



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ

К. М. Петров

БИО ГЕО ГРАФИЯ

Концептуальные основы



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

К. М. ПЕТРОВ

БИОГЕОГРАФИЯ
КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, 2018

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2018

ISBN 978-5-288-05829-5

Рецензенты: кафедра биогеографии Московского государственного университета (зав. кафедрой докт. геогр. наук, проф. *С. М. Малхазова*);
кафедра биогеографии и охраны природы Санкт-Петербургского государственного университета
(докт. биол. наук, проф. *А. В. Селиховкин*; канд. геогр. наук, доц. *В. П. Денисенков*)

(55 Мб) Петров К. М. Биогеография: концептуальные основы: учебное пособие.

В учебном пособии излагаются концептуальные основы биогеографии: вопросы происхождения и развития жизни, учение о биосфере, системный подход в географии, арена жизни и биогеографическое районирование; базовые понятия ботанической географии как раздела общей биогеографии; биогеография океана, понятия биосферы и цивилизации, их проблематика — концепция устойчивого развития и геоэкология, экологические вызовы, роль человека в современной биосфере и др..

Учебное пособие подготовлено в соответствии с новой учебной программой и предназначено для самостоятельной работы студентов 1-го курса по дисциплине «Биогеография», студентов старших курсов по дисциплинам биогеографической направленности, а также магистрантов, специализирующихся в области биогеографии.

Подписано к использованию 31.05.2018
Издательство СПбГУ. 199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, д. 11.
Тел./факс +7(812) 328-44-22
E-mail: publishing@spbu.ru publishing.spbu.ru

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|----------------|---|
| Введение | 5 |
|----------------|---|

ЧАСТЬ 1. КЛЮЧЕВЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ БИОГЕОГРАФИИ

| | |
|---|----|
| 1.1. Вопросы происхождения и развития жизни | 6 |
| 1.2. Учение о биосфере..... | 11 |
| 1.3. Системный подход в географии | 14 |
| 1.4. Арена жизни и ее подразделения | 15 |
| 1.5. Флористическое, зоогеографическое и биотическое районирования суши..... | 22 |
| Темы рефератов | 27 |
| Рекомендуемая литература..... | 28 |

ЧАСТЬ 2. БАЗОВЫЕ ПОНЯТИЯ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ

| | |
|--|----|
| 2.1. Исторические условия формирования растительного покрова | 29 |
| 2.2. Ареология | 33 |
| 2.3. Растительное сообщество (фитоценоз)..... | 40 |
| 2.4. Механизмы устойчивости сообществ | 47 |
| 2.5. Факторы распределения растительности | 49 |
| 2.6. Географические закономерности растительного покрова России | 54 |
| Темы рефератов | 61 |
| Рекомендуемая литература..... | 61 |

ЧАСТЬ 3. БИОГЕОГРАФИЯ ОКЕАНА

| | |
|--|-----|
| 3.1. Физико-географический процесс как экологический фактор... | 62 |
| 3.2. Подразделения арены жизни в океане | 64 |
| 3.3. Ландшафтный подход к изучению биономической структуры морских мелководий..... | 75 |
| 3.4. Зональные типы биомов Мирового океана..... | 83 |
| Биомы холодного пояса | 86 |
| 3.5. Уязвимые звенья экологической системы Мирового океана..... | 97 |
| Темы рефератов | 101 |
| Рекомендуемая литература..... | 102 |

ЧАСТЬ 4. БИОСФЕРА И ЦИВИЛИЗАЦИЯ

| | |
|---|-----|
| 4.1. Концепция устойчивого развития и геоэкология | 103 |
| 4.2. Экологические вызовы | 105 |
| 4.3. Грезы о ноосфере | 106 |
| 4.4. Человек в современной биосфере..... | 107 |
| Темы рефератов | 108 |
| Рекомендуемая литература..... | 108 |
| Литература..... | 109 |

Своеобразие планеты Земля подчеркивается наличием на ней жизни, которая образует особую оболочку — биосферу. Живое вещество (так В. И. Вернадский назвал совокупность всех организмов) играет важную роль в регулировании как природных условий, так и социально-экономических процессов. Растения, животные и образуемые ими сообщества рассматриваются географами как ландшафтообразующие элементы при изучении географической оболочки. При этом в семействе географических наук только у биогеографии объект изучения — жизнь на Земле.

Биогеография — наука о распространении на Земле растений, животных и образуемых ими сообществ в зависимости от естественноисторических, географических, экологических и антропогенных факторов.

Объектами биогеографических исследований являются: биоты — совокупности видов растений (флоры) и животных (фауны); биомы — территориальные сочетания сообществ животных и растений.

Развитие цивилизации оказывает постоянно усиливающееся воздействие на биосферу: уничтожаются естественные местообитания организмов, сокращается биоразнообразие, растительный покров и животный мир преобразуются в синантропные сообщества. Загрязнение окружающей среды и истощение органических ресурсов угрожает будущему человечества. В связи с этим важной задачей биогеографических исследований становится разработка рекомендаций по охране, рациональному использованию и воспроизводству ресурсов органического мира.

В учебном пособии излагаются концептуальные основы биогеографии: вопросы происхождения и развития жизни, учение о биосфере, системный

подход в географии, арена жизни и биогеографическое районирование; базовые понятия ботанической географии как раздела общей биогеографии — исторические условия формирования растительного покрова, ареалогия, фитоценология, механизмы устойчивости сообществ, факторы распределения растительности, географические закономерности растительного покрова России; биогеография океана — физико-географический процесс как экологический фактор, подразделения арены жизни в океане, ландшафтный подход к изучению биомической структуры морских мелководий, зональные факторы биорегионализации, уязвимые звенья экологической системы Мирового океана; понятия биосферы и цивилизации, их проблематика — концепция устойчивого развития и геоэкология, экологические вызовы, грезы о ноосфере, роль человека в современной биосфере.

Учебное пособие подготовлено в соответствии с новой учебной программой и предназначено для самостоятельной работы студентов 1-го курса по дисциплине «Биогеография» и студентов старших курсов по дисциплинам биогеографической направленности, а также магистрантов, специализирующихся в области биогеографии. Многочисленные иллюстрации, представляющие в наглядной форме материал дисциплины, призваны облегчить его усвоение. Предложены темы для рефератов, к которым можно подготовиться заранее, литература для самостоятельной работы, в конце пособия приведен полный список основной литературы.

В этой части рассматриваются основные положения теории биогеографии:

- происхождение и развитие жизни;
- учение о биосфере;
- системный подход в географии;
- арена жизни и биогеографическое районирование (подразделение).

1.1. ВОПРОСЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ

При обсуждении вопросов о происхождении и развитии жизни предлагается рассмотреть положения о жизни как космическом явлении и о появлении и развитии жизни на Земле.

Вопрос происхождения жизни на Земле — один из самых сложных вопросов современного естествознания, на который до сих пор нет однозначного ответа. В первой половине XX в. были сформулированы две концепции. Академик В. И. Вернадский в 1926 г. опубликовал книгу «Биосфера» [Вернадский, 1960], в которой высказал идею вечности жизни в космосе и предположил появление биологических систем на Земле благодаря заносу из космоса. Академик А. И. Опарин в 1936 г. в книге «Возникновение жизни» [Опарин, 1936] утверждал, что появлению живых организмов предшествовал длительный период химической эволюции — синтез органических молекул из неорганических.

Однако постулирование А. И. Опариним длительной химической эволюции, предшествовавшей появлению живых организмов, входит в противоречие с обнаружением ископаемых остатков одноклеточных организмов в осадочных породах, возраст которых приближается к возрасту начала геологической истории Земли.

В начале XXI в. академик Г. А. Заварзин (2009) предложил различать концепции автохтонного происхождения организмов на Земле и появление организмов в результате заноса космическими телами. В последнем случае возможно появление на Земле не только одиночной клетки, но и перенос целых сообществ. Г. А. Заварзин утверждает, что с самого начала геологической истории Земли в водах первичного океана функционировали экосистемы, об-

разованные одноклеточными прокариотами: продуцентами — *автотрофами* и потребителями органического вещества — *гетеротрофами*.

Жизнь как космическое явление. Образование Вселенной и возникновение жизни современная наука связывает с *Большим взрывом*. По теории «Большого взрыва» (Big Bang) Вселенная возникла 13,7 млрд лет назад. Зародыш Вселенной представлял собой некое средоточие информационно-энергетического поля, где все сущее находилось в состоянии сингулярности. Вселенная была как бы выстреляна из одной точки (рис. 1.1).

При обсуждении вопроса о происхождении жизни необходимо учитывать открытое Луи Пастером свойство киральной чистоты органических молекул. Термин *киральность* или *хиральность* (от греч. *cheiros* — рука) означает свойство зеркальной симметрии. Органические молекулы и сами организмы обладают свойством зеркальной симметрии.

По современным представлениям именно киральность определяет биохимическую границу между живым и неживым. Возникновение кирально чистого живого вещества могло быть актом самоорганизации материи в виде скачка. Подобно тому, как возникновение Вселенной связывается с «Большим взрывом», возникновение жизни во Вселенной можно связать с «Большим биологическим взрывом» — скачкообразным образованием кирально чистого живого вещества [Реймерс, 1991]. Сущность живого определяется также тем, что живые молекулы обладают способностью к эволюции: от образования одноклеточных, затем многоклеточных организмов и, наконец, всего разнообразия царств живого.

В. И. Вернадский еще в 1926 г. в классическом труде «Биосфера», развивая мысль о космической и геологической вечности жизни, сформулировал эм-

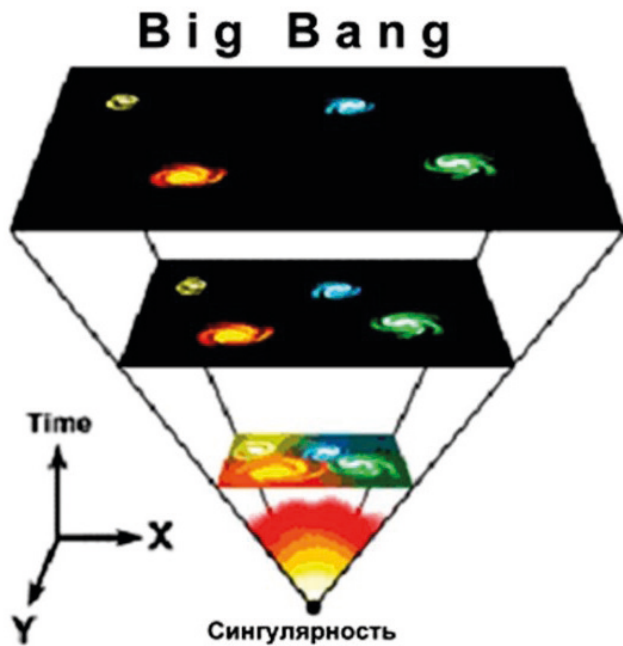


Рис. 1.1. Модель «Большого взрыва»

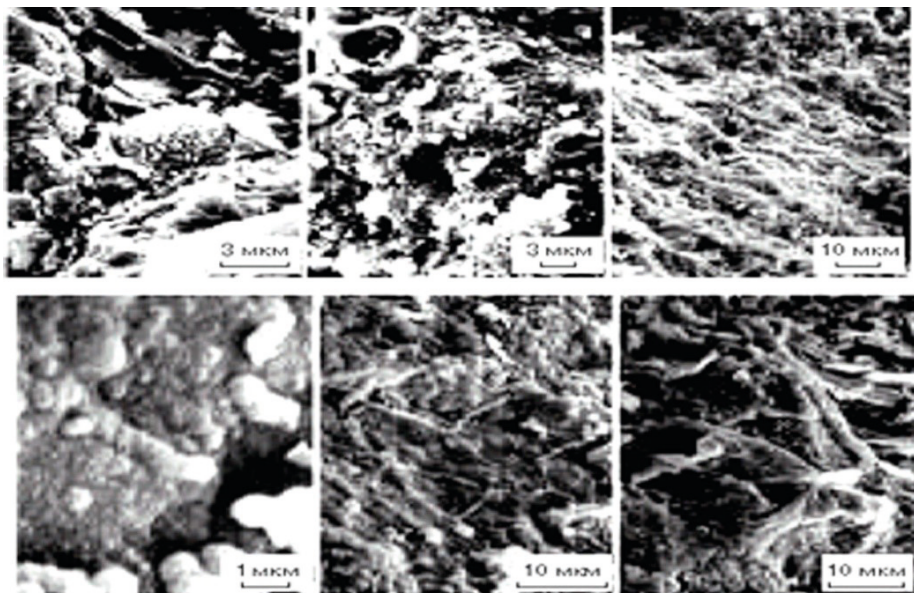


Рис. 1.2. Цианобионты и гифы грибов из метеорита Ефремовка [Жур, Розанов, Горленко, 1997].

пирические обобщения, которые в наши дни получают новое подтверждение. Первое гласит: в течение всех геологических периодов на Земле не было и нет следов абиогенеза (т. е. непосредственного создания живого организма из мертвой косной материи); второе — никогда в течение всего геологического времени не наблюдались азойные (т. е. лишенные жизни) геологические эпохи.

Согласно концепции панспермии, в космическом пространстве нашей Галактики присутствует огромное количество зародышей жизни. Возможно, это космическое живое вещество «заразило» Землю, когда условия на ней стали благоприятными для существования. Следы древнейшей жизни обнаружены на углистых метеоритах (хондритах), возраст которых составляет около 4,6 млрд лет [Жмур, Розанов, Горленко, 1997]. Допускается, что происхождение органического вещества в хондритах связано с космической жизнедеятельностью микроорганизмов, вероятно, цианобионтов и низших грибов (рис. 1.2).

Относительно высокий уровень организации этих форм позволяет предположить, что время их происхождения древнее возраста содержащих их метеоритов. Следовательно, начало жизни в космосе отодвигается еще дальше, жизнь древнее Земли, возраст которой около 5 млрд лет. Таким образом, на нашей планете просто не было времени для абиогенного происхождения жизни: с первых же этапов геологической истории на Земле существовала жизнь. Древнейшие породы водно-осадочного происхождения (Гренландия, Иссау — 3,8 млрд лет) уже содержат остатки микроорганизмов, обладавших аппаратом фотосинтеза.

Появление жизни на Земле. Геологическая история Земли началась около 4,5 млрд лет назад. По мере того как планета остывала, пары воды сконденсировались и пролились потоками дождей, покрывших почти всю поверхность Земли водой — первичным океаном. На первых этапах эволюции на протяжении почти 2 млрд лет свободный кислород отсутствовал, жизнь была представлена в океане анаэробными хемосинтезирующими организмами. В это время озонового слоя, защищающего поверхность Земли от жесткой ультрафиолетовой радиации, не существовало.

Как бы ни были примитивны формы древней жизни, благодаря способности к эволюции они дали все многообразие живых существ в современной биосфере. История жизни на Земле подразделяется на время скрытой жизни (*криптозой*) и время явной жизни (*фанерозой*). Продолжительность криптозоы — более 3,5 млрд лет. На протяжении этого времени организмы были лишены скелетов и покровов, в результате чего их остатки не сохранились в горных породах.

На первом этапе криптозоы, в течение 2 млрд лет, жизнь была представлена хемосинтезирующими бактериями, низшими грибами, цианобионтами, обитавшими в океане. На втором этапе цианобионты приобрели способность к фотосинтезу, и на Земле появился свободный кислород, образовался озоновый слой. Это

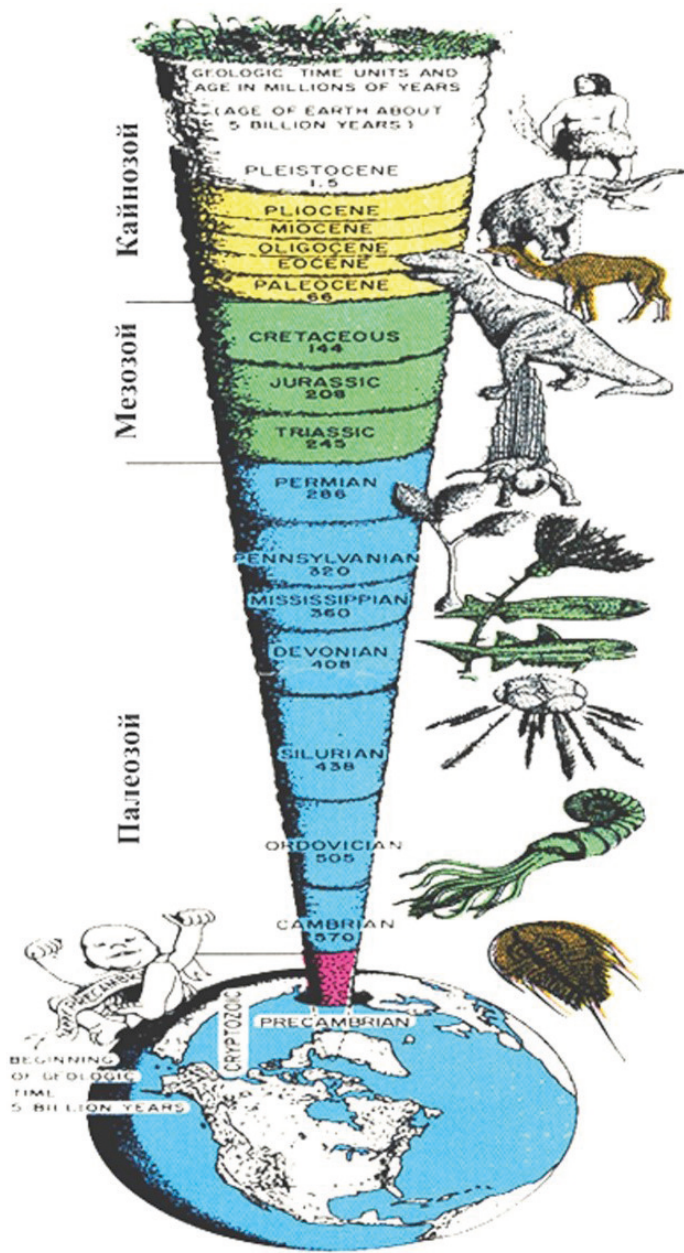


Рис. 1.3. Геологические периоды фанерозоя [Encyclopedia of the Earth, 1985].

событие называют «кислородным кризисом», в результате которого анаэробы вынуждены были уйти в специфические ниши, а темпы эволюции аэробных организмов многократно ускорились. Появились многоклеточные формы жизни — растения (водоросли) и беспозвоночные животные. Наступление фанерозоя ознаменовалось способностью организмов создавать известковые и хитиновые покровы, благодаря чему страницы геологической летописи заполнились остатками всех типов беспозвоночных животных.

Эволюционный процесс на протяжении фанерозоя характеризуется следующими особенностями:

1. *Ускорение темпов эволюции.* Для эволюции организмов на протяжении фанерозоя от беспозвоночных до млекопитающих потребовалось около 600 млн лет, причем продолжительность каждого периода — палеозоя, мезозоя, кайнозоя была все более короткой (рис. 1.3).

2. *Увеличение биоразнообразия.* На протяжении фанерозоя происходило быстрое возрастание числа новых видов. Это увеличение не было монотонным, оно прерывалось экологическими кризисами, во время которых до 90% видов вымирало (рис. 1.4). Однако после кризиса биоразнообразие быстро увеличивалось.

3. *Волны жизни.* На протяжении эволюции с древнейших времен возникали определенные таксоны организмов, которые достигали своего расцвета, а затем их численность резко падала или они исчезали вовсе (рис. 1.5). Например, в позднем палеозое появились первые гигантские звероящеры, которые к началу мезозоя полностью вымерли. На протяжении мезозоя происходил расцвет рептилий (динозавров), в настоящее время они занимают весьма скромное место в наземной биоте. В середине мезозоя появились первые млекопитающие, достигшие максимума разнообразия в кайнозое.

4. *Изменчивость и дивергенция видов.* Ч. Дарвин на примере галапагосских вьюрков показал, что из небольшой популяции птиц, занесенных сильным ветром из Южной Америки, в результате изменчивости и приспособления к различным условиям существования образовалось 14 новых видов (рис. 1.6).

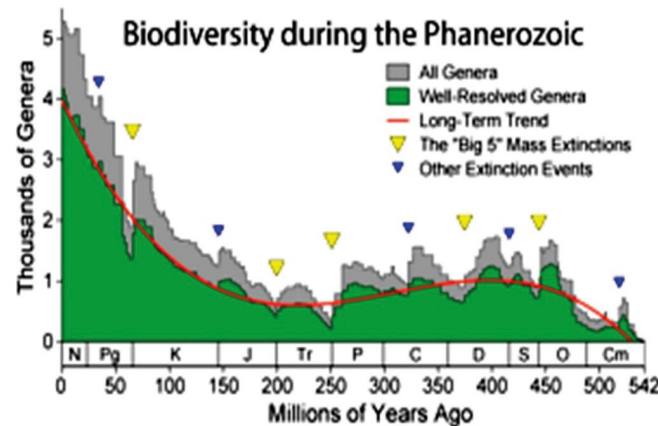


Рис. 1.4. Кривая увеличения биоразнообразия в фанерозое [Encyclopedia of the Earth, 1985].

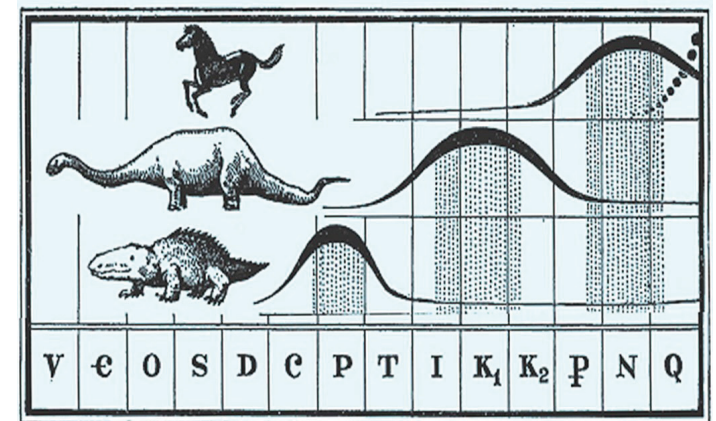


Рис. 1.5. Волны жизни [Баландин, 1979].

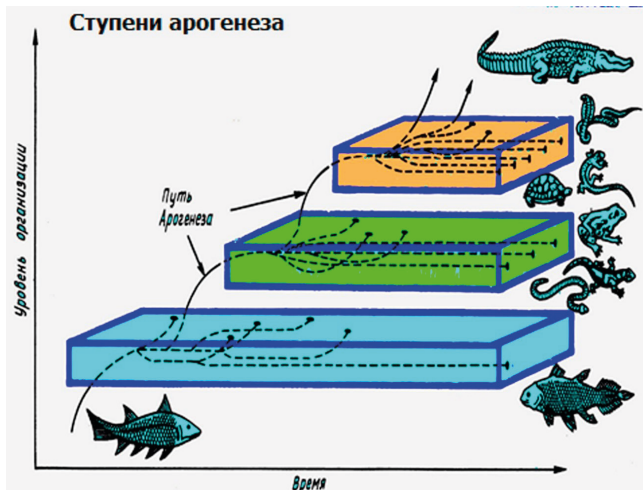


Рис. 1.7. Арогенные скачки по Н. А. Северцеву

5. *Арогенные скачки.* Эволюция происходит не только путем постепенной изменчивости и дивергенции видов, для нее характерен также скачкообразный переход к возникновению новых более совершенных форм. Например, в эволюции рыб дивергенция привела к образованию новых видов, лежащих в одной плоскости организации. В результате арогенного скачка появился новый класс — земноводные, предками которых были рыбы. Существенным отличием земноводных является их более высокая организация — способность вести как водный, так и наземный образ жизни. Следующий арогенный скачок эволюции привел к появлению пресмыкающихся — обитателей суши (рис. 1.7).

Общая последовательность арогенных скачков от времени бактерий и водорослей до времени покрытосеменных растений и от беспозвоночных до млекопитающих отображена на рис. 1.8.

Итак, в результате эволюции к нашим дням в биосфере наряду с царствами бактерий и цианобионтов обособились *царство грибов, царство животных и царство растений* (рис. 1.9).

Эволюция и катастрофы. Согласно классической теории эволюции Ламарка-Дарвина, на протяжении истории Земли увеличение биоразнообразия происходило без существенных скачков в результате случайной изменчивости, естественного отбора и постепенного ветвления филогенетического дерева.

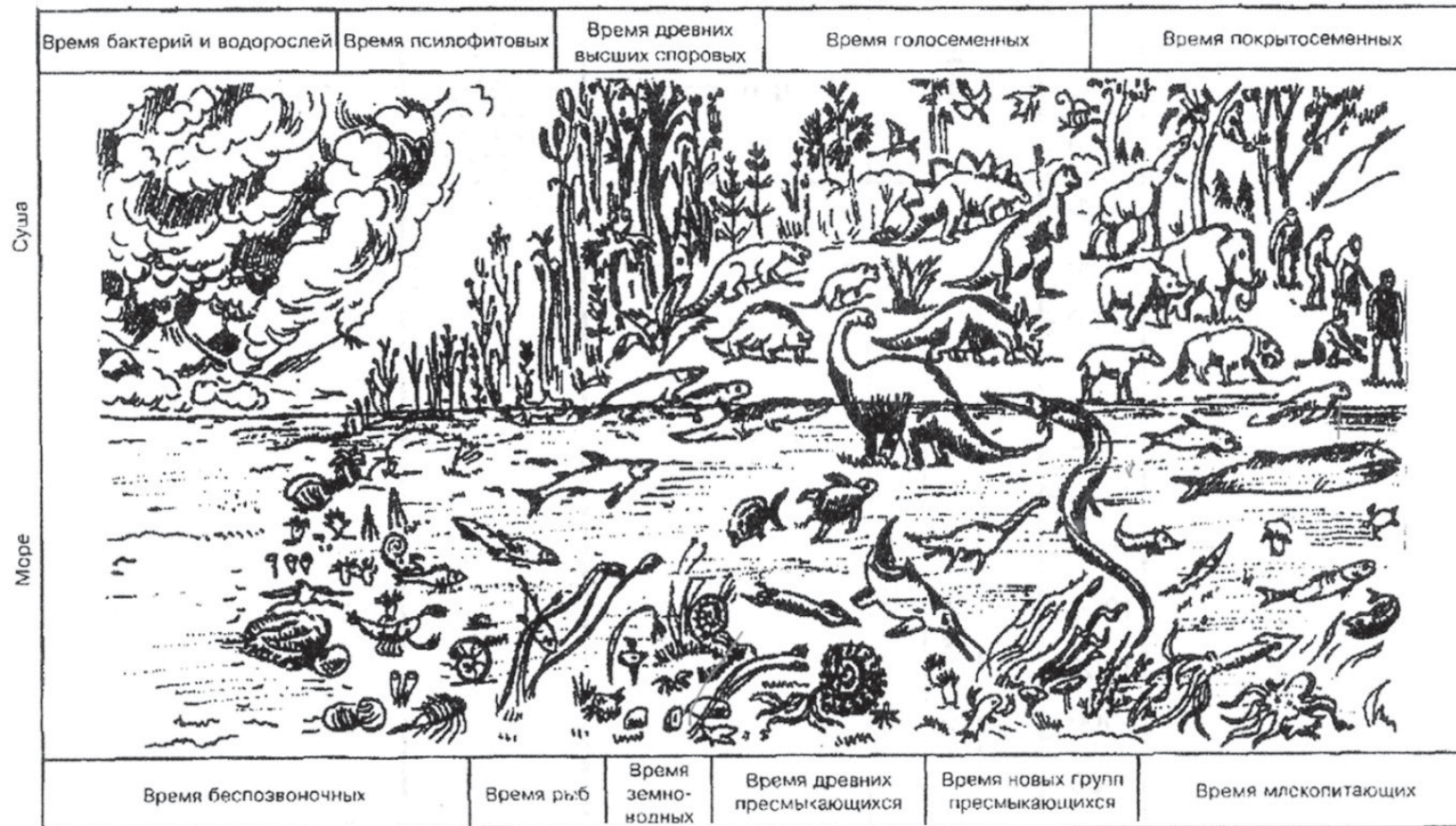


Рис. 1.8. История Земли и эволюции жизни по А. В. Лапо

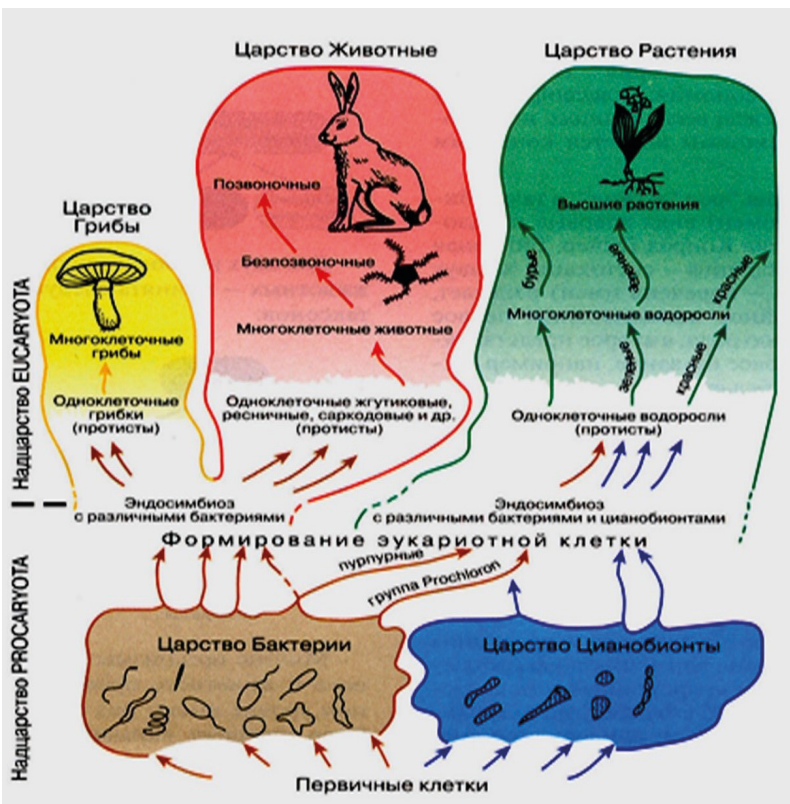


Рис. 1.9. Три царства жизни [Воронов, 1963].

Глобальные экологические кризисы рассматривались как катастрофы, нарушавшие ход эволюционного процесса. Таких катастроф в истории Земли было несколько (см. рис. 1.4).

Однако за кризисами и вымиранием одних групп организмов следовали ароморфоз и вспышка видообразования новых, более высоко организованных форм. На этих этапах спокойный ход дивергенции сменялся узлами кущения видов, резким увеличением биоразнообразия. В 20-х годах XX в. Л. С. Берг (1977) разработал теорию номогенеза, в которой указывал на целенаправленный ход эволюции в сторону усложнения морфофизиологической организации живого.

Роль катастроф в эволюционном процессе можно раскрыть, используя теорию открытых систем И. Р. Пригожина [Пригожин, Стенгерс, 1986], который утверждает, что все природные системы являются открытыми. Они развиваются благодаря постоянному обмену веществом, энергией и информацией с окружающей средой. Однако направленный ход их развития может нарушаться под воздействием внешних или внутренних факторов, и тогда в точке бифуркации (катастрофы) система разрушается, переходит в состояние хаоса.

