражение в постепенном увеличении роли листовых и стеблевых суккулентов (виды родов *Yucca*, *Opuntia*). Один из типичных кустарников — креозотовый куст (*Larrea tridentata*) из *Zygophyllaceae*, не распространяющийся к северу выше 35° с.ш. (рис. 15) — характерный представитель растительности субтропических пустынь Северной Америки.

В юго-западной части Мохаве отмечены переходные по составу сообщества с доминированием *Yucca brevifolia* и значительным участием полыни (*Artemisia tridentata*) и креозотового куста. Еще один показатель изменений в растительном покрове — распространение по руслам временных водотоков мескитового дерева (*Prosopis*), не выходящего в умеренные пустыни.

Особенно своеобразна растительность пустыни Соноры, с которой связывается представление о жарких (субтропических) пустынях Северной Америки. Во флористическом спектре представлены *Asteraceae*,

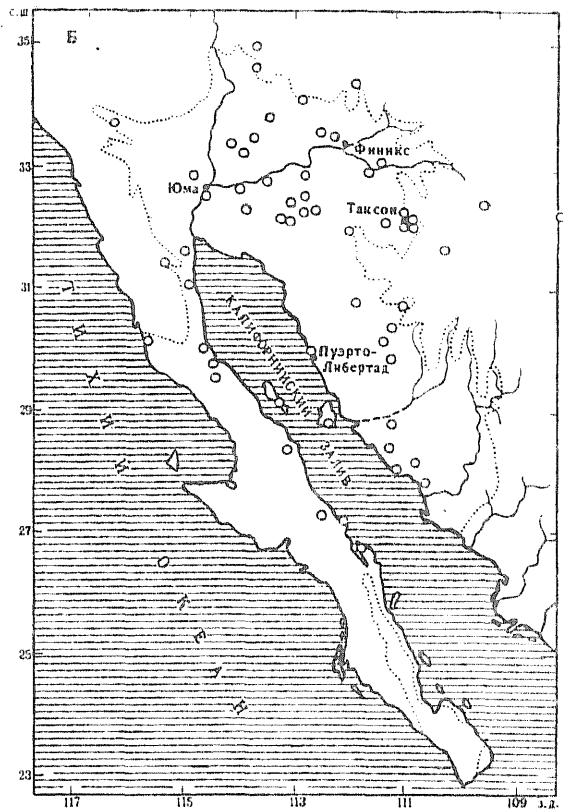


Рис. 15. А — ареал эндемичного рода *Fouquieria*; Б — ареал *Larrea tridentata* в пустыне Сонора (по Вальтеру, с некоторыми изменениями): 1 — *Fouquieria splendens*, 2 — *F. peninsularis*, 3 — *F. macdougalii*

Poaceae, Fabaceae, Polygonaceae, Cactaceae, Euphorbiaceae. Флора пустыни Сонора насчитывает свыше 2500 видов высших растений, что особенно показательно в сравнении с флорой Сахары, насчитывающей на значительно большей площади всего около 1200 видов. Здесь велико таксономическое разнообразие кактусовых, характеризующихся различными формами: колоннообразные кактусы из родов *Carnegiea, Pachycereus*, достигающие 10 м высоты при диаметре ствола в 30—40 см; шаровидные — из рода *Ferocactus*; подушковидные, относящиеся к родам *Echinocereus, Mammillaria*; разнообразные цилиндрические и плоские опунции.

В структуре растительного покрова в соответствии с почвенногео-морфологическими условиями выделяется несколько обобщенных типов сообществ. К щебнисто-каменистым возвышенностям и их склонам приурочены сообщества с доминированием громадного кактуса *Carnegiea gigantea*, являющегося эндемиком Сонорской флористической провинции, и низкорослого кустарника энцелия (*Encelia farinosa*). Распространение карнегии лимитируется сильными ночными заморозками в зимний период, что определяет размещение сообществ этого типа по склонам южной экспозиции.

К обширным конусам выноса тяготеют сообщества с доминированием креозотового куста и амброзии (*Franseria dumosa*) из астровых, часто со значительным участием нескольких видов опунций.

В связи с двухтактным ритмом выпадения осадков характерно развитие зимней и летней синузии эфемеров, различающихся по видовому составу. Виды, формирующие летнюю синузию (из родов *Boenavia, Molugo, Datura*), преимущественно более южного распространения, трогаются в рост после обильных дождей при температурах воздуха 27—32° и не прорастают в сезон зимних осадков. Синузия зимних эфемеров образована видами, относящимися к родам бореальной голарктической флоры (*Erodium, Sonchus, Hordeum*,

Malva), трогающимися в рост при температурах воздуха 15—18° С.

На вышедших из-под влияния затопления участках речных долин развиваются своеобразные мескитовые леса с доминированием в первом ярусе мескитового дерева — *Prosopis velutiana*, достигающего в благоприятных условиях высоты 15-18 м и проникающего корнями до горизонтов залегания грунтовых вод или каймы их капиллярного поднятия. Для этих сообществ характерно также участие *Acacia greggsi*, *Celtis pallida*, видов рода *Lycium*.

Североамериканские пустыни в силу специфики своего расположения, широких контактов с умеренными и тропическими биомами, большой пересеченности рельефа, включения горных неаридных систем имеют сравнительно богатую фауну, но многие представители ее не очень глубоко адаптированы к аридным условиям среды. Адаптации в полной мере наблюдаются лишь в нескольких локальных очагах равнинных пустынь — Мохаве, Соноры, Чиуауа, Невады.

Насекомые-фитофаги представлены саранчовыми, чернотелками, чешуекрылыми. Среди муравьев есть и хищники, и фитофаги. Муравьи рода *Myrmecocystus* обладают упомянутой выше адаптацией: они накапливают сладкий сироп от тлей в рабочих особях — "живых медовых бочках". Муравьи родов *Logonomyrtes*, *Veromessor* — типичные семенояды.

Из разнообразных чешуекрылых следует упомянуть юкковую моль (*Pronuba juccasella*), которая симбиотически связана с юккой. Взрослые бабочки питаются пыльцой юкки, опыляя ее, а затем откладывают яйца в завязь юкки и тем самым обеспечивают кормом будущим личинок.

Наиболее заметны в североамериканских пустынях, как и повсюду в аридных регионах, ящерицы. Внешне сходные с агамами, круглоголовками и ящурками восточного полушария американские ящерицы отнюдь не родственны им. Сходство облика в данном случае — яркий пример конвергентной адаптации к аналогич-

ным условиям среды. Похожи на ящурок и занимают сходные местообитания ящерицы из семейства игуановых — *Sceloporus* и *Crotophytus*, а также ящерицы-бегуны из семейства тейид (*Cnemidophorus*). Жабовидные ящерицы (*Phrynosoma*), напоминающие внешне круглоголовки, и песчаные игуаны (*Uma*) быстро закапываются в песок в случае опасности. Большинство этих ящериц питается главным образом муравьями и другими мелкими насекомыми. Однако есть среди них и преимущественные фитофаги. Так, пустынная игуана (*Dipsosaurus dorsalis*) охотно поедает зеленые части эфемеров и сочные веточки суккулентов.

Змеи представлены в североамериканских пустынях в основном гремучниками (*Crotalus*), из которых рогатый гремучник наиболее приспособлен к песчаным местообитаниям. Характерны здесь норные грызуны — антилоповые суслики (*Ammospermophilus*), живущие колониями гоферовые (*Geomysidae*), ведущие роющий образ жизни, подобно слепышам, мошотчатые прыгуны (*Heteromyidae*), конвергентно сходные по внешности и образу жизни с тушканчиками восточного полушария, и скорпионовые хомячки (*Onychomys*), отличающиеся от остальных грызунов склонностью к энтомофагии.

В пустынных и, в большей степени, в полупустынных районах обитает своеобразное копытное — вилорог (*Antilocarpa americana*), выделяемый в особое монотипическое семейство. Из хищных млекопитающих в пустыни широко проникает койот (*Canis latrans*).

Пустынные биомы Южной Америки

В южном полушарии пустынные экосистемы занимают значительно меньшую площадь, чем в северном, и представлены в Южной Америке, Южной Африке и в Австралии. Наиболее велика пустынная область Австралии, приуроченная преимущественно к тропическому и отчасти субтропическому поясу; много меньше пустынные области Южной Африки и Южной Америки, располагающиеся в субтропическом и тро-

пическом поясах. Каждая из областей развития пустынных экосистем в южном полушарии характеризуется высокой степенью самобытности биоты, что обусловлено изолированностью регионов друг от друга.

Весьма интересны формации прибрежных пустынь, формирующиеся в тропическом и субтропическом поясах западного побережья Южной Америки. Их водный режим отличается жесткостью, на значительных пространствах влагу приносят лишь туманы, поэтому на больших площадях прибрежных пустынь высшие растения отсутствуют. Распределение растительности в прибрежной пустыне контролируется интенсивностью и повторяемостью туманов. Особенно экстремальны по дефициту влаги условия в прибрежной полосе до высоты порядка 200 м над уровнем моря. Развитие растительности возможно там, где в почвах происходит конденсация влаги туманов, а также во впадинах и трещинах, где условия увлажнения улучшаются также за счет конденсации влаги.

Пустынные формации Атакамы местами в связи с особенностями климата поднимаются до 1600 м над уровнем моря. Имеются 3 эдафических варианта пустынь — каменистые, галечниковые и песчаные, причем первые два типа представляют в основном полные пустыни. Лишь по эрозионным врезам, вдоль русел временно функционирующих водотоков развиваются разреженные сообщества акаций (*Acacia macrantha*), кактусов (*Cereus sp.*), мескитового дерева (*Prosopis julifera*, *P. tamarungo*), иногда ив, тростника.

В песчаных пустынях, расположенных к югу от 10—11° с.ш., в зимние месяцы происходит конденсация влаги туманов, в течение нескольких месяцев развиваются формации эфемеров и эфемероидов. Они достигают высокого проективного покрытия и существуют до лета. Характерна примесь видов тилландсии (*Tillandsia latifolia*, *T. purpurea* и др.), кое-где развиты суккуленты. В литературе эти формации известны под названием "лома" или "ломас". В этих условиях хорошо приживаются выходцы из Австралии — казуарина и эвкалипты.

Животный мир береговых пустынь Чили и Перу сосредоточен главным образом в поясе ломас и сухих водотоках, поросших зарослями мескитового дерева, акаций и кактусов. В этих наиболее благоприятных биотопах сосредоточены норы колониальных грызунов, здесь находят себе убежище ящерицы и змеи, гнездятся птицы. Безжизненные склоны, лишенные растительности, почти не посещаются животными.

Под кустарниками и в холмиках песка, образующихся под куртинами растений, роют норы мелкие грызуны из семейств хомяковых, восьмизубовых, шиншиллокрысовых. Два последних семейства эндемичны для Южной Америки, а в семействе хомяковых здесь представлены эндемичные (неотропические) роды. Наиболее обычен повсюду полевой хомячок (*Akodon olivaceus*) длиной около 12 см, с длинным хвостом и большими ушами. Более крупный грызун — восьмизуб дегу (*Octodon lunatus*), мясо которого местные жители употребляют в пищу, роет норы в мягком грунте, а на скалистых склонах прячется среди расщелин. В норах дегу поселяется шиншилловая крыса (*Abrocoma bennetti*), длинные подземные ходы роет слепышовый восьмизуб, или куруро (*Spalacopus cyanus*). На каменистых участках, почти лишенных растительности, среди скал можно увидеть мелких листоухих хомячков (*Phyllotis darwini*). Они питаются травами, семенами и даже лишайниками.

Копытных и хищников увидеть трудно: они очень редки здесь. Иногда попадаются следы южноандийского оленя (*Hippocamelus bisulcus*). В поясе ломас встречается свиноносый скунс (*Conepatus chinga*); очень редка здесь пампасская кошка (*Felis colocolo*).

Мелкие воробьиные птицы гнездятся среди низкорослых кустарников или на земле, под прикрытием куртин травы, или же используют для гнездования норы грызунов.

Наиболее обычны птицы из семейств овсянковых, тиранновых, печников. Черная овсянка (*Volatina jacarina*) и зонотрихия (*Zonotrichia capensis*) гнездятся в конце туманной зимы, питаются семенами. Тиранно-

вые экологически сходны с мухоловками: они ловят насекомых на лету около кустарников, на цветах. Так кормится алая мухоловка-тиранн (*Pyrocephalus rubinus*), эления, или фио-фио (*Elaenia modesta*). Обычен длиннохвостый пересмешник (*Mimus longicaudatus*); часто можно увидеть земляные гнезда пустынного печника, или минеро (*Geositta cunicularis*). На ветвях мескитового дерева можно издали заметить крупных птиц — это или грифы-урубубу (*Coragyps atratus*), или грифы-индейки (*Cathartes aura*). Они собирают всевозможную падаль, часто посещают побережье, где кормятся выбросами моря.

Мелкие ящерицы встречаются на всех типах грунтов — песчаных, щебнистых, скальных. Наиболее многочисленны мелкие игуановые ящерицы рода *Liolaemus*. В песчаных дюнах обитают *L. nigromaculatus* и *L. fitzingeri*, на скалах живут *L. nitidus*. Молодые особи питаются мелкими насекомыми, а взрослые ящерицы помимо животных кормов поедают сочные листья суккулентов, цветы и бутоны растений, особенно в засушливый период. Широко распространена ящерица из семейства тейид — пятнистый каллопист (*Callopistes maculatus*). Изредка встречаются змеи семейства ужеобразных — *Tachymenis peruviana* и *Dromiscus chamissonis*.

На пустынном побережье Перу и Чили теперь можно встретить немало интродуцированных животных европейского и североамериканского происхождения — это европейский кролик, домовая мышь и серая крыса, заяц-русак, домовый воробей и калифорнийский перепел.

Южно-Африканская пустынная область

Южно-Африканский пустынная область, включающая пустыни Намиб, Карру и Калахари, весьма неоднородна по условиям увлажнения. Экстрааридный режим свойственен большей части пустыни Намиб, в то время как для значительной части Калахари и Кар-

ру характерна семиаридность. Своеобразие флоры определяется господством представителей семейств толстянковых (*Crassulaceae*), стапелиевых (*Stapeliaceae*), аизооновых (*Aizoaceae*), молочайных (*Euphorbiaceae*), лилейных (род алоэ), представленных оригинальными стеблевыми и листовыми суккулентами. Основные области распространения суккулентных формаций — Карру и Намиб, где они развиваются на маломощных щебнистых почвах.

Своеобразны и неповторимы виды рода мезембриантемум (*Mesembryanthemum*) из семейства аизооновых, так называемые “оконные растения”, почти целиком погруженные в почву; на поверхность выведена лишь листовая пластинка, покрытая прозрачной водоносной тканью, что предохраняет от излишнего перегрева. В засушливый период эти растения совершенно безжизненны, но после редких дождей распускают яркие цветки, напоминающие соцветия сложноцветных. Распространены также литопсы (*Lithops*) из аизооновых, называемые часто растения-камни. Некоторые молочаи и виды из семейства стапелиевых поражают сходством внешнего облика с кактусовыми, что несомненно отражает конвергентность адаптаций у генетически различных таксонов в жестких условиях среды. Обилие суккулентов и их разнообразный систематический состав превосходят пустыни Северной Америки.

В пустыне Намиб развитие растений связано с влагой морских туманов, это в полном смысле “влажно-воздушная” пустыня. Характерны щебнистые пустыни, грядовые и барханные пески. Преимущественно это полные пустыни, лишь к ложбинам и понижениям рельефа приурочены единичные суккуленты и кустарники. В щебнистых пустынях могут единично встречаться *Mesembryanthemum salicornioides*, виды парнолистника (*Zygophyllum simplex*), солянок (*Salsola sp.*). На песчаных дюнах южной части пустыни Намиб изредка произрастают злаки (виды *Eragrostis*, *Aristida*), у подножий дюн характерны некоторые акации (*Acacia giraffae*, *A. haematoxylon*). Там, где условия

увлажнения более благоприятны — в расщелинах скал, руслах временных водотоков, формируются более сомкнутые сообщества из низкорослых суккулентов, поселяются кустарники (виды *Tamarix*, *Lygium*, *Suaeda*).

К пустыне Намиб приурочен ареал вельвичии удивительной, строго ограниченный прибрежными районами, той полосой собственно прибрежной пустыни, где единственным источником влаги являются морские туманы. Вельвичия — реликт древней флоры голосеменных, сохранившийся до наших дней. Два ее кожистых листа нарастают в течение всей жизни растения, достигая в длину 3—4 м (как исключение — до 8 м) при ширине более 1 м. Основной корень уходит на глубину 2—3 м, а боковые залегают у самой поверхности и могут улавливать влагу случайных дождей. Благодаря множеству устьиц на обеих сторонах листа растение поглощает влагу туманов, конденсирующуюся на поверхности листьев.

Для каменистых и щебнисто-каменистых пустынь Карру характерны довольно низкорослые разреженные формации суккулентов, среди которых наиболее обычны виды молочая (*Euphorbia mauritanica* и др.), виды стапелий (*Stapelia spp.*) и других стеблевых суккулентов; значительно участие листовых суккулентов (виды *Aloe*, *Cotyledon*, *Crassula*), обильны растения-камни — виды *Lithops* и *Titanopsis*. На относительно сформированных почвах, обогащенных мелкоземом, в низинах и на выположенных конусах выноса формируются низкорослые разреженные злаковники (с доминированием видов *Eragrostis* и *Sporolobus*) (Асос, 1974).

Растительный покров преимущественно песчаных равнин Калахари развивается в условиях значительных колебаний осадков от года к году на фоне семиаридного режима, в связи с чем характерно значительное участие древесно-кустарниковых видов, типичных для флоры судано-замбезийских саванн (акации, терминалии), а также злаков из родов *Stipagrostis*, *Aristida*, *Schmidtia*, *Andropogon*, *Themeda*, *Panicum*. Злаки не об-

разуют, как правило, сплошного покрова, а произрастают отдельными дерновинами, что сближает формации с их доминированием с формациями полупустынного типа или опустыненных саванн. Интересно участие в составе растительных сообществ диких арбузов (*Citrillus lanatus*, *C. naudinianus*). В благоприятные годы хорошо развиваются злаки, возрастает сомкнутость растительного покрова и изменяется соотношение злаков с другими растениями. По понижениям и руслам временных водотоков развиты древесно-кустарниковые сообщества, в которых преобладают виды акаций, тамариск, сальвадора.

Аридные регионы юга Африки — пустыня Намиб, полупустыня Калахари обладают значительным фаунистическим своеобразием, обусловленным изолированностью этих областей от мощного очага формирования на севере континента. В песчаных местобитаниях живут роющие сольпуги эндемичного семейства *Hexisopodidae*. Псаммофильные гребнепалые ящерицы в пустыне Намиб принадлежат к особому виду и роду *Aporosaura anchierae*. У намибского геккона (*Palmatogecko*) выработалось необычное приспособление к передвижению по сыпучему субстрату: вместо обычных в таком случае удлинённых гребешковчешуек у него между пальцами имеются перепонки. Встречаются здесь ящерицы-поясохвосты (*Cordylus cataphractus*), способные впитывать росу через поверхность кожи. Многочисленны черепахи рода *Testudo*, потребители зеленой массы.

Млекопитающие-фитофаги представлены в пустынях южной Африки капскими крысами (*Paratomys*) и песчанками (*Desmodillus*). Насекомоядные млекопитающие исключительно своеобразны: это роющие златокроты (*Eremitalpa grantii*). Хищные млекопитающие немногочисленны, среди них можно назвать береговую, или бурюю гиену (*Hyaena brunnea*).

Змеи южноафриканских пустынь — в основном псаммофилы. Щитковая кобра (*Aspidelaps scurarius*) и карликовая гадюка (*Bitis peringueyi*) зарываются в песок

буквально на глазах и случае опасности или на период покоя.

Австралийская пустынная область

Австралийская пустынная область, самобытная по флоре, располагается в пределах Эремейской области Австралийского флористического царства (собственно, от этой области берет свое происхождение термин "панэремейский"). Наиболее характерны семейства бобовых, миртовых, протейных, астровых, представлены большим числом видов роды эвкалипт, акация, гревиллея и др. Эндемичны злаки, относящиеся преимущественно к двум родам — трава Митчела (*Astrelbia*) и триодия (*Triodia*). При анализе пустынной флоры Австралии с ее высоким уровнем эндемизма поражает наличие общих с другими пустынными очагами родов *Nitraria*, *Atriplex*, *Kochia*.

Формации, относимые многими исследователями к пустынным, занимают большие площади в Австралии. Они охватывают почти всю внутреннюю часть континента и выходят в юго-западной части на морское побережье (рис. 16). В связи с этим об Австралии иногда говорят как о пустынном континенте.

Своеобразие экосистем Австралийской пустынной области определяется повышенной ролью злаков (*Triodia bazedovii*, *T. pungens*, видов рода *Pletrachne*, *Zygochloa paradoxa*) и разнообразием кустарников и кустарничков. Многие исследователи склонны считать, что в Австралии преобладают формации полупустынного типа, подтверждением чего является сравнительно высокая сомкнутость растительного покрова на значительных площадях и повышенное участие злаков в составе сообществ. Чрезвычайная изменчивость условий увлажнения от года к году (характеризуемая соотношением 1:20 между количеством осадков в наиболее засушливые и наиболее влажные годы) еще более затушевывает различия между собственно пустынными формациями и различными переходными типами.

ках межрядовых понижений появляются некоторые полусуккуленты с сочными листьями (*Rhagodia spinescens*, *Euclyraena tomentosa*), после нерегулярных ливней развиваются красочные эфемеры и эфемероиды, в основном из астровых.

Большое место в растительном покрове Австралии занимают и солончаковые пустыни, где формируются своеобразные галофитно-кустарниковые формации — характерно доминирование лебеды (*Atriplex nummularia*, *A. vesicaria*), солероса (*Salicornia tenuis*), кохии (*Maireana sedifolia*) из маревых и селитрянки (*Nitraria billardieri*) из парнолистниковых. На этом фоне разреженно произрастают отдельные солевыносливные деревья — эвкалипт (*Eucalyptus melanophloia*), казуарина (*Casuarina lepidophloia*) и некоторые другие.

Значительное место среди пустынных формаций принадлежит сообществам с господством ксерофитных кустарников, среди которых ведущую роль играет безжилковая акация (*Acacia aneura*) в сочетании с другими, более мелкими кустарниковыми акациями (*A. cambagei*, *A. ligulata*, *A. brachystachys* и др.), некоторыми кустарниками из протейных (роды *Hakea*, *Grevillea*) и из семейства миопоровых с сильно редуцированными листьями — эремофила (*Eremophila freelingii*). В литературе сообщества этого типа известны под названием мальгаскрэб, от местного названия акации — мальга, или мультга. У *Acacia aneura* очень хорошо развита глубоко проникающая корневая система. Начало цветения не связано с определенным временем года; поскольку осадки выпадают нерегулярно, растение зацветает всегда после выпадения дождей. Обладая высокой засухоустойчивостью, в различных типах местообитаний акация варьирует по высоте от 1,5 до 3 м; особенно густые заросли формируются в небольших понижениях. Для мальгаскрэба также характерно развитие эфемеровой синузии после хороших дождей.

К сухим руслам водотоков приурочены сообщества с участием различных видов эвкалиптов (*Eucalyptus parviana*, *E. camaldulansis*, *E. microteca*), причем в руслах

с более постоянным водотоком развиваются сложные многоярусные сообщества, а высота эвкалипта увеличивается.

Животное население пустынь Австралии формировалось в условиях длительной исторической изоляции и обедненного генетического (фаунистического) фонда — отсутствия ряда больших групп животных (хищных и копытных млекопитающих и др.). В то же время набор специфических жизненных форм и адаптаций в условиях австралийской пустыни проявился достаточно широко, с использованием доступного фаунистического материала.

Термиты — ведущая группа сапрофагов — представлены родами *Tumulitermes*, *Nasutitermes*, среди муравьев имеются и хищные, и семенояды (*Polyrhachis*, *Myrmecia*), а также виды, собирающие падь тлей и “живые медовые бочки” (*Melophorus*). Хищные жукелицы принадлежат к особым родам *Carenum* и *Pherosophus*. Разнообразны эндемичные виды чернотелок и слоников.

Ящерицы представлены главным образом семействами агамовых и сцинковых. Агамовые конвергируют на уровне родов с агамами и круглоголовыми азиатских пустынь (*Amphibolurus*, *Moloch*), а сцинковые заменяют здесь привычных в Африке и Азии ящурок; к ним относятся ящерицы — сцинки рода *Ctenotus*.

Мелкие попугаи в австралийских пустынях занимают экологические ниши вьюрковых птиц, питаются семенами пустынных растений (*Melopsittacus*). Среди млекопитающих-фитофагов имеются особые роды грызунов (*Notomys*, *Leggadina*), многие из них по облику и поведению сходны с тушканчиками. Однако особенно ярко такое сходство при наибольшей таксономической разобщенности проявляется у пустынных сумчатых: роющий сумчатый крот, внешне похожий на южноафриканского златокрота, сумчатый тушканчик — мелкое насекомоядное животное пустынь, способное накапливать жировые отложения в хвосте, и ряд других.

Роль крупных фитофагов в австралийских пустынях выполняют в отсутствие копытных сумчатые из семейства кенгуровых: гигантский рыжий кенгуру (*Macropus rufus*) и кенгуровые крысы *Onychogalea*. Так происходит заполнение потенциальных экологических ниш аридной экосистемы.

Антропогенные изменения пустынных экосистем

Один из самых мощных факторов трансформации растительного покрова пустынь — многовековое пастбищное использование. Издавна разные типы пустынных сообществ используются в качестве сезонных и круглогодичных пастбищ. Кроме того, местное население постоянно производит заготовку кустарников и деревьев на топливо (Tropical grazing land ecosystems, 1978).

Интенсивный выпас приводит к постепенному выпадению наиболее ценных в кормовом отношении растений, к замене их малосъедобными или вовсе несъедобными. В результате упрощается структура сообществ, уменьшается число ярусов, снижается проективное покрытие многолетних видов, уменьшается их количество, возрастает роль однолетников. Замена многолетних растений, играющих важную роль в сохранении поверхности почвы от развеивания и размывания, предохранении ее от перегрева, однолетниками при продолжающемся выпасе представляет серьезную опасность, поскольку на обнаженной почве, слабо скрепленной корневыми системами, усиливается действие различных физических агентов.

Восстановление нарушенных сообществ в пустынных условиях идет очень медленно, для него требуются десятилетия. Например, в Северном Прикаспии перевыпас приводит к формированию барханных песков за 1—3 года, зарастание же их

затягивается на 15—20 лет и более в зависимости от условий увлажнения.

Под воздействием многолетнего выпаса полупустынные типы сообществ, в связи с исчезновением многолетних злаков и возрастанием роли пустынных видов трансформируются в пустынные. Так, широко распространенные на высоких плато Алжира полынные сообщества пустынного типа рассматриваются как стадия пастбищной дигрессии, сменившая коренные ценозы с преобладанием ковыля. При дальнейшем усилении выпаса полынь уступает место адраспану (*Peganum harmala*) и другим совершенно не поедаемым скотом видам.

В тропических и субтропических областях развития пустынных экосистем широкое распространение получил процесс так называемого закустаривания пастбищ, связанный с увеличением численности ценопопуляций отдельных видов кустарников при увеличении нагрузок на пастбища. Особое развитие эти процессы получили в Северной Америке, где интенсивно разрастаются мескитовое дерево и креозотов куст, а также в Южной Африке, где разрастаются преимущественно акации и кустарники из семейства *Capparidaceae*. В экологическом плане представляет интерес изучение конкурентных взаимоотношений дерновинных злаков и ксерофитных кустарников при разных режимах использования на фоне присущих всем аридным регионам тропических и субтропических пустынных областей флюктуаций климата (Archer, Scifres, 1988). Глобальное развитие этого процесса отражено на карте (см. задний форзац).

Скорость и масштабы процессов антропогенного опустынивания различны и зависят от климатических условий и интенсивности воздействия. По северной окраине Сахары опустынивание охватывает ежегодно примерно 100 тыс. га, в Тунисе в результате заготовок топлива ежегодно

уничтожается растительность на площади около 18 тыс. га. Многие исследователи считают, что значительная часть пустынь Индии и Ближнего Востока имеет антропогенное происхождение. По крайней мере, часть пустыни Сонора в Северной Америке обязана своим происхождением перевыпасу скота за последние столетия.

Процесс опустынивания начинается с момента, когда степень антропогенного воздействия на аридные сообщества начинает превышать их способность к восстановлению нарушенного динамического равновесия. Для ускорения процессов восстановления растительности широко используется подсев кустарниковых кормовых растений, как местных, так и интродуцированных, с глубокими и мощными корневыми системами, а также видов с различными периодами развития. Это дает возможность растениям использовать разные отрезки вегетационного периода и повышает устойчивость сообществ к сезонным и разнгодоичным колебаниям условий увлажнения.

Большим изменениям пустынные сообщества подвергаются не только в результате выпаса, но и за счет ирригации. Растительность оазисов, т. е. районов современного орошаемого земледелия, отличается большим богатством. Внешний облик их резко контрастирует с окружающими пустынными ландшафтами. Здесь преобладают культурные земли в сочетании с древесными сообществами вдоль оросительных каналов. Расположение оазисов сопряжено с крупными реками или с участками обильных подземных вод, где до создания ирригационной сети существовали чаще всего сообщества фреатофитов.

На орошаемых территориях изменяется весь комплекс природных условий: становятся более умеренными сезонные контрасты климата, изменяется водный режим верхних почвенных слоев, повышается уровень грунтовых вод, в связи с чем

возникает опасность вторичного засоления почв. Естественная растительность в оазисах представлена сочетаниями болотных, и солончаковых сообществ. Так, в оазисах Средней Азии водно-болотные сообщества приурочены к местам с близкими или поверхностными грунтовыми водами. В них чаще всего доминируют тростник, некоторые другие влаголюбивые растения (виды рогоза, ситника, камыша). Для солончаков характерны заросли низкорослого тростника в сочетании с солеросом, а также сообщества однолетних солянок в сочетании с видами кохии, лебеды, кермека.

ГЛАВА III. БИОМЫ СУБТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСОВ И КУСТАРНИКОВ

В литературе до сих пор отсутствует единое мнение относительно принадлежности формаций, развивающихся в интервале между 30 и 40° широты. В отечественной литературе эти сообщества относят к субтропическим, в зарубежных работах их часто рассматривают как свойственные умеренно-теплым регионам.

Территории, лежащие между 30 и 40° широты в северном и южном полушариях, характеризуются большим разнообразием климатических условий, связанным с разницей в увлажнении западных, восточных и континентальных секторов материков. В засушливых континентальных секторах этих широт развиваются пустынные формации, лучше увлажненные западные и восточные сектора покрыты древесными и кустарниковыми формациями.

Основным фактором, дифференцирующим развитие растительности (как и в тропиках), является влажность, поскольку существенные, и тем более продолжительные понижения температуры — явление редкое и далеко не повсеместное. Существуют известные различия в характере распределения осадков между западными и восточными окраинами континентов. В западных секторах материков выражен так называемый средиземноморский тип климата с зимними дождями и жарким сухим летом. Для восточных секторов преимущественно характерен климат с относительно равномерным распределением осадков в течение года и отсутствием ярко выраженного периода летней засухи. Различия в увлажнении проявляются также между

западными и восточными склонами, поэтому на территориях с изрезанным рельефом наблюдается пестрое чередование климатов и типов сообществ.

В самом общем виде принято считать, что со средиземноморским типом климата связано распространение жестколистных лесов и кустарников, называемых иногда формациями средиземноморского типа. С более влажными климатами связаны так называемые лавровые, или лавролистные, леса и замещающие их хвойные. Нередко в конкретных регионах, например в Восточной Азии, в связи со значительной расчлененностью рельефа наблюдается чередование формаций, относящихся к обоим типам, причем жестколистные сообщества тяготеют к сухим подветренным склонам.

Жестколистные леса и кустарники. Области распространения жестколистной растительности имеются на всех континентах, но наиболее широко они представлены в Средиземноморье и Австралии.

Классическая область распространения жестколистных лесов и кустарников — Средиземноморье, растительность которого в то же время чрезвычайно сильно изменена человеком. Однако основные экологические особенности сообществ этого типа лучше всего изучены именно здесь. Своеобразие климатических условий этого региона заключается в несовпадении теплого и влажного периодов во времени; зима влажная и прохладная, возможно вторжение холодных масс и понижение температур до отрицательных, лето сухое при высоких температурах воздуха. Это благоприятствует господству вечнозеленых деревьев и кустарников, относимых к своеобразной группе склерофитов. Для них характерны наличие корки или пробки на стволах, начало ветвления на незначительной высоте, широкие кроны. Типичнейший их признак — жесткость листьев, сохраняющихся в течение нескольких лет, — свойствен видам, относящимся к разным семействам, обитающим в разных частях света. Жестколистные виды имеются в семействах буковых, маслиновых, вересковых, бобовых, лилейных, протейных, рестионовых и многих других.

У жестколистных видов при недостатке влаги часть устьиц закрывается и транспирация ослабляется в соответствии с замедлением поступления влаги из корней. При остром дефиците влаги устьица закрываются и транспирация практически прекращается. При хорошей влагообеспеченности растения могут нормально транспирировать благодаря большому числу устьиц.

Важное условие успешного развития склерофитов — сохранение даже летом во время засухи некоторого количества влаги в почве, достаточного для поддержания транспирации на пониженном уровне. Влагообеспеченность растений зависит от мощности почвенного слоя и от глубины проникновения корней растений. Для многих деревьев и кустарников характерна глубоко проникающая корневая система. Так, корни каменного дуба (*Quercus ilex*) проникают по трещинам в породах на глубину 10—12 м.

Помимо жестколистных деревьев и кустарников в условиях средиземноморского климата произрастают и представители других форм. Характерны геофиты и терофиты, развитие которых приходится на весну и осень, иногда и на всю зиму, многочисленные многолетние низкорослые кустарнички с редуцированными листовыми пластинками, характерны прутьевидные, колючие формы. Многие виды содержат эфирные масла. Перечисленные особенности растений являются адаптациями к снижению транспирации, позволяющими им существовать в условиях напряженного водного режима.

Г. Вальтер (1974) относит эти растения к малакофильным — мягколистым (в отличие от склерофильных — жестколистных) видам и полагает, что, поскольку малакофильные виды переносят засуху только благодаря сильной редукции листовой поверхности, они менее приспособлены к специфическим климатическим условиям, чем склерофиты. Конкурентные взаимоотношения складываются не в пользу малакофильных растений, поэтому они преимущественно распространены на нарушенных местообитаниях.

Области развития жестколистных формаций расположены в четырех флористических царствах. Этим определяются их флористические различия. В то же время жестколистные формации на всех континентах весьма сходны физиономически и структурно. В лесных сообществах отмечаются один-два древесных яруса. Хорошо развитый кустарниковый ярус образован склерофильными и малакофильными видами. В травяном ярусе распространены мезофильные многолетники, на осветленных участках развиваются однолетние, луковичные и клубненосные растения. Период полного перерыва вегетации отсутствует, относительные периоды покоя наблюдаются холодной зимой и сухим летом. Цветение многих растений происходит и зимой, периоды интенсивной ассимиляции связаны с весной и осенью.

Средиземноморье — типичная область развития жестколистных формаций. Коренные растительные сообщества в пределах области, по-видимому, не сохранились. Уже давно лучшие почвы заняты культурной растительностью, на обрабатываемых территориях растительный покров трансформировался под воздействием вырубок, пожаров (весьма частых в средиземноморском климате), неумеренного выпаса.

Исчезновение лесов Средиземноморья — многовековой процесс, результат воздействия человека. Ему сопутствовали эрозия, разрушение и смыв почвенного покрова. Это привело к широкому распространению бесплодных каменистых поверхностей. В настоящее время там, где нет посевов или плантаций, можно проследить различные стадии деградации жестколистной растительности, носящие названия *маквис*, *гарига*, *бата* и т. д.

Климаксовыми сообществами Средиземноморья были вечнозеленые жестколистные леса с доминированием видов дуба. До настоящего времени в составе кустарниковых сообществ встречаются отдельные высокие деревья каменного дуба, достигающие 20 м высоты. И. Браун-Бланке воссоздал структуру и состав

первичных дубовых лесов Средиземноморья на основе тщательного изучения лесов юга Франции. Древесный ярус, по его мнению, состоял из дуба каменного высотой 15—18 м. В состав кустарникового яруса входили самшит (*Vuxus sempervirens*), калина вечнозеленая (*Viburnum tinus*), филерия (*Phyllerea media*), фисташка (*Pistacia lentiscus*) и многие другие. Проективное покрытие травостоя не превышало 30% из-за большой сомкнутости древесного и кустарникового ярусов. Под такими лесами формировались почвы типа терра-роса на материнских породах различного состава — известняках, мергелях, базальтах и т. д.

Смена аспектов в дубовых лесах начиналась вслед за окончанием осеннего периода дождей. В это время прорастало множество семян, жестколистные виды давали побеги, иногда вторично цвели. Однако низкие температуры тормозили рост растений, поэтому массовая вегетация и цветение начинались ранней весной. Травы плодоносили в июне—июле, древесные растения — осенью. Летом наступал период полупокоя, продолжительностью два-три месяца. Совпадение периода наиболее высоких температур со временем наибольшей сухости вызывало гибель большинства всходов.

Леса из каменного дуба занимали большие площади по побережью Средиземного моря, были широко распространены в глубине Пиренейского полуострова. В областях с типичным океаническим климатом и на очень бедных кислых почвах место лесов из каменного дуба занимали леса из пробкового дуба (*Quercus suber*). В восточной Греции и на анатолийском побережье Средиземного моря леса из каменного дуба замещались лесами из кermесового дуба (*Qu. coccifera*).

По всему Средиземноморью дубовые леса замещены в настоящее время различными кустарниковыми сообществами. Обычно прослеживается ряд деградаций от сообществ кустарников до каменистых пустышей, почти лишенных растительности. Кустарниковые сообщества, известные под названием маквис, пред-

ставляют, по-видимому, первую стадию деградации лесов. В состав маквиса входят различные кустарники и некоторые деревья, устойчивые к воздействию вырубок и пожаров. Особенно характерны различные виды эрики (*Erica*), ладанников (*Cistus*), земляничное дерево (*Arbutus*), в восточном Средиземноморье — дикая маслина (*Olea*), рожковое дерево (*Ceratonia*), мирт, фисташка. Кустарники часто переплетены выющимися растениями, нередко колючими. Из лиан характерны сассапариль (*Smilax aspera*), ежевика разноцветная, роза вечнозеленая и другие. Обилие выющихся колючих растений делает такие заросли местами труднопроходимыми.

Маквис также подвергается вырубкам, часто уничтожается пожарами, особенно губительными в летний период. Его дальнейшая деградация протекает порозному на различных почвообразующих породах.

На месте сведенного маквиса развиваются формации типа гариги — сообщества низкорослых кустарников, полукустарников и ксерофильных травянистых растений. В них господствует кермесовый дуб, не поедаемый скотом и быстро захватывающий новые территории, освобожденные пожарами и рубками от других видов. Заросли кермесового дуба часто выжигают, но он хорошо возобновляется после пожаров, образуя своеобразные кусты высотой до 1,5 м.

Формации типа гариги известны под различными местными названиями (в Испании — томилляры, в Леванте — бата). Для гариги характерно участие фисташки, можжевельника, ладанников, шалфея, лаванды, тимьяна, розмарина и других. На Пиренейском полуострове и в Африке в составе гариги принимает участие карликовая пальма (*Chamaerops humilis*). В целом сообщества этого типа поражают обилием представителей семейства губоцветных, бобовых, розоцветных и других, выделяющих обильные эфирные масла.

В зависимости от условий местообитания варьирует высота кустарников. На самых каменистых и скудных почвах гарига состоит из низкорослых колючих расте-

ний. Характерны подушковидные траганантовые астрагалы, черноголовник (*Poterium spinosum*), различные виды молочая. Повсеместно гарига используется под выпас, который приводит к дальнейшему изменению ее состава и структуры.

Чем интенсивнее выпас, тем больше появляется пятен обнаженного грунта, особенно на известняках. Постепенно из состава сообщества исчезают все поедаемые скотом виды, формируются своеобразные каменистые пустоши, называемые иногда *фригана*. Растительный покров фриганы чрезвычайно разрежен, а в составе сообществ преобладают геофиты и терофиты, а также некоторые многолетние непоедаемые и ядовитые растения. Деграция происходит постепенно.

Скот совершенно не использует молочаи, колючие сложноцветные, у тимьяна скусывает только цветки, у кермесового дуба поедает только молодые побеги. Наиболее охотно поедается многолетний злак коротконожка (*Brachypodium ramosum*), совершенно исчезающая при чрезмерном выпасе. При усилении пастбищной нагрузки в конце концов остаются только молочаи и колючие сложноцветные, быстро выгорающие при пожарах. Так формируются сообщества с господством *геофитов*, например, видов рода асфоделиус. Они распространены повсеместно. Это следующая стадия пастбищной дигрессии (рис. 17).

В некоторых районах Средиземноморья (например, на юге Франции), где в настоящее время выпас резко сокращен в связи с его нерентабельностью, наблюдаются отдельные стадии демуляции растительности. Возникает сложная мозаика растительных сообществ, находящихся на различных стадиях деграции и демуляции.

Значительное место в современном растительном покрове Средиземноморья занимают сообщества с доминированием видов сосны (*Pinus maritima*, *P. halepensis*, *P. brutia*), часто развивающиеся на месте сведенных жестколистных лесов. На это указывает наличие под пологом сосны кустарникового яруса, чрезвычай-

чайно близкого по составу к маквису. Установлено, что в зарослях кустарников семена сосен не прорастают, поэтому высказывается предположение о возобновлении сосны только после пожаров, которым сосняки и обязаны своим широким распространением. Другие виды сосен (*Pinus pinea* и др.), вероятно, всегда формировали эдафические варианты лесных сообществ на песчаных приморских отложениях.

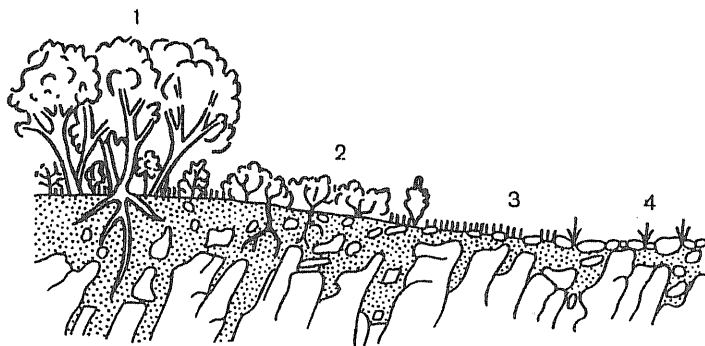


Рис. 17. Лес из каменного дуба на плотноизвестняковом субстрате и последовательные стадии его деградации (по Лемэ, 1973): 1 — лес из каменного дуба, 2 — гарига с кермесовым дубом, 3 — низкотравные выпасаемые луговины с участием коротконожки, 4 — открытые петрофитные группировки из молочая и коровяка

Различные виды сосен и кипарис наряду с некоторыми видами эвкалипта широко используются в лесопосадках. Распространение насаждений из этих деревьев еще более трансформирует и преобразует растительность Средиземноморья.

Калифорнийская область распространения жестколистной растительности занимает сравнительно узкую полосу тихоокеанского побережья. Для нее характерны формации, известные под названием чапараль, структурно и экологически аналогичные маквису. Их

образуют кустарниковые дубы (*Quercus agrifolia*, *Qu. chrysolepis*, *Qu. lobata*, *Qu. engelmannii*). Характерны также представители семейства маковых (*Dendromecon rigidum*), розоцветных, виды рода сумах (*Rhus*), виды семейства крушиновых. Особенно богато представлено семейство вересковых, в частности, к нему относится 18 видов кустарников рода *Arctostaphylos*.

В чапарале, в отличие от маквиса, отсутствуют деревья, что по мнению ряда исследователей, свидетельствует о коренном, первичном характере этих формаций. Отсутствие деревьев и первичный кустарниковый характер сообществ обусловлены недостаточным для произрастания деревьев количеством осадков (500 мм) в условиях средиземноморского климата.

Древесные формы в составе жестколистных формаций существовали, по-видимому, севернее, где количество осадков больше. Здесь леса из дуба (*Qu. kelloggii*, *Qu. lobata*), клена (*Acer macrophyllum*) с участием *Aesculus californica* из-за многократного выжигания сведены и уступили место чапаралю. Формации чапарала характеризуются устойчивостью по отношению к пожарам и быстрой демутацией. Однако интенсивная вырубка кустарников на топливо с выкорчевкой подземных частей растений привела на значительной площади к их полному исчезновению и развитию на его месте сообществ однолетников.

В южном полушарии жестколистные леса и кустарники распространены на всех континентах. Жестколистная растительность средней части Чили занимает территорию, которая в первую очередь осваивалась европейскими поселенцами, в связи с чем коренная растительность здесь подверглась существенной трансформации. Первичные жестколистные леса сохранились лишь кое-где в ущельях и по северным склонам гор.

Леса характеризуются небольшой высотой древостоя (10—15 м), в них доминируют деревья из сумачовых (*Lithraea caustica*), розоцветных (*Quillaja saponaria*) и лавровых (*Cryptocarya rubra*, *Beilshmidia miersii*) и др.

Физиономически (по форме роста, кроны и цвету листьев) эти деревья напоминают каменный дуб. Развит кустарниковый ярус, для которого характерны колючие формы. Своеобразие лесным формациям южной Америки придавала также пальма *Jubaea spectabilis*, в настоящее время почти полностью исчезнувшая.