Значение теории И. Р. Пригожина состоит в том, что он указал на возможность спонтанного возникновения порядка из хаоса. Вслед за катастрофой вступает в действие особый закон развития открытых систем: из хаоса возникает порядок — система с более высоким уровнем организации. В истории биосферы эта закономерность хорошо выражена: развитие живой материи сопровождалось, с одной стороны, глубокими кризисами, с другой — ароморфными скачками, которые вели к возникновению новых более высоко организованных форм жизни (см. рис. 1.8). Кризисы (бифуркации) можно интерпретировать с позиций теории Пригожина как спусковые механизмы, дающие импульс перехода биосферы на все более высокие уровни организации.

1.2. УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ

Все множество организмов, обитающих на Земле, В. И. Вернадский объединяет в понятие *живое вещество*. Назовем пять уровней организации живого вещества.

Первый уровень — жизнь: согласно «принципу Гюйгенса», жизнь есть космическое явление, в чем-то резко отличное от косной материи. В момент Большого взрыва произошло образование двух субстанций — живой и косной. Сущность живого заключена в его способности к эволюции.

Второй уровень — организм: живое вещество представлено в дискретной форме в виде множества организмов разного уровня организации.

Третий уровень — биоразнообразие: все многообразие видов разного таксономического уровня как результат микро- и макроэволюции.

Четвертый уровень — экосистема: сожительство на Земле множества организмов привело к усложнению их отношений между собой и с окружающей средой. Так возникли экосистемы, в которых между биотическими и абиотическими компонентами происходит обмен веществом, энергией и информацией.

Пятый уровень — биосфера: живое вещество, литосфера, гидросфера и атмосфера представляют собой взаимосвязанное целое.

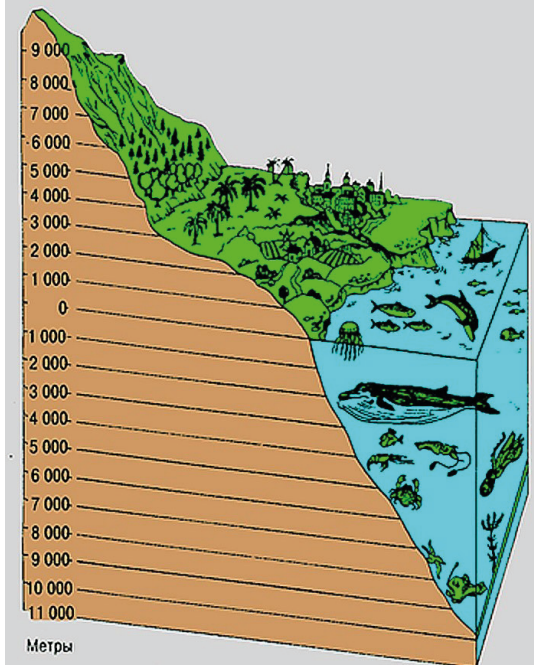


Рис. 1.10. Распределение жизни в биосфере [Воронов, 1963].

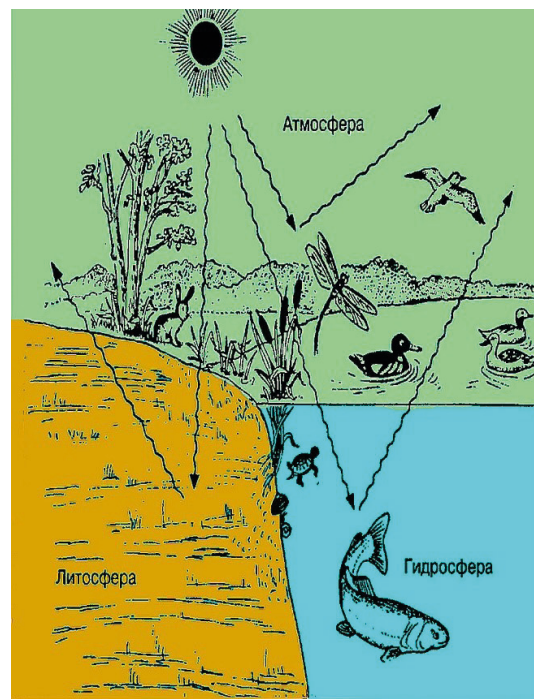


Рис. 1.11. Схема взаимодействия компонентов биосферы [Воронов, 1963].

Особенность названных феноменов состоит в том, что с самого начала геологической истории все они существовали в неразрывной связи друг с другом: жизнь на Земле была представлена популяциями организмов, которые эволюционировали в условиях конкретных экосистем и единой биосферы.

Биосфера — область существования и функционирования живого вещества, всей совокупности ныне живущих организмов. Ее формирование произошло в результате взаимодействия живого вещества с компонентами литосферы, гидросферы и атмосферы. Главным источником энергии этого взаимодействия является солнечная радиация, а также внутренняя энергия и вещество Земли.

Согласно В. И. Вернадскому, область распространения живого вещества включает нижнюю часть атмосферы (до нижней границы озонового слоя, около 15 км, который задерживает губительное для жизни жесткое ультрафиолетовое излучение), всю гидросферу (до максимальных глубин Мирового океана, более 11 км) и часть литосферы до глубины около 4 км, где температура превышает 100 °С (рис. 1.10).

Отметим важные *особенности биосферы*: на нее падает мощный поток солнечной радиации; в ней в значительном количестве содержится жидкая вода; в ней проходят поверхности раздела между веществами, находящимися в трех фазах: твердой, жидкой и газообразной. Все это служит предпосылкой для активного обмена веществом, энергией и информацией, в котором главную роль играют организмы (рис. 1.11).

Концепция Геи (Гея — в древнегреческой мифологии богиня Земли) была сформулирована английским физиком Джеймсом Лавлоком [Lovelock, 1982]. Развивая идеи В. И. Вернадского, Лавлок разработал концепцию, согласно которой эволюция жизни настолько тесно связана с эволюцией физического окружения, что вместе они составляют единый суперорганизм, обладающий саморегуляторными свойствами. Любые организмы, неблагоприятным образом влияющие на окружающую среду, в том числе человек, делая ее менее пригодной для жизни, в конце концов исчезают.

Функции живого вещества. Рассмотрим основные функции живого вещества: энергетическую, деструктивную, концентрационную и средообразующую.

Энергетическая функция выполняется прежде всего растениями, которые в процессе фотосинтеза аккумулируют солнечную энергию в виде разнообразных органических соединений. По словам В. И. Вернадского, зеленые хлорофилльные организмы — главный механизм биосферы. В процессе фотосинтеза они образуют химические соединения, являющиеся источником энергии для функционирования биосферы и в значительной мере всей земной коры.

Деструктивная функция состоит в разложении и минерализации мертвого органического вещества, а также в химическом разложении горных пород и вовлечении образовавшихся минеральных веществ в биотический круговорот. Мертвое органическое вещество разлагается до простых неорганических соединений, которые вновь используются в начальном звене круговорота. Этим занимается специальная группа организмов — деструкторы.

Особо следует сказать о химическом разложении горных пород. Благодаря живому веществу биотический круговорот пополняется минералами, высвобождаемыми из литосферы. Пионеры жизни на скалах — бактерии, цианобионты, грибы и лишайники — оказывают на горные породы сильнейшее химическое воздействие комплексом органических кислот. Эти организмы, разлагая горные породы, избирательно извлекают и включают в биотический круговорот важнейшие питательные элементы. Благодаря жизнедеятельности организмов-деструкторов создается уникальное свойство почв — их плодородие.

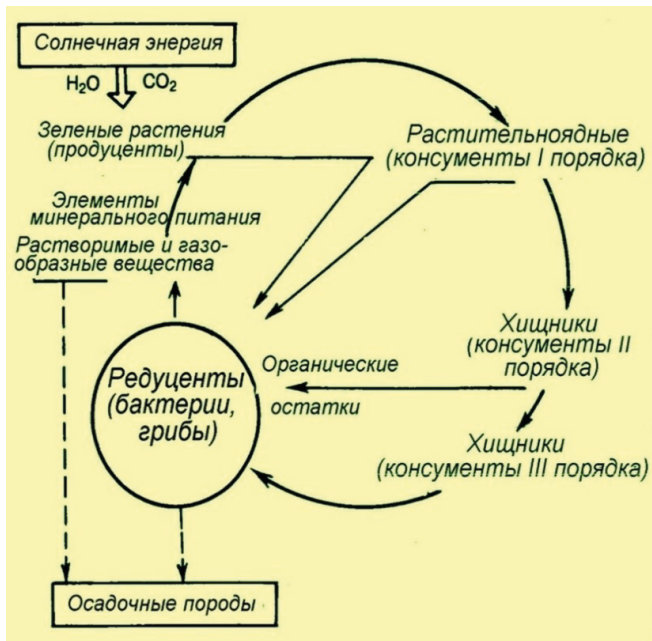


Рис. 1.12. Модель биологического круговорота

Концентрационная функция заключается в избирательном накоплении организмами атомов веществ, рассеянных в природе. Наиболее активными концентраторами являются микроорганизмы, например, железобактерии. Морские организмы активно концентрируют рассеянные атомы для построения своих скелетов или покровов. Например, моллюски, кораллы, мшанки и др. концентрируют кальций, диатомовые водоросли, кремниевые губки и радиолярии — кремний и т. п.

Средообразующая функция состоит в трансформации физико-химических параметров среды в условия, благоприятные для жизни. Эта функция является совместным результатом всех рассмотренных выше функций живого вещества: энергетическая функция обеспечивает энергией все звенья биологического круговорота; деструктивная и концентрационная способствуют извлечению из природной среды и накоплению рассеянных, но жизненно важных для организмов элементов.

В результате средообразующей функции в географической оболочке произошли следующие важнейшие события:

- был преобразован газовый состав первичной атмосферы;
- изменился химический состав вод первичного океана;
- образовалась толща осадочных пород в литосфере;
- на поверхности суши возник плодородный почвенный покров (также плодородны воды океана, рек и озер).

Закон сохранения (бережливости). В. И. Вернадский образно формулирует этот закон, когда говорит, что атомы, вошедшие в какую-нибудь форму живого вещества, захваченные единичным жизненным вихрем, с трудом возвращаются, а может быть, и не возвращаются назад, в косную материю биосферы. Иными словами, основу функционирования живого вещества составляют биологические круговороты (рис. 1.12).

Биологический круговорот обеспечивается взаимодействием трех основных групп организмов:

- 1) продуцентов (зеленых растений, осуществляющих фотосинтез, и бактерий, способных к хемосинтезу), они создают первичное органическое вещество;
- 2) консументов, потребляющих органическое вещество (растениеядные и хищные животные);
- 3) редуцентов (деструкторов), разлагающих мертвую органику до минеральных веществ (в основном бактерии, грибы и простейшие).

На *восходящей ветви* биологического круговорота, основанного на выполнении энергетической функции зелеными растениями, происходит аккумуляция солнечной энергии.

Нисходящая ветвь биологического круговорота связана с передачей энергии в виде пищи консументам — растениеядным животным и хищникам разных порядков.

Каждое звено поставляет в окружающую среду продукты жизнедеятельности и мертвые органические остатки, которые служат источником пищи и энергии для организмов-редуцентов. Последние разлагают органическое вещество и возвращают минеральные соединения в начало биологического круговорота.

Таким образом, биологический круговорот представляет собой непрерывный процесс создания и деструкции органического вещества. Глобальные циклы миграции химических элементов не только связывают три наружные оболочки нашей планеты в единое целое, но и обуславливают непрерывную эволюцию ее состава.

1.3. СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД В ГЕОГРАФИИ

Применение системного подхода в географии и ее составной части — биогеографии — опирается на следующие аксиомы и положения [Петров, 2000а]:

- аксиому о географической оболочке;
- положения об ее элементах и системообразующих отношениях;
- аксиому об иерархии природных систем;
- положение об их границах.

Аксиома о географической оболочке. Географическая оболочка представляет собой целостную природную систему, в которой живое вещество взаимодействует с элементами литосферы, гидросферы и атмосферы.

На языке теории множеств сущность природной системы (S) можно записать в виде формулы:

$$S = \langle X, F, R \rangle,$$

где X — множество элементов, R — множество отношений, F — законы композиций.

С материалистических позиций символом F обозначаются законы природы, с метафизических — вселенский разум, обеспечивающий всеобщую связь между подсистемами Вселенной.

Из данной аксиомы вытекают важные положения об элементах, системообразующих отношениях и структуре природных систем.

Положение о составе элементов. К элементам географической оболочки относится множество объектов и явлений, входящих в состав отдельных геосфер. Системообразующая значимость элементов неравноценна. В. И. Вернадский ведущую роль отводил живому веществу, указывая, что на земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом.

Н. А. Солнцев (1949) ранжирует элементы по силе их воздействия в следующий ряд: рельеф, поверхностные воды, метеорологические условия, по-

чва, растительность и животный мир. В. В. Мазинг (1969) предлагает другую последовательность: количество тепла (радиационный баланс) как фактор, определяющий широтную зональность; количество атмосферных осадков и их сезонное распределение как показатель океаничности и континентальности климата; водный режим почв, их богатство и характер минерализации.

При познании элементного состава природных систем допускается осознанное ограничение анализа разнообразия элементов, роль которых с точки зрения конкретной задачи исследования несущественна. Это отвечает принципу, называемому «*бритва Оккама*» — не следует делать посредством большего то, чего можно достичь посредством меньшего. Процедуру описания главных свойств геосистемы, исходя из этого принципа, можно существенно упростить.

Положение о системообразующих отношениях. Характерной чертой природной системы любого ранга являются связи между ее элементами.

Простейшая форма отношений — это казуальная связь в виде *прямого ряда*, отражающая причинно-следственные отношения. Например, сухость климата ведет к снижению биологической продуктивности.

Форма параллельных отношений отражает воздействие нескольких элементов на другой элемент, например, богатство почв и благоприятный режим увлажнения повышают продуктивность растительности.

Отношения обратной связи отражают ситуацию, при которой один элемент, влияя на другие, одновременно воздействует сам на себя. Обратная связь может быть положительной или отрицательной. Примером положительной связи служит высокая продуктивность степной растительности, что способствует накоплению гумуса в почве и вновь приводит к повышению биопродуктивности. Однако положительные обратные связи вызывают гипертрофированное развитие определенных процессов.

В основе саморегуляции природных систем лежат отрицательные обратные связи. Так, повышение продуктивности степного сообщества ведет к уплотнению дернины и в конечном счете к обеднению видового состава степной растительности. Примером отрицательной связи, ведущей к устойчивому состоянию степных сообществ, служит воздействие копытных животных: умеренный выпас разрушает дернину и открывает почву для восстановления разнотравья.

Ввиду сложности структуры реальных природных систем отношения между ее элементами наиболее полно раскрываются с помощью моделей множественных причин и множественных следствий. При моделировании подобных структур невозможно проследить и учесть абсолютно все связи. В результате воздействие отдельных факторов носит неопределенный, ве-

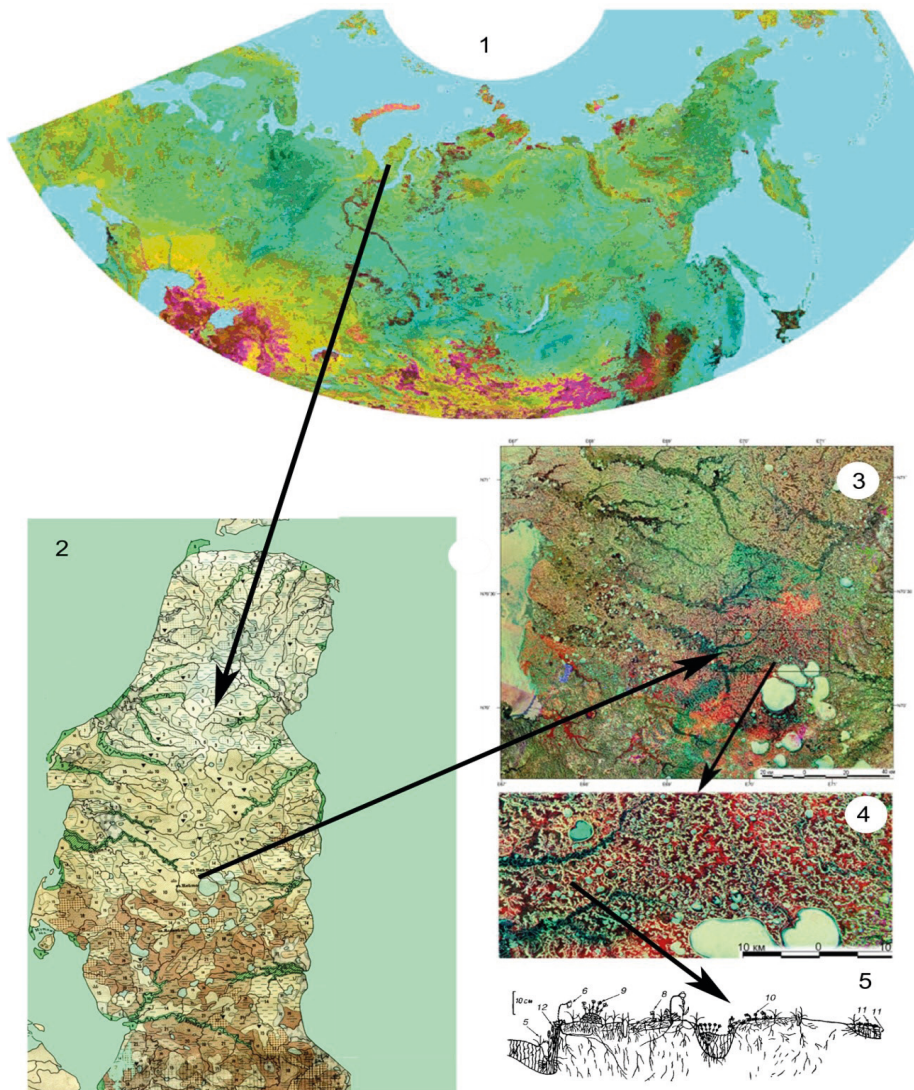


Рис. 1.13. Иерархия арктических геоценозов (по космическим снимкам)
 1 — тундры Евразии; 2 — тундры п-ова Ямал; 3 — ландшафт травяно-кустарничково-моховой тундры; 4 и 5 — элементы комплексных тундровых экосистем.

роютностный характер. Сильные воздействия не всегда играют решающую роль в управлении системой. Одно из правил кибернетики гласит, что вовремя и к месту приложенное слабое воздействие может оказаться решающим в управлении системой.

Аксиома об иерархии природных систем. Природные системы организованы в виде множества территориальных систем различной размерности. В самых общих чертах можно говорить о территориальных единицах местного (топологического), регионального, континентального и планетарного уровня. Территориальные единицы низкого уровня последовательно, как матрешки, вкладываются в единицы более высокого ранга. Конкретные природные системы объединяются в территориальные единицы — *геохоры* и *биоценозы*, которые образуют иерархический ряд, т.е. могут быть расположены в порядке от низших, меньшей размерности, к высшим, более крупным (рис. 1.13).

Положение о границах природных систем. Каждая система занимает определенную площадь и объем и отделена от соседних систем границами. Географическая оболочка и биосфера как планетарные системы обладают свойствами прерывистости (*дискретности*) и непрерывности (*континуальности*).

Дискретность проявляется в наличии четких границ между природными системами. Границы играют роль барьеров, разделяя потоки вещества и препятствуя распространению организмов. Континуальность вызывается действием латеральных потоков и завоеванием организмами новых территорий, что приводит к размыванию границ и вызывает явление *экотона* — краевого эффекта. В каждом конкретном случае границы между природными системами могут быть четко выраженными или затухающими, стабильными или подвижными, однако они объективно существуют независимо от того, обнаружены они или нет.

1.4. АРЕНА ЖИЗНИ И ЕЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ

Ареной жизни на Земле служат ее наружные оболочки: литосфера, гидросфера и атмосфера. Свойства этих оболочек крайне неоднородны, что определяет неоднородность пространственно-временной структуры биосферы в целом. Глобальные физико-географические процессы выступают в качестве наиболее важных экологических факторов, определяющих главные закономерности распределения жизни.

На протяжении истории Земли в географической оболочке обособились биоценозы планетарной и региональной размерности, представляющие собой целостные системы, сформировавшиеся в ходе естественноисторического развития. К числу главных факторов, определяющих подразделение арены жизни, относятся внутренние силы Земли и энергия Солнца.

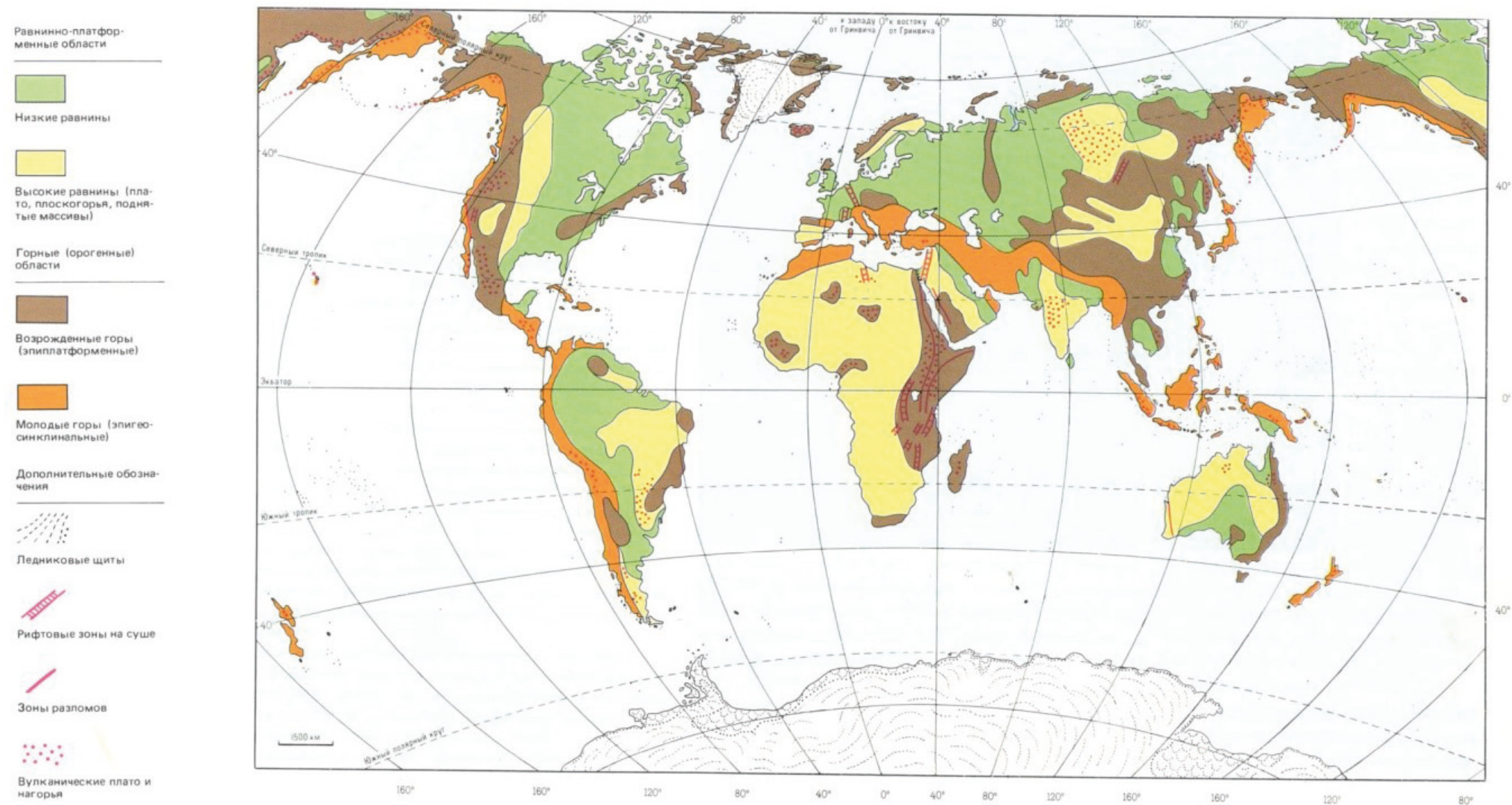


Рис. 1.14. Подразделения арены жизни, обусловленные тектогенными формами рельефа [Мир географии..., 1984].

Внутренние силы Земли формируют тектогенные формы рельефа: материковые и океанические впадины, равнинно-платформенные области и горные массивы. Соотношение суши и моря оказывает влияние на формирование основных типов климата: морского и континентального. В Северном полушарии суши больше, ее площадь составляет 39,4% площади полушария; в Южном полушарии площадь суши — всего 19%. Соответственно сухопутная арена жизни более широко представлена в Северном полушарии.

В пределах материков на месте тектонически стабильных платформ формируются низменные равнины, плато, плоскогорья, характеризующиеся относительно слабой расчлененностью поверхности. В областях горообразования выделяются древние средневысотные горы, возрожденные в процессе неотектонических движений, и молодые высокие горы (рис. 1.14).

Соотношение равнинных пространств и гор существенным образом влияет на характер климата и подразделение арены жизни. На равнинах выражено действие закона географической зональности. Организмы формируют свои ареалы свободно, не встречая орографических преград.

Горные сооружения усиливают контрастность природных условий. Распределение жизни в горах контролируется помимо широтной зональности действием закона высотной поясности. Горы играют роль барьеров в распространении организмов. Склоны гор, обращенные к воздушным массам, дующим с океана, получают больше атмосферных осадков, чем склоны, находящиеся в ветровой тени. Это одна из причин асимметрии высотной поясности на склонах гор разной экспозиции.

Энергия солнца. В распределении прихода и расхода солнечной радиации прослеживается четкая зависимость от географической широты. В нагревании Земли солнцем действует механизм поглощения лучистой энергии, преобразования ее в тепло и излучение последнего в космическое пространство.

На экваторе и в тропиках радиационный баланс положительный, и тепло накапливается; с продвижением в умеренные широты продолжительность времени с отрицательным радиационным балансом увеличивается, здесь выражены все сезоны года. У полюсов радиационный баланс круглый год отрицательный, это области полярных пустынь.

Помимо географической широты распределение тепла на Земле зависит от соотношения суши и моря, морских течений и господствующих ветров, рельефа и высоты местности над уровнем моря.

В Северном полушарии на внутренних территориях обширной суши формируется континентальный климат с резкими суточными и сезонными амплитудами температур и небольшим количеством атмосферных осадков. В Южном полушарии, где площадь суши меньше, благодаря влиянию океана

климат морской, характеризующийся пониженными амплитудами годового и суточного хода температуры и повышенным количеством атмосферных осадков.

Глобальные подразделения арены жизни, обусловленные неравномерным распределением солнечной радиации и тепла, находят выражение в формировании географических поясов: арктического и антарктического, субарктического и субантарктического, а также симметрично расположенных относительно экваториального пояса умеренных, субтропических и тропических поясов.

В результате неравномерного нагревания Земли солнцем в атмосфере формируется барический рельеф (центры высокого и низкого давления), в соответствии с которым складывается система постоянных ветров (пассатов, западного переноса, муссонов), вызывающих мощные дрейфовые течения в океанах.

Солнечная радиация и температура, движение воздушных масс и атмосферные осадки являются важнейшими факторами географической зональности.

Географическая зональность выражается в закономерном изменении всех географических компонентов по широте от полюсов к экватору. С. В. Калесник (1970) подчеркивает, что по причине зонального распределения солнечной лучистой энергии на Земле зональны температура воздуха, воды и почвы, испарение и облачность, атмосферные осадки, барический рельеф и системы ветров, свойства воздушных масс, климаты, характер гидрографической сети и гидрологические процессы, особенности геохимических процессов выветривания и почвообразования, типы растительности и жизненные формы растений и животных и, наконец, географические ландшафты, объединяемые в связи с этим в систему природных зон (рис. 1.15). Карта материков отображает уменьшение биоразнообразия на уровне семейств от экватора (красный цвет — максимальное разнообразие) к полюсам (синий цвет — минимальное).

Наиболее благоприятны для жизни природные зоны с теплым и влажным климатом, здесь отмечается наибольшее биоразнообразие — разнообразие систематических таксонов растений, животных и экосистем; наименьшее биоразнообразие — в полярных пустынях (рис. 1.16).

Идеальный континент является наглядной моделью распространения природных зон, растительности и животного мира (см. рис. 1.17).

Для холодного и умеренного поясов Северного полушария характерно субширотное простираие зон. В более низких широтах проявляются долготные секторы с разными показателями увлажненности.

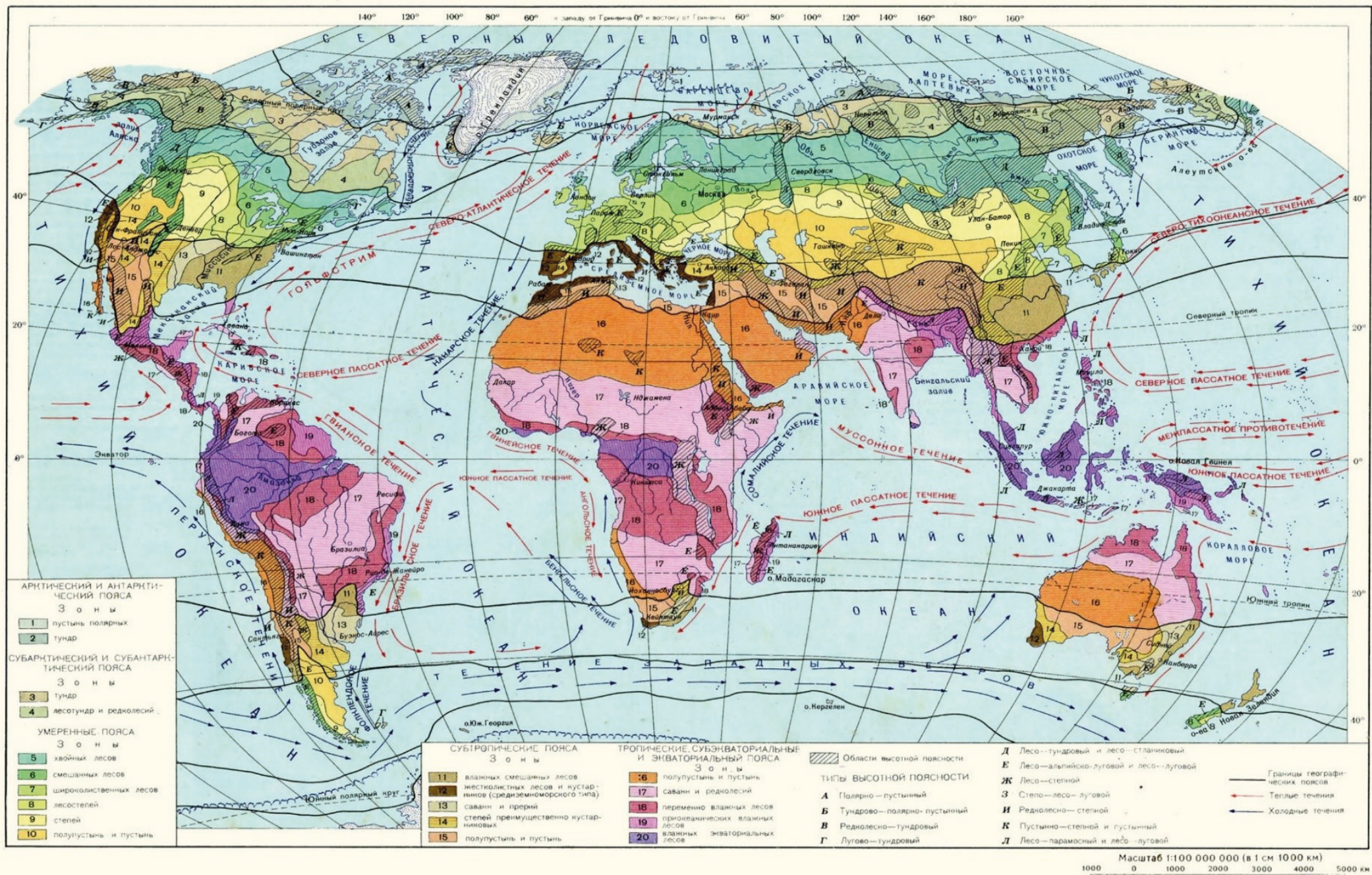


Рис. 1.15. Природные зоны Земли [Мир географии...,1984].

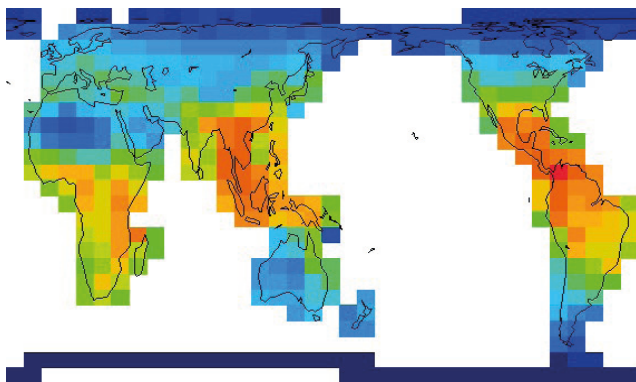


Рис. 1.16. Изменение биоразнообразия (количество семейств на единицу площади от экватора к полюсам) [География и мониторинг ..., 2002].

Красный цвет — максимальное разнообразие; синий цвет — минимальное разнообразие.

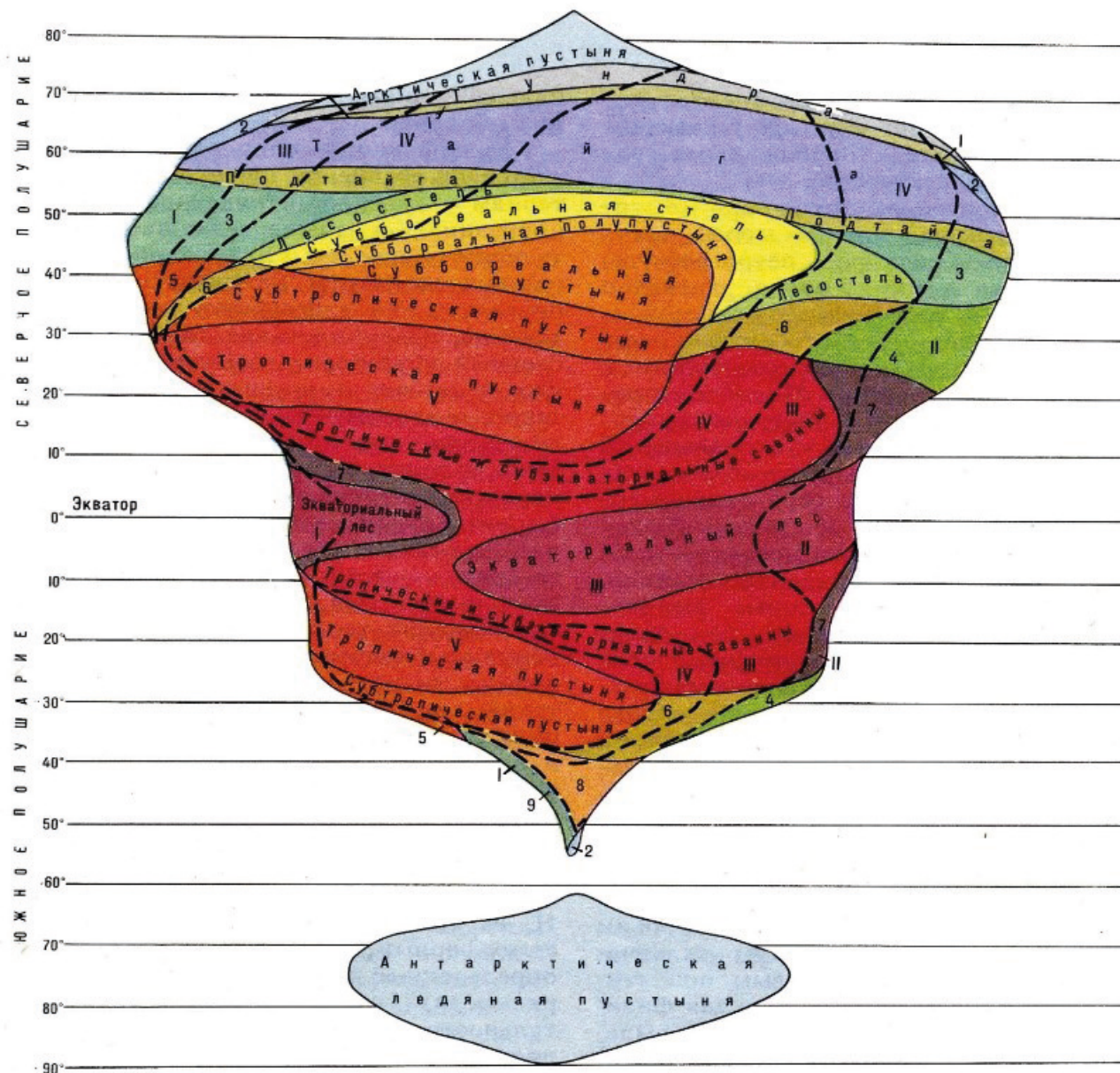


Рис. 1.17. Схема идеального континента [Исаченко, Шляпников, 1989].

Секторы: I — западные приокеанические; II — восточные приокеанические; III — слабо- и умеренно континентальные; IV — континентальные; V — резко и крайне континентальные.

Зоны: 1 — лесотундровая; 2 — приокеанические луговые и лесо-луговые; 3 — суббореальные широколиственнолесные (включая переходные к субтропическим); 4 — субтропические влажные лесные; 5 — средиземноморские; 6 — субтропические лесостепные, степные, саванновые; 7 — тропические и субэкваториальные влажные лесные; 8 — суббореальная полупустынная Южного полушария; 9 — бореальные и суббореальные влажные лесные Южного полушария.

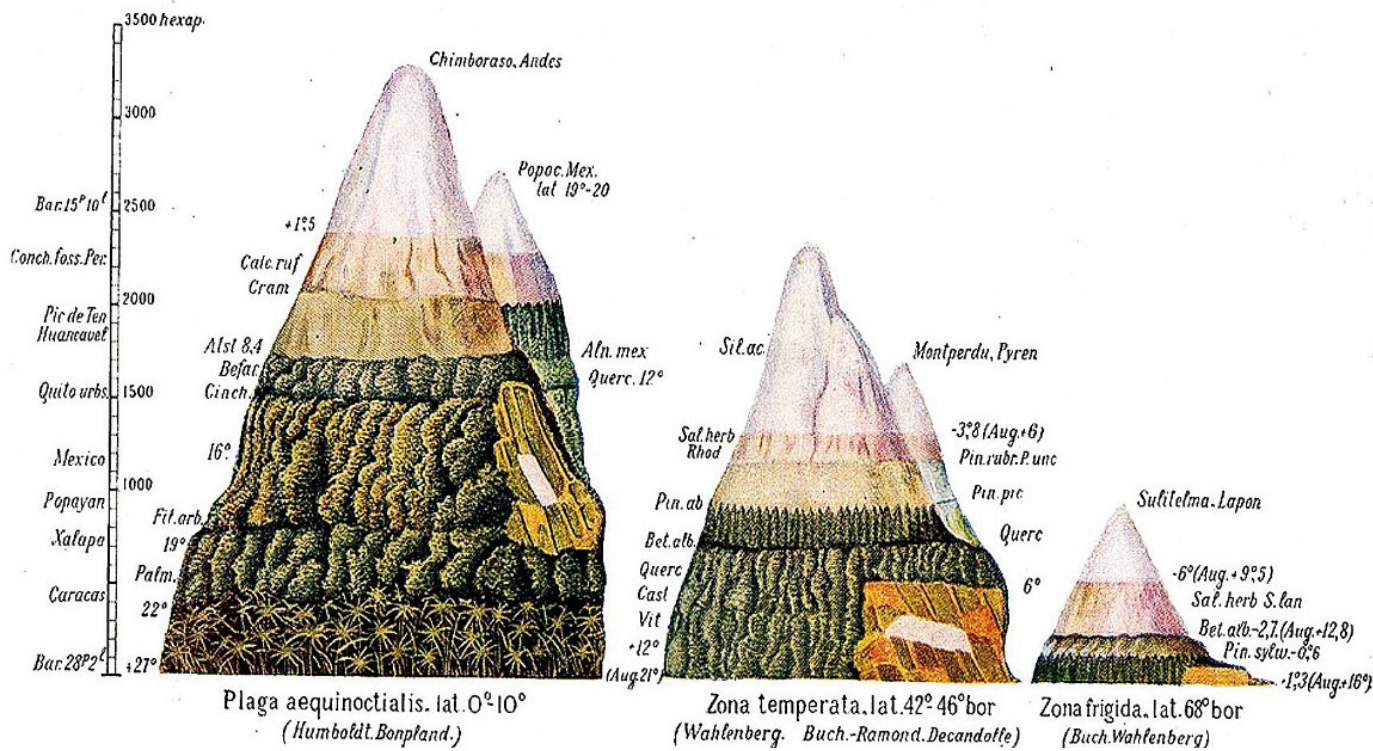


Рис. 1.18. Спектры высотной поясности на разных широтах [Гумбольдт, 1936].

Секторность — универсальная закономерность географической оболочки, обусловленная взаимодействием океанов и материков. В каждом секторе зональность имеет свою специфику. В приокеанических секторах зональные контрасты сглажены. Для них характерен спектр широтных зон с доминированием лесных типов растительности от тайги до экваториальных лесов. В континентальных секторах спектр зон отличается преобладанием степей, полупустынь, пустынь.

Высотная поясность начинается с той широтной зоны, в которой находится горная страна. Первым в начале XIX в. на особенности высотной поясности в зависимости от географической широты указал А. Гумбольдт (рис. 1.18). Там, где высота гор позволяет, поясность замыкается вечными снегами и льдами, при этом в высоких широтах снеговая граница опускается до уровня моря; в жарких странах она поднимается.

В зависимости от физико-географических условий проявляются разные спектры высотной поясности. Подобно широтной зональности, высотная поясность бывает двух основных типов: *океанического* и *континентального*.

В первом случае в умеренных и теплых зонах лесной пояс начинается на приморской равнине, во втором — на равнине располагаются субаридные и аридные ландшафты (степи, полупустыни, пустыни), а древесно-кустарниковые формации начинаются на известной высоте. На больших горных массивах, на склонах гор разной экспозиции наблюдается асимметрия высотной поясности, спектры высотной поясности выражены по-разному.

Наиболее полно высотные пояса представлены на экваторе — на широте 0–10°; в умеренных широтах (42–46° с. ш.) число зон сокращается; в холодной зоне (68° с. ш.) их становится еще меньше.

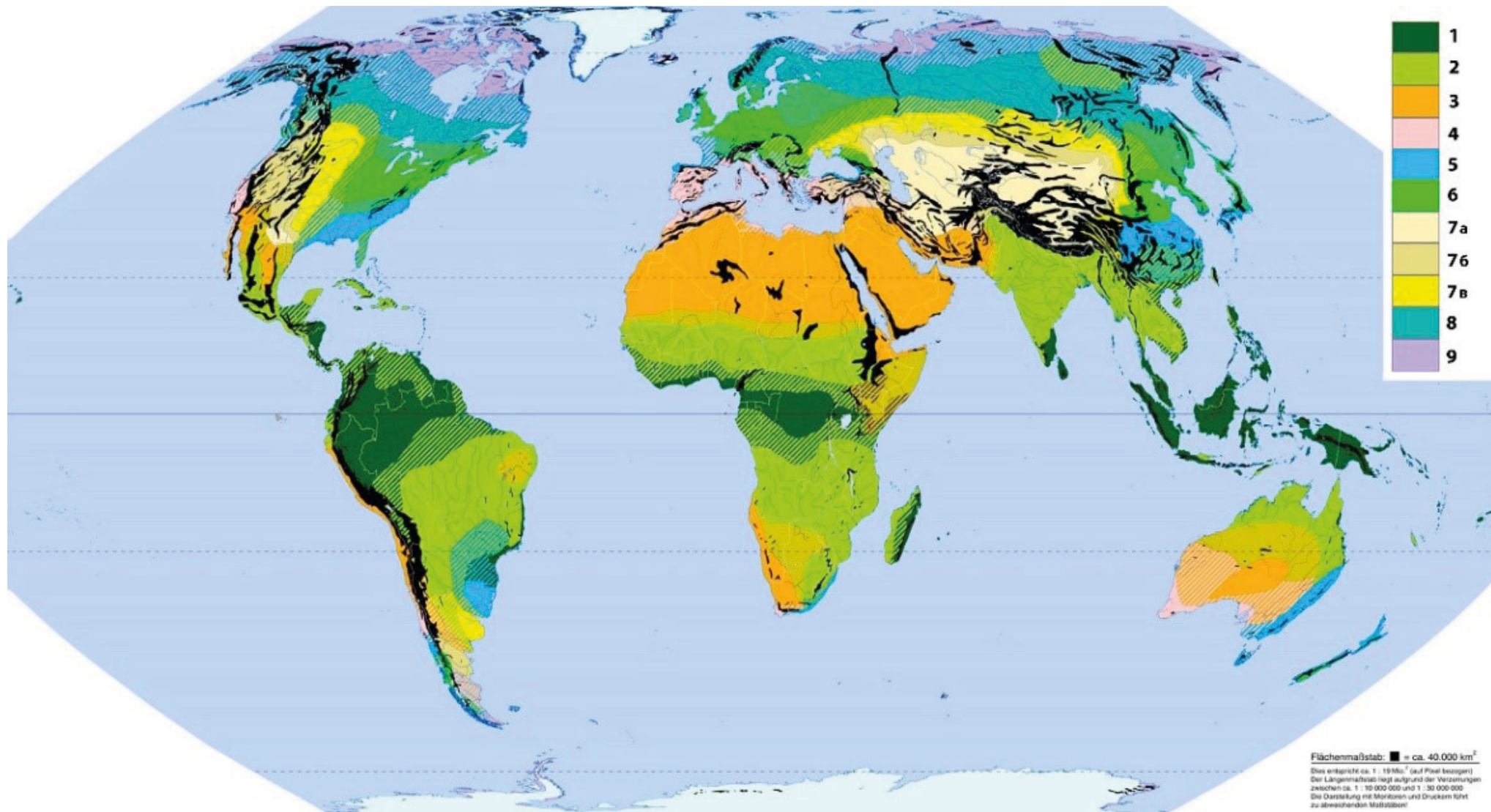


Рис. 1.19. Зонобиомы Земли [Walter, Breckle, 1986].

1 — экваториальные дождевые леса; 2 — субэкваториальные сезонно-влажные леса и саванны; 3 — тропические пустыни; 4 — субтропические средиземноморского типа; 5 — влажные субтропики; 6 — неморальные листопадные леса; 7 — умеренного пояса: а) пустыни, б) полупустыни, в) степи; 8 — бореальные хвойные леса; 9 — арктические тундры и пустыни.

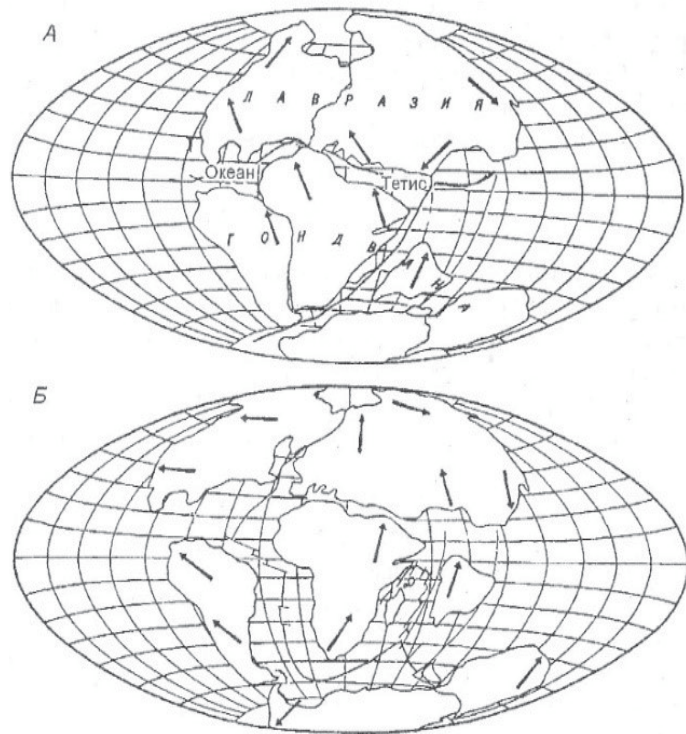


Рис. 1.20. Реконструкция последовательных стадий раскола Пангеи по Р. Дитцу и И. Холдену
Показано отделение Лавразии от Гондваны океаном Тетис и формирование Южной Америки и Индийского океана: А — 180 млн лет назад; Б — 65 млн лет назад.

Биогеографическое подразделение арены жизни. Жизнь на Земле отличается огромным разнообразием как систематического состава флоры и фауны (биоты), так и сообществ растений и животных (биомов). Биогеографическое районирование направлено на подразделение арены жизни по двум критериям: *биономическому* и *биотическому*.

Планетарными единицами биономического районирования являются *зонабиомы* [Walter, Breckle, 1986; Walter, 1990] — зональные подразделения растительного и животного мира, контролируемые географической зональностью (рис. 1.19).

Исторической предпосылкой формирования наиболее крупных единиц биотического районирования явился раскол суперматерика Пангея в начале мезозоя, что привело к обособлению двух материков: Лавразии на севере и Гондваны на юге.

Согласно теории дрейфа континентов, эти материки продолжали дробиться. Южные континенты (Южная Америка, Африка, Австралия, Антарктида) прошли стадию разделения раньше, чем северные, что обусловило их длительную изоляцию и привело к значительным биотическим различиям.

Биоты северных континентов (Северная Америка, Европа, Азия), которые разделились позже и между которыми еще недавно существовали мосты суши, сохранили многие черты сходства (рис. 1.20). Своеобразие биот тем больше, чем продолжительнее изоляция территории.

1.5. ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ, ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ И БИОТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЯ СУШИ

Флористическое и фаунистическое (зоогеографическое) районирования суши имеют давнюю историю. Своеобразие основных флористических царств было обозначено А.Энглером и Л.Дильсом в конце XIX — начале XX в. Современная схема флористического районирования принадлежит А.Л.Тахтаджяну (1978). Зоогеографическое районирование впервые было выполнено П.Склетером и А.Уоллесом в XIX в. В России схема зоогеографического районирования уточнена В.Г.Гептнером (1936). Ниже приводятся карты флористического и зоогеографического районирований суши и дана краткая характеристика состава их высших подразделений.

Флористическое районирование. Выделение царств как наивысших единиц флористического районирования основано на высоком эндемизме семейств и родов. Флористические царства возникли в результате эволюции, миграции, вымирания растений и географической изоляции определенных территорий.

А.Л.Тахтаджян подразделяет флору суши на шесть флористических царств (рис. 1.21):

- Голарктическое;
- Палеотропическое;
- Неотропическое;
- Капское;
- Австралийское;
- Голантарктическое.

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ СУШИ

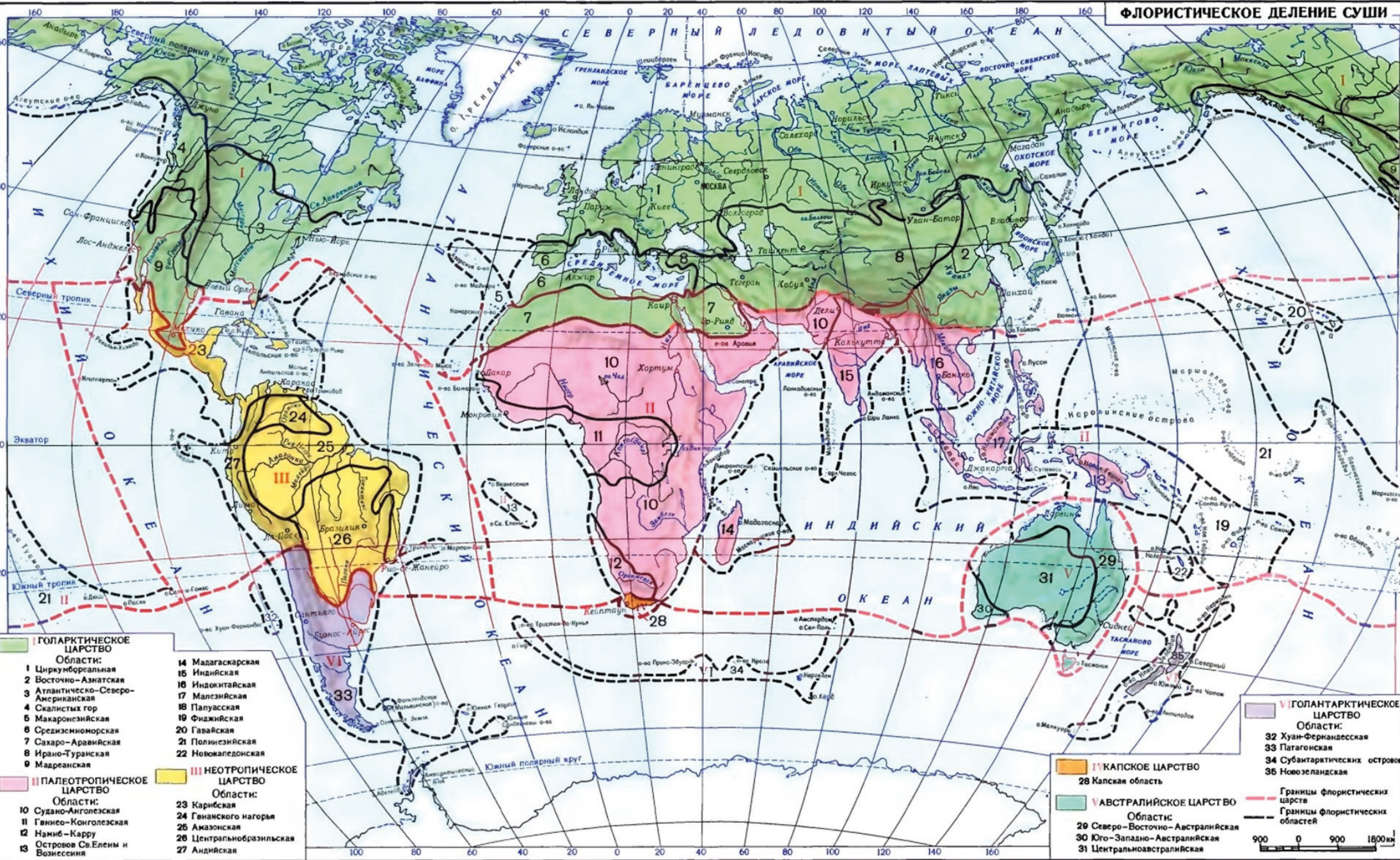


Рис. 1.21. Флористическое деление суши (Тахтаджян, 1978)

Голарктическое царство — самое крупное из всех и занимает больше половины всей суши. Оно охватывает всю Европу, северную внетропическую Африку, всю внетропическую Азию и почти всю Северную Америку. Несмотря на огромную протяженность территории и ее разъединенность на европейскую и североамериканскую части, флоры отдельных областей царства тесно связаны между собой и имеют общее происхождение.

В составе голарктической флоры около 40 эндемичных семейств. Широко представлены магнолиевые (*Magnoliaceae*), лавровые (*Lauraceae*), лютиковые (*Ranunculaceae*), барбарисовые (*Berberidaceae*), гаммелидовые (*Hamamelidaceae*), буковые (*Fagaceae*), березовые (*Betulaceae*), ореховые (*Juglandaceae*), гвоздичные (*Caryophyllaceae*), маревые (*Chenopodiaceae*), гречишные (*Polygonaceae*), свинчатковые (*Plumbaginaceae*), чайные (*Theaceae*), ивовые (*Salicaceae*), крестоцветные (*Brassicaceae*), вересковые (*Ericaceae*), первоцветные (*Primulaceae*), мальвовые (*Malvaceae*), молочайные (*Euphorbiaceae*), волчниковые (*Thymelaeaceae*), розоцветные (*Rosaceae*), камнеломковые (*Saxifragaceae*), бобовые (*Fabaceae*), кизилевые (*Cornaceae*), аралиевые (*Araliaceae*), зонтичные (*Apiaceae*), крушинные (*Rhamnaceae*), горечавковые (*Gentianaceae*), бурачниковые (*Boraginaceae*), норичниковые (*Scrophulariaceae*), губоцветные (*Lamiaceae*), колокольчиковые (*Campanulaceae*), сложноцветные (*Asteraceae*), лилейные (*Liliaceae*), ирисовые (*Iridaceae*), орхидные (*Orchidaceae*), ситниковые (*Juncaceae*), осоковые (*Cyperaceae*) и злаковые (*Poaceae*); из хвойных: сосновые (*Pinaceae*) и кипарисовые (*Cupressaceae*); из папоротников: аспидиевые (*Aspidiaceae*) и многоножковые (*Polypodiaceae*). Большинство этих семейств включает множество эндемичных голарктических родов и видов.

В Голарктическом царстве выделяются два крупных подцарства: Борейальное (циркумполярное) и Древнесредиземноморское. Первое занимает арктические и умеренные широты Европы, Азии и Северной Америки. Оно характеризуется особым богатством эндемичных семейств и родов. Второе тянется от Азорских островов на западе через все Средиземноморье, Переднюю и Среднюю Азию до Монголии на востоке. Несмотря на большое разнообразие ландшафтов и флоры, состоящей из таких столь различных экологических типов, как вечнозеленые древесные растения Средиземноморья и пустынные ксерофильные кустарнички Центральной Азии, флора этого подцарства обладает некоторыми общими чертами, обусловленными историей ее формирования на месте замыкающегося древнего океана Тэтис.

Палеотропическое царство охватывает тропики Старого Света, от Африки до Полинезии. В составе палеотропической флоры около 40 эндемичных семейств, к числу важнейших относятся: непентесовые (*Nepenthaceae*), диптерокарповые (*Dipterocarpaceae*), банановые (*Musaceae*), флагеллариевые (*Flagellariaceae*) и панданусовые (*Pandanaceae*). Это царство подразделяется

на пять подцарств: Африканское, Мадагаскарское, Индо-Малезийское, Полинезийское и Новокаледонское.

Неотропическое царство занимает южные тропические части полуостровов Калифорния и Флорида, побережье Мексики, всю Центральную Америку с Антильскими островами, большую часть Южной Америки (за исключением южных умеренных и субтропических ее частей, относящихся к Голантарктическому царству). Неотропическая флора имеет общее происхождение с палеотропической, что объясняется их связью с древним материком Гондвана. Отделение Южной Америки от Африки произошло достаточно давно, и поэтому неотропическая флора в течение длительного времени развивалась самостоятельно и выработала около 30 эндемичных семейств и огромное множество эндемичных родов и видов. Неотропическое царство подразделяется на области.

Капское царство выделяется на юге Африки и представляет собой самое маленькое флористическое царство, характеризующееся самостоятельным развитием и исключительным флористическим своеобразием. Здесь обитают представители эндемичных семейств: *Proteaceae*, *Grubbiaceae*, *Roridulaceae*, *Bruniaceae*, *Penaecaceae*, *Greyiaceae*, *Geissolomataceae*, *Retziaceae*. Свыше 280 родов имеют здесь свой центр происхождения и более 210 из них эндемичны.

Австралийское царство характеризуется эндемизмом таких семейств, как: *Austrobaileyaaceae*, *Idiospermaceae*, *Byblidaceae*, *Cephalotaceae*, *Eremosynaceae*, *Akaniaceae*, *Tremandraceae*, *Brunoniaceae*, *Pittosporaceae*, *Epacridaceae*, *Stackhoussiaceae*, *Myoporaceae*, *Goodeniaceae* и др. Важную роль в растительном покрове играют казуарины, а также многочисленные виды эвкалиптов и акации. Австралийское царство подразделяется на области.

Голантарктическое царство охватывает Новую Зеландию, юг Южной Америки, острова Южного океана и Антарктиду. Разнообразие флоры этого царства значительно уступает Голарктическому и включает 11 моно- или олиготипных эндемичных семейств: *Lactoridaceae*, *Gomortegaceae*, *Hectorellaceae*, *Halophytaceae*, *Francoaceae*, *Aextoxicaceae*, *Tribelaceae*, *Griselinaceae*, *Misodendraceae*, *Alseuosmiaceae* и *Donatiaceae*. Расцвет флоры восходит к тем временам, когда ныне разрозненные территории Голантарктического царства были объединены в единую сушу, составлявшую южную часть древнего материка Гондвана. Разделение этой суши произошло в конце мезозоя — начале кайнозоя.

Зоогеографическое (фаунистическое) районирование. Фаунистические отличия различных регионов суши, как и флористические, объясняются эволюцией, миграцией, вымиранием видов и географической изоляцией определенных территорий. Далее приводятся зоогеографическая карта мира (рис. 1.22) и экспликация ее легенды [Мир географии..., 1984].

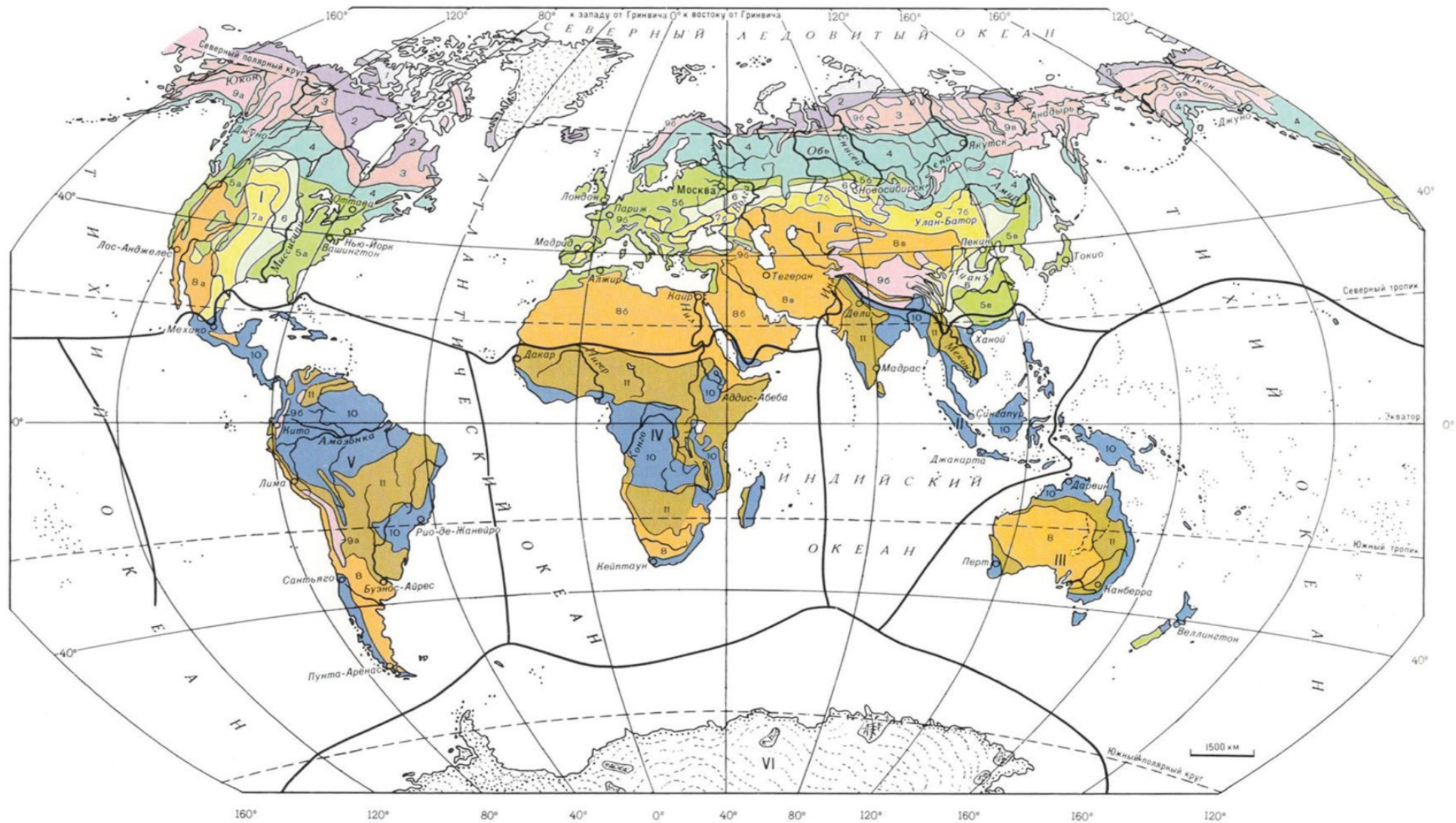


Рис. 1.22. Зоогеографическая карта [Мир географии..., 1984].