Культурные насаждения, сменяющие сведенные жестколистные леса, имеют средиземноморский облик. Здесь хорошо прижились различные выходцы из Средиземноморья. Большинство сорняков и рудеральных растений — также типичные средиземноморцы. Территории, используемые под пастбища, заняты в настоящее время преимущественно разреженными насаждениями акации (*Acacia caven*), в нижних ярусах развиваются однолетники и некоторые многолетние растения. Характерно, что везде, где производится выпас скота или были регулярными пожары, широкое распространение получили европейско-средиземноморские растения, потеснившие представителей местной флоры.

На юге Африки жестколистные формации занимают небольшую площадь. Они сосредоточены в самой южной и юго-западной оконечности материка. При высоком физиономическом сходстве, которое обнаруживают жестколистные формации Африки с аналогичными формациями других регионов, они чрезвычайно своеобразны флористически. Область распространения жестколистных формаций в значительной степени совпадает с Капским флористическим царством (А. Л. Тахтаджян, 1978), и в них сосредоточено почти все его флористическое богатство. Здесь преобладают кустарниковые сообщества, сходные с маквисом физиономически, экологически и структурно, известные в литературе под названием фанбош, или финбос. Единственное дерево, входящее в состав этой формации, — серебряное (*Leucadendron argenteum*) из семейства протейных, иногда маслина (*Olea verrucosa*). Кустарники в этих сообществах достигают высоты 1—4 м. Верхний ярус, как правило, образуют различные представители

протейных, в нижних ярусах преобладают бобовые и многочисленные виды рода вереск. Иногда хорошо развит ярус полукустарников, много геофитов, которыми так богата Капская флора.

Основной фактор трансформации жестколистных формаций Африки — пожары, поэтому широко развиты различные стадии пирогенных сукцессий. Как и в других областях распространения жестколистной растительности, очень хорошо растут в лесонасаждениях Африки австралийские акации и некоторые субтропические сосны из северного полушария (*Pinus maritima*, *P. radiata*).

В Австралии сложно строго ограничить формации жестколистного типа вследствие слабой дифференциации лесов этого континента, обусловленной, в частности, абсолютным господством в лесах видов рода эвкалипт (их насчитывается около 600). Виды рода эвкалипт образуют все леса Австралии, за исключением отдельных районов восточного побережья. Все виды эвкалипта — деревья или кустарники высотой от нескольких до 100 м.

У большинства видов эвкалипта, за исключением произрастающих в гумидных районах, через некоторое время после прорастания в пазухе семян или первых двух пар листьев образуется вздутие, в котором откладываются запасные вещества. Вздутие обладает способностью формировать новые листовые почки, если верхняя часть проростка отмирает. Со временем вздутия сливаются, увеличиваются в объеме и, как два наплыва на стебле и в верхней части корня, нарастают вниз. Так образуется подземный лигнотубер. При уничтожении побега в результате лесного пожара, засухи или выпаса из лигнотубера вырастают все новые и новые побеги, причем сам он увеличивается в объеме. Эта особенность роста обуславливает высокую резистентность эвкалиптов к различным воздействиям и их способность к восстановлению после различного рода нарушений. В засушливых условиях формируются кустарниковидные эвкалипты — “малли”, характе-

ризирующиеся особой формой роста; из одного огромного лигнотубера вырастает несколько ветвей одинаковой толщины (Вальтер, 1974). Согласно последним исследованиям, повсеместное распространение эвкалиптов в Австралии связано, в частности, с воздействием пирогенного фактора в течение всего голоцена.

К жестколистым относятся леса “джарра”, расположенные в той части Юго-Западной Австралии, где при сумме осадков 600-1200 мм в год выражена резко летняя засуха. Леса этого типа связаны с господством *Eucalyptus marginata*, вместе с которым иногда встречается *Eu.calophylla*. Основной эдификатор этих лесов не превышает 40 м высоты при средней высоте 15—20 м. Древостой разреженный, сомкнутость крон редко достигает 0,5. Характерен нижний древесный ярус, образованный казуариной (*Casuarina preissii*) и видами банксии (*Banksia*) из семейства протейных. Хорошо развит кустарниковый ярус из бобовых, миртовых, протейных. Характерны так называемые травяные деревья — *Xanthorrhoea preissi*, *Kingia australis*, относящиеся к огнестойким породам. Пожары способствуют их расселению. Травянистый ярус очень богат по флористическому составу, характерно присутствие насекомоядных росянок (*Drosera*), которые в Юго-Западной Австралии представлены 47 видами. Обилие росянок в травянистом ярусе — показатель бедности почв питательными веществами.

Освоение территории, занятой лесами “джарра”, началось относительно недавно, поэтому, несмотря на участвовавшие пожары, леса сохраняют свои позиции в растительном покрове.

При уменьшении количества осадков до 500 мм развиваются разреженные леса с доминированием *Eu. redunca*. По мере увеличения сухости климата происходит увеличение числа видов эвкалипта, развиваются редкостойные разреженные насаждения, местами с хорошо выраженным кустарниковым ярусом из бобовых и протейных.

В условиях засушливого средиземноморского климата на наиболее бедных почвах, преимущественно песчаных, развиваются своеобразные низкорослые кустарниковые заросли пустошного типа. Здесь характерны разнообразные протейные (виды банксии), казуарина. Высота кустарников не превышает 0,75 м.

Леса лаврового типа, влажные субтропические леса преимущественно распространены в восточных секторах материков во влажных субтропических климатах. Там, где в субтропиках выпадают летние дожди и где годовая сумма осадков превышает 1000 мм/год, развиваются влажные субтропические леса как лиственные, так и хвойные. Наибольшие площади леса этого типа занимают на востоке Азии, на юго-востоке Северной Америки (Флорида и прилегающие к ней низменные районы). В южном полушарии лавровые леса представлены на всех континентах. Они тянутся по восточному побережью Австралии. Близки к ним формации острова Северный Новой Зеландии, сформированные преимущественно хвойными породами. Велика, по-видимому, площадь влажных лесов в Южной Америке, но граница между ними и тропическими лесами прослеживается очень плохо. Нужно сказать, что там, где нет орографически подчеркнутых рубежей, лавровые леса везде постепенно переходят в тропические, имеют с ними много общего в структурном и физиономическом отношении. Внешнее сходство лавровых лесов с тропическими увеличивается благодаря проникновению в них видов тропического распространения.

В отношении влажных субтропических лесов в литературе нет единства взглядов. Часто их относят к дождевым лесам умеренного климата, подчеркивая этим их влажный характер. Иногда эти леса называют теплыми вечнозелеными дождевыми лесами умеренного климата. В отечественной биогеографической литературе принято рассматривать лавровые леса как субтропические.

Влажные субтропические леса состоят из лиственных вечнозеленых пород, иногда с небольшой примесью листопадных. В некоторых случаях лиственные леса замещаются хвойными, образованными специфическими видами деревьев. Леса высокие и густые, со значительной сомкнутостью полога, часто с полидоминантным древостоем. Может быть два-три древесных яруса, велико участие в сложении сообществ лиан и эпифитов, в том числе и крупнолистных. Обилие фанерофитов и эпифитов сближает эти леса с тропическими. В отличие от последних в них велика роль гемикриптофитов. От тропических лесов влажные субтропические леса отличает меньшее видовое богатство деревьев, наличие двух-трех древесных ярусов, возрастание роли хвойных.

Для деревьев характерно специфическое строение листовой пластинки. Листья кожистые, свежезеленой окраски, с развитыми крупными межклеточниками. Почки у деревьев верхних ярусов защищены почечными чешуями, у деревьев нижних ярусов их может не быть.

Леса этого типа в *Восточной Азии* занимали огромные площади. В настоящее время они сохранились здесь лишь вблизи храмов и в глубоких труднодоступных ущельях. Лавровые леса произрастали к югу от реки Янцзы и к востоку от провинции Юньнань до побережья океана. Своеобразие этих лесов связано с богатством лавровых (род *Cinnamomum*), магнолий, камелий, чайных и других. В предгорьях эти леса замещались лесами из хвойных, с доминированием преимущественно сосны — *Pinus juannensis*, *P. armandii*.

Лавровые леса *Флориды* флористически близки к лесам Восточной Азии. Полностью субтропический характер они имеют на юге Флориды, где распространены сообщества из вечнозеленых широколиственных пород, с участием пальмы (*Sabal*). Совершенно своеобразны леса из хвойных, развивающиеся на переувлажненных участках, в которых основную роль играет болотный кипарис (*Taxodium distichum*).

Влажные леса *Австралии* в значительной степени сформированы видами палеотропической флоры и только в более южных частях появляются леса, доминантами которых являются эвкалипты и южный бук — типичные представители флоры умеренного южного пояса, относящейся к Австралийскому и Антарктическому флористическим царствам. Хвойные породы в лесах этого типа представлены видами каури (*Agathis*).

Специфика влажных лесов заключается также в широком распространении древовидных папоротников, последние особенно характерны для лесов Тасмании и Новой Зеландии. В различных типах сообществ, относящихся к лавровым лесам, установлены сложные взаимоотношения между эвкалиптами и южным букком, контролируемые пожарами. При большой частоте пожаров формируются чистые эвкалиптовые древостои. Однако один из наиболее высоких эвкалиптов (*Eucalyptus regnans*), достигающий 110 м высоты, сильно повреждается огнем и при значительной частоте пожаров постепенно выпадает из древостоя.

Своеобразные формации влажных субтропических лесов имеются на юго-западе Австралии, где при годовом количестве осадков более 1200 мм произрастают леса “кеппу”. В них господствует один из эвкалиптов — *Eu. diversicolor*. Древостои высокие (до 75 м), при небольшой сомкнутости крон. Хорошо развит кустарниковый ярус; имеются некоторые виды лиан. В травянистом ярусе присутствует папоротник — орляк, с большими, до 1,5 м листьями.

Леса, относимые к лавровому типу, занимают значительные площади в *Южной Америке*, причем, как на западной, так и на восточной периферии континента. На востоке развиты леса из араукарии (*Araucaria araucana*) с вечнозеленым подлеском из “матэ” (*Ilex paraguariensis*). На западной окраине к этому типу относятся, по-видимому, *вальдивианские* и отчасти *магелланговы* леса из вечнозеленых древесных пород, с участием видов из южного бука, многочисленных видов из семейств магнолиевых, лавровых и других. Харак-

терно участие многих хвойных: фицройя (*Fitzroya*), либоцедрус (*Libocedrus*); подлесок густой, много лиан и эпифитов.

Животное население. Особенности сезонной ритмики и ярусного распределения животного населения в субтропических древесно-кустарниковых формациях определяются характером сезонного распределения тепла и влаги. Жаркое сухое лето и прохладная влажная зима обуславливают одну или две депрессии активности у большинства животных. Пики активности приходится обычно на весенний и осенний периоды, когда сочетание условий влажности и температуры оказывается наиболее благоприятным.

Низкая влажность воздуха в летний период препятствует широкому заселению верхних ярусов сообщества влаголюбивыми организмами, поэтому, несмотря на наличие древесных и кустарниковых ярусов, подавляющее большинство влаголюбивых форм обитают лишь в почвенно-подстилочном ярусе. Зато обилие гумуса в почве, сухого травяного и листового опада обеспечивает в субтропических биомах богатые кормовые ресурсы разнообразному населению **животных-сaproфагов**.

Ввиду того, что сообщества субтропических лесов и кустарников размещаются обычно сравнительно узкими полосами и имеют широкие переходные полосы с тропическими сезонно-сухими лесами, саваннами и пустынями, с одной стороны, и лесами умеренных широт — с другой, набор видов и групп животных во многом родствен фаунам прилежащих биомов. Поскольку для типичных субтропических формаций “средиземноморского” типа характерен засушливый летний период, то проникновение ксерофильных видов из соседних аридных областей не встречает особых препятствий.

В наиболее засушливых вариантах субтропических кустарниковых сообществ, в которых проективное покрытие растительности невелико, вырисовывается пятнистость горизонтальной структуры животного на-

селения, особенно почвенно-подстилочного яруса. Основная масса почвенного населения в этих сообществах концентрируется под пологом одиночных кустарников, где больше накапливается отмершая растительная масса.

Многие регионы субтропических лесов и кустарников лежат на окраинных частях материков, по бережьям морей и океанов: северное и южное Средиземноморье, юг Африки, юг Австралии и т. п. Геоморфологическая структура этих ландшафтов сложна, что выражается в значительной пересеченности местности, в обилии скал и осыпей. Поэтому для описываемых сообществ характерно обилие видов — петробитонтов, адаптированных к жизни на скалах и каменистых осыпях, хотя такие участки составляют лишь незначительные вкрапления в ландшафт.

Животные-сапрофаги, потребляющие отмершую растительную массу, в субтропических сообществах весьма разнообразны. В эту группу входят термиты, дождевые черви, кивсяки, мокрицы, коллемболы, уховертки, тараканы, моллюски. В отличие от тропических биомов в субтропических сообществах термиты резко не доминируют над другими группами животных-сапрофагов, а во многих регионах играют второстепенную роль, уступая дождевым червям, кивсякам и мокрицам.

Дождевые черви пронизывают своими ходами и подстилку, и почву, совершают вертикальные миграции в зависимости от увлажненности почвы. В Средиземноморье доминируют дождевые черви семейства *Lumbricidae*, наиболее обычны виды родов *Lumbricus*, *Dendrobaena*. В этот регион входят и отдельные виды семейства *Glossoscolecidae*, более характерного для западного полушария и южных субтропических областей. В субтропиках Австралии, Южной Африки и Южной Америки преобладают дождевые черви семейства *Megascolecidae*, некоторые представители которого (*Megascolides australis*) могут достигать 2,5 м в длину.

Активно участвуют в переработке растительного опада двупарноногие — кивсяки. В субтропиках Сре-

диземноморья обычен крупный желтоногий кивсяк *Pachyjulius flavipes*. Мокрицы — наземные ракообразные, дышащие жабрами, укрытыми в углублениях нижней стороны сегментов их тела. Они способны существовать даже в засушливых местообитаниях. В описываемом регионе они обитают во влажных участках подстилки и активны лишь в ночное время. Верхний панцирь мокриц, образованный прочными обызвествленными тергитами, хорошо защищает этих ракообразных от высыхания. Одна из массовых мокриц имеет название *Armadillidium vulgare*, происходящее от испанского слова “armadillo” (броненосец). Название метко определяет ее внешность.

Дождевые черви и кивсяки обычно доминируют по биомассе среди почвенных сапрофагов, так как при большой индивидуальной массе они имеют обычно еще и высокую численность — 1-5 особей на квадратный метр, а плотность населения желтоногого кивсяка нередко около 20 особей/кв. м. Труднее поддается учету и сравнению численность, биомасса и роль в переработке растительного опада более мелких животных — микроартропод, среди которых ведущее положение занимают коллемболы, или ногохвостки. Эти едва заметные глазу примитивные насекомые относятся в основном к широко распространенным родам *Isotoma*, *Onychiurus*, *Folsomia*, *Hypogastrura*.

В почве и подстилке обитают также разнообразные личинки насекомых, в первую очередь жуков: пластинчатоусых, щелкунов, пыльцеедов, усачей, чернотелок. Часть личинок питается растительным опадом, а часть образует группу ризофагов — корнегрызущих животных.

На поверхности почвы в субтропических лесах и редколесьях многочисленны наземные брюхоногие моллюски. Обилие раковинных моллюсков, строящих раковину из углекислого кальция, а также высокое содержание этого соединения в покровах мокриц, кивсяков связано, очевидно, с обогащенностью почвы карбонатами. Последнее обуславливает высокое со-

держание кальция в листовом опаде, потребляемом в пищу животными-сапрофагами, и в зеленых тканях растений, поедаемых фитофагами.

Наиболее заметный вид раковинных моллюсков в средиземноморских субтропических лесах и кустарниковых зарослях — крупная (до 5 см “в высоту”) виноградная улитка *Helix pomatia*. Она питается листьями деревьев и кустарников, а в освоенных ландшафтах специализируется на листьях виноградной лозы.

Помимо раковинных брюхоногих моллюсков в наземном ярусе, а также и на листве кустарников можно обнаружить различных голых слизней (роды *Arion*, *Limax*, *Agriolimax*), некоторые из них достигают 10 см в длину. Слизни поедают в основном листву растений, а также плоды, грибы, лишайники, водоросли.

Потребители зеленой массы растений широко представлены среди насекомых. В субтропических лесах и кустарниковых зарослях в эту трофическую группу входят жуки-листоеды, пластинчатоусые, чернотелки. В наземном ярусе господствуют разнообразные саранчовые. Многие насекомые — цикады, тли, червецы, щитовки, клопы — сосут соки живых растений.

Растительоядные и, в частности семяоядные птицы, многочисленны в субтропических лесах во все сезоны года несмотря на то, что большинство из них является мигрантами. На смену гнездящимся в летний период видам, отлетающим в тропические широты, появляются зимующие виды птиц, прилетающие из лесных биомов умеренных широт. В отличие от саванн и редколесий, где среди зерноядных птиц доминируют ткачиковые, в субтропиках мы видим в основном представителей семейств вьюрковых (*Fringillidae*) и овсянковых (*Emberizidae*). В субтропиках Средиземноморья наиболее разнообразны вьюрковые: зяблик, щегол, коноплянка, зеленушка, дубонос, канареечный вьюрок. Они демонстрируют не только видовое, но и родовое разнообразие. Овсянковые менее разнообразны и все относятся к одному роду *Emberiza*. В субтро-

пических лесах Северной Америки ведущая роль в этой группе птиц-семяноядов переходит к овсянковым, представленным многими видами родов *Spizella*, *Zonotrichia*, *Junco* и других. К группе зерноядных птиц отчасти примыкают жаворонки, среди которых в Средиземноморье самые обычные — хохлатый и большой степной. Эти птицы помимо растительных кормов потребляют также мелких беспозвоночных.

Млекопитающие-фитофаги многочисленны, среди них особенно разнообразны представители *отряда грызунов*. В Средиземноморье грызуны-семянояды, поедающие желуди, орехи, семена хвойных пород, — это сони (*Gliridae*), белки (*Sciuridae*), лесные мыши (*Apodemus*).

В восточном Средиземноморье обитает кавказская белка *Sciurus anomalus*, а в горах Атласа живет магрибская белка *Atlantoxerus getulus*, питающаяся плодами эндемичного кустарника аргании — *Argania sideroxyylon* из семейства сапотовых.

В субтропических лесах Северной Америки помимо разнообразных беличьих в группу грызунов-фитофагов входят также хомяковые *Cricetidae*, заменяющие отсутствующих в западном полушарии мышинных.

Копытные также участвуют в утилизации растительной массы. Они поедают траву, листья и ветви деревьев и кустарников, собирают упавшие на землю плоды. Некоторые копытные всеядны: наряду с растительными кормами поедают почвенных беспозвоночных. Это кабан (*Sus scrofa*) в средиземноморских лесах и ошейниковый пекари (*Tayassu*) в субтропических лесах западного полушария. Веточные корма потребляет бородатый, или безоаровый козел (*Capra aegargus*), предок домашних коз, которые ныне практически истребили всю древесно-кустарниковую растительность во многих областях Средиземноморья. Преимущественно травянистые корма поедает мелкий горный баран средиземноморских субтропиков — муфлон (*Ovis ammon musimon*). В субтропических кустарниковых за-

рослях Северной Америки — чапарале — обитает чернхвостый олень, или олень-мул (*Odocoileus hemionus*). В южноамериканских субтропических формациях еще сохранился очень редкий мелкий олень с неветвящимися короткими рогами — южный пуду (*Pudu pudu*).

В субтропических лесах Южной Австралии основными потребителями растительных кормов в древесном ярусе являются посумы, например кольцехвостый посум (*Pseudocheirus peregrinus*), а в наземном ярусе — валлаби и кенгуровые крысы.

Среди *животных-зоофагов* доминируют муравьи, имеющие наземные гнезда, но в поисках пищи обследующие все ярусы сообщества. Наиболее типичные хищные муравьи относятся к родам *Formica*, *Camponotus*, *Crematogaster*. Много хищных видов среди ос, жуков-жужелиц, стафилинид. Кубышки саранчовых пожирают личинки жуков-нарывников (*Mylabris*), а личинки мух-жужжал (*Bombyliidae*) паразитируют не только на саранчовых, но и на личинках пчел и гусеницах бабочек.

Наземные членистоногие включают также хищных пауков, скорпионов, сколопендр. Тарантулы роют в почве вертикальные норки и активно охотятся ночью в окрестностях убежища. Характерны длинноногие многоножки-скутигеры, или мухоловки (*Scutigera coleoptrata*), охотящиеся по ночам на спящих мух.

Позвоночные зоофаги включают лягушек, жаб, ящериц, змей, насекомоядных и хищных птиц, из млекопитающих — землероек, ежей, летучих мышей и представителей отряда хищных. Среди земноводных помимо наземных форм есть и древесные — квакши рода *Hyla*. Из умеренных широт сюда заходят хвостатые земноводные — тритоны и саламандры, придерживающиеся влажных и тенистых местообитаний. Ящерицы наиболее заметны в каменистых и скальных местах (стенная ящерица — *Lacerta muralis*). В западном Средиземноморье обитает жемчужная ящерица — *Lacerta lepida*, достигающая 75 см в длину, ловко лазающая по стволам деревьев.

Из насекомоядных птиц самые обычные славки, синицы, дрозды, соловьи, шурки, из хищных — мелкие соколы, например, средиземноморский *Falco biarmicus*, чеглок, степная пустельга и ястребиные — красный коршун и другие. Из хищных зверей обычны представители семейства куньих — ласка, барсук, редко встречаются сильно истребленные человеком лесной кот, шакал и волк. Однако ареалы крупных хищников выходят далеко за пределы средиземноморских субтропических формаций.

По общим запасам биомассы различные варианты субтропических лесов, редколесий и кустарников могут различаться на целый порядок в зависимости от условий увлажнения и, соответственно, от густоты и высоты древесного яруса. Наиболее пышные влажные субтропические леса имеют запасы биомассы, сравнимые с некоторыми вариантами влажнотропических лесов — до 500 т/га сухого органического вещества. Умеренно влажные субтропические леса имеют около 300 т/га сухой биомассы. Наименьшие запасы биомассы наблюдаются в наиболее распространенных субтропических кустарниковых сообществах (маквис Средиземноморья, чапараль Северной Америки), растущих в относительно засушливых условиях, — всего около 50 т/га. Продукция субтропических формаций также изменчива: от 30 т/га в год сухого органического вещества во влажных субтропических лесах до 10 т/га в год в маквисе и чапарале. При этом в наиболее богатых сообществах продукция относительно ниже (около 6%), чем в маквисе и чапарале — до 20% от общего запаса биомассы. Такое изменение соотношения биомассы и продукции объясняется выпадением древесного яруса, медленно обновляющегося в годовом ходе обмена вещества и увеличением роли травяного яруса, ежегодно сменяющего надземную часть биомассы.

ГЛАВА IV. БИОМЫ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ УМЕРЕННОГО ПОЯСА

Широколиственные, или летнезеленые, леса занимают большие площади в умеренных широтах северного полушария, в южном полушарии леса этого типа распространены крайне ограничено.

Летнезеленые широколиственные леса, в отличие от бореальных хвойных, не образуют единой зоны и занимают в Европе, Азии и Северной Америке разобщенные территории с влажным, умеренно влажным климатом и ослабленной континентальностью. Климат областей распространения лесов этого типа умеренно прохладный, осадки распределены в течение года относительно равномерно, их количество варьирует в довольно широких пределах, что отражается на разнообразии типов лесов. Характерен перерыв в вегетации, обусловленный зимними холодами. В зависимости от степени континентальности климата зимы могут быть почти безморозными (приатлантические районы Европы) или же с устойчивыми морозами при мощном снежном покрове. В зависимости от этого в разной степени выражены листопадность и зимнезеленость, особенно в нижних ярусах леса.

Для летнезеленых широколиственных лесов умеренного пояса характерно большое разнообразие дендрофлоры, видов кустарников и травянистых растений. Это определяет разнообразие типов широколиственных лесов. В составе флоры лесов различных областей мало общих видов. Связи проявляются преимущественно на

родовом уровне. Леса Азии и Северной Америки обнаруживают большую флористическую близость, чем леса Азии и Европы.

Северные границы распространения летнезеленых широколиственных лесов определяются продолжительностью холодного периода и (или) недостатком летнего тепла. В распределении отдельных пород существенную роль, по-видимому, играют поздневесенние и раннелетние заморозки, особенно губительные для подроста.

На южных границах основным лимитирующим фактором является влажность. Ее недостаток определяет переход к степям. Переход к хвойным бореальным лесам осуществляется очень постепенно, выделяется полосу смешанных хвойно-широколиственных лесов (см. хвойные леса). Южные границы типа в общем более резкие. На контакте с травянистыми формациями умеренного пояса выделяется зона лесостепи.

Леса характеризуются сомкнутым верхним древесным ярусом, нижние древесные ярусы или очень разреженные, или отсутствуют. Многие широколиственные породы дают корневую и пневую поросль, порослевые древостои более низкорослы и более сомкнуты. Это отрицательно сказывается на развитии нижних ярусов.

В зависимости от экологии древесных пород и условий местообитания древостой может быть моно-, олиго- и полидоминантным. Различные виды бука, как правило, образуют монодоминантные древостои. Дуб черешчатый в Европе по мере нарастания континентальности климата остается единственным доминантом (дубравы Заволжья).

Кустарниковый ярус варьирует от хорошо развитого до крайне разреженного.

Лианы, как правило, мало свойственны летнезеленым широколиственным лесам, но в некоторых регионах (Восточная Азия, южная часть приатлантических лесов Северной Америки) они весьма обильны. В Европе лианы чаще всего встречаются в долинных и

иногда встречается эпифитный папоротник-многоножка (*Polypodium vulgare*).

Травянистый покров образован многолетними видами, различными в экологическом отношении. Выделяются тенелюбивые мезофильные травы с длительным периодом вегетации. Часть из них в мягкие зимы не прекращает вегетации. Характерны цветущие весной растения, когда под полог леса поступает много света. Они заканчивают свое надземное существование после распускания листьев на деревьях.

Во влажном климате приморских районов в состав травянистого яруса входят многие вечнозеленые виды, доля участия которых понижается в континентальных районах. При увеличении сухости воздуха, на более бедных почвах, а также при выпасе и вырубках распространение получают более светолюбивые и сухолюбивые виды. Горизонтальное сложение травянистого яруса отличается мозаичностью.

Широколиственные леса с давних пор подвергались выкорчевке с последующей распашкой земли, постоянной вырубке, часто сопровождавшейся направленной сменой пород. Во всех областях распространения широколиственных лесов коренные лесные формации заменены различными производными сообществами, которые также постоянно находятся под влиянием выпаса скота, рекреационной нагрузки и так далее. Значительные площади, занятые прежде лесами, освоены в настоящее время под сельскохозяйственные угодья.

Европейские широколиственные леса флористически самые бедные, относительно просты в структурном отношении и чрезвычайно сильно изменены деятельностью человека. Основные лесообразователи — виды бука, дуба; роль каштана, как и граба, ясеня и липы, ограничена. Коренных лесов на территории Европы не сохранилось. В процессе многовекового антропогенного воздействия ареалы одних пород лесообразователей искусственно сокращались, а других расширялись.

В приморских районах Европы с влажным теплым климатом ограниченную площадь занимают леса, образованные каштаном (*Castanea sativa*). В состав древесного полога этих лесов кроме каштана входит также бук. Во втором ярусе и подлеске присутствуют вечнозеленые виды, имеются лианы. Многие растения травянистого яруса относятся к факультативно-зимнезеленым видам и в мягкие зимы не прекращают вегетацию. Распространение каштановых лесов ограничено, северная граница проникновения каштана проходит по реке Рейн и южному склону Карпат.

На остальной территории Европы господствуют буковые и дубовые леса с различной примесью липы, граба и других пород. В восточные, более континентальные районы и на границу со степными формациями распространяются только дубовые леса.

Бук, будучи породой, требовательной к условиям увлажнения, тепла и почвенного плодородия, проникает на восток не только до Карпат, но изолированно произрастает также в Крыму и на Кавказе, где рядом авторов выделяются особые его виды — крымский и восточный. Бук лесной (*Fagus sylvatica*) — один из ценнообразователей широколиственных лесов Западной и центральной Европы.

Из древесных пород, произрастающих в Западной и Центральной Европе, бук осваивает наиболее широкий спектр местообитаний и образует зональные сообщества. По мере нарастания континентальности бук вытесняется грабом (*Carpinus betulus*), который при дальнейшей нарастании сухости сменяется дубом.

В приатлантических районах Европы, где преобладают кислые и постоянно влажные почвы, бук приурочен к карбонатным водопроницаемым отложениям. Таким образом, он как лесообразователь теряет свое значение на выщелоченных почвах приатлантических районов Европы и в самых засушливых областях Центральной Европы (Верхнерейнская низменность, средняя Чехия, южная Моравия и др.).

В пределах области с господством буковых лесов распространение этого вида лимитируется эдафическими факторами. Бук избегает легких песчаных и суглинистых, а также переувлажненных, с застойным режимом почв. В этих условиях часто развиваются дубово-грабовые леса.

Бук — порода теневыносливая, под пологом леса освещенность низкая, сокращается количество тепла, поступающее в нижние ярусы. Это сказывается на температуре не только воздуха, но и почвы. Характерна хорошо развитая лесная подстилка, препятствующая развитию мохового покрова.

Ранней весной, до распускания листьев деревьев, вегетируют эфемероиды (*Dentaria quinquefolia*, *D. Glandulosa*, *Anemone ranunculoides*, виды *Gagea*, *Coridalis* и др.), не образующие сомкнутого покрова. Эфемероидов в буковых лесах меньше, чем в дубовых, но они вегетируют дольше благодаря высокой влажности воздуха. Присутствуют некоторые лианы, например, плющ.

Среди растений травянистого яруса много видов, приспособленных к существованию в условиях высокого затенения, характерно сочетание как неморальных (пролесник, ясенник, цирцея (*Mercurialis perrenis*, *Asperula odorata*, *Circea luttetiana* и др.), так и бореальных (кислица *Oxalis acetosella*) элементов.

Чаще всего бук образует чистые древостои (так называемые бучины), но в зависимости от условий местообитания совместно с ним могут произрастать граб, экологически и фитоценотически близкий буку дуб черешчатый, липа и другие породы. Ввиду высокой теневыносливости бук плохо переносит сплошные рубки и лучше возобновляется при выборочных.

Ареал дубовых лесов охватывает территории, различающиеся весьма существенно по условиям увлажнения. Дубовые леса распространены от Англии до восточных, наиболее континентальных районов распространения широколиственных лесов в Европе. При изменении условий существования меняется состав

древостоя, в который могут входить другие древесные породы, в том числе и вечнозеленые, а также состав кустарникового и травянистого ярусов.

Основной эдификатор — дуб черешчатый (*Quercus robur*), проникающий на север в таежную зону и образующий островные леса в лесостепи и на юго-востоке европейской части СССР в зоне степей. Дуб черешчатый — сравнительно зимостойкий и одновременно довольно засухоустойчивый вид, значительно более светолюбивый, чем бук и граб. Некоторую роль в составе дубовых лесов Средней Европы играет скальный дуб (*Qu. petraea*), часто произрастающий совместно с черешчатым и выходящий в первый ярус древостоя. Определенную роль играют клен остролистный, ильм, груша, яблоня, граб. Последний принимает участие в формировании смешанных дубово-грабовых лесов.

Выделяется несколько типов дубовых лесов, географически замещающих друг друга.

В приатлантических районах Европы с морским климатом развит приморский тип, для которого характерно участие в составе древостоя некоторых вечнозеленых пород, например, земляничного дерева (*Arbutus unedo*). В подлеске присутствуют вечнозеленые растения — рододендрон, тисс, в травянистых ярусах сочетаются виды неморального комплекса и некоторые теплолюбивые субтропические папоротники.

По мере движения на восток выпадают вечнозеленые породы, в среднеевропейских дубравах в состав древостоя входят дуб скальный, липа, клен остролистный, ильм. Второй древесный ярус образуют груши, яблони, граб. Как правило, хорошо развит подлесок. Его образуют лещина (*Corylus avellana*), боярышник (*Crataegus monogyna*, *C. kyrtostyla*), свидина (*Thelycrania australis*), кизил (*Cornus mas*), бересклет (*Evonimus europea*, *Ev. verrucosa*) и другие кустарники. Богат и разнообразен травянистый покров.

Со времен средневековья дуб в лесах Европы долгое время был предпочитаемой древесной породой. Его специально насаждали, поскольку дубравы служили ме-

стом откорма свиней. Выращивались низкоствольные насаждения, дающие большое количество желудей. Выпас свиней в течение нескольких веков привел к известному изменению травянистого покрова. Вытаптываемая и разгребая подстилку, свиньи способствовали уменьшению обилия одних и увеличению обилия других видов. В результате дубовые леса заняли значительную часть местообитания буковых лесов. Такая тенденция сохранялась до XVIII века. Затем резко возросло значение бука, древесина которого стала широко использоваться на топливо и для получения древесного угля. Предпочтение буку в лесном хозяйстве Средней Европы отдавалось до половины XIX века. Это привело к увеличению площади его насаждений. Со второй половины XIX века культура бука становится нерентабельной. Возрастает интерес к хвойным породам, древесина которых широко используется для производства бумаги, поэтому хвойные леса местами сменили лиственные (рис. 18).

Следовательно, повсеместное распространение получили различные типы производных лесных насаждений. Коренные леса практически не сохранились. Общим отражением изменения условий местообитаний в результате многовекового воздействия является смена мезофильных типов леса более ксерофильными.

К востоку от границы бука происходит смена зональной растительности, в междуречьи Вислы, среднего Днестра и Днепра формируются грабовые и дубово-грабовые леса, восточнее они сменяются дубовыми.

Коренные сообщества зоны широколиственных лесов Русской равнины — дубравы. Лишь на востоке к дубу в качестве содоминанта присоединяется липа, и здесь выделяются приволжские и предуральские дубово-липовые леса. В доагрикультурный период дубравы покрывали значительные пространства водоразделов. В настоящее время в измененном виде сохранились лишь небольшие массивы на неудобных для земледелия участках и в заповедниках.

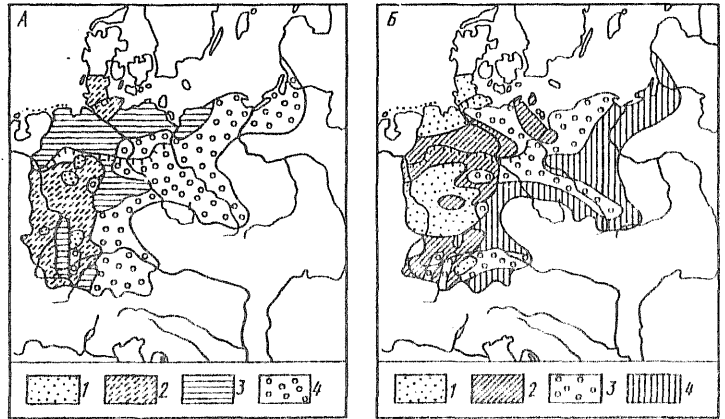


Рис. 18. Карта состава лесов на территории Средней Европы (по Вальтеру, 1982): А — в средние века (1300 г.) — 1 — чистые лиственные леса, 2 — лиственные (51-75%) и хвойные породы (49-25%), 3 — хвойные (51-75%) и лиственные (49-25%), 4 — хвойные (76-99%) и лиственные (24-1%) породы; Б — около 1900 г. — 1 — чистые лиственные леса, 2 — лиственные древесные породы с небольшой примесью хвойных, 3 — хвойные древесные породы с небольшой примесью лиственных, 4 — чистые хвойные леса

По мере движения к югу в связи с ухудшением атмосферного увлажнения дубовые леса уходят с водоразделов в долины рек и балки, образуя в степной зоне пойменные и так называемые байрачные леса.

Самое сложное строение и состав имеют леса Белоруссии и Правобережной Украины. Кроме дуба в состав их древостоя входят липа, ясень, ильм, граб. В подлеске развиты лещина, бересклет, терн. В травянистом покрове присутствуют некоторые западные виды (здесь проходит их восточная граница) — *Galantus nivalis*, *Carex brevicolis*, *Scilla bifolia*.

Среднерусские дубравы характеризуются обеднением видового состава и более простым строением. До Поволжья доходит ясень, бассейном Дона ограничено распространение европейского бересклета и свидины. Более однообразным становится травянистый покров,

в котором доминируют зеленчук, сныть обыкновенная, осока волосистая.

Своеобразны дубово-липовые и липовые приволжские и предуральские леса. Липа весьма теневыносливая, холодостойкая, но требовательная к температурным условиям в период вегетации порода. Она сильно воздействует на среду (в частности, опад липы улучшает почвы) и часто оказывается эдификатором. В древостой помимо липы входят ильм и клен, характерен богатый подлесок. в травяном покрове принимают участие виды высокотравья — *Aconitum excelsium*, *Cacalia hastata*, *Stachis sylvatica* и другие. Многие авторы полагают, что липа образует коренные леса только в Предуралье и Поволжье. Согласно другим исследователям, в доагрикультурный период липовые леса простирались широкой полосой на севере области распространения широколиственных лесов Русской равнины, а на юге преобладал дуб. По мнению Г. Ф. Морозова (1949), в условиях континентального климата липа замещает бук.

Длительное время липа истреблялась на хозяйственные нужды. Известно, какое широкое применение в быту дореволюционной многомиллионной крестьянской России имели лапти, кули, рогожа, различные хозяйственные поделки из липы. По-видимому, этими причинами объясняется современное ограниченное распространение липовых лесов в Восточной Европе.

Постоянное воздействие человека изменило структуру растительного покрова, широкое распространение получили редкостойные леса, заросли кустарников; луговая растительность заняла местообитания лесов. В переувлажненных местообитаниях луговые сообщества сочетаются с ольшаниками. В настоящее время луга — объект различных мелиоративных воздействий, поэтому произрастающие здесь сообщества относятся к полукультурным или культурным.

Лиственные леса Азии охватывают восточные районы Китая, часть Японских островов, юг полуострова

Кореи и Приморского края. С ботанико-географической точки зрения специфика этих лесов определяется в первую очередь поразительным видовым богатством деревьев, кустарников и трав, причем значительная часть видов деревьев и кустарников относится к древним родам.

Отсутствие резко выраженных природных рубежей и плавное изменение климатических показателей определяют наличие широкой переходной полосы между лесами широколиственными и субтропическими — так называемых смешанных мезофильных лесов. На Японских островах эти леса распространены между 38 и 43° с. ш. и характеризуются удивительной смесью вечнозеленых и лиственных пород, местами со значительным участием хвойных. Здесь имеется несколько видов дуба (*Qu. dentata*, *Qu. glandulifera*), из которых *Qu. grosselata* достигает 50 м высоты при значительном диаметре ствола. Многочисленны виды клена, ореха, вяза, березы, магнолии, ясеня, ольхи, сливы, вишни. Во втором и третьем ярусах древостоя присутствуют виды магнолиевых, аралиевых и другие.

Вечнозеленые деревья второго и третьего ярусов, а также некоторые кустарники нередко цветут в начале зимы, после опадения листьев у листопадных пород, а некоторые — даже после выпадения снега (виды аралии, камелии, волчегодника).

Обычно хорошо развит травянистый покров, характеризующийся выраженной сменой аспектов. Многим видам травянистых растений этих лесов свойствен гигантизм, связанный с условиями мягкого влажного климата. Разнообразие видов, определяющее полидоминантность древостоя и его сложную структуру, характерно и для собственно широколиственных лесов Азии. По сравнению с европейскими лесами в них повышена роль лиан и папоротников-эпифитов.

В Северной Америке широколиственные леса распространены только в восточной части континента и отсутствуют на западе. Признано, что современные леса — дериваты более теплолюбивых лесов умерен-

ного типа, имевших в прошлом более широкое распространение.

Рассматривая систему ботанико-географических зон Северной Америки, Б. А. Юрцев полагает, что в процессе развития природы в плейстоцене и голоцене полоса неморальной растительности на Тихоокеанском побережье выпала из системы природных зон. Ее гомологом в известной степени, по мнению Б. А. Юрцева, являются леса из секвойи, а также хвойно-лиственные и дубовые леса межгорных депрессий в более континентальном климате южной части области распространения темнохвойных лесов.

Первых европейцев, ступивших на землю Северной Америки, поразили видовое разнообразие и богатство состава деревьев, обилие кустарников, а также лиан из семейства виноградовых (*Vitis*, *Ampelopsis* и др.). После бедных по составу и простых по структуре европейских леса Северной Америки производили неизгладимое впечатление.

Между лесами Восточной Азии и Северной Америки обнаруживается известное сходство, усиливающееся благодаря сохранению в них большого числа представителей древней листопадной флоры. Характерно большое разнообразие видов деревьев, с чем связаны пестрота и наличие двух-трех ярусов древостоя. Доминантами древостоя являются виды дуба, клена, платана, вяза, ясеня, ореха, тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*) и другие. Значительную роль в составе лесов играет большое число видов гикори (*Carya*).

Основные изменения лесов Северной Америки под воздействием человека начались в XIX веке. До этого времени завозились растения из Европы и Азии, многие из них хорошо приживались в новых условиях. В ограниченных размерах раскорчевка и распашка проводились еще индейцами, среди которых были искусные земледельцы. В настоящее время значительные площади заняты посевами сельскохозяйственных культур, распространены вторичные насаждения. В наиболь-

шей степени леса сохранились в холмистых районах к югу от Аппалачей, в долинах рек.

Коренные леса полидоминанты со средней высотой древостоя 20—30 м и отдельными деревьями (например, вашингтонов дуб — *Qu. pinus*), достигающими 50 м высоты. Основные лесообразователи — *Castanea dentata*, *Qu. coccinea*, *Liriodendron tulipifera*, *Fagus grandiflorus*, *Betula lutea* и другие. Обильны лианы (виды *Vitis*, *Parthenocissus*, *Ampelopsis* и другие), травянистый покров богат по видовому составу и сложен по структуре. Завезенный из Европы в начале XX века гриб *Endouithia parasitica* вызвал массовое отмирание каштана. И каштановые леса, составлявшие около 1/10 всех лесов США, уступили место дубовым и дубово-гикоревым лесам.

Ксерофильные варианты лесов развиваются на южных склонах с маломощными почвами. Их древостой образуют дубы (*Qu. alba*, *Qu. coccinea*), гикори (*Caria pecan*) и другие. В подлеске развиты *Vaccinium vacillans*, *Gaylussacia baccata*. На участках с более мощными почвами произрастают мезофильные варианты лесов с полидоминантным древостоем (*Acer saccharum*, *A. rubrum*, *Liriodendron tulipifera*, *Qu. prinus*, *Aesculus jstandra* и многие другие). В долинных лесах доминируют платан, тюльпанное дерево, черная береза. Западнее, в районах с более континентальным климатом уменьшается количество видов деревьев; характерны дубовые и дубово-гикориевые леса. Некоторые из дубов, свойственные этим лесам, сохраняют и даже усиливают свои позиции во вторичных насаждениях.

В южных районах наблюдается очень постепенный переход от широколиственных к субтропическим лесам Флориды. Произрастают сложные по составу леса с доминированием дуба (виргинского, лавролистного, черного) с участием американского бука, крупноцветковой магнолии и некоторых других деревьев. Обильны эпифиты (например, тилляндсия, свешивающаяся космами со стволов и ветвей деревьев). Много лиан. Отсутствие резких природных рубежей определяет про-

никновение в леса некоторых субтропических элементов. Очень своеобразны свойственные этой территории *сосновые леса* из нескольких видов сосен (*Pinus taeda*, *P. echinata*, *P. palustris*, *P. serotina*, *P. clausa*), приуроченные к песчаным почвам. В их травянистом покрове господствуют злаки — различные виды *Andropogon*, *Aristida*, *Panicum*, *Paspalum*, некоторые осоковые.

В северных районах распространения широколиственных лесов уменьшается видовое разнообразие деревьев, снижается ценотическая роль дуба, основное значение в сообществах получают виды клена, в первую очередь, сахарный клен. В древостое участвуют американская липа, желтая береза, ясень и некоторые другие.

Таким образом, листопадные широколиственные леса флористически своеобразны в каждой из областей, но обладают сходством на родовом уровне и характеризуются общими структурными признаками и сходным набором жизненных форм.

В умеренных широтах южного полушария климат очень влажный, с ровным годовым ходом температур, поэтому преобладают вечнозеленые лиственные леса, слабо отграниченные структурно и флористически от субтропических. Некоторыми исследователями субтропические и умеренные леса южного полушария рассматриваются как единое образование — дождевые леса умеренных и субтропических широт южного полушария.

Облик лиственных лесов южного полушария определяют доминирующие виды южного бука (*Nothofagus domboui*, *N. obliqua*), по большей части вечнозеленые. Г. Вальтер отмечал факультативное проявление листопадности у одного из видов южного бука, характерного для лесов Австралии.

Листопадные леса с доминированием *Nothofagus obliqua* свойственны небольшому участку Тихоокеанского побережья Южной Америки. Подлесок в этих лесах, как правило, образован вечнозелеными видами с мелкими кожистыми листьями, как и нижние ярусы

древостоя. Значительно участие лиан и эпифитов, преимущественно папоротников.

Животное население. Хорошо выраженная ярусная структура широколиственных лесов, наличие сомкнутого древесного яруса высотой до 30 м над землей, обильная подстилка и мощный гумусовый горизонт обеспечивают полный спектр ярусов животного населения этого биома. Лишь травяные и кустарниковые ярусы несколько подавлены наличием древесных крон, затеняющих в летнее время нижние ярусы леса. Однако и для этих ярусов благоприятен ранневесенний период, до распускания листьев деревьев, а в остальное время вегетационного периода нижние ярусы развиваются пятнами, на освещенных участках леса. К этим пятнам и привязаны скопления животных, в первую очередь *фитофагов*.