Мл. — млекопитающие; Пт. — птицы; Пр. — пресмыкающиеся.

I. **Голарктическая область** иногда разделяется на Палеарктическую (африкано-евразийская часть) и Неоарктическую (североамериканская часть). Эндемики: Мл. — семейства кротов, бобров, слепышей, боялычных сонь, тушканчиков; Пт. — отряд гагар, семейства тетеревиных и чистиковых (Палеарктика); Мл. — скунс, овцебык, снежная коза, вилорог (Неоарктика). Сходство с Неотропической областью — олени, пекари, пума, опоссум, колибри; с Эфиопской — антилопы, гепард; с Индо-Малайской — олени, тигр, леопард, макаки, мангусты, фазаны. Отсутствуют почти полностью сумчатые и приматы, слоны, носороги, попугаи.

1 — арктические пустыни и тундры: Мл. — овцебык (Сев. Америка и Гренландия), белый медведь, морж, тюлени; Пт. — Массовые гнездовья птиц — «птичьи базары»: чистиковые (чистики, кайры), чайки; белая сова, белый гусь; 2 — тундра: Мл. — северный олень (карибу в Сев. Америке), песец, лемминги; Пт. — мохноногий канюк, куропатки (белая, тундряная),

тундровый и американский лебеди, краснозобая казарка, белая сова, гагары, гаги, кулики (песочники, ржанки); 3 — лесотундра: животные тундры и тайги; 4 — тайга: Мл. — бурый медведь, лось, кабарга (в горах), россомаха, рысь, бурундук, белка, заяц-беляк, соболь, колонок, летяга; Пт. — тетерев, рябчик, глухарь, бородатая неясыть, трехпалый дятел, кедровка, клесты; 5 — смешанные, широколиственные леса, жестколистные леса и кустарники средиземноморского типа, 5а — Сев. Америка: Мл. — вапити, виргинский олень, барibal, серая лисица, скунс, енот-полоскун, пекари, опоссум, летяга, бобр; Пт. — дикая индейка, американский дятел, древесные славки, трупиалы; Пр. — гремучие змеи, щитомордники, миссисипский аллигатор, 5б — Зап. Евразия: Мл. — зубр, благородный олень, лань, косуля, куница, черный хорь, европейская норка, сони, бобр, еж, землеройки, крот; Пт. — зелёный дятел, чёрный дрозд, обыкновенная иволга, мухоловки, 5в — Вост. Евразия: Мл. — гималайский медведь, тигр, леопард, пятнистый олень, изюбр, соболь, енотовидная собака, маньчжурский заяц, куница-харза, красный волк; Пт. — утка-мандаринка, широкорот, райская мухоловка; Пр. — мягкотелая черепаха, полоз шренка; 6 — лесостепь: животные леса и степи; 7 — степи, 7а — Сев. Америка: Мл. — бизон, вилорог, степная лисица, луговые собачки; Пт. — луговой тетерев, луговой трупиал; Пр. — ящерицы-игуаны, бегуны, гремучники, 7б — Евразия: Мл. — антилопы (сайгак, дзерен), лисица-корсак, степной хорёк, заяц-русак, суслики, сурок-байбак; Пт. — дрофа, стрепет, журавль-красавка, серая куропатка, перепел; Пр. — степная гадюка, щитомордник, степной удавчик; 8 — полупустыни и пустыни, 8а — Сев. Америка: Мл. — койот, длинноухая лисица, полосатый скунс, кенгуровые крысы, антилоповые суслики, скорпионовые хомячки, пума (в горах); Пр. — гремучие змеи, ящерицы-игуаны, 8б — Сев. Африка и Аравия: Мл. — одногорбый верблюд, антилопы (мендаса, бубал), полосатая гиена, лисица-фенек, каракал, песчанки, тушканчики, нубийский козёл; Пт. — дрофа-красотка, рябки, пустынные славки; Пр. — наземные черепахи, ящерицы-шипохвосты, удавчики, гадюки, эфа, египетская кобра, гюрза, 8в — Центр. и Ср. Азия: Мл. — двугорбый верблюд, джейран, кулан, лошадь Пржевальского, каракал, лисица-корсак, перевязки, песчанки, тушканчики, селевиния; Пт. — саджа, рябки, дрофа-красотка, пустынная сойка; Пр. — эфа, гюрза, стрела-змея, песчаный удавчик, серый варан, ящерицы; 9 — высокогорные области, 9а — Сев. Америка: Мл. — снежный баран, снежная коза; Пт. — горный вьюрок, 9б — Европа, Передняя, Ср. и Центр. Азия: Мл. — серна (Европа), муфлон, тур, архар, горный козёл, як, снежный барс, сурки;

Пт. — улары, гималайский гриф, горный гусь, альпийский вьюрок, альпийская завирушка, 9в — Сев.-Вост. Азия: Мл. — снежный баран, чёрношапочный сурок; Пт. — тундряная куропатка, хрустан, горный вьюрок.

II. **Индо-Малайская область.** Эндемики: Мл. — шерстокрылы, долгопяты, тупайи, орангутан, гиббоны, летающий дракон, Пр. — крокодил-гавиал, гигантский варан. Отсутствуют: лошади, жирафы, верблюды, страусы, тушканчики. Мало попугаев и антилоп.

10 — *влажные тропические и субтропические леса*: Мл. — индийский слон, индийский носорог, чепрачный тапир, медведь-губач, олени (мунтжаки, аксисы), свиньи, тигр, леопард, тупайи, обезьяны (макаки, гиббоны, орангутаны), лори, дикобразы, долгопяты, шерстокрылы; большая панда, малая панда (горные леса); Пт. — павлины, дикие куры, фазаны, птицы-носороги; Пр. — крокодилы, вараны, гигантский варан, питон, летающий дракон; 11 — саванны и редколесья: Мл. — индийский слон, индийский носорог, антилопа-нильгау, быки (гаур, бантенг), буйволы, дикобраз, гиены, мангуст, панголин, обезьяны (макаки-резусы, гульманы), гепард; Пр. — кобра, вараны.

III. **Австралийская область**, иногда разделяется на собственно Австралийскую (Австралия и Новая Гвинея), Новозеландскую (Новая Зеландия) и Полинезийскую (Океания). Эндемики: Мл. — однопроходные (утконос и ехидна), разнообразные сумчатые (кенгуру, коала); Пт. — эму, казуар, лирохвост, сорные куры, райские птицы, шалашники; киви; Пр. — гаттерия (Нов. Зеландия); Пт. — кагу (Нов. Каледония).

10 — *влажные тропические и субтропические леса*: Мл. — коала, сумчатый дьявол (о. Тасмания), поссум, кус-кус и древесные кенгуру (Нов. Гвинея), летучие собаки; Пт. — райские птицы, сорные куры, лирохвост, шлемоносный казуар, попугаи (какаду, лори); нелетающие пастушки (века, такахе), киви (Нов. Зеландия); кагу (Нов. Каледония); Пр. — крокодил, гаттерия; 11 — саванны и редколесья: Мл. — утконос, ехидна, кенгуру, коала, поссум, муравьед, вомбат, собака динго, рукокрылые; Пт. — эму, разнообразные попугаи; Пр. — вараны, демансия и денисония (ядовитые змеи); 8 — полупустыни и пустыни: Мл. — собака динго, красные кенгуру, сумчатые (крот, тушканчик, крыса, мышь); Пт. — эму, ткачики, попугайчики, ночной попугай; Пр. — змееподобные и плащеносные ящерицы, молох, змеи.

IV. **Эфиопская область**, иногда разделяется на собственно Эфиопскую (африканская часть) и Мадагаскарскую (о. Мадагаскар). Эндемики: Мл. — жираф, окапи, бегемот, зебры, золотокрот, трубокzub, прыгунчики, долгоноги, иглохвостые летяги; Пт. — африканский страус, птица-секретарь, турако; Пр. — африканская гадюка. Сходство с Индо-Малайской областью: слоны, носороги, полуобезьяны, узконосые обезьяны, леопард, гепард, птица-носорог, питон. Отсутствуют: медведи, олени, верблюды, тапиры, кроты.

10 — *влажные тропические и субтропические леса*: Мл. — окапи, антилопы (дукеры, банго), карликовый бегемот, свиньи (кистеухие, бородавочники), лори, узконосые обезьяны (маргышки), человекообразные обезьяны (гориллы, шимпанзе), леопард, оленьки, иглохвостые летяги; лемуры, тенреки, виверры (о. Мадагаскар); Пт. — серый попугай, турако, цесарки, птицы-носороги; Пр. — питон, кобра, мамба, крокодил, африканская гадюка; 11 — саванны и редколесья: Мл. — африканский слон, бегемот, антилопы (канна, гну, куду, газели), кафрский буйвол, жираф, африканский носорог, зебра, лев, гиена, гепард, павианы, трубокzub; Пт. — африканский страус, птица-секретарь, цесарки, турачи, ткачики, нектарницы; Пр. — питон, гадюки, хамелеоны; 8 — полупустыни и пустыни: Мл. — антилопа-прыгун, виверры, прыгунчики, долгоноги, золотокрот; Пт. — дрофы, рябки; Пр. — щитковая кобра, ящерицы-шипохвосты.

V. **Неотропическая область.** Эндемики: Мл. — широконосые обезьяны, вампиры, ленивцы, енот-носуха, очковый медведь, ламы, вискаша; Пт. — нанду, гоацин. Сходство с Австралийской областью (сумчатые), с Индо-Малайской (тапиры). Отсутствуют полорогие, виверры, гиены, буйволы, слоны, жирафы, лошади, узконосые и человекообразные обезьяны, бараны, козлы, настоящие кроты, ежи.

10 — *влажные тропические и субтропические леса*: Мл. — тапиры, широконосые обезьяны (ревун, капуцин, игрунки), пекари, древесные дикобраз и муравьед, ленивцы, опоссумы, вампиры, агути, капибара, нутрия, олени, ягуар, енот-носуха; Пт. — гоацины, попугаи-ара, зеленые попугаи, колибри, тулканы; Пр. — удавы (боа, анаконда), бушмейстер, жарарака; 11 — саванны и редколесья: Мл. — броненосцы, большой муравьед, опоссум; Пт. — нанду, тинаму, шлемоносные куры; Пр. — ящерицы-игуаны; 8 — степи, полупустыни, пустыни: Мл. — вискаша, мара, гуанако, нутрия, пампасский олень, пума (в горах); Пт. — нанду дарвина; Пр. — ящерицы; 9 — высокогорные области, 9а — пуна: Мл. — лама, шиншилла; Пт. — кондор, 9б — парамос: Мл. — северный пуду, очковый медведь; Пт. — колибри, кондор.

VI. **Антарктида.** Мл. — тюлени, в том числе морской леопард; Пт. — пингвины, трубконосые.

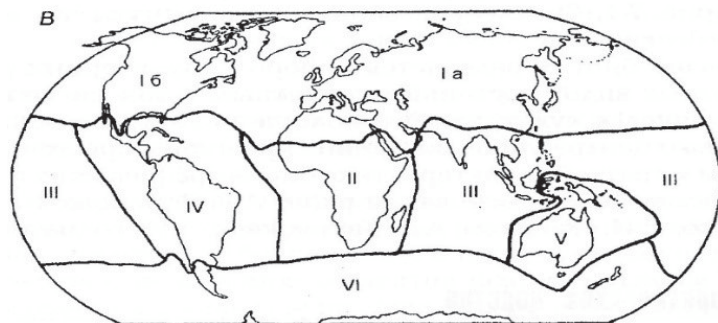
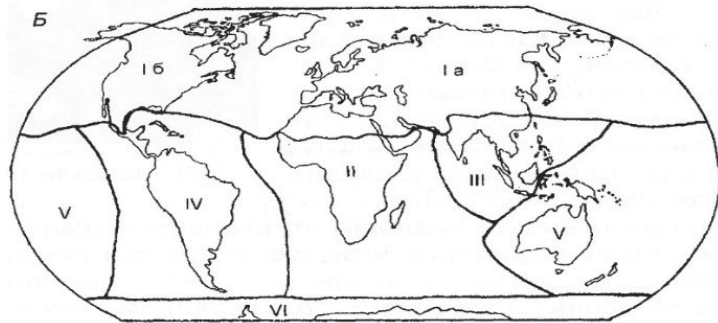
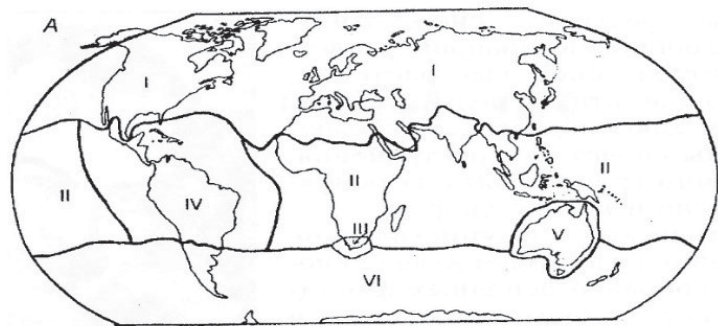


Рис. 1.23. Царства суши, выделяемые по флористическому, фаунистическому и биотическому принципам [Воронов, 1963].
 А. Флористические царства (Тахтаджян, 1978): I — Голарктическое, II — Палеотропическое, III — Капское, IV — Неотропическое, V — Австралийское, VI — Голантарктическое.
 Б. Зоогеографические области (Гептнер, 1936): I — Голарктическая, Ia — Палеарктическая, Ib — Неарктическая, II — Эфиопская, III — Индо-Малайская, IV — Неотропическая, V — Австралийская, VI — Антарктида.
 В. Биотические царства: I — Голарктическое: Ia — Палеарктическое подцарство, Ib — Неарктическая подцарство, II — Эфиопское, III — Индо-Малайское (Ориентальное), IV — Неотропическое, V — Австралийское, VI — Голантарктическое.

Биотическое районирование. Анализ географического положения и границ высших единиц флористического и зоогеографического районирований показывает, что в общих чертах они совпадают (см. табл., рис. 1.23, А и Б).

Флористическое, зоогеографическое и биотическое районирование

| Флористические царства | Зоогеографические области | Биотические царства | Географическое положение |
|------------------------|---------------------------|----------------------------------|---|
| 1. Голарктическое | 1. Голарктическая | 1. Голарктическое | Европа, Азия (без Индостана и Юго-Восточной Азии), север Африки и Аравийского п-ова, Северная Америка |
| 2. Палеотропическое | 2. Эфиопская | 2. Эфиопское | Африка (без Сахары), Индостан, Индокитай, Большие Зондские о-ва |
| | 3. Индо-Малайская | 3. Индо-Малайское (Ориентальное) | |
| 3. Капское | | | Африка (южная оконечность) |
| 4. Австралийское | 4. Австралийское | 4. Австралийское | Австралия, Новая Гвинея, Тасмания |
| 5. Неотропическое | 5. Неотропическое | 5. Неотропическое | Центральная и Южная Америка |
| 6. Голантарктическое | 6. Антарктида | 6. Голантарктическое | Антарктида, юг Южной Америки, о-ва Южного океана, Новая Зеландия |

Таким образом, если пренебречь частностями, то можно признать, что обобщенные границы флористического и зоогеографического районирований во многом совпадают. Это позволило предложить [Петров, 2006] и выделять единые биотические (биогеографические) царства (рис. 1.23, В).

Темы рефератов

1. Происхождение жизни, ее появление и развитие на Земле.
2. Особенности эволюционного процесса в фанерозое.
3. Эволюция и катастрофы.
4. Феномены и функции живого вещества.
5. Биологические круговороты.
6. Системный подход в географии.
7. Главные факторы, определяющие подразделение арены жизни.
8. Зообиомы суши.
9. Флористические царства.
10. Зоогеографические области.
11. Биотические царства.

Рекомендуемая литература

1. *Баландин Р.К.* Время — земля — мозг. Минск, 1979. 238 с.
2. *Берг Л.С.* Труды по теории эволюции. Л., 1977. 387 с.
3. *Вернадский В.И.* Биосфера I–II // Вернадский В.И. Избр. соч. Т. V. М., 1960. С. 7–102.
4. *Заварзин Г.А.* Первые экосистемы на Земле // Проблемы происхождения жизни: сб. науч. статей. М., 2009. С. 230–243.
5. *Исаченко А.Г., Шляпников А.А.* Природа мира. Ландшафты. М., 1989. 504 с.
6. *Калесник С.В.* Общие географические закономерности Земли. М., 1970. 306 с.
7. Мир географии: география и географы. М., 1984. 367 с.
8. *Опарин А.И.* Возникновение жизни на Земле. М.; Л., 1936. 159 с.
9. *Петров К.М.* Биогеография: учебник для вузов. М., 2006. 400 с.
10. *Петров К.М.* Общая экология: взаимодействие общества и природы: учеб. пособие для вузов. 3-е изд., испр. СПб., 2000б. 352 с.
11. *Реймерс Н.Ф.* Популярный биологический словарь. М., 1991. 536 с.
12. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Часть 2. БАЗОВЫЕ ПОНЯТИЯ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ

Ботаническая география как раздел биогеографии — наука о закономерностях географического распределения растительности в зависимости от геологического прошлого, современных эколого-географических условий, а также характера и интенсивности антропогенных воздействий.

Объектом изучения ботанической географии являются растительный покров Земли и все его структурные подразделения, своеобразие которых тесно связано с территориальными подразделениями географической оболочки. При изучении растительного покрова базовыми служат сведения:

- об истории формирования растительного покрова, ареалах растений;
- о составе и структуре растительных сообществ (фитоценозов);
- о механизмах устойчивости экосистем;
- об экологических и ландшафтных факторах и географических закономерностях растительности.

2.1. ИСТОРИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Формирование растительного покрова севера Евразии происходило на протяжении новой геологической эры — кайнозоя. Кайнозой (начало — 60–70 млн лет назад) подразделяется на палеоген, неоген (раньше их объединяли в третичный период) и четвертичный период — плейстоцен и голоцен.

В кайнозое наземная биота обогатилась цветковыми (покрытосеменными) растениями и коэволюционировавшими с ними членистоногими, в первую очередь насекомыми — как необходимыми для размножения растений опылителями, так и разнообразными вредителями растений. Динозавры, господствовавшие в мезозое, уступили место млекопитающим и птицам. Большое влияние на развитие органического мира в кайнозое оказали тектонические процессы и изменения климата.

Палеоген. Процессы горообразования затихли, уступив место действию внешних сил — денудации. Горные сооружения были почти полностью разрушены, и в палеогене на их месте сформировался пенеплен — слаборасчлененная равнина, где остались невысокие сопки и холмы, сложенные породами, наиболее устойчивыми к процессам разрушения. Равнинный рельеф оказал влияние на формирование климата. Воздушные массы с океанов не встречали препятствий, и на обширных пространствах Евразии установился теплый и влажный климат. Тепло было даже за полярным кругом, так что в Гренландии и на Шпицбергене росли субтропические леса.

На территории Евразии сформировалась тропическая и субтропическая флора, получившая название *полтавской*. Она характеризовалась широким

распространением вечнозеленых растений: пальм, магнолий, лавровых, миртовых, секвой, а также каштанов, дубов и других широколиственных пород (рис. 2.1).

Неоген. Это был период формирования складчатой структуры альпид и возникновения орографически выраженных осевых частей современных горных систем Евразии. Выросли Альпы, Кавказ, омолодился рельеф гор каледонской и герцинской складчатости. Высокие горы стали преградой на пути западного переноса воздушных масс. К концу неогена усилились похолодание и аридизация климата.

По мере похолодания полтавская флора отступила к югу от линии «устье Вислы в Европе — устье Янцзы в Китае». К северу от названной границы на смену полтавской флоре пришли представители *тургайской* флоры, характеризовавшейся развитием богатых по видовому составу широколиственных листопадных лесов.

Типичными ее представителями являются каштан, бук, граб, орех, ликвидамбар, береза, ольха и др.; среди хвойных — метасеквойя, таксодиум и др. На рис. 2.2 представлен средневропейский ландшафт в начале неогена с лесом, образованным широколиственными и хвойными деревьями.

В неогене тургайская флора распространялась от высокоширотной Арктики до Кавказа и Казахстана. Из ее представителей сформировались современные неморальные широколиственные леса.



Рис. 2.1. Палеогеновый ландшафт с полтавской биотой [Аугуста, Буриан, 1961].



Рис. 2.2. Ранненеогеновый ландшафт с тургайской биотой [Аугуста, Буриан, 1961].

Изменения климата привели к разрыву (*дизъюнкции*) ареала широколиственных тургайских лесов. Они полностью выпали из растительного покрова Сибири и заняли океанические секторы Евразии — Приатлантический и Притихоокеанский. В это время в горах Северо-Восточной Сибири появился пояс темнохвойной тайги. Началось иссушение внутриконтинентальных пространств. На севере Африки и юге Евразии впервые появились травянистые ландшафты саванн и степей (рис. 2.3).

В истории Средиземноморья отмечен ряд катастрофических событий [Красилов, 1995]. Пролив, располагавшийся в предгорном прогибе Пиренеев и соединявший Атлантический океан со Средиземным морем, неоднократно замыкался, и тогда вся морская вода испарялась. В условиях сухого и жаркого климата на это уходило около 5 тыс. лет. В эти периоды впадина Средиземного моря представляла собой пустыню, покрытую толстым слоем соли. Наступала общая *аридизация* климата побережий и вместе с ней началось формирование ландшафтов средиземноморского типа. На территории современного Ирана и Средней Азии, в условиях жаркого и сухого климата, на засоленных берегах и островах усыхавшего океана Тетис возникла своеобразная флора пустынь умеренного пояса.

К концу неогена похолодание привело к материковому оледенению.

Четвертичный период (антропоген). Около 2,5 млн лет назад в результате сильного глобального похолодания наступила ледниковая эпоха — плейстоцен, ознаменовавшийся образованием ледовых покровов и глубокой трансформацией растительного покрова (рис. 2.4). На протяжении плейстоцена холодные ледниковые периоды сменялись теплыми периодами межледниковий.

Теория оледенений в четвертичном периоде имеет как сторонников (гляциологов), так и противников (антигляциологов). Последние, отрицая покровное оледенение в Евразии, полагают, что ведущую роль в трансформации ландшафтов играли морские трансгрессии. Огромное море-озеро действительно заливало северную низменную часть Восточно-Европейской равнины, а на Западно-Сибирской низменности обширный водоем занимал ее среднюю и южную части. Излишки вод Сибирского водоема изливались на юг в Аральское море и далее в Каспийское, обуславливая трансгрессию, залившую Прикаспийскую низменность.



Рис. 2.3. Ландшафт саванн в Европе в конце неогена [Аугуста, Буриан, 1961].

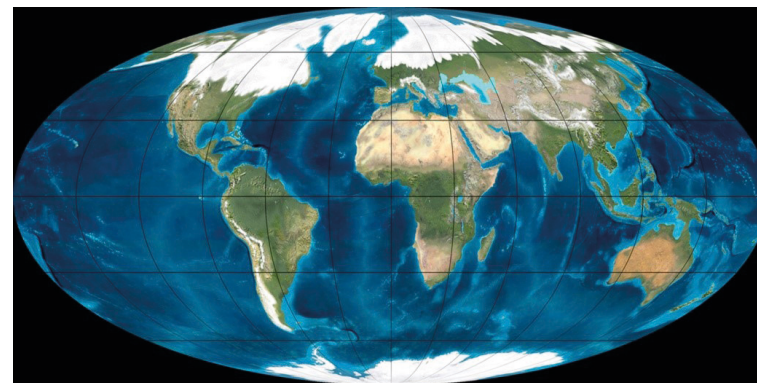


Рис. 2.4. Ледовый покров Земли в плейстоцене [Encyclohedia of the Earth, 1985].

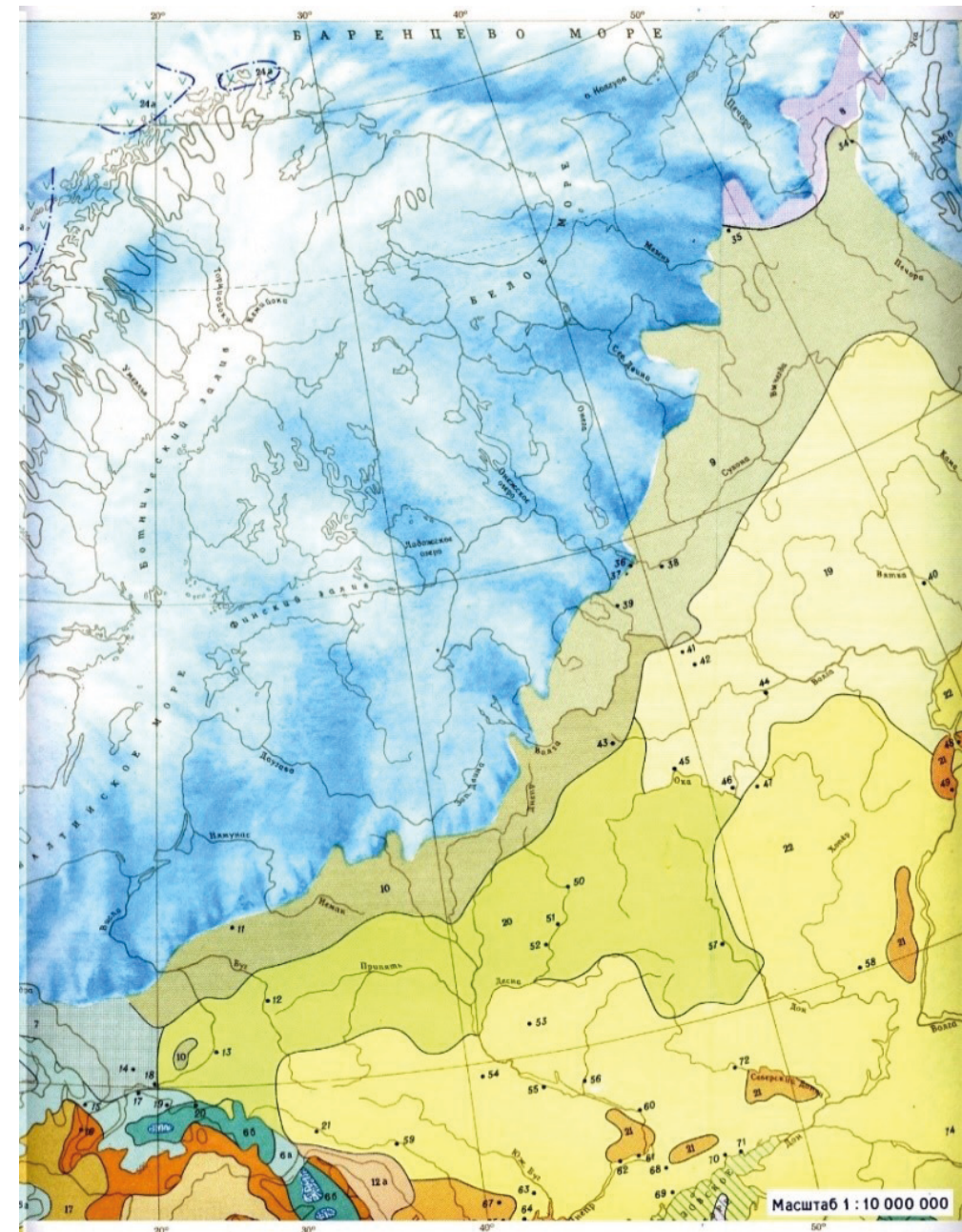


Рис. 2.5. Растительность в период максимальной стадии валдайского оледенения [Палеогеография Европы..., 1982, фрагмент].

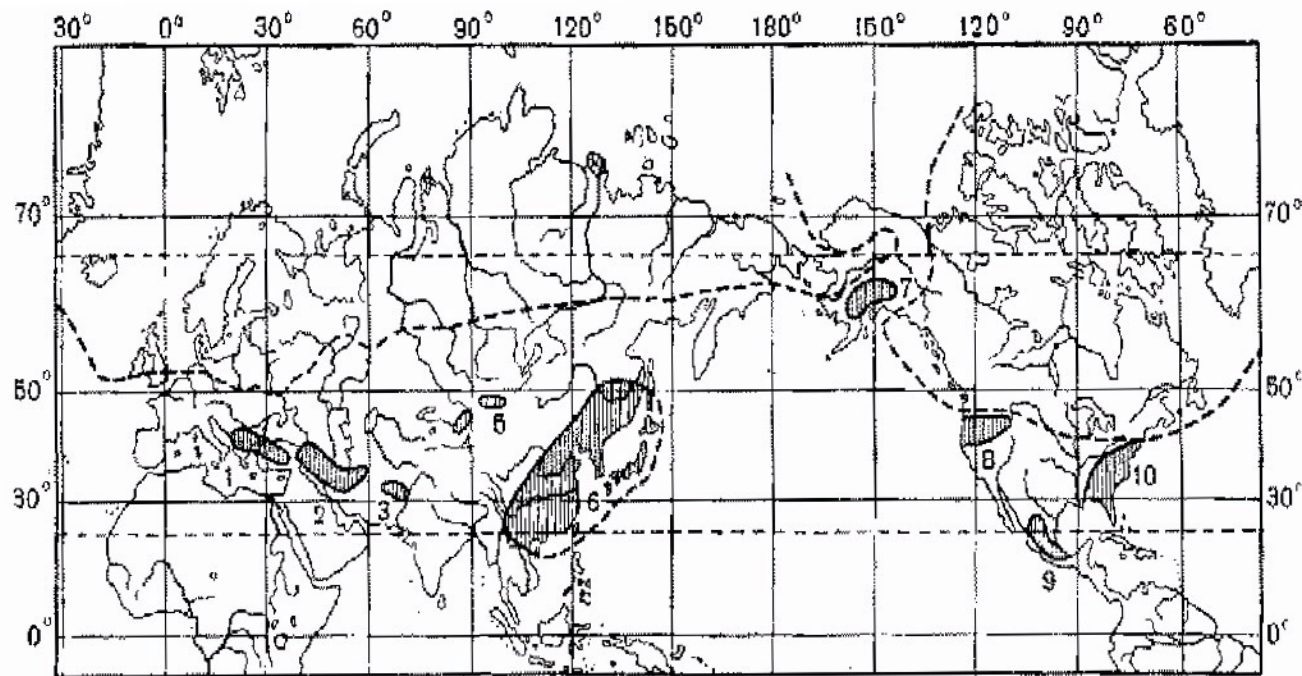


Рис. 2.6. Главнейшие убежища неогеновой флоры [Шафер, 1956].