Сезонность годового цикла и гигротермического режима, теплое влажное лето и холодная зима со снежным покровом обуславливают четкую сезонную динамику активности животных. На зиму пойкилотермные животные впадают в состояние анабиоза. Из гомойотермных животных (птицы и млекопитающие) одни мигрируют в более теплые регионы, другие впадают в спячку или зимний сон и лишь немногие сохраняют круглогодичную активность, переходя на специфические корма (кора и ветви деревьев, насекомые, спящие под корой, и т. п.).

Опад древесных и кустарниковых пород формирует мощный слой подстилки. Постепенно через ряд стадий разложения листовая опад переходит в горизонт гумуса. Деятельность по утилизации отмершей растительной массы в широколиственных лесах осуществляет обширная и разнообразная группа *животных-сапрофагов*. Ведущую роль в этом отношении играют дождевые черви семейства *Lumbricidae*, наиболее обычны виды из родов *Lumbricus* и *Allolobophora*. Остальные группы сапрофагов заметно уступают дождевым червям по общей биомассе и по роли в переработке опада. Однако и двупарноногие многоножки, кивсяки и почвенные нематоды —

круглые черви, и первичнобескрылые насекомые — ногохвостки, или коллемболы, и почвенные клещи — орибатиды, и мелкие родичи дождевых червей — малощетинковые кольчатые черви энхитреиды (*Enchytraeidae*), известные под названием “горшечных червей”, — все эти разнообразные сапрофаги вносят свой вклад в переработку листового опада на всех стадиях разложения и во всех горизонтах почвенного и подстилочного ярусов.

Вместе с сапрофагами почвенный ярус населяют потребители живой корневой массы растений — *ризофаги*. К ним относятся личинки насекомых, главным образом жуков: жесткие, с плотными покровами личинки жуков-щелкунчиков (*Elateridae*), называемые проволочниками, белые жирные личинки пластинчатоусых жуков, живущие в почве по несколько лет до окукливания. Из них наиболее типична личинка майского жука (*Melolontha melolontha*).

В нижней и средней части древостоя, в стволах и ветвях деревьев поселяются *насекомые-ксилофаги* — потребители древесины. Это личинки усачей-дровосеков, пластинчатоусых (например, крупные личинки жука-олена — *Lucanus cervus*). Кору поедают личинки златок.

В кронах лиственных пород деревьев обильны *насекомые-хлорофитофаги*, поедающие зеленые ткани листьев. Среди них доминируют гусеницы различных бабочек — пядениц, шелкопрядов, листоверток, личинки (ложногусеницы) пилильщиков, взрослые формы (имаго) жуков-листоедов, хрущей, в частности, упомянутые уже майские жуки.

Особую группу насекомых-фитофагов образуют сосущие виды — тли, червецы, цикады, листоблошки (*Psyllidae*), цикадки (*Jassidae*), клопы.

Некоторые из упомянутых насекомых-хлорофитофагов (зеленоядов) склонны к периодическим массовым размножениям. Известны, например, вспышки численности зеленой дубовой листовертки (*Tortix viridana*). Полчища ее гусениц оголяют деревья. Таких насекомых принято называть вредителями леса. Дей-

ствительно, во время массового нападения листовертки объединенный, с голыми сучьями, будто мертвый, дубняк являет жалкую и печальную картину. Однако деревья после такого нашествия не погибают и на следующий год снова покрываются листвой. В равновесной естественной экосистеме леса такие периодические вспышки являются закономерностью, а отнюдь не губительным бедствием. В такой год зеленая листовая масса, съеденная листоверткой и выпавшая на почву в виде дождя экскрементов, быстро минерализуется и вскоре возвращается к растениям в виде элементов минерального питания, минуя животных-сапрофагов, которые заняты переработкой листового опада прошлых лет. Следовательно, раз в несколько лет массовая вспышка листогрызущих насекомых позволяет как бы подтолкнуть круговорот веществ в экосистеме, резко ускорив миграцию элементов по трофическим уровням. Такие периодические “встряски”, очевидно, полезны и необходимы в жизни естественной экосистемы, поэтому называть листогрызущих насекомых “вредителями” леса не вполне корректно. Иное дело, когда подобные вспышки численности насекомых-фитофагов происходят в эксплуатируемых человеком естественных сообществах или тем более агроценозах. В этой ситуации человек намеревается сам изъять определенную часть продукции фитомассы, а насекомые ее уничтожают раньше и тогда закономерно рассматриваются как вредители.

Немало фитофагов и среди позвоночных. В наземном ярусе обитают мелкие грызуны. В евразийских лесах это лесная рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), лесная и желтогорлая мыши (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*), в широколиственных лесах Северной Америки — внешне похожие на мышей белоногий хомячок (*Peromyscus leucopus*), золотистый хомячок (*Ochrotomys nuttalli*). Эти американские представители семейства хомяковых замещают в Новом Свете отсутствующих мышей и конвергируют с ними по чертам строения, экологии и поведения. И евразиазиатские мыши,

и американские хомячки, хотя и проводят много времени в наземном ярусе, могут хорошо лазать по стволам деревьев, в дуплах которых нередко и устраивают свои гнезда. В летнее время и мыши, и хомячки разнообразят свою растительную диету мелкими насекомыми.

Крупные копытные участвуют в потреблении зеленой листвы, травы, а зимой и веточных кормов, и коры деревьев. В широколиственных лесах Евразии и Северной Америки широко распространен благородный олень (*Cervus elaphus*), известный в разных частях ареала под названием марал, изюбрь, вапिति (последнее название относится к американскому благородному оленю). В западноевропейском секторе к оленю присоединяется лань (*Cervus dama*), а в дальневосточном — пятнистый олень (*Cervus nippon*). По всей полосе широколиственных лесов Евразии обитает обыкновенная косуля (*Capreolus capreolus*), а в лесах Северной Америки ее экологически заменяет небольшой белохвостый олень (*Odocoileus virginianus*). Олени, обладающие красивыми рогами, представляющими ценные охотничьи трофеи, чаще других копытных интродуцировались в самые разные уголки земного шара. Благородного оленя и лань можно в настоящее время увидеть в Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии, а пятнистого оленя — в лесах европейской части России и некоторых других районах.

В отличие от оленей кабан (*Sus scrofa*) питается не только надземными, но и подземными частями растений (корневищами, клубнями, луковицами), которые он выкапывает, взрыхляя носом подстилку и верхний слой почвы. Там же он находит и поедает всевозможных беспозвоночных — червей, улиток, личинок и насекомых, лягушек — практически всю живность, а также падаль. Таким образом, кабана можно в полном смысле слова назвать всеядным животным.

В древесном ярусе широколиственного леса поселяются позвоночные — потребители семян и плодов (орехов, орешков, желудей) — *карпофаги*. В Евразии к

ним относятся сони (*Gliridae*). Полчок (*Glis glis*), садовая (*Eliomys quercinus*), лесная (*Dryomys nitedula*), орешниковая (*Muscardinus avellanaris*) и японская (*Glirulus japonicus*) сони день проводят в убежищах — дуплах деревьев, а ночью кормятся всевозможными древесными плодами и семенами. Все сони поедают также насекомых, яйца птиц в гнездах и даже самих птиц.

Желудями дуба в осенний и зимний период питается сойка (*Garrulus glanarius*). Она даже делает запасы желудей (до 4 кг), но весной и летом сойка поедает майских жуков, долгоносиков, гусениц, бабочек, изредка разоряет гнезда мелких птиц. Многие птицы (например, дрозды и скворцы) в период созревания плодов деревьев и кустарников частично переходят на питание ими. С другой стороны, зерноядные птицы, зяблики, чечевицы, зеленушки своих птенцов выкармливают почти исключительно насекомыми.

Хищные животные — *зоофаги* — населяют все ярусы широколиственных лесов. В почвенно-подстилочным ярусе живут хищные многоножки — геофилы (*Escaryus*, *Pachymerium*) и костянки (*Lithobius*), жуки-жужелицы и стафилины, пауки и хищные клещи. Ведущее место среди хищных беспозвоночных занимают муравьи, сооружающие наземные гнезда, но обследующие в поисках пищи все ярусы леса. Наиболее часто встречаются в лесу муравьи родов *Formica*, *Lasius*.

Много хищных и паразитоидных насекомых в древесном ярусе, где они находят своих жертв среди листьев и под корой деревьев. Из них особенно заметны перепончатокрылые — осы, наездники, бракониды, мухи-ктыри и тахины, стрекозы, хищные клопы и жуки. Жужелицы-красотелы (*Calosoma sycophanta*, *C. inquisitor*) прекрасно бегают по стволам деревьев и истребляют гусениц шелкопрядов и пядениц.

Верхнюю часть почвенного яруса осваивают в поисках корма различные кроты (*Talpidae*). В европейских лесах многочислен обыкновенный крот, в лесах восточной Азии — крот-могера (*Talpa micrura*), иногда выделяемый в особый род, объединяющий несколько

видов. Леса Японских островов населяют мелкие землеройковые кроты (*Urotrichus*). Особенно своеобразны кроты лесов Северной Америки. Виды рода *Scapanus* похожи на европейского крота. Крот-звездорыл (*Condylura cristata*) имеет на конце мордочки 22 тонких мясистых отростка. Они используются животным при поисках корма под водой, так как помимо подземных ходов звездорыл обследует и днища водоемов, пререкрасно плавает и ныряет. Этими чертами поведения он очень сходен с землеройкой-куторой.

Подстилку и поверхность земли населяют землеройки — в Евразии бурозубки рода *Sorex*, в Америке — короткохвостые бурозубки рода *Blarina*, крошечная, массой около 3 г бурозубка-пигмей (*Microsorex hoyi*). В широколиственных лесах Евразии обычен еж (*Erinaceus europaeus*). Он впадает в зимнюю спячку. Землеройки активны в течение круглого года. Их можно назвать “тотальными” хищниками, так как они поедают любую живую добычу, с которой могут справиться, вплоть до грызунов, ящериц и мелких птиц. Высокая интенсивность обмена веществ (как следствие малых размеров тела) требует постоянно высококалорийной пищи, поэтому землеройки — облигатные хищники, активные круглый год и съедающие в день количество пищи, в два — четыре раза превышающее собственную массу зверька. Растительные корма они потребляют лишь изредка.

ГЛАВА V. БИОМЫ БОРЕАЛЬНЫХ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

Бореальные хвойные леса, известные в общегеографической и ботанико-географической литературе под названием тайги, протягиваются непрерывной полосой через Евразию и Северную Америку и образуют единую циркумбореальную зону. Ширина пояса хвойных лесов в Евразии достигает максимума в междуречье Енисея и Лены, в Северной Америке максимальная ширина этого пояса на Тихоокеанском побережье.

Климатические условия тайги характеризуются сравнительно коротким вегетационным периодом, холодной зимой, относительно прохладным летом. На обширных пространствах существуют значительные провинциальные различия в количестве тепла и влаги, что существенно сказывается на экологических условиях. Значительные площади хвойных лесов находятся в области распространения многолетнемерзлых пород. Это определяет специфику почвообразования и увлажнения почв. Осадки превышают расходы на испарение, с чем связано широкое распространение процессов заболачивания.

Таежные леса моно- или олигодоминантные, обычно с простой и четко выраженной ярусной структурой. Выделяются древесный ярус, подлесок (степень выраженности которого зависит от типа леса), кустарничково-травянистый ярус и напочвенный мохово-лишайниковый покров.

Виды четырех родов хвойных — ель, пихта, сосна, лиственница — основные лесообразователи на всем протяжении тайги (рис. 19).

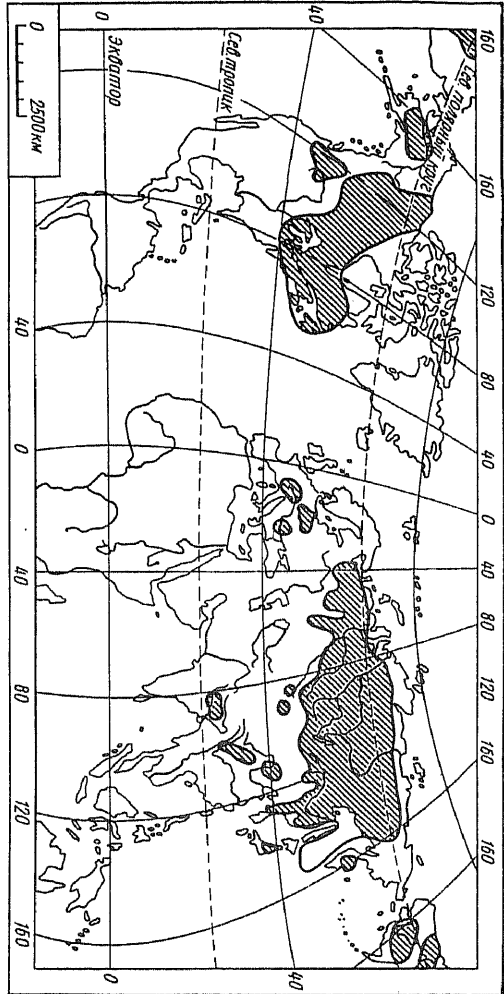


Рис. 19. Ареал рода лиственница (*Larix*)

В Северной Америке помимо вышеупомянутых велика роль видов тсуги, дугласии (или псевдотсуги). Среди основных лесообразующих пород Евразии и Северной Америки нет общих видов, так как начиная с миоцена леса Азии и Северной Америки развивались изолированно.

Наибольшее влияние на современный характер флоры и растительности тайги оказали плейстоценовые оледенения, вполне сопоставимые по масштабу на территории Европы и Северной Америки. Однако меридиональное простираие хребтов в Америке облегчило отступление растений на юг и их последующие миграции на север и обусловило здесь наиболее богатый видовой состав хвойных.

Ареалы многих растений охватывают обширные пространства тайги, некоторые из них имеют циркумбореальное распространение, в травяно-кустарничковом и кустарничковом ярусах таежных фитоценозов Евразии и Америки имеется довольно много видов, общих для обоих регионов таежного биота (А.И. Толмачев, 1954; Б.А. Юрцев, 1974).

В зависимости от экологии лесообразователей, определяющей различия в структуре и составе сообществ, таежные леса подразделяют на темнохвойные (образованные различными видами ели, пихты, тсуги, сосны сибирской и т. д.) и светлохвойные, среди которых выделяют сосновые и лиственничные леса с опадающей хвоей.

Коренные хвойные леса сменяются после пожаров и вырубок производными, вторичными мелколиственными (березовыми и осиновыми) или светлохвойными, преимущественно сосновыми лесами.

Пожары — существенный фактор, влиявший на таежные биоценозы на протяжении длительного (в исторических масштабах) времени. Они способствовали выработке у растений различных приспособлений, обеспечивающих их устойчивость к воздействию огня, определили возникновение видов, способных быстро заселять гари, таких, как иван-чай (*Chamaenrium angus-*

tifolium), мох фунария (*Funaria hydrometrica*) и видов, формирующих сообщества первых стадий восстановления лесов после пожаров. Под влиянием пожаров выработалась способность таежных лесов к восстановлению, характеризующаяся известной последовательностью смены различных сообществ, вплоть до восстановления коренного зонального сообщества. В общем виде можно выделить стадии пионерной высоко-травной растительности (иван-чай, высокие злаки — вейник наземный, щучка дернистая, некоторые виды крупнотравья), стадии вторичных лесов, мелколиственных (березовых или осиновых) или светлохвойных, под пологом которых происходит восстановление основной породы.

В различных регионах таежного биома сохраняется последовательность стадий восстановления, но их конкретное содержание и возможность восстановления основной породы зависит от специфики природных условий и состава видов. В настоящее время общепризнано, что широкое распространение сосновых и отчасти лиственничных лесов в таежной зоне обусловлено пожарами. Иными словами, значительная часть светлохвойных лесов — длительно-производные устойчивые сообщества, существование которых под-держивается пирогенным фактором.

Не меньшее влияние на растительный покров тайги оказывают вырубки. В зависимости от типа леса, способов рубки, методов очистки лесосек восстановление лесов происходит различно, существуют разные сукцессии. На первых стадиях обильно разрастаются травы, иногда кустарники. Существует некоторая зависимость между определенными типами леса и тем травянистым сообществом, которое развивается на вырубке. Так, при вырубке сухих сосновых лесов в европейской части России разрастается вереск, на вырубке северо-таежных темнохвойных лесов — щучка извилистая (*Avenella flexuosa*). Постепенно происходит внедрение мелколиственных пород и светлохвойных. Только позже, под пологом деревьев происходит вселение

темнохвойных. Иногда при благоприятных условиях возобновление основной породы может происходить без стадии мелколиственных лесов.

Восстановление на вырубках может быть замедлено заболачиванием, обусловленным сокращением расхода воды на транспирацию при недостаточном стоке. Обычно заболачивающиеся лесосеки довольно быстро зарастают мелколиственными породами, которые уже в возрасте 10—15 лет начинают в заметных размерах расходовать воду. Далее восстановление на лесосеке происходит аналогично вышеописанному.

Интенсивный выпас, а также сенокос, производящийся на вырубках, могут приостановить процесс восстановления лесных пород. Возникают луга, существующие неопределенно долгое время при сохранении режима использования.

Следовательно, на значительной части площади таежные леса представлены различными стадиями сукцессий и длительно-производными сообществами, сформировавшимися под воздействием различных антропогенных факторов. Темнохвойные насаждения, расположенные на плодородных почвах, выкорчеваны, а территории распаханы.

В Евразии тайга распространена в основном на территории России, встречается за ее пределами лишь на Скандинавском полуострове и в некоторых районах Северной Европы. Прослеживается довольно четкая связь темнохвойных таежных лесов с умеренно холодным и одновременно довольно влажным климатом с ослабленной континентальностью. Основные лесообразователи темнохвойных лесов — ель европейская и сибирская (*Picea abies*, *P. obovata*), пихта (*Abies sibirica*), сибирская кедровая сосна (*Pinus sibirica*). На Русской равнине темнохвойные леса с доминированием ели распространены наиболее широко. Они развиты на плакорах, в речных долинах и представлены различными типами леса. Европейская и сибирская ели в полосе совместного произрастания образуют переходные формы, чаще всего встречающиеся на востоке

Русской равнины. В Западно-Сибирской низменности темнохвойные леса строго приурочены к речным долинам и приречным дренированным участкам, встречаются на заболоченных водоразделах только по холмам и гривам. Основными доминантами являются кедровая сосна, ель, в наиболее плодородных местообитаниях пихта. На Среднесибирском плоскогорье темнохвойные леса с господством кедровой сосны, ели и иногда пихты тяготеют к местообитаниям с благоприятным тепловым режимом. Это определяет их локальное распространение.

Светлохвойные леса из лиственницы сибирской и даурской (*Larix sibirica*, *L. dahurica*) обнаруживают в своем распространении четкую связь с резко континентальным климатом и замещают друг друга по мере нарастания континентальности. Развитию лиственничных лесов на обширных территориях Сибири, особенно к востоку от Енисея, способствует сухость зимнего холодного воздуха, краткий вегетационный период и яркое освещение весной, поскольку лиственницы мало требовательны к теплу, легко переносят сухость воздуха летом и интенсивно всасывают влагу холодной почвы. В этих условиях ослабляется конкуренция со стороны других хвойных пород, и лиственничные леса получают наиболее широкое распространение.

Чаще всего лиственницы образуют чистые древостои без примеси древесных пород. Конкурентными взаимоотношениями ограничена возможность формирования смешанных насаждений из лиственницы и темнохвойных или широколиственных пород. Исключение представляют сосново-лиственничные леса, распространенные на значительной площади. Сосна и лиственница имеют некоторые общие экологические черты: хорошо растут на бедных почвах, светолюбивы, переносят периодические проявления сухости и хорошо возобновляются на горях. Известно, что взаимоотношения между сосной и лиственницей, особенно к востоку от Енисея, в значительной мере определяются пожарами. Подрост лиственницы страдает от огня

больше, чем подрост сосны, развивающий более глубокую корневую систему. Периодически повторяющиеся пожары укрепляют позиции сосны. При зарастании гарей после верховых пожаров лиственница как быстро растущая порода получает известные преимущества. Для лиственничных лесов характерны небольшая сомкнутость крон, хорошая освещенность под пологом, обычно хорошо развитый подлесок, травяно-кустарничковый ярус, сформированный экологически различными видами, среди которых местами большую роль играют болотные растения. Как правило, хорошо развит мохово-лишайниковый покров.

Облик лиственничных лесов, особенно в Сибири и на Дальнем Востоке, в значительной степени определяется пирогенными сукцессиями. Под влиянием пожаров получили широкое распространение такие виды, как багульник и брусника, сменившие виды иной экологии.

Леса из сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) покрывают в таежной зоне большие площади, занимая в общем местообитания с менее благоприятным режимом. Сосновые леса характерны для древних аллювиальных равнин, песчаных террас, развиваются на заболоченных торфянистых почвах.

Сосна — порода быстрорастущая, светлюбивая, нетребовательная к теплу и влаге, легко поселяется на открытых участках, выступая в роли дерева-пионера. Благодаря этим качествам она быстро формирует производные насаждения на месте темнохвойных лесов после вырубок и пожаров.

Сосновые леса выходят на северную границу распространения леса (Скандинавия) и по специфическим местообитаниям проникают далеко на юг в пределы степной зоны (как, например, в северном Казахстане). Благодаря широкой экологической амплитуде сосновые леса представлены различными типами леса: от сосняков-зеленомошников до сосняков сфагновых.

В северо-американской части циркумбореальной таежной зоны, как и в евразийской, темнохвойные

леса тяготеют к территориям с более мягким климатом, в более континентальных условиях они замещаются лиственничными и сосновыми лесами.

Как было сказано выше, дендрофлора североамериканской области богаче евразийской, причем основное разнообразие хвойных пород сосредоточено в тихоокеанской части. Леса северной и восточной части тайги Северной Америки близки к евразийским, что определяется сходством лесорастительных условий. Северную границу образуют три вида хвойных — ель белая, или канадская (*Picea glauca*), ель черная (*Picea mariana*), лиственница американская (*Larix americana*). Местами к ним примешиваются береза бумажная (*Betula papyrifera*), тополь осинообразный (*Populus tremuloides*). Шире всего представлены темнохвойные леса: леса из ели белой тяготеют к более сухим местообитаниям, тогда как леса из ели черной связаны с переувлажненными и заболоченными местообитаниями, где развит покров из сфагновых мхов (рис. 20). Могут возникнуть и смешанные насаждения, часто с примесью березы, осины, ольхи. В смешанных насаждениях чаще характерен и богатый подлесок. В отличие от Евразии род сосна представлен большим числом видов, наиболее характерны леса из сосны Бэнкса (*Pinus banksiana*), веймутовой сосны (*Pinus strobus*) и других, приуроченные к сухим песчаным почвам. В более южных частях таежной зоны в качестве лесообразователей появляются тсуга канадская (*Tsuga canadensis*), туя восточная (*Thuja occidentalis*).

Наиболее континентальная часть Аляски — бассейн Маккензи — характеризуется преобладанием сухих редкостойных лесов, сосновых и лиственничных, во вторичных сообществах велика роль осины.

Смена сообществ в таежных районах Аляски может быть представлена в виде экологического ряда, начинающегося от дренированных местообитаний речных долин до водораздельных поверхностей, где одним из определяющих факторов является наличие вечной мерзлоты (рис. 21).

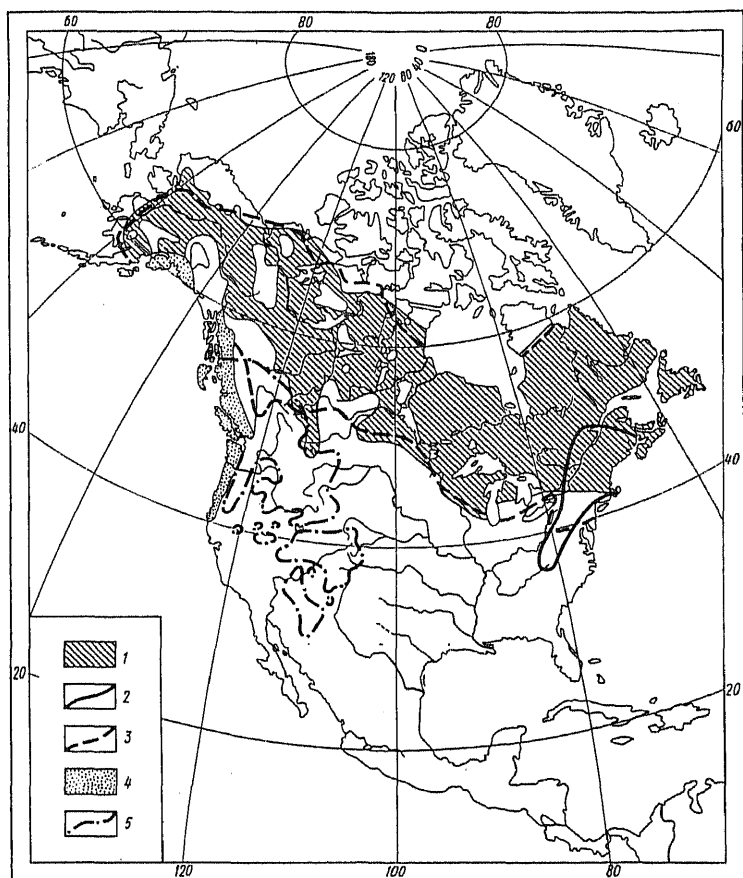


Рис. 20. Ареалы видов ели Северной Америки (по Т.Н. Гордеевой, О.С. Стрелковой, 1968): 1 — ель белая, 2 — ель красная, 3 — ель черная, 4 — ель ситхинская, 5 — ель Энгельмана

Пожары, периодически повторяющиеся, дают начало сукцессиям, в меньшей степени свойственным для долинных местообитаний.

Притихоокеанские (западные леса) развиты между 42° и 62° с. ш. и развиваются в чрезвычайно благоприятных климатических условиях. Высокая влажность воздуха, большое количество осадков (до 1000 мм и более), часть которых выпадает в виде снега, небольшие амплитуды годовых температур, достигающие даже на севере 11–13° С, обеспечивают максимальный прирост темнохвойных пород, формирование сложных высокоствольных насаждений.

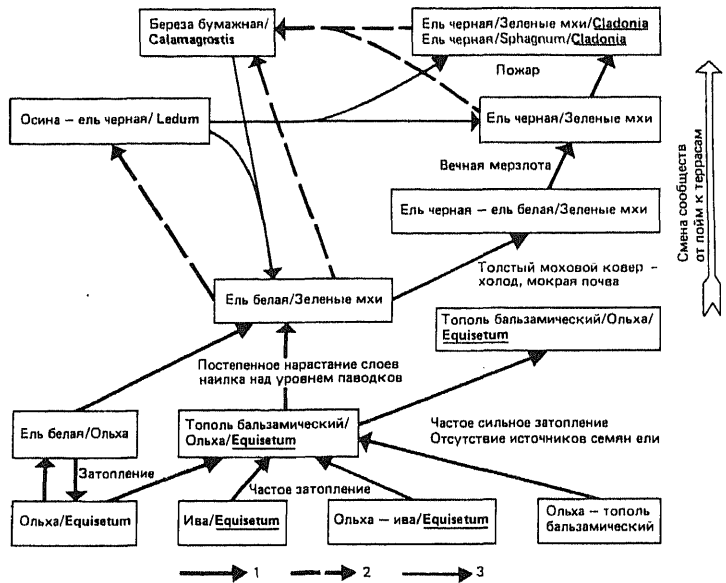


Рис. 21 Сукцессии в бассейне реки Танана, Аляска (по B.S.Neiland, L.A.Viereck, 1977): 1 – спонтанная сукцессия речной долины, 2 – ранние стадии демуляции после пожаров, 3 – восстановление таежных хвойных пород

В этих лесах велико разнообразие хвойных пород, что обусловлено историческими причинами. Такие роды, как ель и пихта, представлены здесь значительным числом видов. Наряду с ними лесообразователями являются виды рода тсуги (*Tsuga*), псевдотсуги, или дугласии (*Pseudotsuga*), туи (*Thuja*), кипарисовика (*Chamaecyparis*). Многие из этих пород распространены почти по всему Тихоокеанскому побережью. Так, ель ситхинская и тсуга западная произрастают от прибрежных районов Аляски до Калифорнии.

В притихоокеанском регионе хвойные леса тянутся сплошной полосой, заходя по горам в пределы субтропической области вплоть до Калифорнии. Ряд авторов рассматривают эти сообщества в качестве самостоятельного биома “хвойных дождевых лесов умеренной зоны”, или мезотермальных хвойных лесов. На всем протяжении сохраняется господство “большой четверки” доминирующих родов — туи, тсуги, пихты, псевдотсуги, к югу появляются ель Энгельмана, секвойя.

Лесные насаждения характеризуются полидоминантностью первого яруса. Как правило, несколько видов участвуют в формировании древостоя, деревья достигают значительной высоты при большом диаметре. Так, дугласия достигает 75 м высоты при диаметре до 180 см, туя складчатая — до 60 м при диаметре до 240 см. Хорошо развит кустарниковый ярус, в более светлых участках обильно представлены влаголюбивые травы, местами образующие высокотравные поляны, напочвенный покров из мхов. Характерно также обилие эпифитных мхов.

Эти хвойные леса, весьма своеобразные в фитоценоотическом отношении, представляют, по образному выражению Б. А. Юрцева, гигантский заповедник хвойных пород, многие предки которых входили в состав ископаемых теплоумеренных третичных флор.

Совершенно своеобразны леса из секвойи вечнозеленой (*Sequoia sempervirens*), относящейся к древнему голарктическому роду и сохранившейся только в юж-

ной части кордильерской южной области. Леса из секвой образуют полосу, ширина которой не превышает 500 км при длине в меридиональном направлении около 800 км. Она довольно точно совпадает с областью устойчивых летних туманов, умеряющих сухость теплого лета субтропических широт.

Одни авторы рассматривают леса из секвойи как пояс в системе высотной поясности средиземноморского типа (аналогичный поясу кедра и пихты белой в Средиземноморье), другие — как самый южный форпост бореальной растительности, наконец, Б. А. Юрцев (1974) полагает, что леса из секвойи — своеобразный аналог неморальной растительности, отсутствующей на западной периферии американского континента. Местообитания секвойи в береговой полосе простираются от днищ до сухих склонов гор, лежащих на высоте до 900 м.

Секвойя — реликт, однако она не обнаруживает свойственного большинству реликтов сокращения ареала. Секвойя относится к наиболее высоким древесным породам мира, ее инструментально измеренная высота достигает 107 м 45 см, 112 м 18 см. Рост весьма интенсивен, за 30 лет ствол дерева может достичь высоты 24 м при диаметре ствола 40 см. Дерево растет примерно до 500-летнего возраста, а затем начинает постепенно усыхать. Продолжительность жизни велика и достигает 1800, а по некоторым данным 2000 лет. Родственный вид — мамонтово дерево (секвойя гигантская), выделен в настоящее время в отдельный род — *Sequoiadendron*, его возраст до 4000 лет, однако, в отличие от секвойи вечнозеленой, мамонтово дерево — вид угасающий.

Гигантские размеры секвойи вечнозеленой — результат ее долговечности, длительной способности к росту, устойчивости древесины к поражению гнилью. Она обладает редкой для хвойных пород способностью образовывать побеги из спящих почек, благодаря чему на вырубках и гарях возникают густые древостои порослевого происхождения.

Леса отличаются сложной структурой. Вместе с секвойей в первый ярус могут входить псевдотсуга и пихта великолепная, второстепенную роль играют листопадные (*Acer macrophylla*) и вечнозеленые листовенные породы (*Castanopsis chrisophylla*, *Arbutus menziessi*). Характерны также кустарники *Corylus cornuta*, *Rubus parviflora*, *Sambucus glauca*.

Многие из перечисленных видов заходят и севернее, проникают в типичные бореальные хвойные леса. Травянистый ярус образован низкорослыми тенелюбивыми травами с нежными листьями и тонкими корневищами (*Oxalis oregana*, *Asarum candatum*, *Polystichum minutum*). Многочисленные неморальные элементы лучше сохраняются под пологом леса, а при деградации в связи с пожарами и рубками они замещаются видами, типичными для чапаралья.

Притихоокеанские леса относятся к высоко продуктивным насаждениям. Запас древесины в спелых древостоях Британской Колумбии достигает 950 куб. м/га, а средний прирост — 10—12 куб. м/га, в хвойно-широколиственных лесах восточных районов запас древесины 500—600 куб. м/га, средний прирост — 5—6 куб. м/га. Рекордные запасы древесины отмечены в насаждениях секвойи вечнозеленой — до 6000 куб. м/га. Упомянутые выше порослевые леса из секвойи также обладают высокой продуктивностью и интенсивно используются по достижении ими технической спелости.

К югу от тайги расположена переходная область, в которой непосредственно контактируют чистые листопадные и хвойные леса, но наряду с этим развиваются и смешанные хвойно-широколиственные насаждения. Как правило, широколиственные леса развиваются в наиболее благоприятных местообитаниях на водоразделах, а также тяготеют к речным долинам.

В разных частях таежной зоны состав видов хвойных и широколиственных пород, формирующих сообщества переходной области, различен. Кроме зональных сообществ и их антропогенных модификаций — различных вторичных сообществ — в зоне

тайги широко распространены различные типы болот, преимущественно сфагновых, занимающие в отдельных регионах весьма большие площади. С ними связаны различные типы заболоченных лесов, местами трудно отличимые от облесенных болотных массивов.

Животное население. Экологические условия обитания животных в бореальных хвойных лесах характеризуются длительным зимним периодом с устойчивыми и сильными морозами, сокращенным (в сравнении с более южными биомами) сроком вегетации, значительной увлажненностью почвенно-подстилочного яруса и общим дефицитом теплового баланса. Все это заставляет животных либо приспосабливаться к активной жизни в условиях снежной и морозной зимы, либо впадать на это время в состояние анабиоза, спячки или зимнего сна, либо откочевывать на зимний период за пределы тайги.

Снежный покров для таежных животных, активных в зимнее время, играет во многом положительную роль. В толще снега мелкие животные проделывают свои постоянные норы и ходы, не утруждая себя рытьем промерзшей почвы. Температура в толще снега на несколько градусов выше наружной, поэтому некоторые звери и птицы зарываются на ночь в снег и не подвергаются сильному охлаждению: благодаря низкой теплопроводности снег задерживает излучаемое животным тепло, создавая в снежном убежище теплое "одеяло".

Вертикальная структура животного населения в соответствии со структурой растительного покрова достаточно полная. Имеются четко выраженный почвенно-подстилочный, наземный, кустарниковый и древесный ярусы. Однако в связи с монодоминантностью древесного яруса и общей монотонностью растительного покрова разнообразие животных в каждом из ярусов невелико, и в пределах яруса нет такого спектра вариантов, как это мы видели в широколиственных и тем более в тропических лесах. Также и в почвенно-подстилочном ярусе, который имеет небольшую

мощность и кислую среду, население животных сосредоточено главным образом в тонком приповерхностном слое и представлено сравнительно малым числом видов и экологических групп организмов.

Поскольку большинство доминирующих видов деревьев в тайге вечнозеленые, т. е. не сбрасывают хвою на зимнее время (ели, сосны, пихты), тайга в зимний период не представляет собой столь безжизненного зрелища, как лиственные леса умеренных широт. Исключения составляют только лиственничники, сбрасывающие на зиму хвою. Вечнозеленость таежных лесов позволяет многим видам птиц жить в тайге оседло, некоторые из них (тетеревиные, например) в значительной степени переходят зимой на питание зеленой хвоей.

Один из важнейших кормовых ресурсов в тайге — семена хвойных пород деревьев. Ими питаются многие птицы, грызуны и даже хищные звери. Однако урожайность ели, пихты, кедровой сосны (“кедра”) сильно колеблется по годам, и за годом урожайным следуют обычно несколько малоурожайных или вовсе неурожайных лет. Поэтому животные, в значительной степени связанные с семенными кормами, в неурожайные годы совершают дальние кочевки (белка), вылеты за пределы основного ареала (кедровка, клесты), либо значительно снижают свою численность (лесные полевки, олени хомячки, зайцы). Это в свою очередь сказывается на численности хищных зверей — *миофагов*. Таким образом, в таежном биоме наблюдается циклическая динамика популяций значительной группы животных, составляющих одну из существенных трофических цепей, в основе которых находятся семенные корма доминирующих хвойных деревьев.

Животные-сапрофаги сосредоточены в основном в подстилочном и в верхней части почвенного яруса. Ведущую роль среди них играют панцирные клещи — орибатидаы, первичнобескрылые насекомые — коллемболы, почвенные круглые черви — нематоды. Эти мельчайшие обитатели почвы и подстилки буквально

насыщают приповерхностный слой: на 1 кв. м насчитываются десятки тысяч экземпляров коллембол и орибатид и миллионы крошечных (длиной до 1 мм) нематод. Эти животные в теплое время года питаются растительным опадом, а зимой впадают в состояние анабиоза.

Помимо двух ведущих групп сапрофагов в таежных почвах и в подстилке обычны также дождевые черви семейства *Lumbricidae*. Однако их видовое разнообразие не столь велико, как в более южных биотомах. Доминируют обычно один-два вида, причем в западном секторе евразийской тайги наиболее обычен сероватый, до 15 см в длину *Allolobophora caliginosa*, по всей таежной зоне распространены небольшие темно-красные “таежные черви” рода *Dendrobaena*, а в северной тайге Евразии и Северной Америки преобладает по численности вишнево-красный червь, достигающий иногда 30 см в длину — эйзеня Норденшельда (*Eisenia nordenskioldi*). Этот вид как наиболее криофильный широко проникает также и в тундру.

Почвенно-подстилочный ярус населяют также личинки различных двукрылых, питающиеся перегноем: комаров-долгоножек (*Tipulidae*), галлиц (*Cecidomyiidae*) и толстоножек (*Bibionidae*). Личинки толстоножек, достигающие 1,5 см в длину, обычно встречаются целыми колониями, образующимися из одной яйцекладки взрослой самки.

Различные личинки насекомых потребляют живые ткани растений. В почве обычны *ризофаги*, например, проволочники — личинки жуков-щелкунчиков (*Elate-ridae*). Среди *ксилофагов* также преобладают личинки жуков: короедов (*Ipidae*), усачей (*Cerambycidae*), в меньшей степени — златок (*Buprestidae*). Этих личинок можно обнаружить в древесине и под корой старых, усыхающих и упавших деревьев. Как живую, так и мертвую древесину поедают личинки перепончатокрылых — рогохвостов (*Siricidae*); из них в таежной зоне обычен большой еловый рогохвост (*Sirex gigas*). Самка рогохвоста, пропилив яйцекладом яйцевой ход,

откладывает на его дно яйцо и одновременно из особой пазухи в основании яйцеклада заносит туда споры гриба, вызывающего красную гниль древесины. Грибные гифы распространяются по личиночному ходу, и личинка затем поедает древесину, пораженную гнилью.

На лиственных породах в таежной зоне кормятся гусеницы различных бабочек, жуки-листоеды, похожие на гусениц личинки перепончатокрылых — пилильщиков (*Tenthredinidae*). Хвою сосны поедают личинки соснового пилильщика (*Diprion pini*). Помимо них целый ряд насекомых-зеленоядов специализируется на питании хвоей доминирующих пород деревьев. Сосновую хвою потребляют гусеницы сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius*) и сосновой совки (*Panolis flammea*), которых можно встретить в лесах Европы, Алтая, Западной Сибири. Сибирский коконопряд (*Dendrolimus sibiricus*), распространенный в тайге Сибири и Дальнего Востока, питается хвоей пихты, ели, лиственницы, кедровой сосны. Периодические массовые размножения этих гусениц вызывают порой полное оголение деревьев на больших пространствах тайги.

Среди птиц-фитофагов ведущее место занимают потребители семян хвойных деревьев. Наиболее специализированы в питании клесты, у которых клюв устроен исключительно своеобразно. Надклювье переkreщивается с подклювьем, и обе половины клюва способны раздвигаться в поперечном направлении. Засунув клюв между чешуями шишки хвойного, клесты раздвигают их боковым движением надклювья и подклювья и вытаскивают языком семена. Наиболее мощный клюв у клеста-сосновика (*Loxia pytyopsittacus*), распространенного в северо-западном секторе евразийской тайги. Этот клест справляется с прочными шишками сосен. Клест-еловик (*L. curvirostra*) поедает семена елей и пихт, а лиственничный клест (*L. Leucohtera*) с наиболее слабым клювом специализируется главным образом на обработке рыхлых и мягких шишек лиственниц. Два последних вида клестов широко распространены в таежной зоне обоих полушарий.

Клесты настолько приспособлены к такому узкому пищевому рациону, что даже птенцов выкармливают кашицей из размельченных семян. Это позволяет клестам в урожайные на шишки годы гнездиться и выводить птенцов в разгар морозной зимы. Они строят теплые гнезда среди заснеженных ветвей хвойных деревьев.

Семена кедровой сосны и ели составляют основу питания характерной таежной птицы — кедровки (*Nucifraga caryocatactes*). В урожайные годы кедровка делает много “кладовых”: по сто и более семян сибирской кедровой сосны (“кедровых орехов”) она прячет в дуплах деревьев, под камнями, во мху. Кедровка делает десятки таких кладовых на своем кормовом участке и зимой находит их, выкапывая норы в снегу. Однако ей удается обнаружить далеко не все свои кладовые. Оставшимися семенами могут поживиться мыши, полевки, бурундуки, а неиспользованные животными семена прорастают. Так, благодаря кедровке, идет восстановление кедровой сосны на вырубках и полянах, на лесных гарях. В неурожайные годы кедровки совершают дальние миграции за пределы таежной зоны и появляются в несвойственных им районах — вплоть до Казахстана и Британских островов.

Семенами хвойных деревьев, почками, побегами и ягодами различных кустарников питаются снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), щур (*Pinicola enucleator*). Мякотью ягод лесных кустарников кормятся свиристели (*Bombycilla garrulus* в тайге Евразии и Северной Америки, *B. japonica* в дальневосточной тайге, *B. cedrorum* в североамериканской тайге). Семяноядные овсянки представлены также несколькими характерными таежными видами. Таковы овсянка-ремез (*Emberiza rustica*), белошапочная овсянка (*E. leucocephala*) в евразийской тайге, древесная спизелла (*Spizella arborea*) и юнко (*Junco hyemalis*) в Северной Америке. Из выюрковых обычен в таежной зоне юрок (*Fringilla vntifringilla*), близкий родич зяблика, обитателя смешанных и широколиственных лесов.

Тетеревиные птицы летом питаются разнообразной растительной пищей — ягодами, почками, листвой, а также мелкими беспозвоночными, а зимой вынуждены ограничиваться хвоей и почками деревьев. Для таежной зоны Евразии характерны обыкновенный и каменный глухари (*Tetrao urogallus*, *T. parvirostris*), рябчик (*Tetraostres bonasia*), а в дальневосточной тайге обитает похожая на рябчика, но более крупная и темная дикуша (*Dendragapus falcipennis*), которую за исключительную доверчивость называют также глупым рябчиком. В таежных лесах Северной Америки обитает близкий вид дикуши — канадская дикуша (*D. Canadensis*).

В наземном ярусе тайги многочисленны разнообразные грызуны, питающиеся семенами растений, а также зеленью. Смешанные растительные корма потребляют лесные полевки — красная полевка (*Clethrionomys rutilus*), населяющая тайгу Евразии и Северной Америки, и красно-серая (*Cl. glareolus*), обитающая лишь в тайге Евразии. В юго-восточном секторе азиатской тайги обычна лесная мышь *Apodemus speciosus*, в Северной Америке мышовых заменяют хомяковые, среди которых наиболее многочисленны олени хомячок (*Peromyscus maniculatus*) и белоногий хомячок (*P. leucopus*). Евразийскую тайгу населяет своеобразный лесной лемминг (*Myopus schisticolor*), в Северной Америке его сменяют мышевидные лемминги рода *Synaptomys*.

Беличьи обитают в тайге как в древесном ярусе, так и в наземном. Преимущественно на земле проводят время бурундуки: сибирский бурундук (*Tamias sibiricus*), американские полосатый бурундук (*T. striatus*) и малый бурундук (*T. minimus*). Белки держатся главным образом в древесном ярусе. Тайгу Евразии населяет обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*), в Северной Америке аналогичную экологическую нишу занимает красная белка (*Tamiasciurus hudsonicus*). Основу питания беличьих составляют семена хвойных, а также ягоды, грибы, почки деревьев, изредка насекомые.

Из зайцеобразных в тайге Евразии и Северной Америки обычен заяц-беляк (*Lepus timidus*), в западном полушарии встречается также похожий на него американский заяц (*L. americanus*). В летнее время зайцы потребляют разнообразные, в основном зеленые корма, зимой довольствуются корой и молодыми побегами лиственных деревьев.

Характерное копытное животное тайги — лось (*Alces alces*), образующий различные подвиды в Евразии и Северной Америке. Зимой он также переходит на питание корой и ветвями деревьев. Из тундровой зоны в тайгу проникает северный олень (*Rangifer tarandus*), называемый в Северной Америке карибу. Стада северных оленей мигрируют в тайгу на зимний период, когда глубокий снег в северных районах затрудняет добывание их основного корма — лишайников (ягеля и др.).

Хищные беспозвоночные наиболее многочисленны в наземном и подстилочном ярусе. Обычны здесь мелкие жужелицы (*Carabidae*) и жуки-стафилины (*Staphylinidae*), тонкие и длинные, быстро бегающие многоножки рода *Lithobius*. Муравьи строят свои жилища главным образом в наземном ярусе, но охотятся не только на земле, а и на стволах и ветвях деревьев. Наиболее обычны рыжие лесные муравьи (*Formica rufa* и другие виды этого рода), а также муравьи-древоточцы (*Camponotus herculeanus*). Красногрудый муравей-древоточец сооружает свои гнезда внутри стволов старых и мертвых елей и пихт и собирает свой корм в кронах деревьев.