1 — балкано-черноморское убежище; 2 — армяно-иранское убежище; 3-5 — среднеазиатские убежища; 6 — восточноазиатское убежище; 7-10 — североамериканские убежища. Прерывистой линией обозначена область максимального оледенения в плейстоцене.

Воды Каспийского моря в результате трансгрессии через Кума-Мангычскую впадину соединились с Азовским и Черным морями. На севере Восточно-Европейской равнины образовался обширный приледниковый водоем, воды которого соединялись с южными морями.

Таким образом, возникновение морей-озер объясняется не отсутствием ледников, а напротив, их существованием: в Европе — на Скандинавском полуострове, а в Азии — на Таймырском полуострове и севере Западно-Сибирской низменности. Эти ледниковые щиты, как огромные пластины, преграждали сток рекам, текущим на север, что приводило к образованию подпрудных водоемов.

Приледниковая растительность Центральной и Восточной Европы в период максимальной стадии валдайского оледенения была представлена сочетанием тундровых и степных группировок с березовым и сосновым редколесьем. К юго-востоку они сменялись луговыми степями с сосновыми, лиственничными и березовыми лесами (перигляциальная лесостепь), которые переходили в луговые степи с лесами из березы и сосны с участием широколиственных пород (рис. 2.5).

Несмотря на перестройку четвертичной биоты, вызванную похолоданием, в рефугиумах сохранились представители неогеновой флоры. *Рефугиумы*, или убежища, представляли собой благоприятные для жизни островки среди враждебного моря холода. Главные рефугиумы Евразии были приурочены в основном к южному поясу гор (рис. 2.5, 2.6).

Начало **плейстоцена** в Северном полушарии ознаменовалось великой ледниковой эпохой. В Центральной и Восточной Европе в максимальную стадию валдайского оледенения перигляциальная область, расположенная к югу от ледникового щита, была занята тундровыми и степными группировками с березовым и сосновым редколесьем [Палеогеография Европы..., 1982]. Дальше к югу простиралась

лесостепь. Южные территории Русской равнины представляли собой внеледниковую область, занятую равнинными степями (рис. 2.4).

Послеледниковая эпоха — **голоцен** — началась около 10–11 тыс. лет назад. В Евразии в течение голоцена изменения климатических условий происходили неоднократно, но они уже не были столь резкими, как в плейстоцене. Наиболее значительными оказались изменения во второй половине атлантического периода (5–5,5 тыс. лет назад), когда в результате длительного господства теплых и влажных климатических условий широколиственные леса продвинулись на 500–800 км севернее их современного распространения.

Во время «малого ледникового периода» (середина XVI в. — середина XVIII в.) на равнинах широколиственные леса вновь отступили к югу, а в горах произошло повсеместное снижение границ высотных поясов.

2.2. АРЕОЛОГИЯ

Ареология (*учение об ареалах*) является одной из основных отраслей географии растений [Толмачев, 1962, 1974]. Совокупность видов растений, встречающихся на той или иной территории, образует ее флору. В задачи географии растений входит флористическое районирование, а именно выявление неповторимых флористических комплексов путем анализа особенностей географического распространения таксонов (видов, родов, семейств и т. д.).

Ареал — это часть земной поверхности, в пределах которой встречается данный таксон. Размеры, форма, внутренняя структура, границы ареала определяются историческими, географическими и экологическими факторами. Выявление ареалов основывается на нанесении мест нахождения видов растений на карту. Чем полнее проведены наблюдения и точнее определена систематическая принадлежность видов, тем точнее будет картина их географического распространения.

При выделении наиболее мелких единиц районирования учитываются границы ареалов видов. Чем выше ранг таксона, тем обширнее область его распространения. Ареалы высших таксономических единиц охватывают территорию целых флористических царств. Новые находки, уточнение систематической принадлежности организмов подчас вносят существенные коррективы в форму ареала, заставляют по-новому интерпретировать историю его развития.

Формирование ареала связано с возникновением нового вида и завоеванием им пространства. Процесс формирования нового ареала монотопичен: возникновение вида происходит в одном месте, откуда он начинает свое рас-

пространение. Новый вид происходит от одного предка или в результате гибридизации. Виды, попавшие в условия географической изоляции, дают начало ветвям филогенетического древа. Таким образом, формируются неповторимые черты флор, отличающихся не только по составу видов, но родов и семейств.

В. И. Вернадский отметил огромную внутреннюю потенцию живого вещества к растеканию по земной поверхности (1960). Он назвал это явление *давлением жизни*, энергия которого определяется быстротой размножения. Расселение вида задерживается только внешними силами: неблагоприятным режимом тепло- влагообеспеченности, недостатком питания, конкуренцией с другими видами. Если нет внешних препятствий, всякий вид в характерное для него время может благодаря размножению покрыть весь Земной шар.

Расселению организмов способствуют различные приспособления их зачатков (диаспор): при половом размножении растений — спор, плодов, семян, при вегетативном — луковиц, клубней, корневищ, ползучих побегов и т. п. Плоды и семена водных, а также многих наземных растений легко переносятся текучими водами.

Легкость спор и мелких семян множества видов обеспечивает возможность их переноса ветром. У растений с более тяжелыми семенами или плодами возможность переноса по воздуху обеспечивается благодаря летательным приспособлениям: волосистым придаткам, разного рода хохолкам, перепончатым лопастям, «крылышкам» и т. д. (рис. 2.7).

У многих растений семена или плоды переносятся животными благодаря разного рода прицепкам (рис. 2.8). То же может достигаться и при помощи клейких выделений. Семена растений, плоды которых поедаются животными, переносятся последними в кишечнике и попадают на поверхность почвы с пометом. Перенос семян на значительные расстояния птицами играет особую важную роль для расселения растений.

Заметим, что вместе с экскрементами в почву вносятся питательные вещества. А. Г. Воронов (1987) отмечает, что на сфагновых болотах, почти лишенных питательных веществ, семена голубики прорастают только в том случае, если они попали сюда с экскрементами птиц. Семена многих растений обретают всхожесть только после того, как пройдут через желудочно-кишечный тракт животного. Бывает и так, что определенные животные делают для себя запасы питательных семян, но используют их не полностью или просто теряют часть своих «складов», которые тогда и превращаются в рассадники растений соответствующего вида.

Большую роль в распространении растений играет человек. Первоначально растения вводились в культуру в центрах своего происхождения,

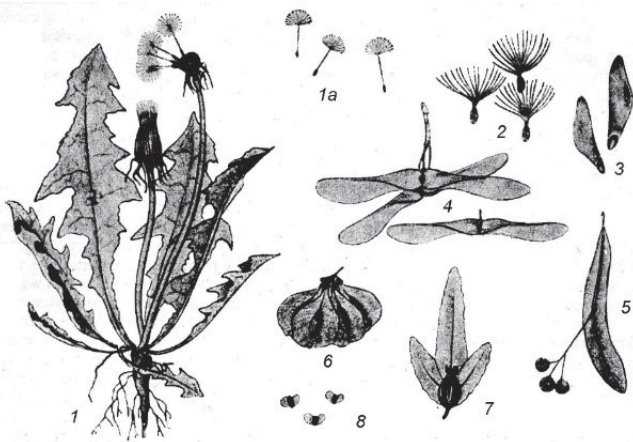


Рис. 2.7. Плоды и семена, распространяемые ветром [Григорьева, 2014].

1 — одуванчик и его плоды (1а); 2 — плоды чертополоха; 3 — семена сосны; 4 — плоды клена; 5 — соплодие липы; 6 — плоды вяза; 7 — плод граба; 8 — плоды березы.



Рис. 2.8. Плоды, распространяемые животными [Григорьева, 2014].

1 — соплодие лопуха; 2 — побег подмаренника цепкого с плодами; 3 — одиночный плод череды.

а затем начинали культивироваться широко по Земному шару. Многие вредные растения и сорняки разносятся человеком по неосторожности.

На пути естественного стремления вида расширить свой ареал встают внешние факторы: горные хребты, океаны, моря и т.п., а также режим тепло- влагообеспеченности. Ни один вид не образует сплошного покрова. Внутри ареала организмы приурочены только к определенным местообитаниям. Например, болотные мхи, травы и кустарнички (сфагнум, пушица, клюква и др.) и виды таежного мелкотравья и кустарничков (майник, кислица, черника и др.) имеют единый ареал, охватывающий всю зону бореальных хвойных (таежных) лесов. Однако первые приурочены к верховым болотам, а вторые — к хорошо дренируемым водоразделам к травяно-кустарничковому ярусу хвойных лесов.

Таким образом, экологическая структура ареалов названных видов образует сложное кружево, рисунок которого зависит от распределения верховых болот и зеленомошных лесов.

На пути расселения вида встают не только географические и ландшафтно-экологические преграды, но и сопротивление, которое встречает новосел как со стороны уже существующих видов, так и целых сообществ. Например, на границе леса и степи внедрению деревьев в степное сообщество препятствует мощная дернина степных трав.

Первоначальную область распространения вида называют *центром его происхождения*. Наряду с этим выделяют ту часть ареала, в которой наблюдается максимальная изменчивость данного вида. Эту часть ареала называют *центром многообразия форм* (рис. 2.9).

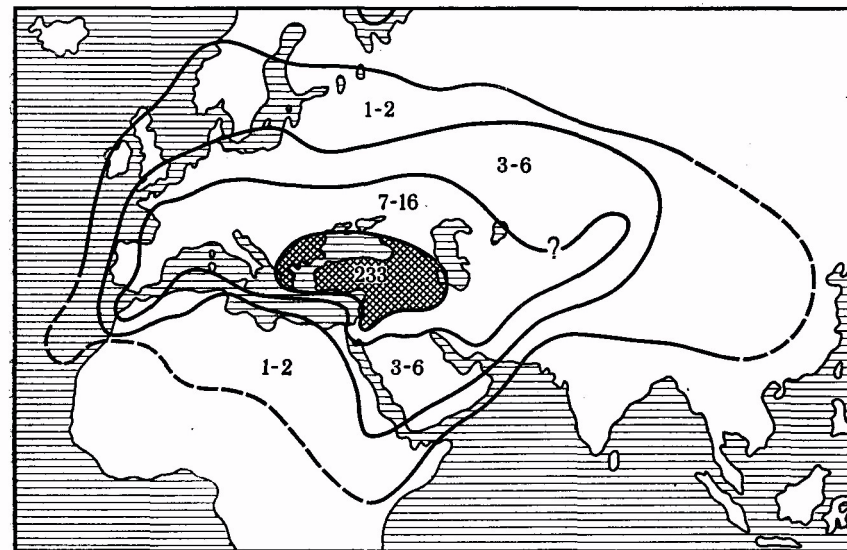


Рис. 2.9. Количественное распределение видов коровяка (род *Verbascum*) [Лемме, 1976].

Цифры показывают количество видов, встречающихся внутри зон, ограниченных линиями. Отчетливо выделяется центр многообразия форм.

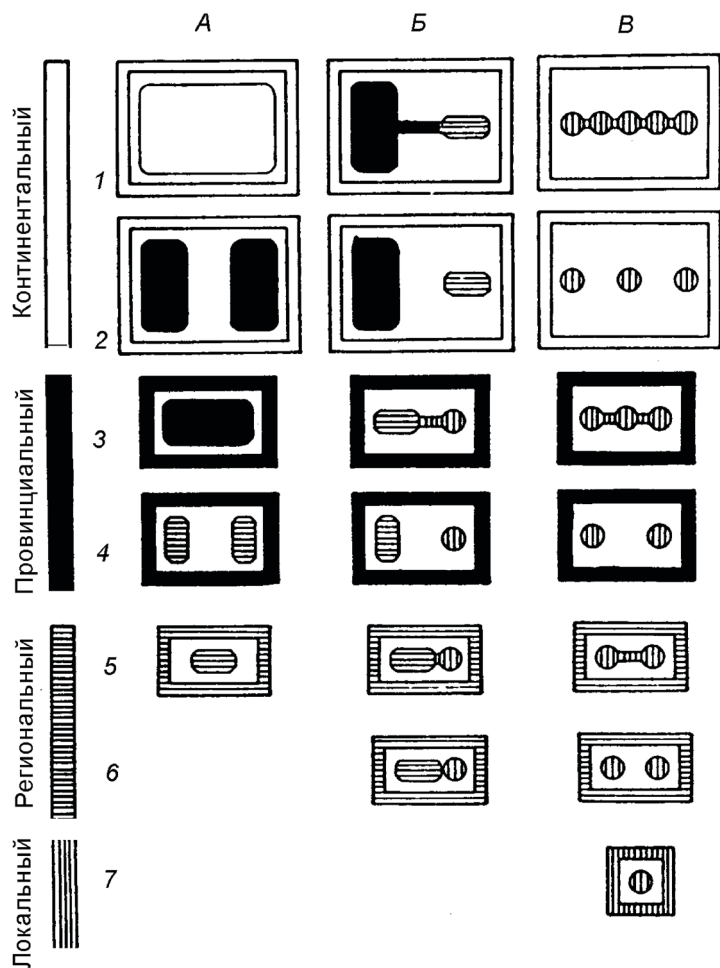


Рис. 2.10. Основные типы ареалов на суше [Dansereau, 1957].

Границы ареала могут быть статичными, расширяющимися или сужающимися. В первом случае устойчивость границ объясняется тем, что вид достиг естественных границ своего ареала. Границы ареала расширяются, когда молодой вид обладает потенциалом к преодолению преград. Границы ареала сужаются, когда вид теряет завоеванную территорию. При типизации ареалов учитываются их размеры и характер распространения таксонов — непрерывный (континуальный) и разорванный (дизъюнктивный).

Выделяются ареалы четырех уровней размерности: *континентальные*, *провинциальные*, *региональные* и *локальные* (рис. 2.10). Непрерывное распространение обозначено на рисунке нечетными цифрами (1, 3, 5, 7), разорванные ареалы — четными (2, 4, 6); под буквой А — сплошные ареалы по всей площади, под буквой В — состоящие из одного большого и одного или нескольких небольших участков, связанных между собой, под буквой В — ареалы, объединяющие множество мелких участков.

Рассмотрим примеры, иллюстрирующие разные типы ареалов.

Ареал папоротника орляк (*Pteridium aquilinum*) можно отнести к типу 1А (рис. 2.11). К этому типу ареалов относятся также циркумполярные ареалы видов, приуроченных к арктическому поясу Северного полушария, образующие кольцо вокруг полюса, например, ареал крупки *Draba subcapitata* (рис. 2.12).

Возникновение разорванных ареалов объясняется событиями прошлых геологических эпох: исчезновением мостов-переходов на суше, дрейфом континентов, горообразованием, изменениями климата и т. п. Ареал вида может быть разорванным и занимать обширные области на разных континентах — тип 2А, например, ареал дёрена шведского (*Cornus suecica*) (рис. 2.13).

Ареал таежного кустарничка линнея северная (*Linnaea borealis*) в основном сплошной, занимающий значительную часть Евразии. Наряду с этим имеются его небольшие обособленные островки в различных местах Средней и Восточной Европы, на Кавказе, на юге Западной Сибири, на Дальнем Востоке (рис. 2.14). Следовательно, такой ареал можно отнести к типу 2В.

Разрыв европейско-дальневосточного ареала (тип 4В) спутника хвойно-широколиственных и широколиственных лесов печёночницы благородной (*Hepatica nobilis*) объясняется похолоданием климата в плейстоцене (рис. 2.15).

Особый тип ареала образуют эндемичные виды. Ареал одного эндемика занимает одну конкретную территорию — тип 7В (рис. 2.10).

Возможны две модели формирования ареала эндемичного вида:

- первая отражает уменьшение ареала реликтового вида под воздействием неблагоприятных природных условий или в результате конкуренции с другими видами;
- вторая связана с формированием ареала популяции нового вида.

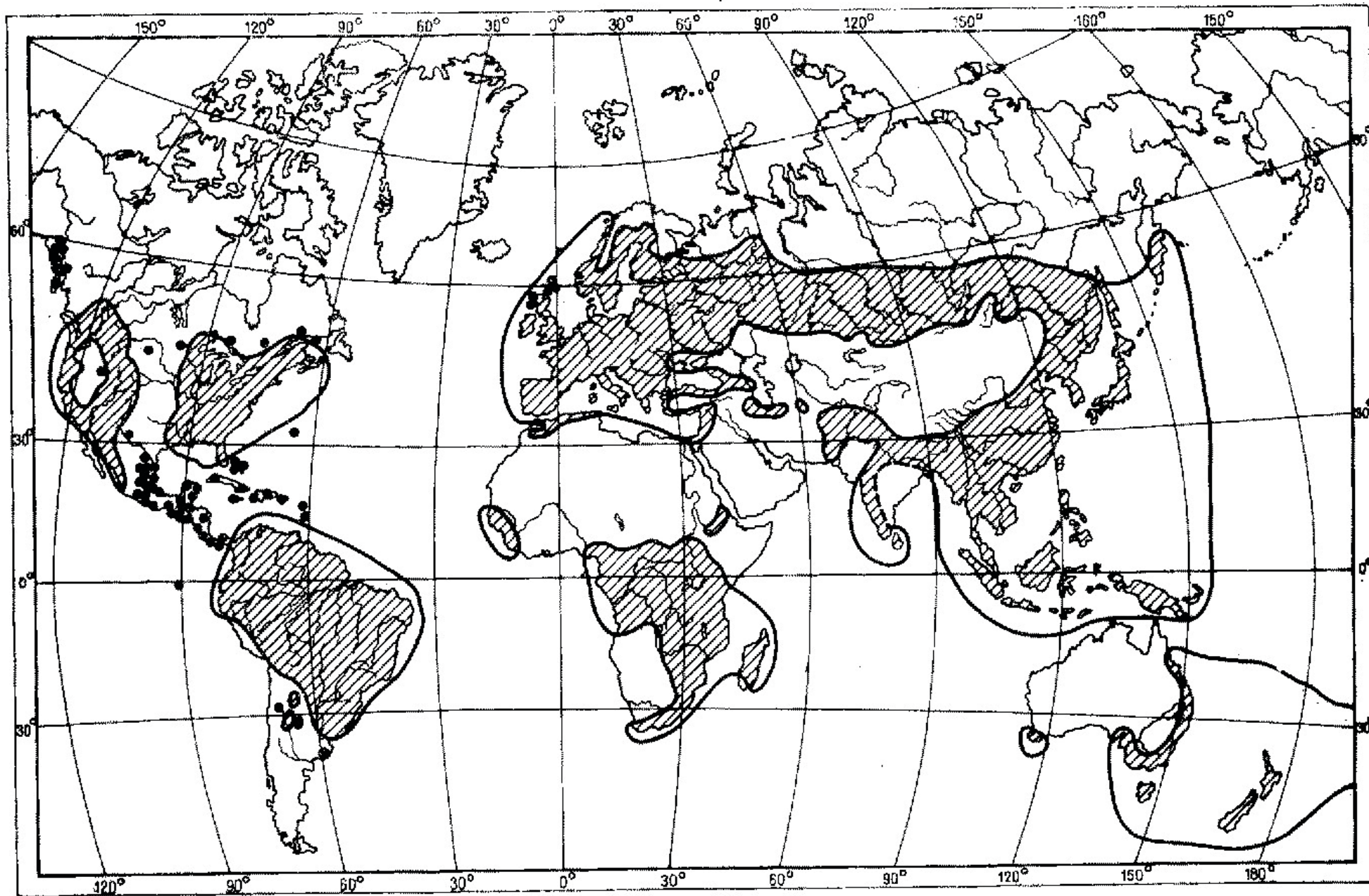


Рис. 2.11. Ареал папоротника орляк [Толмачев, 1962].

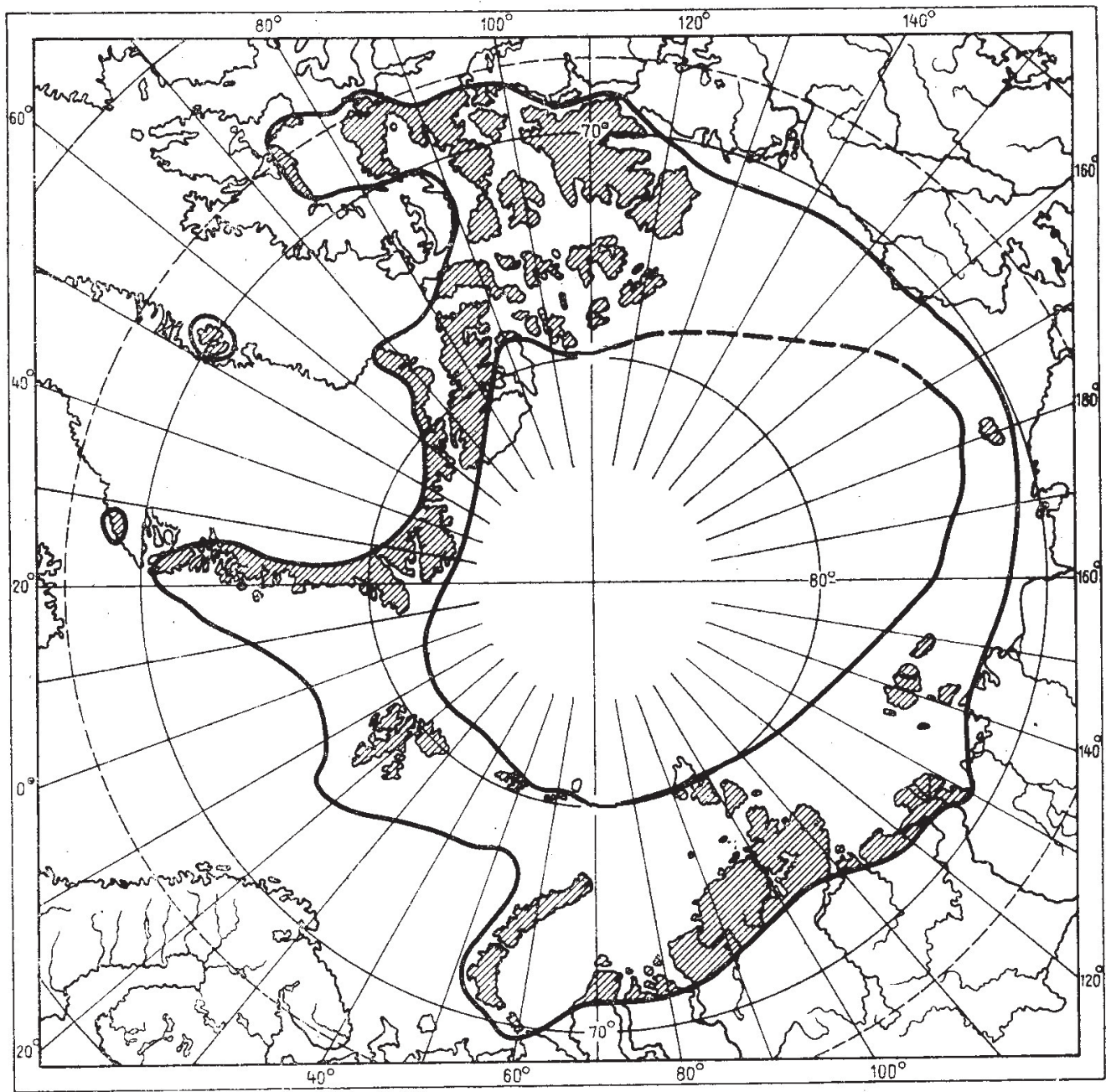


Рис. 2.12. Циркумполярный ареал крупки [Толмачев, 1962].

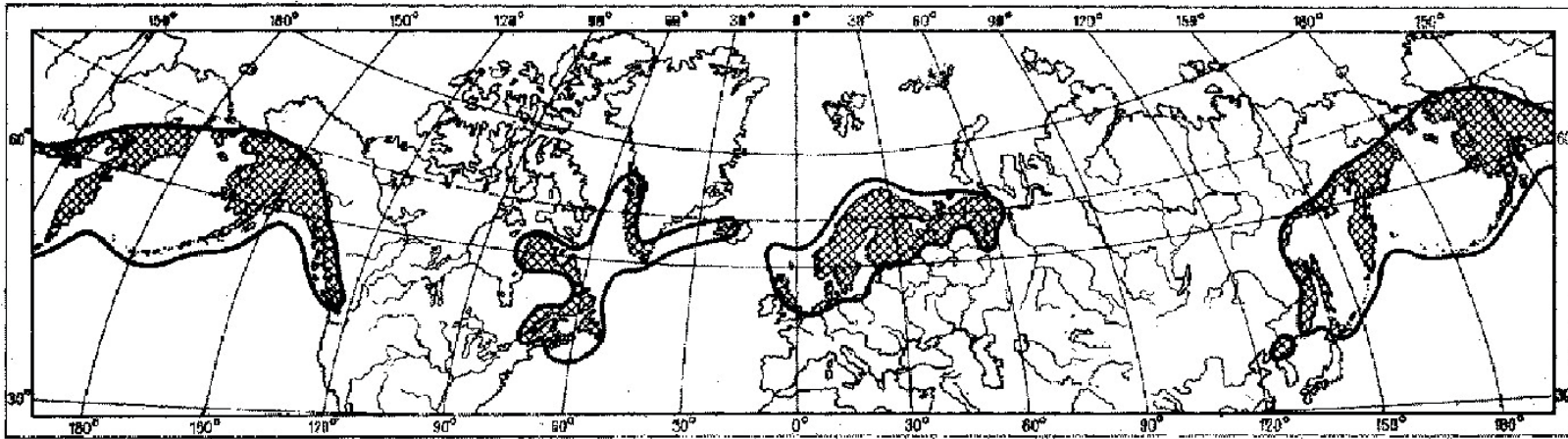


Рис. 2.13. Ареал дёрена шведского [Толмачев, 1962].

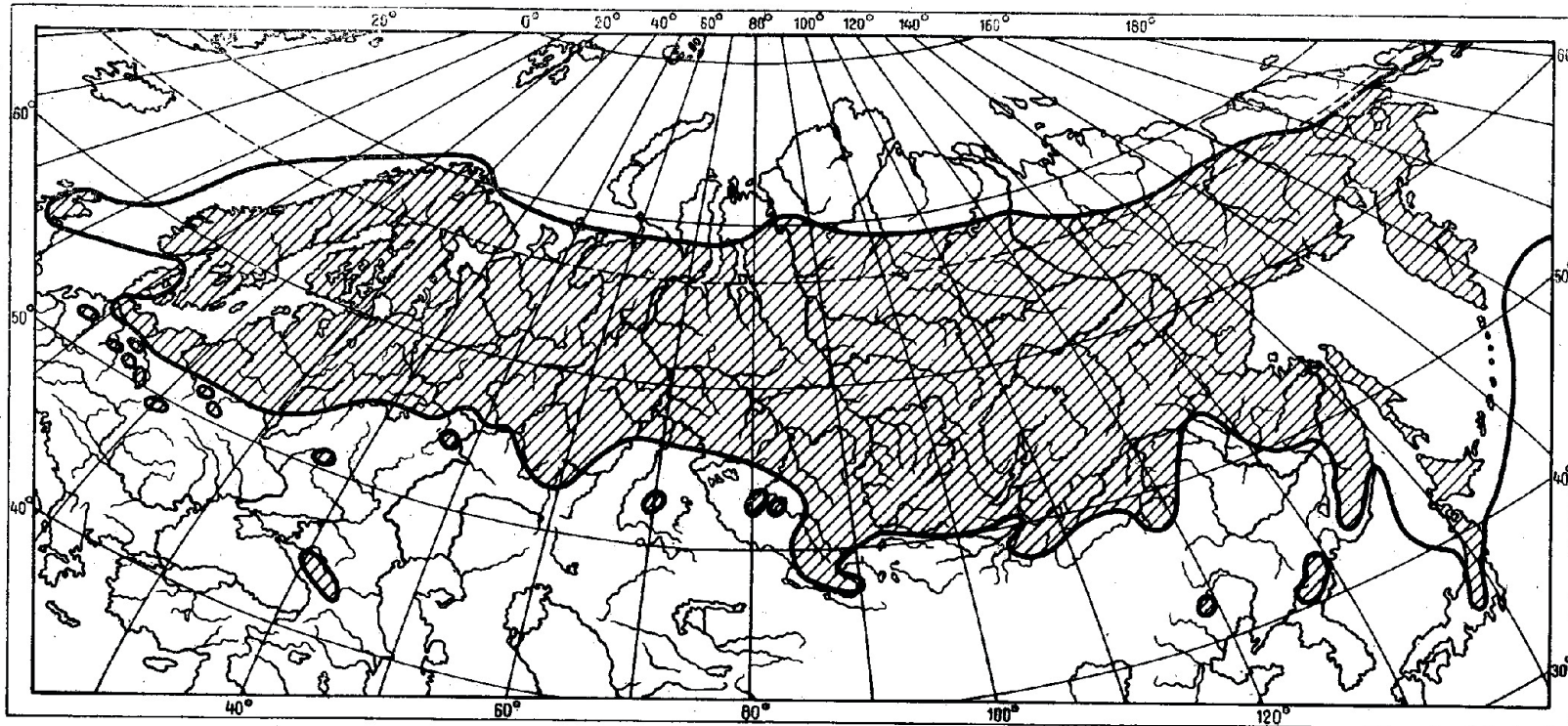


Рис. 2.14. Ареал гаежного кустарничка в пределах Евразии [Толмачев, 1962].

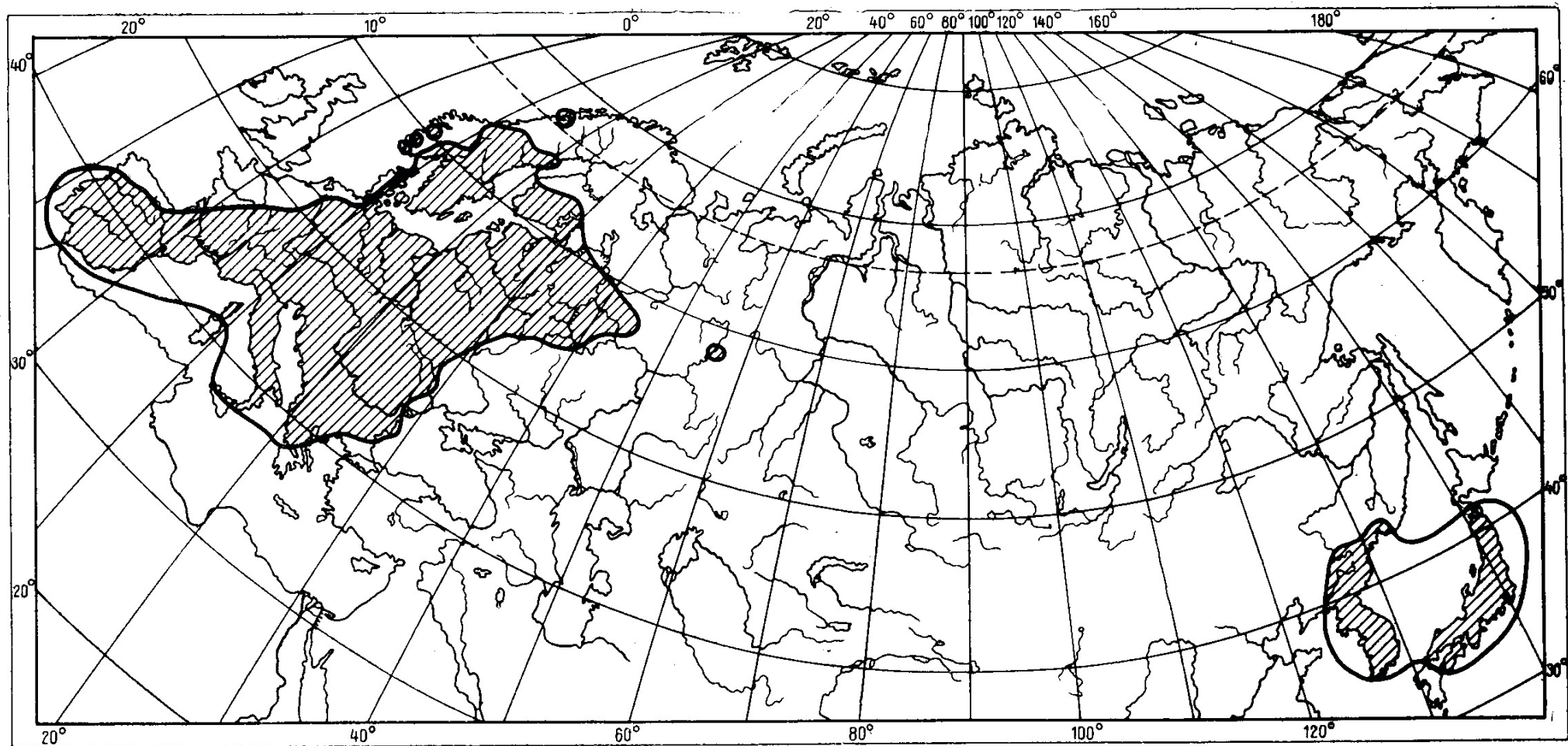


Рис. 2.15. Ареал печёночницы благородной [Толмачев, 1962].

2.3. РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО (ФИТОЦЕНОЗ)

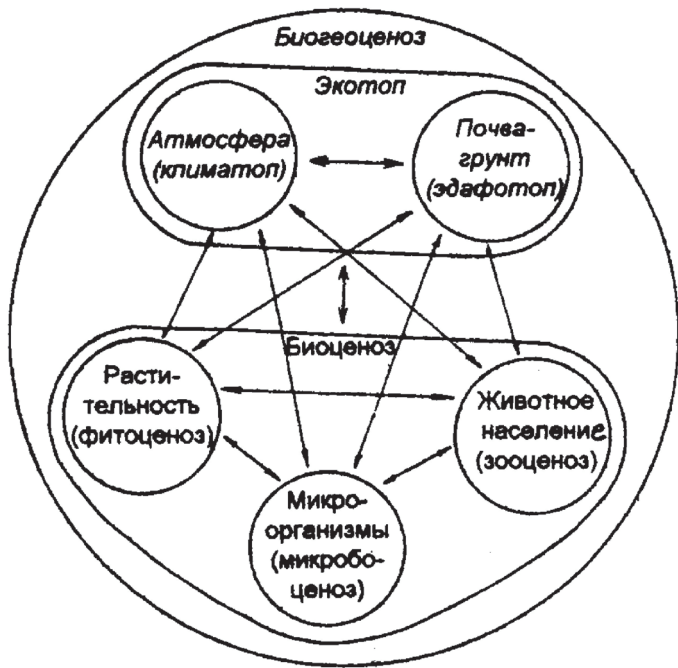


Рис. 2.16. Структура биогеоценоза и схема взаимодействия его компонентов [Сукачев, 1945].

В настоящем разделе дается определение понятий *фитоценоз*, *экосистема*, *биогеоценоз*, обсуждается состав сообществ, фитоценотическая роль видов, географические и генетические элементы флоры, жизненные формы и экологические типы растений, структура сообществ, сукцессии и границы растительных сообществ.

Фитоценозом называют сообщество растений, обитающих на относительно однородном участке земной поверхности (в одном экотопе) и характеризующихся определенными взаимоотношениями как между собой, так и с условиями местообитания. Всякий естественный фитоценоз представляет собой исторически сложившийся комплекс функционально связанных организмов и является частью целостного природного образования — экосистемы (биогеоценоза).

Термин *экосистема* вошел в употребление в 1935 г. Он был предложен английским ботаником А.Тенсли [Tansley, 1935], который писал, что в экосистему входят не только комплекс организмов, но и весь комплекс физических факторов, образующих условия местообитания в самом широком смысле. Биотическую и абиотическую части экосистемы связывают непрерывные круговороты питательных веществ, энергию которым дает солнечная радиация.

В. Н. Сукачев пришел к выводу, что растительные сообщества находятся во взаимосвязи и взаимодействии с другими компонентами географической оболочки: литосферой, атмосферой и гидросферой. Это взаимодействие на уровне фитоценозов протекает в рамках географических комплексов.

Учитывая ведущую и активную роль живых существ в этом взаимодействии, В. Н. Сукачев в 1945 г. предложил для его обозначения термин «биогеоценоз», близкий понятию экосистема. *Биогеоценоз* — участок территории, однородный по экологическим условиям, занятый одним биоценозом.

В модели биогеоценоза Сукачев выделяет два блока: *экотоп* и *биоценоз* (рис. 2.16).

Схема взаимодействий между организмами и средой в биогеоценозе (экосистеме) показана на рис. 2.17.

Несмотря на близость понятий «экосистема» и «биогеоценоз», последний отличается тем, что имеет *четкие пространственные размеры*. Биогеоценоз всегда приурочен к определенному участку земной поверхности, однородному в экологическом отношении. Экосистема — понятие общее, в качестве экосистемы можно рассматривать и грядку в теплице, и луг, и лес, и космический корабль, и биосферу в целом.

Свойства растительного сообщества раскрываются через описание его видового состава и структуры.

Состав сообщества. Основой любого описания является *список образующих данное сообщество видов*. Растительные сообщества могут быть одновидовыми, бедными или богатыми по числу видов. Степень участия вида в сложении сообществ характеризуется его численностью (обилием), биомассой, проективным покрытием, встречаемостью и т.п. Величина названных показателей определяет фитоценотическую мощьность вида.

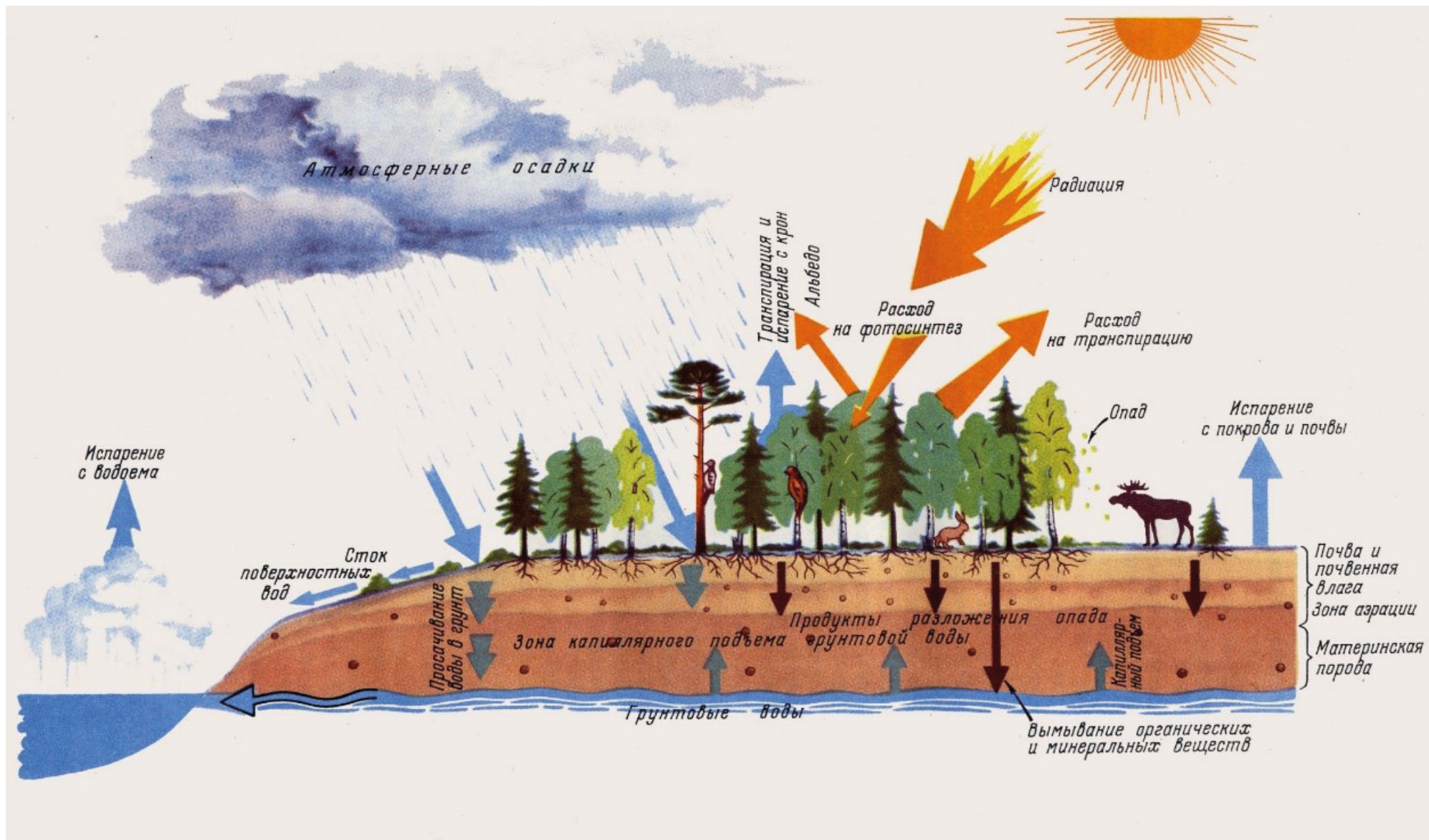


Рис. 2.17. Схема взаимодействий в биогеоценозе [Сукачев, 1972].

Фитоценоотипы — группы видовых популяций, характеризующиеся сходной фитоценотической позицией в растительном сообществе. Доминанты — виды, преобладающие в разных ярусах сообщества. Доминанты, слагающие основу сообщества и играющие средообразующую роль, называются *эдификаторами*. Например, в лесу это деревья, на верховом болоте — сфагновые мхи и т. п. Кроме того, выделяются второстепенные, редко встречающиеся, незначительные по биомассе и продуктивности виды.

Виды растений, образующие сообщество, различны по их географическому распространению и происхождению. В соответствии с особенностями распространения видов выделяются *географические элементы флоры*, которые в основном формируются в пределах регионов, обладающих единством палеогеографического развития. Любая флора состоит из многих географических элементов. Например, А. А. Гроссгейм (1948) приводит следующее соотношение элементов флоры Кавказа (в %): собственно кавказские — 20,0; бореальные — 38,2; средиземноморские — 13,2; колхидские — 12,7; переднеазиатские — 9,7; понтические — 5,6; туранские — 0,1; пришлые виды — 0,5. Данный спектр элементов наглядно демонстрирует их роль в формировании флоры. Весьма значительная доля собственно кавказских видов свидетельствует о том, что Кавказ представляет собой самостоятельный центр видообразования. Широкое участие бореальных элементов во флоре отражает внедрение на Кавказе северных видов в ледниковую эпоху. Свой вклад в обогащение флоры внесли соседние регионы.

Выяснение того, откуда происходят виды, как они попали в состав изучаемой растительности, предполагает выделение генетических элементов. Прекрасным примером такого анализа является заключение известного русского ботаника А. Н. Краснова, посетившего в конце XIX в. острова Юго-Восточной Азии, — о связи тундровых кустарничков с тропической растительностью гор.

Имея списки видов, можно применить к ним методы экологического анализа, т. е. установить, какими жизненными формами и экологическими типами растений образованы одни сообщества и чем они отличаются от других.

Понятие *жизненные формы* ввел Е. Варминг (1901). Виды, сходные по внешнему облику и приспособлениям к среде, объединяют в одну жизненную форму. Широко признанной классификацией жизненных форм является классификация К. Раункиера (Raunkiær, 1907). В ее основу положена идея о том, что сходные типы приспособлений — это сходные способы перенесения критических условий существования. В областях с сезонной периодичностью климата таковые наступают в зимний сезон, а в аридных областях — еще и в период летней засухи.

В качестве признака, выражающего приспособленность к перенесению неблагоприятного сезона, Раункиер использовал *расположение почек возобновления относительно поверхности земли*. Основные жизненные формы в системе Раункиера следующие:

- фанерофиты — деревья и кустарники, у которых почки возобновления расположены высоко над землей;
- хамефиты — невысокие (20–30 см) кустарнички и полукустарнички с почками возобновления на зимующих побегах, расположенных вблизи поверхности земли, на зиму они укрываются слоем снега или опавшими листьями;
- гемикриптофиты — травянистые многолетники, у которых надземные органы в конце вегетации отмирают, а почки возобновления находятся на уровне почвы и защищены собственными отмершими листьями и снегом;
- криптофиты — растения, у которых почки возобновления скрыты (у геофитов — под землей, у гидрофитов — на дне водоема);
- терофиты — однолетники, переживающие неблагоприятный период в виде семян или спор.

И. Г. Серебряковым (1964, 1988) и Т. И. Серебряковой (1972) детально разработана классификация жизненных форм, которая основывается на *форме роста и длительности жизни вегетативных органов* (рис. 2.18).

Типичное дерево характеризуется тем, что у него в течение всей жизни имеется единственный ствол, продолжительность жизни которого — от нескольких десятков до нескольких сотен, а изредка и тысяч лет.

Кустарники отличаются от деревьев тем, что в течение жизни особи формируется не один-единственный ствол, а несколько или много, существующих бок о бок и постепенно сменяющих друг друга.

Кустарнички — миниатюрные кустарники высотой не более 50 см, в среднем 10–30 см. К типичным кустарничкам относятся господствующие растения наших торфяных болот: багульник, мирт болотный, подбел, голубика.

Полудревесные растения характеризуются тем, что их надземные побеги частично деревянистые, частично травянистые, т. е. верхняя, иногда значительная по размерам часть побега ежегодно отмирает, а нижняя часть с почками возобновления, находящимися на некоторой высоте (5–15–20 см и более) над землей, остается в качестве многолетней.

К полукустарникам и полукустарничкам (различаемым главным образом по величине остающейся многолетней части и общим размерам) относятся, например, многочисленные виды полыней, господствующие в растительном

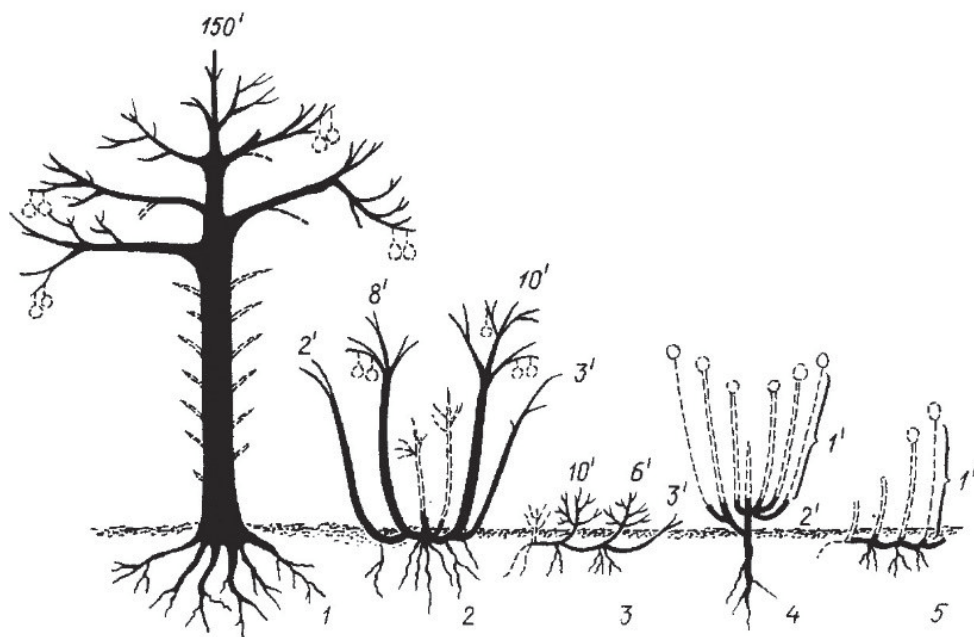


Рис. 2.18. Древесные и травянистые жизненные формы, соотношение многолетних и отмирающих частей (схема) по К. Раункиеру

1 — дерево; 2 — кустарник; 3 — кустарничек; 4 — полукустарник; 5 — длиннопобеговая трава.

Многолетние части показаны черным; отмершие ранее — двойным пунктиром; отмирающие в текущем году — пунктиром. Цифрами с индексами обозначен примерный возраст отдельных скелетных осей и их систем.

покрове сухих степей, многие губоцветные (тимьян, или богородская трава, лаванда, некоторые виды шалфея и др.), составляющие основу растительности склонов гор в субтропиках Средиземноморского типа. Для полукустарников и полукустарничков в крайних условиях существования характерна подушковидная форма.

Если побеги односезонные, растение называется травянистым. Среди травянистых растений выделяют однолетние и многолетние.

Однолетние травы не имеют многолетних органов и почек возобновления, а также органов вегетативного возобновления и отмирают после цветения и плодоношения полностью, оставляя только семена. У многолетних трав надземные прямостоящие побеги всегда однолетние, точнее односезонные, а части побегов с почками возобновления всегда или подземные, или приземные, т. е. скрыты в подстилке или плотно прижаты к почве.

Многолетние травы подразделяют на группы по характеру их многолетних подземных органов:

- стержнекорневые — во взрослом состоянии они имеют хорошо развитый, часто запасующий главный корень (дудник, лопух, коровяк);
- кистекорневые — во взрослом состоянии растения не имеют главного корня, придаточные корни в большом количестве скучены в виде кисти на крайне укороченной подземной стеблевой оси (подорожники, сивец луговой, лютик едкий, купальница);
- короткокорневищные (ирисы, гравилаты, купена, манжетки);
- длиннокорневищные (пырей ползучий, майник);
- дерновинные — с мощной придаточной корневой системой (мочковатой), к ним относятся преимущественно злаки, которые делят на рыхло-дерновинные (тимфеевка, овсяница луговая, мятлик дубравный) и плотно-дерновинные (щучка дернистая, белоус, ковыли);
- клубнеобразующие — сборная группа, включающая растения с одним многолетним клубнем (цикламен), со сменяющимися из года в год клубнями (холатки, борцы, ятрышники) и столонно-клубневые (картофель);
- луковичные (гусиный лук, тюльпан);
- наземно-ползучие и наземно-столонные — травы с относительно долго живущими (2–4 года) ползучими побегами (типа будры, лугового чая) или с быстро отмирающими stolонами-усами (земляника, костяника).

Экологические типы растений устанавливаются по отношению к отдельным факторам среды.

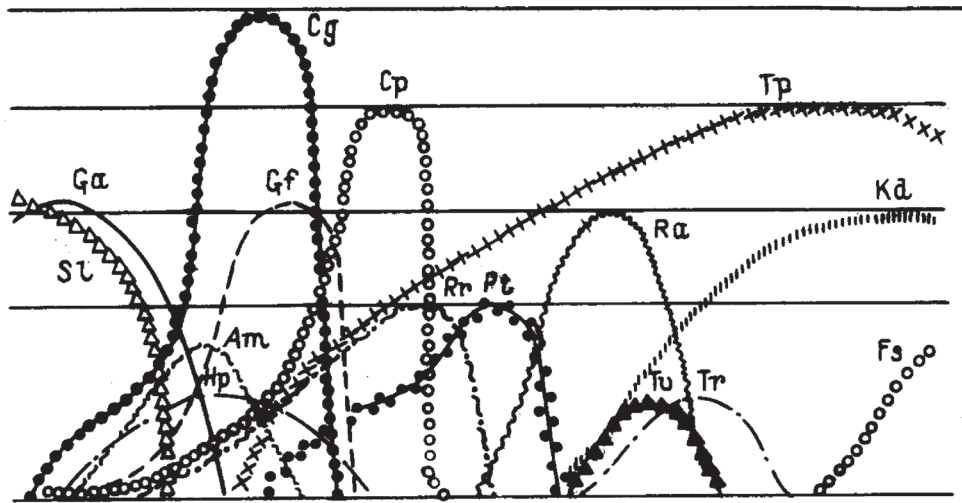


Рис. 2.19. Экологический ряд увлажнения на заливном лугу р. Оскол [Раменский, 1938].

Справа налево — снижение уровня поймы и возрастание увлажнения и поемности: по вертикали отложены градации обилия видов: *Fs* — *Festuca valesiaca*, *Kd* — *Koeleria delavignei*, *Tp* — *Trifolium pratense*, *Tr* — *Amoria repens*, *Tu* — *Taraxacum officinale*, *Ra* — *Ranunculus acris*, *Pt* — *Poa trivialis*, *Rr* — *Ranunculus repens*, *Cp* — *Caltha palustris*, *Gf* — *Glyceria fluitans*, *Cq* — *Carex acuta*, *Hp* — *Eleocharis palustris*, *Am* — *Alisma gramineum*, *Ga* — *Glyceria maxima*, *Sl* — *Scirpus lacustris*.

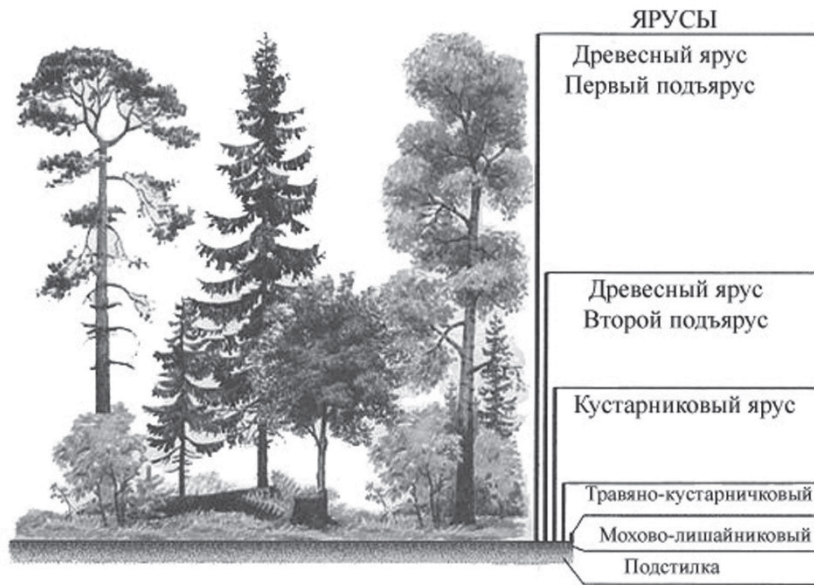


Рис. 2.20. Вертикальная структура растительного сообщества [Корчагин, т. 5, 1976].

Классификация растений по приуроченности к почвам разного уровня богатства (трофности) включает:

- олиготрофные виды — растения бедных почв;
- мезотрофные виды — растения средних по богатству почв;
- эвтрофные виды — растения богатых почв.

По отношению к кислотности почвы выделяют:

- ацидофилы — растения кислых почв;
- нейтрофилы — растения нейтральных почв;
- базифилы — растения щелочных почв.

Галофиты — растения, обитающие на засоленных почвах.

По отношению к увлажнению растения подразделяются на:

- гидрофиты — растения водоемов;
- гигрофиты — растения влажных местообитаний;
- мезофиты — растения умеренно увлажненных мест;
- ксерофиты — растения сухих местообитаний.

Ксерофиты, в свою очередь, подразделяются на:

- гемиксерофиты — растения, не переносящие длительного обезвоживания;
- эуксерофиты — растения, переносящие регулярную глубокую засуху.

В качестве примера приведем экологический ряд увлажнения и колебания обилия отдельных видов в зависимости от условий увлажнения (рис. 2.19).

Как особый тип выделяют психрофиты — растения холодных и сырых местообитаний.

На рис. 2.19 отчетливо выделяются зоны увлажнения, в которых определенные виды имеют максимальное обилие. Например, манник большой (*Glyceria maxima*) и камыш озерный (*Scirpus lacustris*) — типичные гидрофиты; их экологический ареал ограничен левой частью ряда. Такие виды, как одуванчик обыкновенный (*Taraxacum officinale*) и лютик едкий (*Ranunculus acris*) относятся к мезофитам, они занимают среднюю часть ряда. Замыкает ряд справа ксерофит — овсяница валлийская (*Festuca valesiaca*). Преобладание в травостое растений определенного экологического типа позволяет судить об условиях увлажнения данного местообитания.

Структура растительного сообщества характеризуется вертикальной ярусностью и горизонтальной мозаичностью.

Вертикальная ярусность свойственна всем типам наземной растительности, но особенно четко она выражена в лесных сообществах (рис. 2.20), где

выделяются древесный, кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы (невысокие деревья и кустарники иногда объединяют в подлесок).

Верхний ярус находится под наибольшим воздействием внешних климатических условий, под его пологом условия существования растений значительно трансформируются. Ярусность может быть не выражена в сообществах пионеров зарастания с малой сомкнутостью. В моновидовых сообществах, особенно в полевых агроценозах, все растения относятся к одному ярусу.

Важной количественной характеристикой хозяйственной ценности древостоя является *бонитет* — показатель продуктивности леса. Различают 5 классов бонитета, от I — высшего, до V — низшего. Определение бонитета производится по средней высоте и возрасту деревьев, с учетом происхождения древостоя (семенное или порослевое) с помощью специальных таблиц. Насаждения I–II класса бонитета называют высокобонитетными, III–IV — среднебонитетными, V — низкобонитетными, Va — непродуктивными.

Горизонтальная мозаичность, наблюдаемая в пределах почти каждого фитоценоза, выражается в наличии сравнительно мелких групп растений, различающихся по составу, обилию видов, их жизненности и т. п. Элементы горизонтальной структуры фитоценозов называют микрогруппировками, или микроценозами.

Различают экотопогенную, фитогенную, зоогенную и антропогенную мозаичность.

Экотопогенная мозаичность, как правило, связана с неровностями микрорельефа или неоднородностью почвогрунтов.

Фитогенная мозаичность возникает как результат взаимодействия растений в сообществе. В качестве примера можно привести распределение растений под пологом леса при его неравномерной сомкнутости. Мозаичность может быть связана с биологией разрастания самих видов, например, с образованием болотных кочек.

Зоогенная мозаичность ярко выражена в степной зоне, где вызывается деятельностью роющих животных.

Антропогенная мозаичность возникает под прямым и косвенным влиянием хозяйственной деятельности. Так, существенно меняется структура растительного покрова под воздействием рубки леса, перевыпаса скота. Благодаря мозаичности полнее используется разнообразие условий микросреды, увеличивается устойчивость фитоценоза к неблагоприятным факторам.

В качестве элементов пространственной структуры и сезонной ритмики фитоценоза выделяются *синузии*. Они образованы определенными жизнен-

ными формами, или биоморфами, растений, т. е. группами видов, подчас далеких в систематическом отношении, но сходных по внешнему виду, экологии и ритму развития. Достаточно, например, назвать деревья (фанерофиты), кустарнички (хамефиты), травы (криптофиты), мхи и лишайники в таежном лесу, чтобы иметь представление об основных синузиях лесного сообщества.

Сезонные синузии представлены разными биоморфами, развивающимися на одной территории в разные сроки вегетационного периода. Свои сезонные аспекты характерны для травяного яруса в лесу, на лугу, в степи и т. п. Особенно ярким примером служат сезонные аспекты в степи. Чем больше в сообществе синузий, тем больше его флористическое, экологическое и биоморфное богатство.

Сукцессии растительных сообществ — это последовательная во времени смена на данной территории одних сообществ другими. Фитоценозы меняются под воздействием как внутренних ценотических, так и внешних экологических факторов.

В США и в западноевропейских странах широко распространено понятие *климакса*, впервые введенное Ф. Клементсом [Clements, 1936]. Смена сообществ осуществляется в результате того, что растения первой стадии, заселяющие обнаженный субстрат, видоизменяют среду так, что она становится более благоприятной для поселения растений следующей стадии. И так продолжается до тех пор, пока растительность не достигнет климаксового состояния, стабильность которого поддерживается равновесием между сообществом и окружающей средой.

В. Н. Сукачев (1942) предостерегал от некритического внедрения в отечественную науку понятия «климакс». В. И. Василевич (1993) отмечал, что сохранение стабильного состояния сообществ поддерживается благодаря постоянным слабым нарушениям. Стабильные климаксовые сообщества в естественных условиях на самом деле представляют собой мозаику пятен с нарушенным растительным покровом. Например, в лесу постоянно возникают окна в сомкнутом древесном пологе в результате ветровалов, пожаров и т. п. Благодаря возникающим опушкам растительный мир леса становится значительно богаче. Сомкнутый лес препятствует возобновлению древесных пород, поэтому он неустойчив. В перестойных лесах наступает массовая гибель деревьев, и лес погибает. Возобновление коренного леса начинается с опушек, поэтому слабые нарушения сомкнутого древесного яруса — необходимое условие его устойчивости.

Если деструктивная антропогенная деятельность не превышает определенного порога, она также может способствовать устойчивому состоянию растительности. Целинная ковыльная степь сохраняет устойчивость толь-

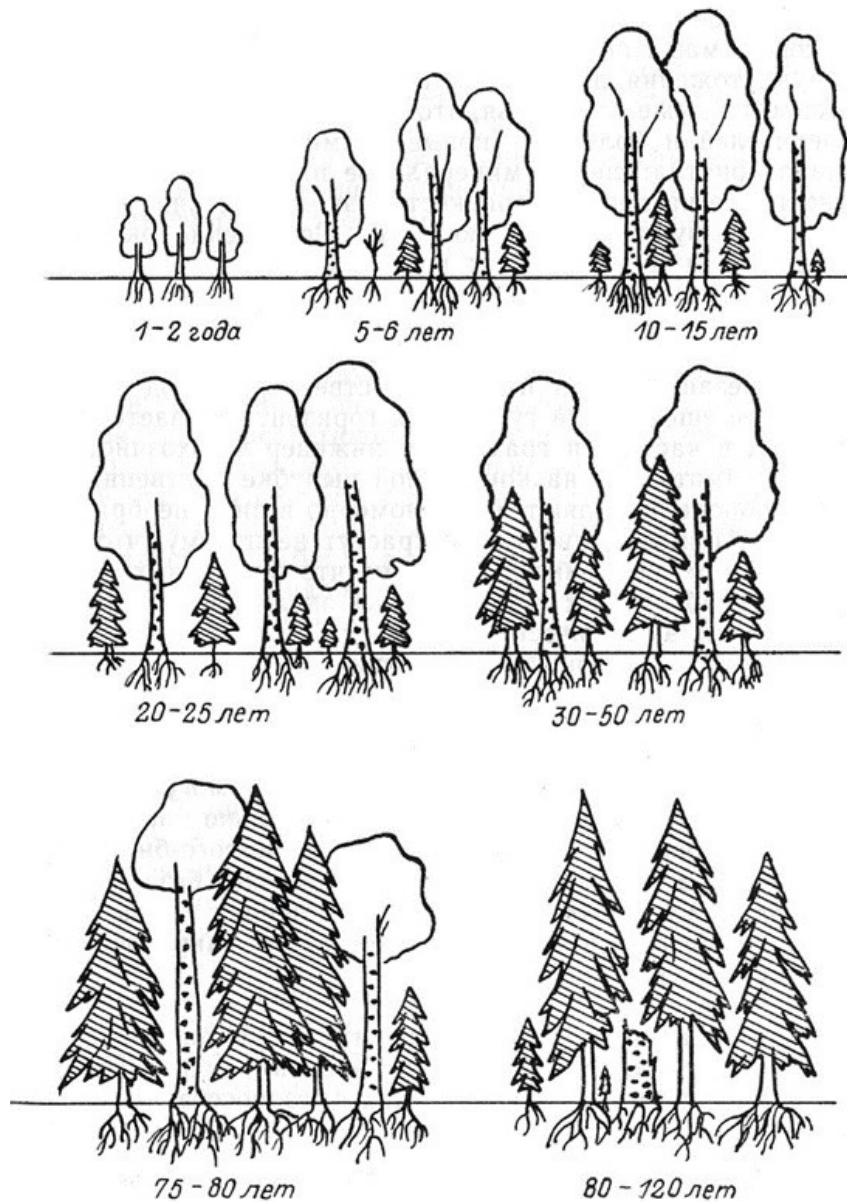


Рис. 2.21. Восстановительная сукцессия лесного сообщества [Пономарева, 1975].