Мелкие позвоночные-зоофаги приурочены к наземному ярусу. Это бурые лягушки рода *Rana*, сибирский тритон-углозуб (*Hynobius keyserlingi*), живородящая ящерица (*Lacerta vivipara*) и обыкновенная гадюка (*Vipera berus*). Лягушки, тритоны и ящерицы питаются мелкими беспозвоночными, а гадюки охотятся на грызунов и лягушек. Способность к живорождению позволяет гадюке и живородящей ящерице проникать на север даже за полярный круг, где короткое холодное

лето на границе тайги и тундры препятствуют существованию яйцекладущих пресмыкающихся.

Насекомоядные птицы в тайге очень разнообразны в летний период, когда прилетают на гнездование дрозды, горихвостки, славки, камышевки, сверчки, особенно многочисленные в долинах рек, среди густых зарослей кустарников. Однако и зимой в тайге остается целая группа насекомоядных птиц, способных добывать пищу из-под коры деревьев. Это прежде всего синицы-гаички (*Parus atricapillus*, *R. montanus*, *H. cinctus*), королюки (*Regulus regulus*, *R. satrapa*), а также пищухи и поползни. Остаются на зиму в тайге и дятлы — черный (*Dryocopus martius*) и трехпалый (*Picooides tridactylus*). Зимой они питаются стволовыми насекомыми, семенами и ягодами.

Синицы-гаички, пищухи, королюки и дятлы (трехпалый и виды рода *Melanerpes*) широко распространены как в Евразии, так и в Северной Америке. Однако в Северной Америке полностью отсутствуют славковые (*Sylviidae*). Они замещены похожими на них мелкими насекомоядными птицами из семейства древесниц, или американских славок (*Parulidae*). В таежной зоне Северной Америки наиболее обычны виды родов *Seiurus* и *Dendroica*.

Хищные птицы-миофаги таежной зоны — это в основном совы — ястребиная (*Surnia ulula*), бородатая неясыть (*Stirix nebulosa*), населяющие тайгу обоих полушарий, а также длиннохвостая неясыть (*Stirix uralensis*), обитающая в тайге Евразии. На тетеревиных и других птиц охотится крупный ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*), широко распространенный по всей таежной зоне.

Из хищных млекопитающих в почвенно-подстилочном ярусе многочисленны мелкие землеройки-бурозубки. Среди них наиболее характерна для таежной зоны средняя бурозубка (*Sorex caecutiens*). В наземном ярусе обычно широко распространенные мелкие хищники из семейства куньих — ласка и горностаи, в сибирской тайге обитают средних размеров ку-

ныи — соболь (*Martes zibellina*) и колонок (*M. sibirica*), в североамериканской тайге их заменяют илька (*M. pennati*) и американская куница (*M. americana*). Самый крупный представитель семейства куньих в тайге — похожая на небольшого медведя всеядная росомаха (*Gulo gulo*). Лисица, волк и бурый медведь широко распространены по таежным лесам Старого и Нового Света, образуют различные подвиды, размерные и цветовые формы. Крупные хищники охотятся на лосей и оленей, средние и мелкие довольствуются зайцами, мышевидными грызунами и землеройками. Характерный обитатель таежной зоны — рысь, питающаяся зайцами, мышевидными грызунами, птицами, нападающая иногда и на молодых лосей и оленей. В евразийской тайге живет обыкновенная рысь (*Lynx lynx*), а в североамериканской — близкородственная ей более мелкая канадская рысь (*Lynx canadensis*).

Среди *зоофагов* высокого ранга следует упомянуть многочисленных в тайге насекомых-кровососов — комаров (*Culicidae*), мошек (*Simuliidae*) и мокрецов (*Heliidae*). Кровью наземных позвоночных питаются также иксодовые клещи, в частности, обычный в тайге *Ixodes persulcatus*. Особую трофическую группу образуют насекомые-паразиты, откладывающие свои яйца в личинки или в яйца других насекомых. Много врагов у сибирского коконопряда. Его яйца уничтожают мелкие наездники-яйцееды теленомусы (*Telenomus gracilis*). В гусениц коконопряда откладывает яйца крупный наездник-рогас (*Rhogas dendrolimi*). На личинках усачей паразитирует наездник-эфиальт (*Ephialtes*), а на личинках рогахостов — наездники рисса (*Rhyssa*) и талесса (*Thalessa lunator*). Наиболее совершенны наездники-хальциды. Они могут паразитировать даже на других, более примитивных наездниках. Так, они откладывают свои яйца в личинку наездника-рогаса, которая сама развивается внутри гусеницы сибирского коконопряда. Затем личинка наездника-хальцида поедает личинку рогаса и окукливается под двойной за-

щитой из шкурки этой личинки, находящейся внутри мумии гусеницы сибирского коконопряда.

Общие запасы биомассы в таежных лесах определяются видовым составом и сомкнутостью древостоя. Особенно больших величин достигает общая биомасса в сомкнутых ельниках и пихтарниках, в богатых сообществах южной и дальневосточной тайги. Там общая биомасса составляет 350—400 т/га, а годовичная продукция таких лесов достигает 8—10 т/га. Гораздо ниже показатели биомассы и продукции в разреженных лиственничниках и несомкнутых лесных сообществах северной тайги. В этих районах биомасса колеблется от 50 до 200 т/га, а продукция таких лесов 4—6 т/га в год. Основная часть биомассы остается в течение многих лет законсервированной в древостое и медленно включается в биологический круговорот веществ. В животном населении хвойных лесов ведущее место по массе занимают клещи и дождевые черви, за ними следуют в порядке убывания массы энхитреиды, муравьи и липобинды.

ГЛАВА VI. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ БИОМОВ СУШИ И ОХРАНА БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Современное состояние биомов — результат длительного исторического развития сообществ под воздействием природных и антропогенных процессов; роль последних, как известно, в значительной степени перекрывает по масштабу охвата и интенсивности действие природных воздействий или, по крайней мере, их маскирует. В настоящее время установлено, что в результате сложных и разнообразных антропогенных воздействий повсеместно упрощается структура сообществ, снижается их видовое разнообразие, а это вызывает глубокие, не до конца оцененные последствия.

На огромных площадях коренные сообщества отсутствуют вовсе и взамен них распространены производные, в той или иной степени антропогенно устойчивые. На наших глазах происходят, а местами уже и произошли крупнейшие изменения растительности и животного населения суши, которые отражаются на реальном соотношении площадей, занятых теми или иными сообществами, на изменении зональной структуры (Tropical forest ecosystems, 1978, Tropical grazing-land ecosystems, 1979).

Таким образом, характеристика современного состояния биомов предполагает и характеристику производных, вторичных сообществ, для чего необходимо выявление их основных, обобщенных динамических рядов, возникающих при различных формах воздействия.

Наиболее традиционные формы воздействия — вырубка лесов, распашка, выпас, выжигание, охота, рыболовство — исторически существуют давно; отбор видов, устойчивых к этим воздействиям, во многом определил современный состав и структуру сообществ. Многие типичные сукцессионные ряды сформировались в процессе ценогенеза, в том числе и при возникновении сукцессий восстановительного типа, так называемых демутаций, в ответ на повторяющиеся нарушения. При этом через ряд стадий, характеризующихся сменной жизненных форм (от короткоживущих к длительноживущим растениям) происходит постепенное восстановление сообщества, близкого к исходному типу.

Так, пожары постоянно нарушали таежные сообщества и до того, как человек стал выжигать лес, растения приспособились к огню, появились виды, быстро заселяющие гари и формирующие первые стадии восстановления леса. Под влиянием пирогенного фактора выработалась известная, довольно однотипная последовательность стадий сукцессии в различных регионах обширного таежного биома. Восстановительные сукцессии имеют большое значение для формирования животного населения, поскольку разнообразие стадий сукцессии обеспечивает набор местообитаний, различающихся по обеспеченности кормом и защитными условиями.

Всевозрастающий темп антропогенных воздействий и увеличивающиеся размеры охватываемой ими площади разрывают цепь восстановительных сукцессий. Уменьшение срока между нарушениями (от вырубки до вырубки, от пожара до пожара), выпас, не прекращающийся вплоть до полного стравливания живого покрова, способствуют изменению почвенных условий, не позволяют пройти полный цикл развития многим длительноживущим видам.

При этом часто активизируются смыв, эрозия, дефляция, влекущие за собой весьма значительные преобразования абиотических компонентов.

Трансформация экологической обстановки в результате различных антропогенных воздействий (а также их совместного влияния), невозможность полного восстановления структуры и состава сообществ приводят к изменению в них ценотических отношений и внедрению видов с широкой экологической амплитудой, вытесняющих виды узкой специализации. Зачастую это сопровождается вымиранием специализированных видов, особенно имеющих небольшие ареалы.

Постоянные, повторяющиеся нарушения приводят к формированию более простых и, как правило, более ксерофильных сообществ с обедненным видовым составом, измененными соотношениями между видами (иными доминантами). Такие сообщества обладают известной устойчивостью в измененных экологических условиях, поскольку доминирующие в них виды пластичны и довольно выносливы. Все это ведет к унификации исходно различных и распространению на огромных площадях физиономически, структурно и биотически сходных сообществ, обязанных своим обликом воздействию тех или иных антропогенных факторов. Анализ изменений растительного покрова суши позволил П.Л. Горчаковскому (1979) выделить среди наиболее характерных тенденций замену коренных типов производными, всеобщее обеднение и унификацию растительного покрова.

Одним из первых на конвергенцию сообществ под воздействием выпаса обратил внимание А.П. Шенников (1929), показав, что пастьба на плотных почвах выступает как фактор, нивелирующий различия между местообитаниями, в связи с чем взамен различных исходных сообществ формируется сходный пастбищный травостой. Известно, что в результате выпаса происходит отбор растений, устойчивых к нему; многие из них обладают широкой экологической амплитудой, обеспечивающей легкость внедрения в различные, но нарушенные выпасом сообщества. В настоящее время на огромных площадях, при различных условиях тепла и увлажнения сформировались сходные пастбищные

типы. Повсеместно распространенные в саваннах тропиков злаки из родов *Imperata*, *Hyparrhenia*, *Panicum* и др. значительно потеснили местную флору. Согласно современным воззрениям, малое видовое разнообразие и высокое видовое сходство сообществ саванн разных регионов тропиков обусловлены совместным действием пожаров и выпаса (Tropical grazing land ecosystems, 1979).

Число примеров может быть увеличено, ибо в структуре биомов в настоящее время практически почти везде доминируют производные сообщества, которые мы зачастую (за отсутствием эталонов) относим к коренным или условно-коренным. Следует иметь в виду, что процесс трансформации продолжается на наших глазах.

Исследования последних десятилетий показали, что в тропических областях коренные леса сменились более сухолюбивыми лесными и кустарниковыми формациями, частично — саваннами, местами получили распространение заросли бамбука. Признано, что динамическое равновесие между древесными и саванновыми сообществами поддерживается регулярными пожарами. Существует реальная угроза потери местообитаний множеством видов, преимущественно лесных, что подвергает опасности сам факт их существования. Из произрастающих в тропиках около 155 тысяч видов примерно 1/3 находится под угрозой вымирания, ежегодно вырубается около 15 млн. га тропических лесов, т.е. около 23 тыс. га в сутки (рис. 22). За последние 150 лет сведено около 40% тропических лесов и ожидается, что к концу текущего столетия они могут быть уничтожены полностью (за исключением небольших резерватов), а вместе с ними исчезнет и самобытная тропическая лесная флора (Raven, 1976).

Целиком тропические или по преимуществу тропические семейства растений в настоящее время нуждаются в охране. Таковы орхидные, насчитывающие около 20 тысяч видов, из которых примерно 17 тысяч находятся на грани исчезновения. Вырубки, раскорчевки, пожары, осушительные мелиорации, исключаящие в ряде случаев

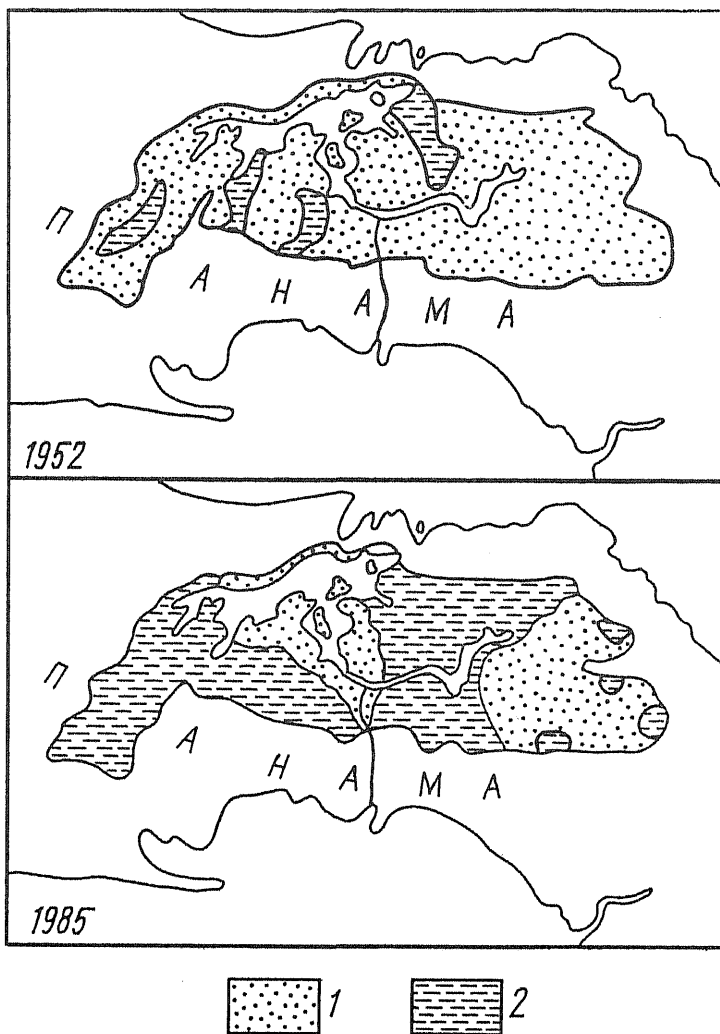


Рис. 22 Темп сведения тропических лесов в Центральной Америке:
1 — территории, покрытые лесом, 2 — обезлесенные земли

возможность восстановления лесов, определяют утрату орхидными их местообитаний. Не менее тревожна судьба пальмовых.

Во внетропических областях из 85 тысяч видов цветковых растений от 4,5 до 6 тысяч находятся в угрожаемом состоянии, от 750 до 1,5 тыс. — на грани исчезновения (Raven, 1976).

Существенные трансформации произошли, например, в типе биома широколиственных лесов умеренного пояса, на современном облике и составе которых сказалась направленная смена пород-лесообразователей, обусловленная различными способами ведения лесного хозяйства в разные исторические периоды (Вальтер, 1982). В связи с этим и благодаря широкому распространению насаждений из пород-интродуцентов коренные типы сообществ в настоящее время зачастую трудно установимы. В литературе высказывается точка зрения, что в доагрикультурный период леса из липы доминировали в северной части области распространения широколиственных лесов и в процессе хозяйственного освоения территории сменились дубравами (Курнаев, 1968).

Не менее глубокие изменения охватили и пустынные типы биомов, причем они примерно однонаправлены и в тропических, и в умеренных пустынях. В экстремальных экологических условиях сформировались своеобразные типы сообществ, обладающие известной устойчивостью и способностью к восстановлению. Следует отметить, что именно в аридных условиях отчетливо проявляется стабилизирующая роль растительности, предотвращающей и приостанавливающей развитие целого ряда природных процессов. Трансформация пустынных типов сообществ под воздействием всевозрастающей антропогенной нагрузки вызвала нарушение их сбалансированности и деградацию — исчезли многолетники с глубокой корневой системой, усилились процессы дефляции, эрозии, местами полностью исчез растительный покров.

Продвижение пустынных сообществ за пределы климатически определенных границ, смена ими сообществ семиаридного типа, полупустынных и сухостепных — установленный факт.

В фауне и животном населении различных типов биомов нарушения достигли такого уровня, что можно говорить о полной смене и видового состава и структуры. Многие аборигенные виды исчезли, либо стали редкими, виды-интродуценты — обычными и даже массовыми. Все это привело к формированию производных сообществ животных.

Таким образом, современное состояние типов биомов суши определяется двумя взаимосвязанными процессами: трансформации и модификации сообществ и снижения и утраты биотического разнообразия. Трансформация сообществ, выражающаяся в замене коренных типов производными, происходит как за счет изменения экологической обстановки и распространения эвриалентных видов, так и за счет широкого распространения видов-интродуцентов. Последние, зачастую легко приживаясь в сообществах, препятствуют процессам демуляции.

В связи с широкомасштабными изменениями биот и биомов суши особую актуальность представляют проблемы сохранения экологического равновесия и биологического разнообразия. Одна из важнейших проблем охраны животного и растительного мира — проблема сохранения всех видов растений и животных, независимо от их экономического значения, поскольку исчезновение каждого вида означает невозможную утрату генофонда органического мира. Эта проблема является узловой, одной из наиболее важных, так как невозможно сохранение ни отдельных типов сообществ, ни всей биосферы в целом без сохранения таксономического разнообразия ее компонентов.

Среди факторов, обуславливающих исчезновение и уменьшение численности животных, на первом месте стоит разрушение естественных мест обитания человеком. Среди видов, включенных в Международную

Красную книгу, 67% оказались в угрожаемом положении именно по этой причине.

Важную роль играют также чрезмерная эксплуатация ресурсов животных (37% видов из Красной книги) и воздействие интродуцированных экзотических видов (19% видов, включенных в Красную книгу).

Усилия по спасению редких видов целесообразно сосредоточить на тех, которые обособлены систематически (монотипические роды, семейства или отряды с малым количеством видов). Следует обратить особое внимание на регионы их концентрации. Так, отмечено, что более половины редких и исчезающих видов позвоночных животных сосредоточены в десяти регионах: это тропические леса Юго-Восточной Азии, Мадагаскара и Южной Америки, острова Карибского моря, западной части Индийского океана, южной части Тихого океана, Гавайские острова, пресноводные местообитания Северной Америки, Западной, Центральной и Южной Африки.

В Международную Красную книгу включены все виды отрядов сиреневых (*Syrenia*) — североамериканский, бразильский и африканский ламантины и дюгонь. Пятый вид этого отряда — стеллерова корова — был истреблен в середине XVIII века. На грани исчезновения находится представитель монотипического семейства руконожковых (*Daubentoniidae*) — мадагаскарская руконожка, или ай-ай (*Daubentonia madagascariensis*), вся популяция которой насчитывает несколько десятков особей. По-видимому, безвозвратно исчез тасманийский сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*), выделяемый в монотипическое семейство *Thylacinidae*. Хотя сумчатый волк еще сохранился на красном листе Международной Красной книги и поиски его продолжают, но уже более 40 лет не было достоверных наблюдений этого вида. Очевидно, он будет переведен в Черный список истребленных человеком животных. В Международную Красную книгу включены все представители семейства щелезубовых (*Solenodonyidae*) — кубинский и гаитянский щелезубы

(*Solenodon cubanus*, *S. paradoxus*) и все представители человекообразных обезьян (*Pongidae*) — орангутан, горилла, обыкновенный и карликовый шимпанзе. Редки или находятся на грани исчезновения большинство видов в семействах лемуриных (*Lemuridae*), индриевых (*Indridae*), носороговых (*Rhinocerotidae*).

Некоторые виды, исчезнувшие в природе за последние десятилетия, удалось сохранить благодаря их содержанию в питомниках и в зоопарках. Например, после того, как аравийский орикс был истреблен в природе, провели под эгидой МСОП “Операцию Орикс”. В 1981—1982 годах из сохранившегося в природе поголовья (более 300 экземпляров) были сформированы группы антилоп, которые удалось интродуцировать в места их бывшего обитания — пустыни Омана и другие районы Аравийского полуострова. Проводится также операция по возвращению в природу лошади Пржевальского. Для этого используется фонд животных, содержащихся в зоопарках.

На грани исчезновения находится своеобразная, внешне похожая на небольшую цаплю птица кагу (*Rhynochetos jubatus*), населяющая остров Новая Каледония и выделяемая в особое монотипическое семейство *Rhynochetidae*. Менее десяти особей насчитывают популяции буревестника *Pterodroma aterrima* с островов Реюньон и Родригес, японского красноногого ибиса (*Nipponia nippon*), гуамской утки (*Anas oustaleti*), канарского голубя (*Columba junoniae*). Операция по спасению маврикийской пустельги (*Falco punctatus*), проведенная МСОП, позволила увеличить численность этой птицы с 6 до 15 особей и добиться размножения в нелегальные пары отловленных птиц.

Под угрозой истребления оказались многие виды черепах и крокодилов, особенно тревожно положение всех видов семейства морских черепах (*Cheloniidae*), а также представителей монотипических семейств — кожистой черепахи (*Dermochelys coriacea*) и гангского гавиала (*Gavialis gangeticus*).

При Международном союзе охраны природы и природных ресурсов создана специальная комиссия по исчезающим видам растений, подготовившая Международную Красную книгу растений (1978), в которую включены всего 250 таксонов. В то же время в охране, по мнению комиссии МСОП, нуждается около 20 000 видов высших растений, или около 10% мировой флоры.

МСОП и Комиссия по редким растениям рассматривают Красную книгу как начало большой работы по инвентаризации и систематизации флоры разных континентов для выявления видов растений, которым грозит исчезновение, и разработки мер по их охране. В Международной книге использованы различные категории редкости видов: виды исчезнувшие или по видимому исчезнувшие; виды, находящиеся под угрозой исчезновения (исчезающие); виды уязвимые (сокращающиеся в численности); виды редкие. Отнесение вида к определенной категории требует хорошего знания структуры его ареала, особенностей экологии, размножения.

Флора отдельных континентов и отдельных регионов изучена еще недостаточно, а антропогенное воздействие настолько велико, что некоторые виды растений, возможно, исчезнут раньше, чем станут известны науке. До сих пор слабо изучена флора многих регионов Азии, Африки, где антропогенное воздействие сказывается особенно сильно на изменении тропических экосистем и, следовательно, родах и видах тропического распространения.

Лучше изучена флора таких континентов, как Европа, Северная Америка, где установлено, что около 10% от состава видов нуждается в тех или иных охранных мероприятиях.

В Международной Красной книге проведена систематизация и типизация таксонов: в результате каких воздействий вид получил статус угрожаемого и включен в Красную книгу.

Так, под воздействием выпаса и перевыпаса находится на грани исчезновения одна из африканских

пальм — виссманния килеватая (*Wissmannia carinensis*), ареал которой охватывает Сомали, Джибути и Южный Йемен. Общая численность пальмы в настоящее время несколько превышает сотню экземпляров, возобновление не наблюдается. Установлено, что выпас овец и крупного рогатого скота препятствует нормальному воспроизводству пальмы и ставит под угрозу ее существование.

Целый ряд видов с ограниченным ареалом оказался на грани исчезновения в связи с вырубкой насаждений и раскорчевкой освободившихся участков под распашку. К этой группе отнесено в Красной книге несколько видов рода эвкалипт, подавляющая часть которых распространена в Австралии. Опасность исчезновения нависла над 120 видами, 7 из которых занесены в Красную книгу МСОП. Таковы эвкалипт аргофлойа, эвкалипт мелкогородчатый и некоторые другие.