ко при условии умеренного выпаса копытных животных, которые, скусывая и разбивая дернину, открывают почву для внедрения разнотравья. Субклимаксальные сообщества, находящиеся на пути к терминальным стадиям, обладают большей способностью к восстановлению своей структуры. В настоящее время, когда влияние антропогенных факторов становится почти повсеместным, эта категория экосистем в силу своей адаптивности является наиболее распространенной.

Среди многообразных форм динамики экосистем выделяются три:

- сезонную,
- флуктуации,
- сукцессии.

Под *флуктуациями* фитоценозов понимаются ненаправленные их изменения от года к году, завершающиеся возвратом фитоценоза к исходному или близкому к исходному состоянию. К антропогенным флуктуациям растительных сообществ можно отнести изменения, вызываемые умеренными сенокосением, выпасом и т. п.

Сукцессии, в противоположность флуктуациям, развиваются в определенном направлении, они не имеют характера колебаний около какого-то среднего состояния. Различаются:

- эндогенные сукцессии, определяемые *внутриценозическими причинами*;
- экзогенные сукцессии, вызываемые *внешними факторами*.

К экзогенным сукцессиям относятся как длительные многолетние изменения растительности, связанные с глобальным потеплением климата, так и катастрофические смены, являющиеся результатом проявления природных стихий (сход лавин, сели в горах, извержения вулканов, пожары и др.).

Глубокую трансформацию растительного покрова вызывает антропогенная деятельность: уничтожение растительности на месте горных выработок, при создании пахотных угодий и др. Прекращение разрушительного воздействия внешних факторов ведет к сукцессиям восстановления естественной растительности (рис. 2.21).

Границы фитоценозов. Природные системы (фитоценоз, биогеоценоз) занимают определенную площадь, объем и отделены от соседних систем границами.

Территориальные подразделения биосферы обладают свойствами, как прерывности (дискретности), так и непрерывности (континуальности). Резкие границы между фитоценозами могут быть обусловлены грянями рельефа, сменой почво-грунтов и т. п. На смену представлениям о дискретности растительности [Сукачев, 1928, 1942, 1945; Корчагин, 1976] пришла концепция о континуальной организации растительного покрова [Раменский, 1938; Миркин, 1990].

Растительный континуум проявляется в постепенном переходе растительных сообществ друг в друга при постепенном изменении условий внешней среды. Растительные

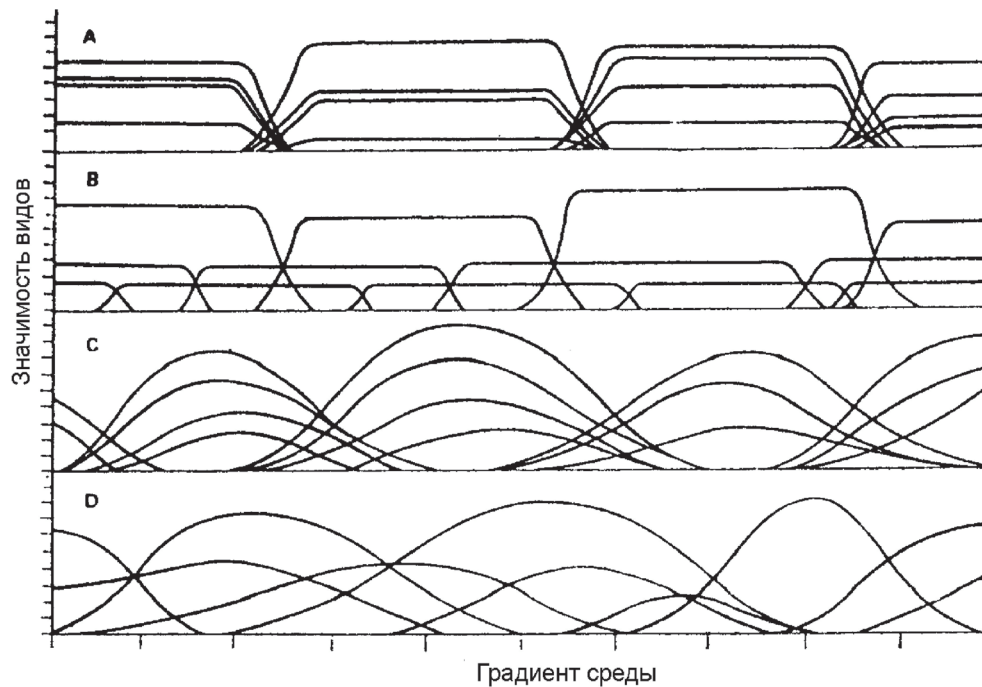


Рис. 2.22. Гипотетические типы распространения видов [Уиттекер, 1980].

A — резкие границы между сообществами (дискретность); B — резкие границы между сообществами обусловлены распределением доминантов, однако субдоминанты являются общими для соседних сообществ; C — экотон, центр сообщества образован специфическим набором видов, однако на периферии сообщества виды постепенно сменяют друг друга; D — континуальность, резкие границы между популяциями отсутствуют, виды постепенно сменяют друг друга.

сообщества могут быть образованы видами, экологические амплитуды которых перекрываются в данных условиях среды. При изменении определенных факторов этой среды постепенно уменьшают свое обилие и исчезают одни виды, появляются и увеличивают свое обилие другие, таким образом осуществляется плавный переход от одного растительного сообщества к другому (рис. 2.22).

Примерами континуальных переходов могут выступать целые подзоны: лесотундра, хвойно-широколиственные леса, лесостепь.

Основными видами континуальности являются:

- горизонтальный континуум — плавный переход одних сообществ в другие;
- вертикальный континуум — постепенный переход одних ярусов фитоценоза в другие;
- временной континуум — постепенное изменение состава и свойств растительного покрова во времени (при сезонных и многолетних сукцессионных сменах).

В каждом конкретном случае границы между территориальными системами могут быть линейными или расплывчатыми, четко выраженными или затухающими, стабильными или подвижными, однако они объективно существуют независимо от того, обнаружены они или нет. Проведение границ есть начало и конец каждой ботанико-географической работы.

2.4. МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ СООБЩЕСТВ

Движущие силы, поддерживающие устойчивость сообществ:

- динамика популяций;
- реализация жизненных стратегий организмов;
- использование ими разных экологических ниш;
- соблюдение принципа экологической эквивалентности.

Динамика популяций. Во всех организмах заложена потенция размножения, выражающаяся геометрической прогрессией. Устойчивость сообществ основана на постоянной экспансии живого вещества, борьбе за существование и вытекающем из нее естественном отборе, охватывающем не только отдельные организмы, но и целые популяции.

Популяция вида жизнестойка, если существует равномерный поток особей, представленный всеми классами данной популяции от рождения до биологической старости. Если смертность превышает численность молодых

видов, сменяющих старшие поколения, популяция деградирует; если количество молодых видов будет превышать смертность, популяция будет распространяться и вытеснять другие виды. Неограниченный рост популяции приводит к истощению и разрушению ресурсов среды. Если сообщество не получает постоянной подпитки необходимыми ресурсами извне, его устойчивое состояние может быть достигнуто только при условии равных значений рождаемости и смертности особей.

Жизненные стратегии. Сообщества, как правило, образованы видами с различными жизненными стратегиями. Л. Г. Раменский (1938) первым выделил три фитоцено типа:

- *виоленты* (львы) — сильные конкуренты, способные захватывать место и удерживать его за собой благодаря энергии жизнедеятельности и полноте использования среды;
- *пациенты* (верблюды) — виды, способные довольствоваться незначительным количеством ресурсов и быть устойчивыми к суровым условиям среды;
- *эксплеренты* (шакалы) — слабые конкуренты, способные резко повышать численность и участие в сообществе, но их господство обычно непродолжительно и они уступают место более конкурентоспособным видам.

В последнее время все более широкое распространение получает система эколого-ценотических стратегий растений, предложенная Э. Пианки (1981). Выделяются два типа стратегий:

- *K*-стратегия, направленная на поддержание жизнедеятельности взрослых особей;
- *r*-стратегия, направленная на размножение.

K-стратеги приурочены к стабильным условиям среды и обладают высокой конкурентной способностью (в понимании Раменского это «львы»), *r*-стратеги, напротив, приурочены к нестабильным местообитаниям и характеризуются высокой репродуктивной активностью (по Раменскому это преимущественно «шакалы»).

Систему из пяти типов стратегов предложил Б. М. Миркин (1985):

- пациенты экотопические — переживают абиотический стресс в условиях физического экстремума;
- пациенты фитоценоотические — переживают стресс под влиянием более мощных конкурентов;

- виоленты — мощные конкуренты, подавляющие жизненность других видов;
- эксплеренты типичные — кратковременно присутствуют в сообществах в период их разрушения под влиянием естественных или антропогенных факторов;
- эксплеренты ложные — сезонные и флуктуационные, вспышка их развития происходит в определенные сезоны года, либо они быстрее реагируют на благоприятный климатический импульс.

Использование экологических ниш. Экологическая ниша — основной структурный элемент биогеоценоза. Каждая видовая популяция находит определенную экологическую нишу, границы которой контролируются условиями среды во времени, пространстве и градиентах абиогенных факторов. Отсюда следует, что новый вид не может образоваться, если нет свободной ниши или образующийся вид не может ее «отобрать» у какого-либо другого вида, входящего в экосистему [Левченко, Старобогатов, 1995]. Вхождение новых видов в устойчивую экосистему осуществляется главным образом путем открытия новых ниш, что создает тенденцию к структурному усложнению, отождествляемому с морфологическим прогрессом [Красилов, 1995].

Функциональную структуру сообщества, образованную сочетанием экологических ниш, В. В. Жерихин (1994) уподобляет генотипу организма, в котором записана программа, управляющая развитием системы в целом. Пока этот набор остается постоянным, структура сообщества и его сукцессионная последовательность воспроизводятся в прежнем виде. Изменение набора ниш означает отклонение от прежней нормы развития системы. Если это изменение фиксируется и впоследствии стабильно воспроизводится, можно говорить о переходе системы в новое состояние.

Р. Уиттекер (1980) подвергает сомнению гипотезу о том, что стабильность сообщества — это результат наличия большого числа взаимно приспособленных друг к другу видов. Представление о том, что сложность ведет к стабильности, — пишет Уиттекер, — более привлекательно, чем верно. На самом деле увеличение числа видов и сложности взаимоотношений, скорее, служит причиной уязвимости сообществ. Этот эффект особенно ярко проявляется при антропогенном воздействии на древние сложные по составу и структуре сообщества, например, дождевых тропических лесов или коралловых рифов.

Биоразнообразие как признак устойчивости экосистем оценивается [Уиттекер, 1980] на уровне разнообразия:

- видов (α -разнообразие);
- сообществ (β -разнообразие);

- видов и сообществ в пределах природно-территориальных комплексов (γ-разнообразии).

Следует подчеркнуть, что каркас большинства наземных экосистем составляет растительность [Юрцев, 1988]. Пространственная структура и параметры растительного покрова, устанавливаемые через изучение ландшафтов, — хороший косвенный индикатор биоразнообразия на более низких структурных уровнях.

Принцип экологической эквивалентности. Человек, воздействуя на экосистемы и отторгая часть вещества в производственный цикл, нарушает биотические круговороты, что неминуемо сказывается на состоянии окружающей среды. Как правило, она становится неблагоприятной для жизни человека.

Однако вторичные экосистемы, возникающие на месте коренных в результате антропогенного воздействия, не всегда ущербны с точки зрения поддержания функций биотического круговорота. Для человека остается главным, чтобы живое вещество, независимо от того, какими формами оно представлено (например, коренным лесом или вторичным лугом), выполняло свои разнообразные функции таким образом, чтобы среда обитания в данном месте оставалась благоприятной.

А. М. Алпатьев (1978) предложил оценивать состояние природы, исходя из принципа экологической эквивалентности: возникающие в результате антропогенного воздействия динамические равновесия должны быть эквивалентны средообразующим функциям естественных экосистем.

Нужно признать, что эволюция биосферы в фанерозое происходила именно согласно этому принципу: леса высших споровых растений каменноугольного периода уступили место лесам голосеменных и покрытосеменных растений, а также формациям травянистой растительности мезозоя и кайнозоя. Несмотря на смену сообществ, все они исправно выполняли свои средообразующие функции. Принцип эквивалентности расширяет трактовку понятия устойчивости биосферы: она может считаться устойчивой, если возникающие в ней экосистемы будут по основным средообразующим функциям эквивалентны старым.

2.5. ФАКТОРЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Распределение растительности отражает историю формирования растительного покрова и контролируется экологическими и эколого-топологическими факторами.

Экологические факторы. Для жизни и процветания каждого организма требуется набор определенных экологических факторов: *абиотических* (неживых) и *биотических* (живых).

К числу важнейших *абиотических* факторов, прямо действующих, относятся климатические (свет, тепло, влага), а также физико-химические свойства почвы. Такой фактор, как рельеф, является косвенно действующим, так как он перераспределяет потоки вещества и энергии в ландшафте.

Из наиболее важных прямодействующих экологических факторов следует выделить:

- солнечную радиацию;
- температурный режим (тепло);
- физико-химические свойства почвы;
- соотношение тепла и влаги, определяющее испаряемость и в конечном счете увлажненность местообитаний.

Один из показателей увлажненности — *гидротермический коэффициент* Г. Т. Селянинова (1966).

Гидротермический коэффициент (ГТК) вегетационного периода вычисляется по формуле:

$$K = R / \sum t,$$

где R — сумма осадков в мм за период с температурами выше 10°C , $\sum t$ — сумма температур в градусах за то же время.

ГТК является условным выражением баланса влаги и определяет отношение ее прихода к расходу. Чем больше величина ГТК превышает 1, тем выше увлажненность. Если ГТК равен 1, увлажнение устойчивое. Если ГТК ниже 1, увлажненность вегетационного периода недостаточна. Величины ГТК, составляющие 0,5 и ниже, соответствуют резкому недостатку влаги.

Для наглядной характеристики фитолимата конкретных территорий используется *метод построения климатограмм* (рис. 2.23), предложенный Г. Вальтером.

При построении климатограмм на график наносятся значения годового хода атмосферных осадков и температур воздуха.

На нижней оси абсцисс откладываются месяцы, на левой оси ординат — температура от 0 до 50°C с интервалом в 10°C (при отрицательных среднемесячных температурах эту ось продолжают ниже 0°C). На правой оси ординат откладываются осадки в мм, причем шаг на левой оси 10°C соответствует шагу 20 мм осадков на правой, т. е. соотношение должно составлять 1:2 — как

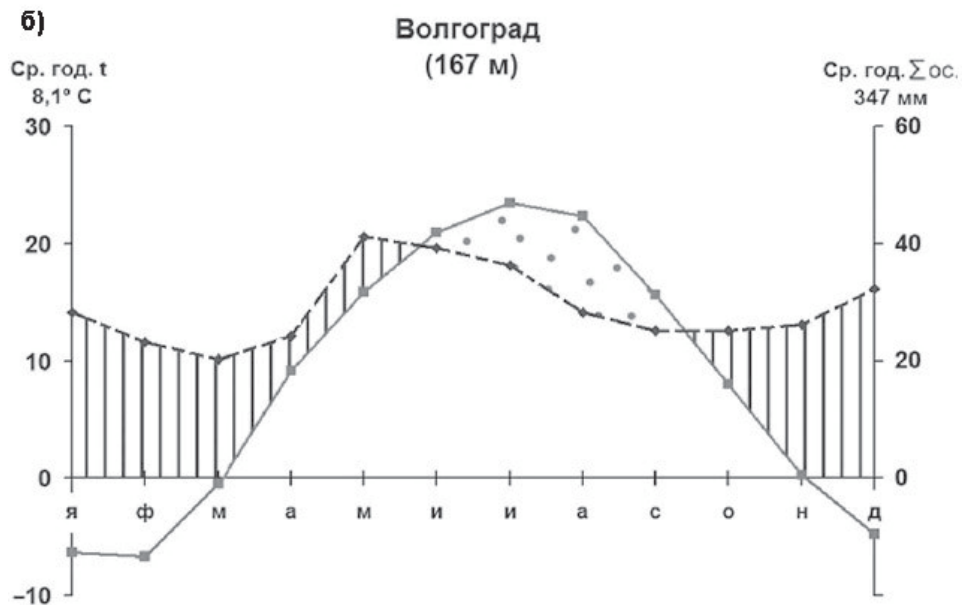
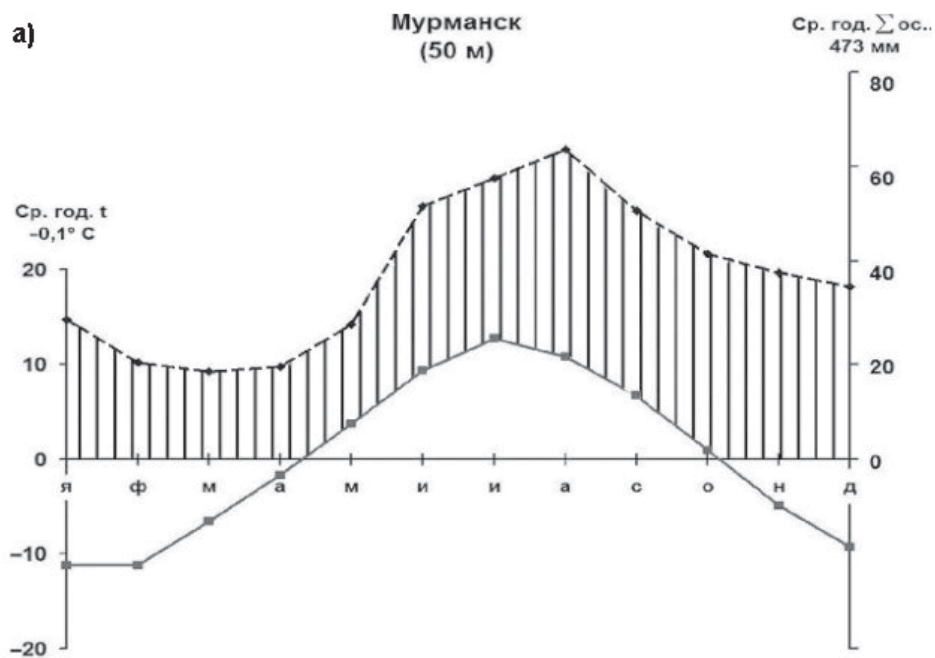


Рис. 2.23. Климатограммы гумидного (а) и субаридного (б) регионов по Г.Вальтеру
 --- кривая осадков; — температурная кривая.

в наибольшей степени передающее водный и тепловой режимы растительного покрова.

Если кривая осадков располагается выше термической кривой — климат влажный, гумидный, если ниже — речь идет о засушливом периоде.

Отношение разных видов растений к условиям существования неодинаково: одним требуется много влаги, другие живут в сухой пустыне, одни требуют много света, другие его не выносят, одни любят тепло, другие — низкие температуры и т. п. Ход жизни организмов не нарушается, если все факторы действуют в привычном для организма режиме. Однако картина резко меняется, если величина одного из факторов начнет уменьшаться. Жизненность организма будет снижаться пропорционально фактору, градиент которого стремится к минимуму.

Идея о том, что выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей, впервые была высказана Ю. Либихом и получила название *закона минимума*. Действие закона минимума наглядно показано на рис. 2.24. Высота клепок бочки соответствует напряженности экологических факторов, жидкость в бочке — «жизненной силе». Как видим, «жизненная сила» вытекает через самую низкую клепку, т. е. там, где напряженность экологического фактора минимальна. Результаты опыта, иллюстрирующего закон минимума, представлены на рис. 2.25.

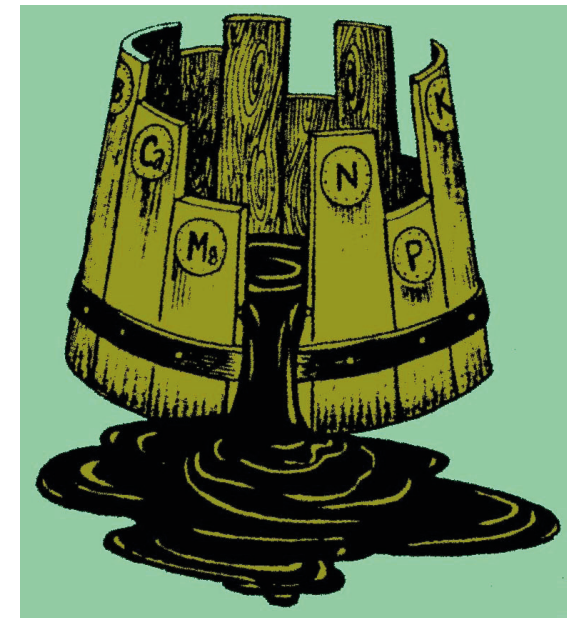


Рис. 2.24. Модель, иллюстрирующая действие закона минимума.



Рис. 2.25. Опыт, иллюстрирующий действие закона минимума [Миркин, Наумова, 2008].

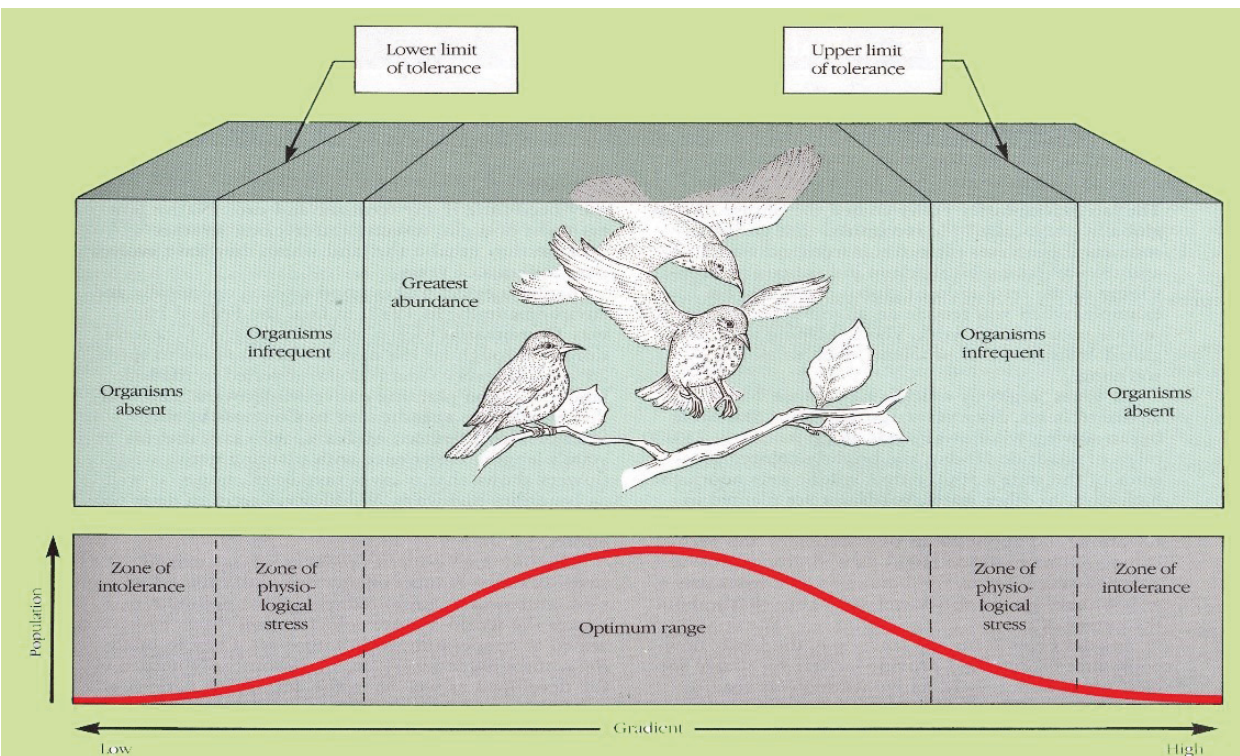


Рис. 2.26. Купол толерантности по В. Шелфорду.

Вода в колбах отличается содержанием количества питательных веществ: растение, выращенное в первой колбе, богатой питательными веществами, имеет максимальную продуктивность, в последней колбе, бедной питательными веществами, — минимальную.

Ограничивающими процветание вида может оказаться не только недостаток (минимум), но и избыток (максимум) фактора. Существование организма ограничено областями минимума и максимума. Между ними располагается наиболее благоприятная (оптимальная) экологическая область — *экологический оптимум*. Представление о лимитирующем влиянии максимума наравне с минимумом ввел В. Шелфорд [Shelford, 1963], сформулировавший закон толерантности.

Модель толерантности, как правило, имеет вид купола. Его центральная часть соответствует благоприятной напряженности экологического фактора, при которой условия существования организма наилучшие — это область оптимума. Крайя купола отвечают или слишком низкой, или слишком высокой напряженности экологического фактора, при которой условия существования организмов наихудшие (рис. 2.26).

Существование вида определяется его выносливостью по отношению к воздействию абиотических факторов: когда напряжение фактора слишком низкое или высокое, вид гибнет.

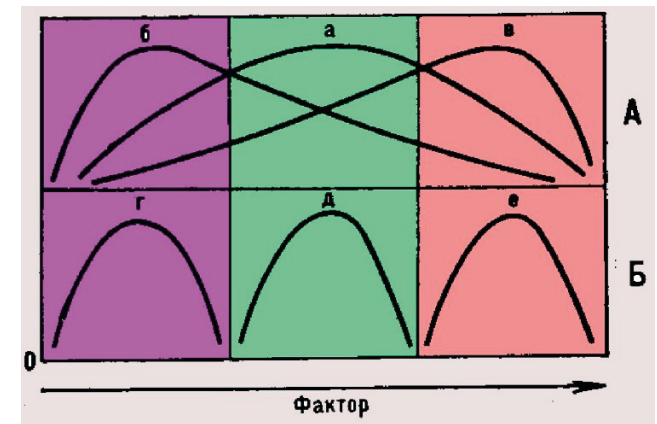


Рис. 2.27. Типы экологических диапазонов [Чернов, 1980].

А — эврибионты; Б — стенобионты; а — эврибионты с оптимумом в средней части градации фактора; б, в — эврибионты с оптимумом в зонах низких и высоких значений фактора; г, д, е — варианты стенобионтов.

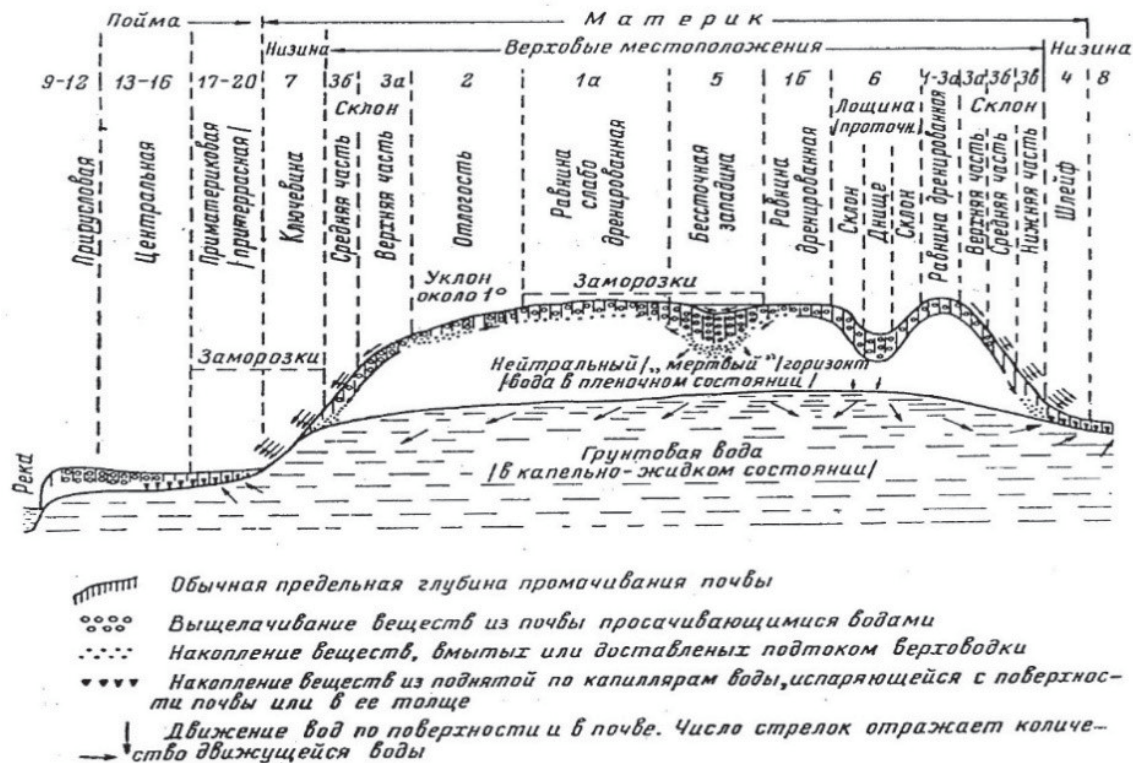


Рис. 2.28. Схема типов местоположений [Раменский, 1938].

1а-20 — различные типы местоположений.

Существуют стенобионтные и эврибионтные виды организмов. Первые живут в условиях узкого, вторые — широкого диапазона экологического фактора (рис. 2.27).

Законы минимума и толерантности служат путеводной нитью для понимания путей адаптации к экологическим факторам определенной напряженности. У организмов в процессе естественного отбора вырабатываются приспособления, позволяющие им жить в экологических условиях, которые поначалу были для них неблагоприятными.

Биотические факторы, отражающие отношения между организмами, могут иметь разную направленность. Все многообразие биотических отношений может быть представлено в виде матрицы:

| Типы связи | + | - | 0 |
|------------|----|----|----|
| + | ++ | +- | +0 |
| - | -+ | -- | -0 |
| 0 | 0+ | 0- | 00 |

У организмов, взаимно нуждающихся в совместном проживании, обе связи положительны, например, у цветковых растений и насекомых-опылителей. Нейтральная для одного организма связь может быть положительной для другого. Например, стволы и кроны деревьев служат местом обитания для множества птиц, других растений, которые не наносят дереву вреда, но сами получают значительное преимущество, находя в кроне убежище или поднимаясь ближе к свету.