В связи с вырубкой и эксплуатацией лесов на грани исчезновения находится пальма кариота но (*Cariota no*), обширный ареал которой охватывает остров Калимантан, а также западную часть Малайзии. Кариота но относится к монокарпическим растениям, т.е. цветет один раз в жизни, после чего дерево погибает. Таким образом, каждое срубленное дерево — это бесплодное растение, не давшее семян. Вырубка равнинных лесов, в состав которых входила кариота но, привела к тому, что в настоящее время число ее местонахождений очень ограничено, и вид нуждается в серьезных охранных мероприятиях.

В критическом состоянии находится и пальма цератолобус сизоватый (*Ceratolobus glaucescens*). Сохранилась всего одна ее популяция на южной оконечности побережья в западной части Явы, насчитывающая около 30 особей. Это ее местообитание входит в природный резерват, что позволяет надеяться на сохранение вида.

Примером растений, резко сокративших свою численность в связи с выпасом, распашкой и прямым ис-

пользованием населением, являются два вида драконова дерева, занесенные в Красную книгу. Нубийское драконово дерево (*Dracaena ombet*) — реликт Джибути, Эфиопии и Судана. Возможно, что оно произрастает еще и вдоль северного побережья Сомали. В связи с сильным перевыпасом коренной растительности, а также добычей сока, рубкой на дрова, использованием для плетения различных изделий сохранились лишь отдельные экземпляры драконова дерева на отдельных скалах. Ранее этот вид охранялся в некоторых районах Судана, но общее изменение природной среды настолько велико, что в 1961 году в охраняемых районах были названы только мертвые деревья. Сохранить нубийское драконово дерево можно только разведением его в ботанических садах.

Другой вид драконова дерева — канарское драконово дерево (*Dracaena draco*) — также находится под угрозой исчезновения. Сохранились небольшие его популяции на недоступных обрывах. Угрозу виду создали изменения природы Канарских островов и его активное использование.

Одной из причин создания угрозы существованию вида является интродукция растений, часто нарушающая равновесие, существовавшее до этого. В Международную Красную книгу занесено интересное растение Южной Африки — рестио акокский, относящееся к семейству рестионовых. Вид считался исчезнувшим в течение 50 лет. В настоящее время найдена маленькая популяция этого травянистого многолетника, которая окружена постепенно разрастающимися зарослями интродуцированной из Австралии акации. Рестио так редок, что его биология совершенно не изучена.

Значительная часть видов оказалась под угрозой в результате различного рода коллекционирования и сборов. Так, в Красную книгу МСОП занесено алоэ многолистное (*Aloe polyphylla*) — суккулентный многолетник из семейства лилейных. Этот эндемик Южной Африки имеет большое значение для садоводства. За-

пасы его сократились из-за выкапывания растений для продажи садоводам. В настоящее время сохранилось только около 3500 экземпляров примерно в 50 пунктах. Вид строго охраняется законом и его экспорт запрещен.

Наконец, среди видов, занесенных в Красную книгу, можно выделить те, для которых характерна критически низкая численность популяции и существует угроза прекращения размножения. Так, агава аризонская (*Agave arizonica*), произрастающая в штате Аризона (США), известна всего в 12—14 пунктах, в каждом из которых растет по одному или несколько экземпляров растений в радиусе 3—5 км. Несмотря на принятые меры по охране, современное состояние агавы остается угрожающим. Она плохо возобновляется и численность ее в природе сокращается.

На острове Сокотра произрастает безлистный неколючий суккулент из семейства молочайных — молочай абдэлькурийский (*Euphorbia abdelkuri*). Это единственный вид молочая с желтым соком. В прошлом он произрастал по склону главного хребта острова, в настоящее время представлен четырьмя подушками на одном очень ограниченном участке. Критически низкая численность вида создает реальную угрозу его исчезновения.

Виды, подлежащие охране вследствие различных неблагоприятных воздействий, имеются в различных семействах, принадлежат разным порядкам. Иными словами, систематический состав Красной книги МСОП отражает то важное обстоятельство, что уязвимыми оказываются виды разной систематической принадлежности.

Масштабы воздействия таковы, что в настоящее время появляются целые семейства, значительная часть видов которых нуждается в охране. Например, известное семейство орхидных — насчитывает около 20 тысяч видов (это около 7% всех цветковых растений), в настоящее время около 17 тысяч видов этого семейства

находится на пути к исчезновению. Угрозу для орхидей создают коллекционирование, сбор для продажи, все увеличивающиеся в объеме, а также вырубка тропических лесов, пожары, широкое распространение вторичных, более простых сообществ, которое приводит к изменению условий их существования, к сокращению ареалов, а иногда и к полному исчезновению видов орхидей. Почти во всех странах орхидеи охраняются, продолжается разработка мер их охраны (Белоусова, Денисова, 1983).

Не менее интересна судьба семейства пальмовых — обширного семейства, включающего 2400 видов, относящихся к 270 родам. Современное состояние значительного числа пальм критическое: одни виды исчезли, другие находятся на грани исчезновения, состояние многих видов пока не определено, но часть их близка к исчезновению. Высокая степень уязвимости пальм определяется продолжающейся вырубкой тропических лесов, расширением площадей вторичных насаждений, различными мелиоративными работами, приводящими к глубокому изменению условий существования многих видов пальм. Некоторые из них, как например африканская пальма медемия аргун (*Medemia argun*) отличаются в настоящее время критически низкой численностью популяции, угрожающей прекращением размножения.

Значительное число видов пальм внесено в Международную Красную книгу, еще больше — в национальные Красные книги. В Международном союзе охраны природы и природных ресурсов при Комиссии по исчезающим растениям создана специальная подкомиссия по пальмам.

Таким образом, обзор Международной Красной книги показывает, что утрата разнообразия видов — реальная угроза, нависшая над растительным миром планеты.

Особое место в разработке охранных мероприятий уделяется эндемичным и реликтовым растениям, представляющим уникальный генетический материал.

В Международную Красную книгу включено 26 монотипных родов, являющихся эндемиками.

Установлено, что эндемичные растения, имеющие узкий ареал и характеризующиеся рассеянным произрастанием, оказываются наиболее чувствительными к антропогенному воздействию. Их исчезновение в отдельных частях географически ограниченного ареала быстро приводит к снижению численности вида до критической и ставит его под угрозу.

Однако выявление и инвентаризация таксонов, нуждающихся в охране, — это лишь одно направление в исследованиях, связанных с охраной растительного мира. В разработке общей географической концепции охраны генетических ресурсов биосферы большое значение имеет система научно обоснованного флористического и фаунистического районирования, позволяющего выделить территории, на которых сосредоточено наибольшее число эндемичных таксонов различных рангов. Разработка основ охраны требует изучения структуры вида и его популяционного разнообразия на протяжении всего ареала.

Одна из стратегических задач, осознанных мировым сообществом в связи с проблемой экологического кризиса биосферы — сохранение биологического разнообразия на разных уровнях дифференциации биосферы. В настоящее время признано, что проблема охраны биологического разнообразия не сводится только к охране конкретных таксонов, имеющих статус редких и исчезающих видов. Генеральная стратегия сохранения биоразнообразия должна быть ориентирована на сохранение систем (совокупностей) видов в их пространственном распределении — от типов экосистем глобального уровня вплоть до конкретных биогеоценозов и их сопряженных территориальных сочетаний на локальном уровне (Юрцев, 1994, Антропогенная динамика растительного покрова..., 1995). В этой связи большое значение приобретает выявление закономерностей эколого-географической дифференциации биосферы, иерархии и характеристики терри-

ториальных подразделений живого покрова суши. Это необходимо и для установления критериев выделения территориальных единиц биоразнообразия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. /вып.15 / СПб., 1995.

2. Белюченко И.С. Деградация пастбищ Калахари-Намиб (Южная Африка) и меры по их улучшению. //Растит. ресурсы, 1991, т.27, N 3.

3. Вальтер Г. Растительность земного шара. Тропические и субтропические зоны. / М., Прогресс, 1968.

4. Вознесенская Е.В. Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракум. // Ботанич. журн., 1974, т.59, N 8.

5. Воронов А.Г. Современные проблемы изучения тропических лесов. /Биогеография. Растительные сообщества и их картографирование. /М, ВИНТИ, 1976, т.3.

6. Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Биогеография мира. /М., Высшая школа, 1985.

7. Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. /Л, Наука, 1977.

8. Лавренко Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Америки. / М-Л, 1962.

9. Малышев Л.И. Изменение флор земного шара под влиянием антропогенного давления. //Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 1981, N 3.

10. Мейтс П. Распределение на земном шаре аридных и полуаридных гомо-климатов // Гидрогеология и геология аридной зоны земного шара. М, 1955.

11. Ресурсы биосферы пустынь Средней Азии и Казахстана. / Наука, 1984.

12. Свешникова В.М., Заленский О.В. Водный режим растений аридных территорий Средней Азии и Казахстана. / Вопросы географии. Сб. статей для

XVIII международного геогр. конгресса / М-ЛБ изд-во АН СССР, 1956.

13. Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. / Новосибирск, 1978.

14. Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. / Новосибирск, 1979.

15. Сочава В.Б. Проблемы физической географии и геоботаники. Новосибирск, 1986.

16. Спурр С.Г., Барнес Б.В. Лесная экология. / М, Лесная промышленность, 1984.

17. Федорова И.Т., Волкова Е.А. Новая карта растительности мира. // Ботанич. журн., 1991, т.76, N 3.

18. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. / М, Прогресс, 1980.

19. Экосистемы Монголии. / М, Наука, 1995.

20. Юрцев Б.А. О некоторых дискуссионных вопросах современной флористики. / Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. / СПб, 1994.

21. Acocks J.P. Karoo vegetation in relation to the development of desert. / Ecological studies of southern Africa. / Hague, 1974.

22. Archer S., Scifres C., Bassham C.R. Autogen succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland // Ecological monographs, 1988, v.58.

23. Aubreville A. Principes d'une systematique des formations vegetales. // Adansonia, 1965, v.5 fasc.2.

24. Aubreville A. Climats, forests et desertification de l'Afrique tropicale. / Soc. de Editions geogr. Maritime et Coloennales. Paris, 1949.

25. Aubreville A. Les liosieres forets savane des regions tropicales. / Adansonia, ser.2, 1966, N 6.

26. Describing ecosystems in the field. / Victoria, B.C., 1990.

27. Gillet H. Le peuplement vegetal du massif de l'Eunedi (Tchad). / Mem. Museum, Paris, 1968.

28. Lebrun J. Les formes biologiques dans la vegetation tropical. / Mem.soc.bot.Fr., 1966.

29. Ozenda P. Flore du Sahara septentrional et central. / Paris, 1958, v.1.

30. Raven P. Ethics and attitudes. // Conservation of threatened plants. London, 1976.
31. Schnell R. Introduction a la phytogeographie des pays tropicaux. / Paris, v. II, 1971.
32. Stennis C.G.G.I. Van. Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptative saltory evolution. / Biol. J. Linn. Soc., 1969, I.
33. Teeri J.A., Stowe L.G. Climatic patterns and the distribution of C-4 grasses in North America. / Oecologia, 1975, v.3 N 1.
34. Tropical forest ecosystems. / UNEP/FAO/UNESCO. / Paris, 1978.
35. Tropical grazing land ecosystems. / UNESCO/UNEP/FAO. / Paris, 1979.
36. Walter H., Siegmars — W. Breckle. Ecological systems of the Geobiosphere. / Ecological principles in global perspective. / Berlin, New-York, Tokyo, 1985.

Приложение (см. карту на последнем форзаце)

ЗОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ ЭКОСИСТЕМ МИРА
(ЗОНОБИОМЫ) с показом
зоноэкотонов между ними (по Вальтеру, 1968)

*Соотношение зонобиомов, определяемых климатом,
с зональными типами почв и
зональной растительностью*

NN	Зонобиом, климат	Зональный тип почв	Зональная рас- тительность
1	2	3	4
I	Экваториаль- ный, с обыч- но постоянно влажным климатом	экваториальные бурые глины — ферралитные почвы-латосоли	вечнозеленые тропические дождевые леса, почти без се- зонных аспектов
II	Тропический, с летними осадками и более про- хладным за- сушливым периодом (гумидно- аридный)	красные глины или красные зем- ли — почвы са- ванн	тропический листопадный лес или саванна
III	Субтропичес- кий аридный пустынный климат, скудные осадки	сероземы и засо- ленные почвы	субтропическая пустынная рас- тительность, ка- менистые ланд- шафты
IV	Средиземно- морский, с зимними до- ждями и лет- ними засуха-	средиземноморс- кие коричневые земли, часто —	склерофильная древесная расти- тельность, чув-

V	<p>ми (аридно-гумидный)</p> <p>Умеренно теплый с максимумом осадков летом, или мягкий морской климат</p>	<p>погребенные (древние) терра-росса</p> <p>красные или желтые лесные почвы, слабо оподзоленные</p>	<p>ствительная к длительным морозам</p> <p>умеренные вечнозеленые леса, довольно чувствительные к морозам</p>
VI	<p>Неморальный прохладный климат с коротким морозным периодом</p>	<p>лесные буроземы и серые лесные почвы, слабо оподзоленные</p>	<p>неморальные широколиственные листопадные леса, устойчивые к холоду</p>
VII	<p>Континентальный, аридно-умеренный с холодной зимой</p>	<p>черноземы, каштановые почвы, буроземы и сероземы</p>	<p>степи и пустыни с холодной зимой, устойчивые к морозам</p>
VIII	<p>Бореальный, холодный, с прохладным летом и длительной зимой</p>	<p>подзолы грубогумусовые</p>	<p>бореальные хвойные леса (тайга), весьма морозоустойчивые</p>
IX	<p>Полярный, арктический и антарктический, с очень коротким летом</p>	<p>тундровые гумусовые почвы с сильной солифлюкцией</p>	<p>безлесная тундровая растительность, обычно на многолетнемерзлых почвах</p>

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА I. ТРОПИЧЕСКИЙ ПОЯС	19
<i>Лесные типы биомов</i>	<i>24</i>
Влажные тропические леса.....	24
Листопадные тропические леса и редколесья	53
<i>Биомы саванн</i>	<i>71</i>
ГЛАВА II. ПУСТЫНИ	99
<i>Экологические режимы и адаптации организмов и сообществ</i>	<i>99</i>
<i>Региональные типы пустынных биомов</i>	<i>114</i>
Сахаро-гобийская или Афро-азиатская пустынная область	114
Пустынные биомы Северной Америки.....	128
Пустынные биомы Южной Америки	133
Южно-африканская пустынная область .	136
Австралийская пустынная область	140
<i>Антропогенные изменения пустынных экосистем</i>	<i>144</i>

**ГЛАВА III. БИОМЫ СУБТРОПИЧЕСКИХ
ЛЕСОВ И КУСТАРНИКОВ 149**

**ГЛАВА IV. БИОМЫ
ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ
УМЕРЕННОГО ПОЯСА 171**

**ГЛАВА V. БИОМЫ БОРЕАЛЬНЫХ
ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ 191**

**ГЛАВА VI. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ
БИОМОВ СУШИ И ОХРАНА
БИОРАЗНООБРАЗИЯ 215**

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 231

ПРИЛОЖЕНИЕ 234

ОГЛАВЛЕНИЕ 237

Дроздов Н.Н.
Мяло Е.Г.

ЭКОСИСТЕМЫ МИРА

Научный редактор
Криволуцкий Д.А.

Редактор Наумова Е.Н.
Верстка Зубков А.Е.
Корректор Наумова Е.Н.

ISBN 5-87484-019-2

Подписано в печать 15.07.97

Формат 84×108/32. Бумага офсетная № 1. Гарнитура Таймс.

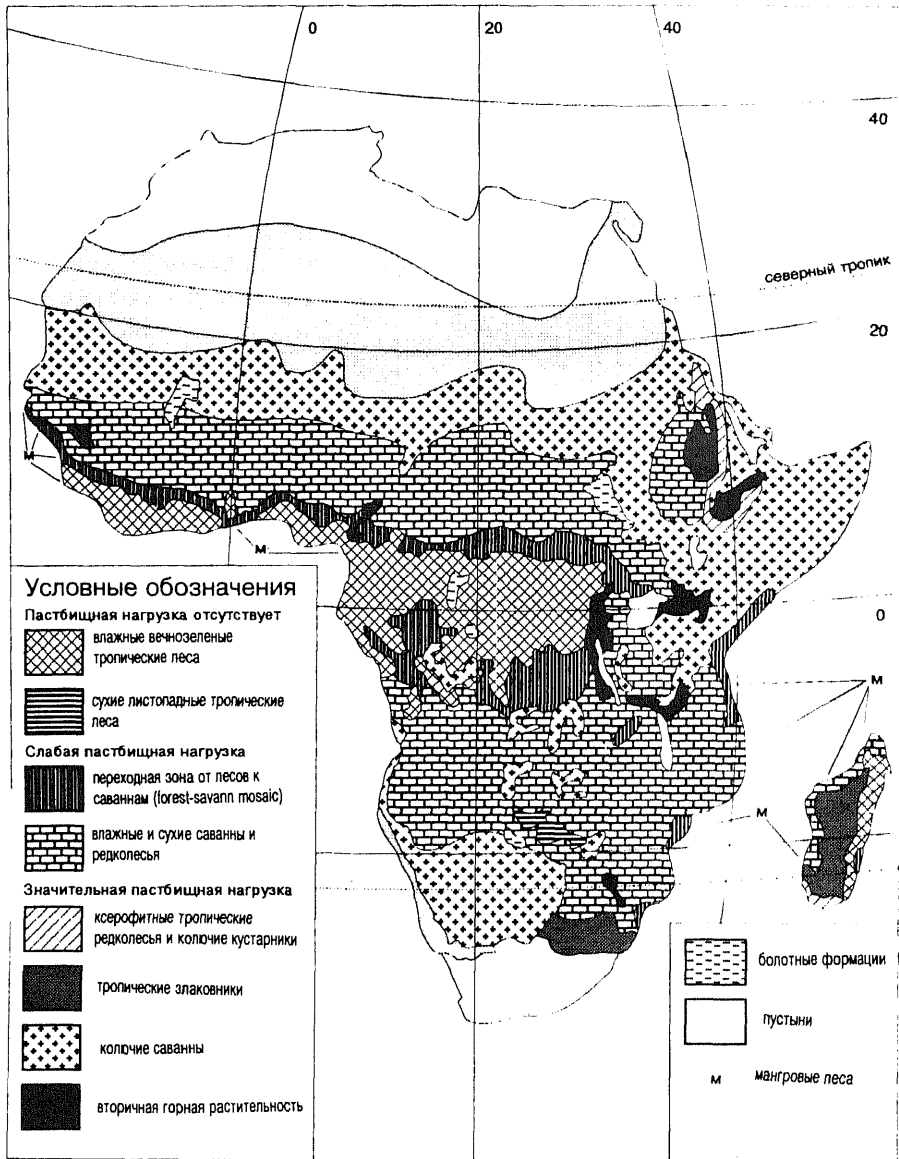
Печать офсетная. Тираж 1 000. 29,4 усл. печ. л.

Заказ № 208.

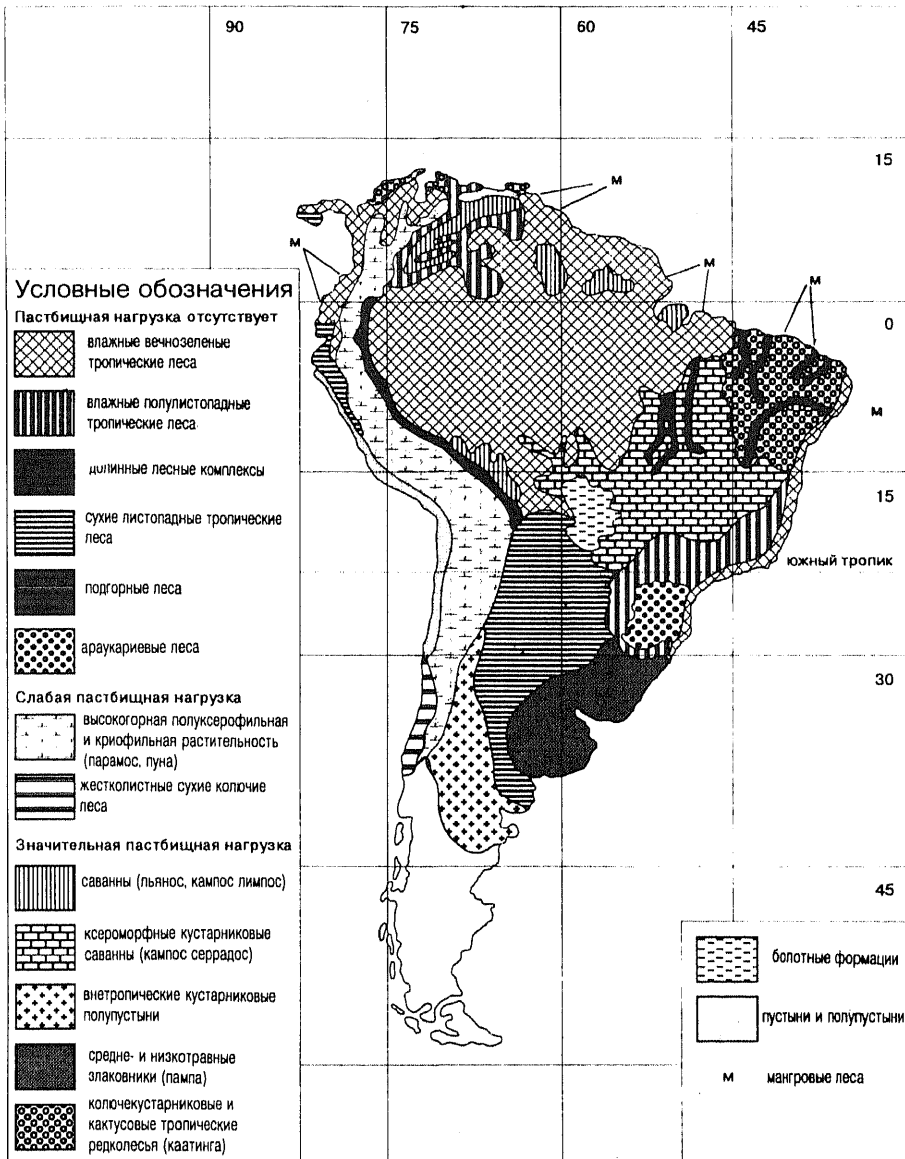
Издательство «АВФ», 117331, Москва, а/я 143,
тел. 935-26-79. Лицензия ЛР № 062931 от 18.08.93.

Налоговая льгота - общероссийский классификатор продукции
ОК - 055 - 93, том 2. 953000 - книги, брошюры.

АО „Астра семь”
121019, Москва, Филипповский пер., 13.



Основные типы тропических пастбищных экосистем Африки (по "Tropical grazing land ecosystems. UNESCO/UNEP/FAO." Paris, 1979 с изменениями)



Основные типы тропических пастбищных экосистем Южной Америки (по "Tropical grazing land ecosystems. UNESCO/UNEP/FAO." Paris, 1979 с изменениями)