Наиболее распространенный тип связей питания — «растительноядные животные — растения», «хищник — жертва», когда для одного организма связь с другим положительна, а для другого — отрицательна. Обе связи отрицательны у организмов, находящихся в состоянии конкуренции, как правило, конкурентные отношения особенно сильны у особей, относящихся к одному виду.

Эколого-топологические факторы. Внутренняя структура ландшафта и растительности обуславливается разнообразием *эктопов* (местоположений), связанных с литологическими разностями покровных отложений, с формами рельефа, контролирующими гидротермический режим, характер почв, состав и структуру растительных сообществ.

Л. Г. Раменский (1938) разработал типологию местоположений, которую можно широко использовать в ботанико-географических исследованиях в гумидных ландшафтах умеренного пояса (рис. 2.28).

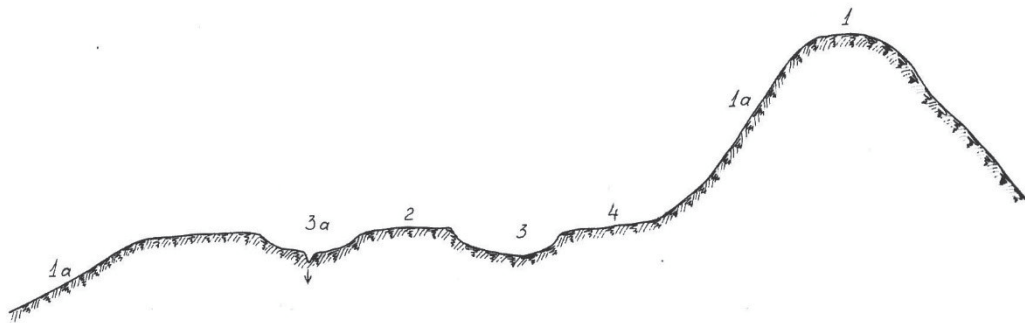


Рис. 2.29. Схема распределения режимов увлажнения на водоразделе.

1 — абсолютный суходол, резко переменное увлажнение; 1а — склон, переменное увлажнение; 2 — нормальный суходол, устойчивое увлажнение; 3 — замкнутое понижение на суходоле, обильно-застойное увлажнение; 3а — ложбина, обильно-проточное увлажнение; 4 — подножье плакора, где выклиниваются грунтовые воды (ключевины), обильно-проточное увлажнение.

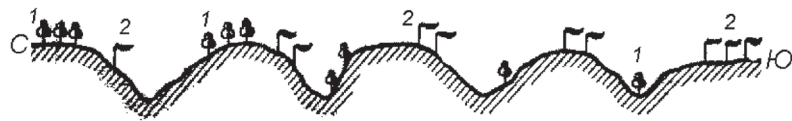


Рис. 2.30. Схема правила предварения [Алехин, 1951].

1 — северный вид, обитающий на плакоре, на юге переходит на северные склоны и в балки; 2 — южный вид на севере встречается на южных склонах.

Важным фактором, определяющим распределение растительных сообществ по экотопам, является влагообеспеченность последних. Конкретные условия влагообеспеченности растительных сообществ обусловлены типом водного режима почв, который, помимо зонально-климатических факторов, зависит от положения участков в рельефе, их дренированности, режима поверхностных и грунтовых вод сопредельных участков, структуры почвогрунтовой толщи.

Приведем классификацию режимов увлажнения В.Д.Лопатина (1971, с дополнениями):

1. *Обильный тип увлажнения, обводнение.* Местообитания мокрые или сырые. В растительном покрове господствуют гигрофиты. Этот тип подразделяется на подтипы: обильно проточный и обильно застойный.

2. *Устойчивый тип увлажнения.* Местообитания влажные или свежие. В растительном покрове господствуют мезофиты.

3. *Переменный тип увлажнения.* На плакорах характеризуется низкой влагоемкостью почв. Местообитания сухие и крайне сухие. Этот тип подразделяется на подтипы: умеренно переменный и резко переменный. В естественной растительности при резко переменном увлажнении господствуют ксерофиты.

Зависимость режима увлажнения от рельефа отражена на рис. 2.29.

Комплекс экологических факторов и характер растительности меняется на склонах разной экспозиции. В.В.Алехин (1951) сформулировал *Правило предварения*, согласно которому склоны северной экспозиции несут на себе растительные группировки, свойственные более северной зоне, а склоны южной экспозиции — сообщества, характерные для более южной зоны, что создает условия для формирования экстразональных группировок, например, присутствие сообществ неморальной зоны в бореальной зоне (рис. 2.30).

2.6. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РОССИИ

Изучение географических закономерностей растительного покрова основано на двух подходах: 1) типологическом; 2) ботанико-географическом районировании.

Типологический подход опирается на классификацию растительных сообществ и анализ их распространения путем составления геоботанических карт.

Важным событием явились «Геоботаническая карта СССР в масштабе 1:4 000 000», составленная в 1956 г. под руководством Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы, и пояснительный текст к ней. В генерализованном виде эта карта помещена в «Атласе СССР» (1985). В 1990 г. опубликована «Карта растительности СССР для ВУЗов масштаба 1:4 000 000», созданная под редакцией А. В. Белова, С. А. Грибовой, Т. В. Котовой.

В 2004 г. в «Национальном атласе России» приведена карта растительности, составленная под редакцией Т. К. Юрковской, И. С. Ильиной, И. Н. Сафроновой (рис. 2.31). В качестве единиц высшего ранга в легенде выделяются растительность равнин и гор. Категориями следующего ранга для равнин выступают зональные подразделения растительности: тундровая, бореальная, неморальная, степная, пустынная. Следующая ступень легенды разделяет зоны по степени океаничности-континентальности. Например, растительность бореальной зоны делится на: Приатлантическую, Восточно-Европейскую, Приуральскую (Предуральско-Зауральскую), Обь-Иртышскую, Центрально-Сибирскую, Восточно-Сибирскую и Дальневосточную. Картируемой единицей растительности гор является типичный поясной ряд, представленный чередованием высотных поясов от подножия к вершине. Особо выделяется растительность болот и речных пойм.

Второй подход к изучению географических закономерностей распределения растительности основан на *ботанико-географическом районировании*, использующем геоботаническое, физико-географическое и ландшафтное районирования.

Основными критериями геоботанического районирования служат признаки:

- *фитоценотические* — состав и строение растительных сообществ, особенности структуры растительного покрова;
- *флористические* — видовой состав и соотношение видов, индицирующих различные экологические условия.

Этот подход был реализован в 1947 г. при составлении карты геоботанического районирования СССР и пояснительного текста к ней под редакцией Е. М. Лавренко (рис. 2.32, табл.).

Высшими единицами районирования выступают области, отражающие зонально-региональные особенности растительности. Области подразделяются на провинции, полосы и округа, в некоторых областях выделяются подобласти. Например, в Евразийской хвойнолесной области выделяются подобласти: Европейско-Сибирская темнохвойных лесов, Восточносибирская светлохвойных лесов и Южно-Охотская темнохвойных лесов; в Европейско-Сибирской подобласти темнохвойных лесов выделяются провинции: Восточноевропейская и Урало-Алтайская, в последней — подпровинции: Предсибирская, Западносибирская, Алтайско-Саянская. Провинции и подпровинции делятся на полосы, например, Восточноевропейская провинция — на полосы осветленных темнохвойных лесов, зеленомошно-темнохвойных лесов и дубравно-темнохвойных лесов. Низшей ступенью районирования служат округа.

Фитоценотические и флористические признаки использованы также в 1999 г. при составлении карты «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» под редакцией Г. Н. Огуревой (рис. 2.33). Эта карта выявляет зональные закономерности растительности равнинных территорий и отображает типы высотной поясности в горах. Показаны единицы разного уровня: на первом уровне выделяются зоны растительности и высотно-поясные системы гор, на втором — подзоны и типы поясности, на третьем уровне — географические варианты растительности, характеризующиеся наличием дифференциальных видов.

Легенда к схеме геоботанического районирования СССР

| Области | Подобласти / Группы провинций | Провинции | Подпровинции |
|--|--|--------------------------------------|--|
| I. АРКТИЧЕСКАЯ ТУНДРОВАЯ (полоса арктических тундр; полоса моховых и лишайниковых тундр) | | | |
| II. ЕВРОПЕЙСКО-СИБИРСКАЯ КУСТАРНИКОВАЯ (лесотундровая) [полоса тундрово-кустарниковая; полоса лесо-кустарниковая (лесотундра)] | | а. Европейско-Западносибирская | |
| | | б. Центрально-Сибирская | |
| III. БЕРИНГИЙСКАЯ КУСТАРНИКОВАЯ (ЛЕСОТУНДРОВАЯ) | | | |
| VI. ЕВРАЗИАТСКАЯ ХВОЙНОЛЕСНАЯ (ТАЕЖНАЯ) | 1. Европейско-Сибирская темнохвойных лесов | а. Восточноевропейская | |
| | | б. Урало-Алтайская | ¹ Предсибирская ² Западносибирская ³ Алтайско-Саянская |
| | 2. Восточносибирская светлохвойных лесов | а. Среднесибирская | |
| | | б. Якутская | ¹ Вилуйско-Хатангская ² Витимо-Колымская ³ Аяно-Удская |
| | 3. Южно-Охотская темнохвойных лесов | | |
| | V. КАМЧАТСКАЯ ТРАВЯНО-ЛИСТВЕННОЛЕСНАЯ | | |
| VI. ДАЛЬНЕВОСТОЧНАЯ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННАЯ | | | |
| VII. ЕВРОПЕЙСКАЯ ШИРОКОЛИСТВЕННОЛЕСНАЯ | | а. Среднеевропейская | |
| | | б. Восточноевропейская | ¹ Подольско-Бессарабская ² Полесская ³ Среднерусская |
| VIII. СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ЛЕСНАЯ | 1. Северная | а. Эвксинская | ¹ Новороссийская, ² Колхидская ³ Северо-Кавказская |
| | | б. Дагестанская | |
| IX. ЕВРОПЕЙСКО-СИБИРСКАЯ <i>лесостепная область</i> | | а. Восточноевропейская | ¹ Средне-Днепровская ² Верхнее-Донская ³ Закамская |
| | | б. Западносибирская | |
| X. ЕВРАЗИАТСКАЯ СТЕПНЯЯ | | а. Восточноевропейская (Понтическая) | ¹ Черноморско-Азовская ² Средне-Донская |
| | | б. Казахстанская | ¹ Заволжско-Уральская ² Мугоджарско-Тургайская ³ Востоочноказахстанская |
| | | в. Даурско-Монгольская | ¹ Даурская |

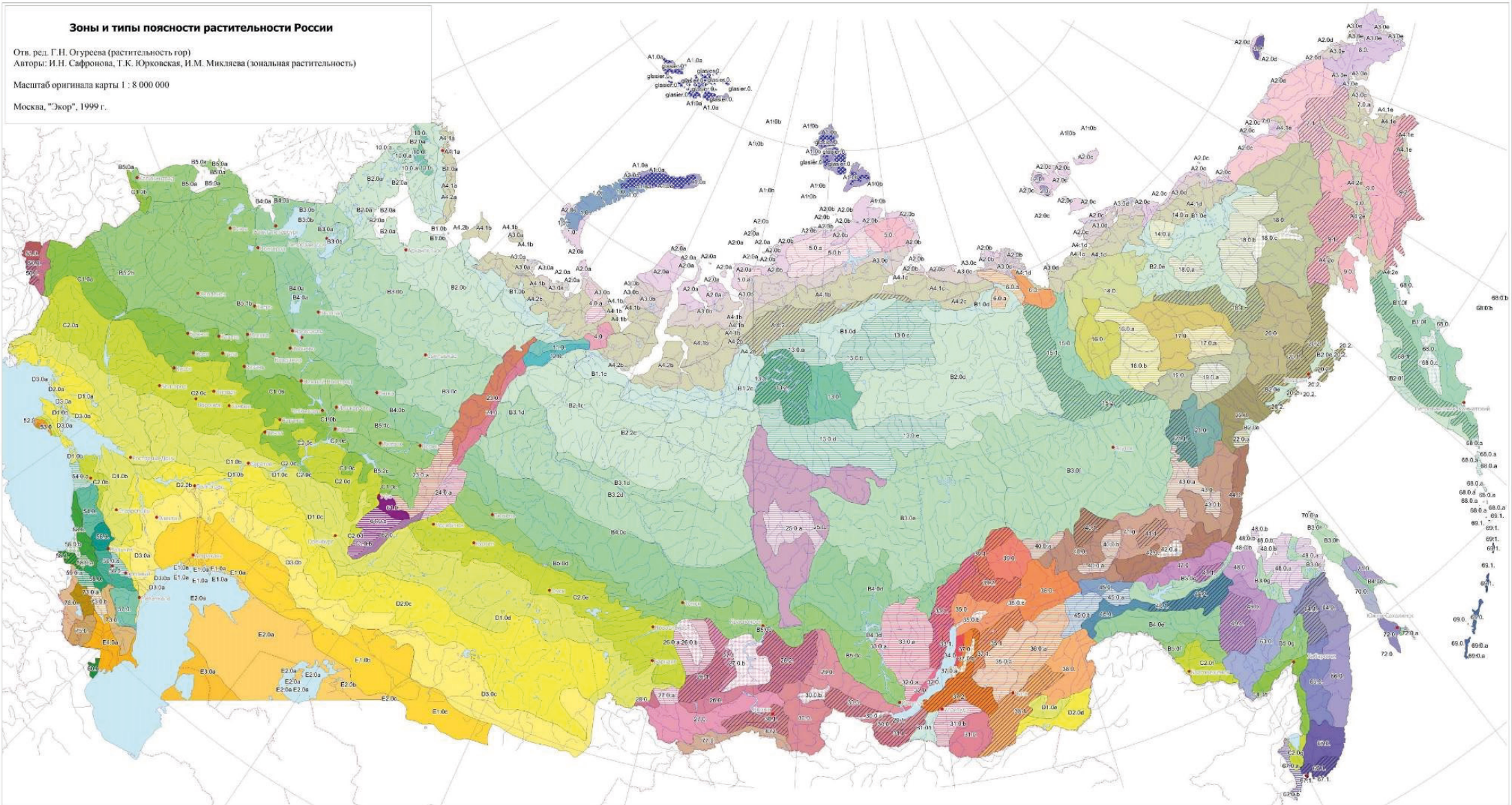
| | | | |
|-------------------------|---|----------------------------|---|
| XI. АЗИАТСКАЯ ПУСТЫННАЯ | 1. Туранская группа провинций | а. Терско-Кумская | |
| | | б. Северо-Прикаспийская | |
| | | в. Арало-Каспийская | ¹ Мангышлакская ² Усть-Урт-Мугоджарская ³ Арало-Балхашская ⁴ Кызыл-Кумская ⁵ Джунгаро-Тянь-Шанская |
| | 2. Кавказско-малоазиатская группа провинций | а. Армянская | |
| | | б. Атронатанская | |
| | | в. Кура-Араксинская | |
| | 3. Переднеазиатская группа провинций | г. Гирканская | |
| | | а. Закаспийская | ¹ Восточно-Прикаспийская ² Кара-Кумская |
| | | б. Южно-Туркестанская | ¹ Западно-Копет-Дагская ² Восточно-Копет-Дагская |
| | | | ³ Парапамизская ⁴ Гиссаро-Дарвазская |
| | 4. Центрально-азиатская группа провинций | а. Центрально-Тянь-Шанская | |
| | | б. Восточно-Памирская | |

Зоны и типы пояности растительности России

Отв. ред. Г.Н. Огурева (растительность гор)
Авторы: И.Н. Сафронова, Т.К. Юрковская, И.М. Микляева (зональная растительность)

Масштаб оригинала карты 1 : 8 000 000

Москва, "Экор", 1999 г.



Легенда к карте зон и типов пояности растительности России и сопредельных территорий

ЗОНЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

А. Тундровая зона

A.1. Подзона высокоарктических тундр (полярных пустынь) - травяно-лишайниково-моховые пятнистые тундры; злаково-моховые болота

- a) восточноевропейские
- b) сибирские

A.2. Подзона арктических тундр - кустарничково-травяно-лишайниково-моховые, травяно-лишайниково-моховые полигональные, пятнистые, кочкарные тундры; осоково-злаково-моховые болота

- a) восточноевропейско-западносибирские
- b) среднесибирские
- c) восточносибирские
- d) острова Врангеля

A.3. Подзона северных гипоарктических (типичных) тундр - кустарничково-лишайниково-моховые, травяно-лишайниково-моховые, бугорково-пятнистые, пушицево-моховые кочкарные, низкокустарниковые (ивковые) тундры; полигональные травяно-кустарничково-лишайниково-моховые болота

- a) восточноевропейские
- b) западносибирские
- c) среднесибирские
- d) восточносибирские
- e) чукотские

A.4. Подзона южных гипоарктических (кустарниковых) тундр - ивняково-ерниковые и кочкарные тундры; бугристые (в Европе) и полигональные травяно-кустарничково-лишайниково-моховые (в Азии) болота (1-северная полоса, 2-южная полоса)

- a) восточносандинавские (кольские)
- b) восточноевропейско-западносибирские
- c) среднесибирские
- d) восточносибирские
- e) чукотско-корякские

В. Таежная зона

В.1. Подзона лесотундры - предтундровые редколесья в сочетании с южными гипоарктическими тундрами; травяно-лишайниково-моховые бугристые, травяно-сфагново-гипновые аапа болота (1-северная полоса редколесий и южных тундр, 2-южная полоса редколесий, южных тундр и фрагментов таежных лесов)

- a) восточносандинавские (кольские)
- b) восточноевропейские
- c) западносибирские
- d) среднесибирские
- e) восточносибирские
- f) восточнокамчатские

В.2. Подзона северной тайги - хвойные (еловые, лиственнично-еловые, лиственнично-кедрово-еловые, сосновые) кустарничково-лишайниково-зеленомошные редкостойные леса и редколесья в сочетании с болотами (1-северная полоса, 2-южная полоса)

- a) восточносандинавские (кольско-карельские)
- b) восточноевропейские
- c) западносибирские
- d) среднесибирские
- e) восточносибирские
- f) западнокамчатские

В.3. Подзона средней тайги - хвойные (еловые, елово-кедровые с лихтой, елово-лиственничные, лиственничные, сосново-лиственничные, сосновые) кустарничково-мелкотравно-зеленомошные, зеленомошные леса в сочетании с болотами (1-северная полоса, 2-южная полоса)

- a) восточносандинавские (карельские)
- b) восточноевропейские
- c) приуральские
- d) западносибирские
- e) среднесибирские
- f) восточносибирские
- g) дальневосточные
- h) сахалинские

В.4. Подзона южной тайги - хвойные (еловые, кедрово-елово-пихтовые, елово-пихтовые, елово-лиственничные, лиственничные, сосново-лиственничные) травяные, мелкотравно-зеленомошные леса в сочетании с болотами

- a) восточноевропейские
- b) приуральские
- c) западносибирские
- d) среднесибирские
- e) восточносибирско-дальневосточные

В.5. Подзона подтайги - хвойно-широколиственные (смешанные), в Западной Сибири - мелколиственные злаково-разнотравные леса в сочетании с болотами (1-северная полоса, 2-южная полоса)

- a) среднеевропейские (прибалтийские)
- b) восточноевропейские
- c) приуральские
- d) западносибирские
- e) среднесибирские
- f) дальневосточные (приамурские)
- g) дальневосточные (маньчжурские)

С. Широколиственнолесная зона

С.1. Подзона широколиственных лесов - буковые, дубовые, грабово-дубовые, липовые леса; черноольховые топи и травяные болота

- a) среднеевропейские
- b) восточноевропейские
- c) заволжские
- d) дальневосточные (маньчжурские)

С.2. Подзона лесостепи - луговые степи и злаково-разнотравные остепненные луга в сочетании с дубовыми, березовыми, осиновыми лесами; травяные болота

- a) днестровско-днепровские
- b) крымско-кавказские
- c) днепровско-волжские
- d) заволжские
- e) западносибирские
- f) дальневосточные (приамурские)
- g) дальневосточные (маньчжурские)

Д. Степная зона

Д.1. Подзона северных степей - богаторазнотравно- и разнотравно-дерновиннозлаковые степи

- a) западнопричерноморские
- b) восточнопричерноморские
- c) заволжские
- d) западносибирско-североказахстанские
- e) дауро-монгольские

Д.2. Подзона средних (сухих) степей - типчаково-ковыльные степи

- a) причерноморские
- b) доно-волжские
- c) заволжско-казахстанские
- d) дауро-монгольские

Д.3. Подзона южных (опустыненных) степей - полынно-типчаково-ковыльные степи

- a) прикаспийские
- b) заволжско-западноказахстанские
- c) восточноказахстанские

Е. Пустынная зона

Е.1. Подзона северных пустынь - поленные, биюргуновые, кокпековые, псаммофитнокустарниковые пустыни

- a) прикаспийские
- b) западно-северотуранские
- c) центрально-северотуранские

Е.2. Подзона средних пустынь - поленные, биюргуновые, петрофитно-и псаммофитнокустарниковые, саксауловые, сарсазановые пустыни

- a) западно-северотуранские
- b) центрально-северотуранские
- c) восточно-северотуранские

Е.3. Подзона южных пустынь - саксауловые, псаммофитнокустарниковые, поленные, тетировые, сарсазановые пустыни

- a) западно-южнотуранские

Е.4. Подзона предгорных южных пустынь - эфемероидно-поленные, эфемероидно-многолетнесолянковые пустыни

- a) закавказские

Темы рефератов

1. История формирования современного растительного покрова России.
2. Формирование ареалов и их типы.
3. Состав и структура растительных сообществ.
4. Динамика растительных сообществ и их границы.
5. Экологические и эколого-типологические факторы распределения растительности.
6. Географические закономерности растительного покрова России.

Рекомендуемая литература

1. *Алехин В. В.* Растительность СССР в основных зонах. 2-е изд. / под общ. ред. С. С. Станкова. М., 1951. 512 с.
2. *Василевич В. И.* Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 10. С. 1–15.
3. *Исаченко А. Г.* Ландшафтоведение и физико-географическое районирование: учебник для вузов. М., 1991. 366 с.
4. *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. Л., 1976. С. 5–320.
5. *Лавренко Е. М.* Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л. 1947. С. 9–13.
6. *Лемме Ж.* Основы биогеографии. М., 1976. 309 с.
7. *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 137 с.
8. *Огуреева Г. Н.* Ботанико-географическое районирование СССР. М., 1991. 80 с.
9. *Огуреева Г. Н.* Эколого-географический подход к изучению разнообразия и географии наземных экосистем // Вопросы географии. Актуальная биогеография / под ред. С. М. Малхазовой, Е. Г. Мяло, Н. М. Новиковой, Н. Б. Леоновой. Т. 134. М., 2012. С. 58–80.
10. *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.
11. *Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника / ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. Т. 3. М.; Л., 1964. С. 146–205.

12. *Серебрякова Т. И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Т. 1. Ботаника. М., 1972. С. 84–168.
13. *Сочава В. Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978. 320 с.
14. *Сочава В. Б.* География и экология. Л., 1970. 22 с.
15. *Сочава В. Б.* Растительные сообщества и динамика природных систем // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 20. С. 12–22.
16. *Сукачев В. Н.* Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избр. труды: в 3 т. / ред. Е. М. Лавренко. Т. 1. Л., 1972. 419 с.
17. *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
18. *Толмачев А. И.* Основы учения об ареалах. (Введение в хорологию растений). Л., 1962. 100 с.
19. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М., 1980. 328 с.
20. *Шафер В.* Основы общей географии растений / пер. с польск. Г. И. Поплавской. М., 1956. 380 с.
21. *Юрцев Б. А.* Основные направления современной науки о растительном покрове // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 10. С. 1389–1395.

Часть 3. БИОГЕОГРАФИЯ ОКЕАНА

Биогеография (биономия) океана — наука об изучении распространения сообществ гидробионтов (биомов) в океане [Петров, 2004а]. Термин «биономия», как и термин «экология», в 1868 г. предложил Э. Геккель. В 1887 г. К. Мебиус на примере устричной банки в Северном море показал, как в результате взаимодействия биотических и абиотических факторов формируется сообщество организмов, для обозначения которого он впервые ввел понятие «биоценоз».

Особое место в изучении биономической структуры океана принадлежит географическому подходу. Его значение определяется присущей современной географии интегрирующей способности объединять частные океанологические исследования на базе представлений о водных и подводных *природных комплексах*:

- физико-географический процесс определяет характер глобальных факторов формирования биономической структуры океана и своеобразие океанической арены жизни;
- важную роль при изучении морских мелководий играет эколого-типологический подход;
- главной закономерностью распределения жизни в океане является широтная зональность;
- экологическая дестабилизация контактных зон океана может привести к разрушению экосистемы океана в целом.

3.1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Главное содержание физико-географического процесса заключается в обмене веществом и энергией между отдельными компонентами природы и целыми природными системами. В океане он охватывает толщу вод, дно, пограничные части атмосферы и суши.

Каждое звено физико-географического процесса вносит свой вклад в упорядочение структуры Мирового океана, в результате чего происходит *обособление водных* (аквальных) и *донных* (субаквальных) природных комплексов с характерными для них сообществами гидробионтов.

Таким образом, физико-географический процесс порождает существенную обратную связь, наряду с глобальным характером обмена веществом и энергией он локализуется в пространственно ограниченных природных системах разной размерности. Каждому природному комплексу (ПК) в океане соответствуют свои экологические и биогеографические особенности.

Описание физико-географического процесса в Мировом океане как экологического фактора следует начать с указания источников энергии, благодаря которым осуществляется движение субстанции. Далее, поскольку аквальные и субаквальные ПК имеют свою историю развития и в современных

условиях характеризуются динамизмом всех функциональных подсистем, необходимо рассмотреть фактор времени.

Энергетика. Интенсивность физико-географического процесса зависит от притока полезной энергии. Основные силы, действующие в океане, могут быть земного происхождения (тепло недр, гравитация, вращение планеты вокруг своей оси) и космического (солнечная радиация, приливные действия Луны и Солнца) (рис. 3.1).

Взаимодействуя и трансформируясь в географической оболочке, они порождают огромное разнообразие природных процессов. Особенно многообразны силы природы, определяющие интенсивность физико-географического процесса и обусловленных им экологических условий в поверхностной толще океана и пределах морских мелководий.

Первопричина разнообразия природных условий и жизни заложена в неоднородном поступлении субстанции в разные участки географической оболочки. Неоднородность распределения вещества и поступления энергии связана с формой и внутренним строением Земли, ее рельефом, наклоном оси вращения к плоскости эклиптики, приливными действиями Луны и Солнца, силами Кориолиса и т. п.

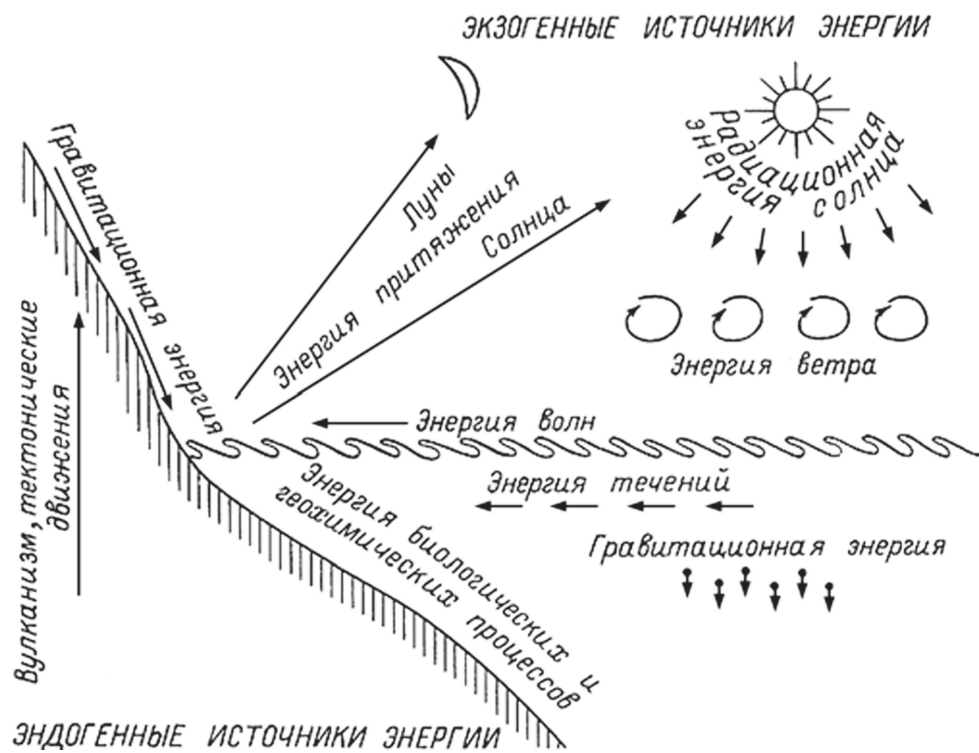


Рис. 3.1. Схема основных источников энергии в морских природных комплексах и экосистемах [Петров, 2008].

Чем сильнее действуют первичные источники энергии, тем интенсивнее и разнообразнее физико-географические и биологические процессы в океане. Наиболее полно они выражены в теплом поясе, в поверхностной толще вод, плодородие которых поддерживается за счет подъема глубинных вод (апвеллинга), а берега и дно в результате проявления интенсивных неотектонических движений или вулканизма характеризуются пересеченным рельефом.

В этих условиях разнообразие природных компонентов и сложность биомов обуславливаются высоким вкладом *всех первичных источников энергии*. Напротив, там, где источники тех или иных видов энергии отсутствуют, физико-географическая дифференциация выражена хуже, разнообразие жизни уменьшается. Достаточно представить ландшафт абиссальной равнины, где экосистема сильно упрощена и редуцирована. На фоне монотонных ландшафтов особенно заметно воздействие даже слабых источников субстанции. Это может быть неотектонический рост морфоструктуры, ведущий к экологической дифференциации аккумулятивной равнины, или явление апвеллинга, вызывающее увеличение плодородия и повышение биологической продуктивности поверхностных вод, и т. п.

Время. Мировой океан представляет собой динамичную систему, развивающуюся во времени. Происходят постоянное изменение и усложнение пространственной дифференциации океана. При этом обособление крупных территориальных единиц совершается раньше; как правило, они древнее мелких единиц, последние обособляются в результате развития и усложнения структуры более крупных.

Исторической основой биогеографии является палеогеография. Океаны наряду с континентами — наиболее древние структуры географической оболочки. Однако их размеры и пространственные соотношения не оставались постоянными. В свете теории глобальной тектоники основные события, определившие современную форму океанов, произошли в мезозое. Природные особенности материковых окраин были сильнейшим образом изменены под влиянием событий четвертичного периода: похолодания, глубоких регрессий и следовавших за ними трансгрессий, интенсивных дифференцированных тектонических движений и вулканизма в неоген-четвертичное время.

Для понимания особенностей современной биоты в океане следует отметить различия палеогеографических условий в арктических и антарктических акваториях. Понижение температуры в плейстоцене в морях Северного ледовитого океана носило катастрофический характер и привело к коренным изменениям в составе и структуре биоценозов. В приантарктических морях на мелководьях под толщей припайных льдов, сформировались разнообраз-

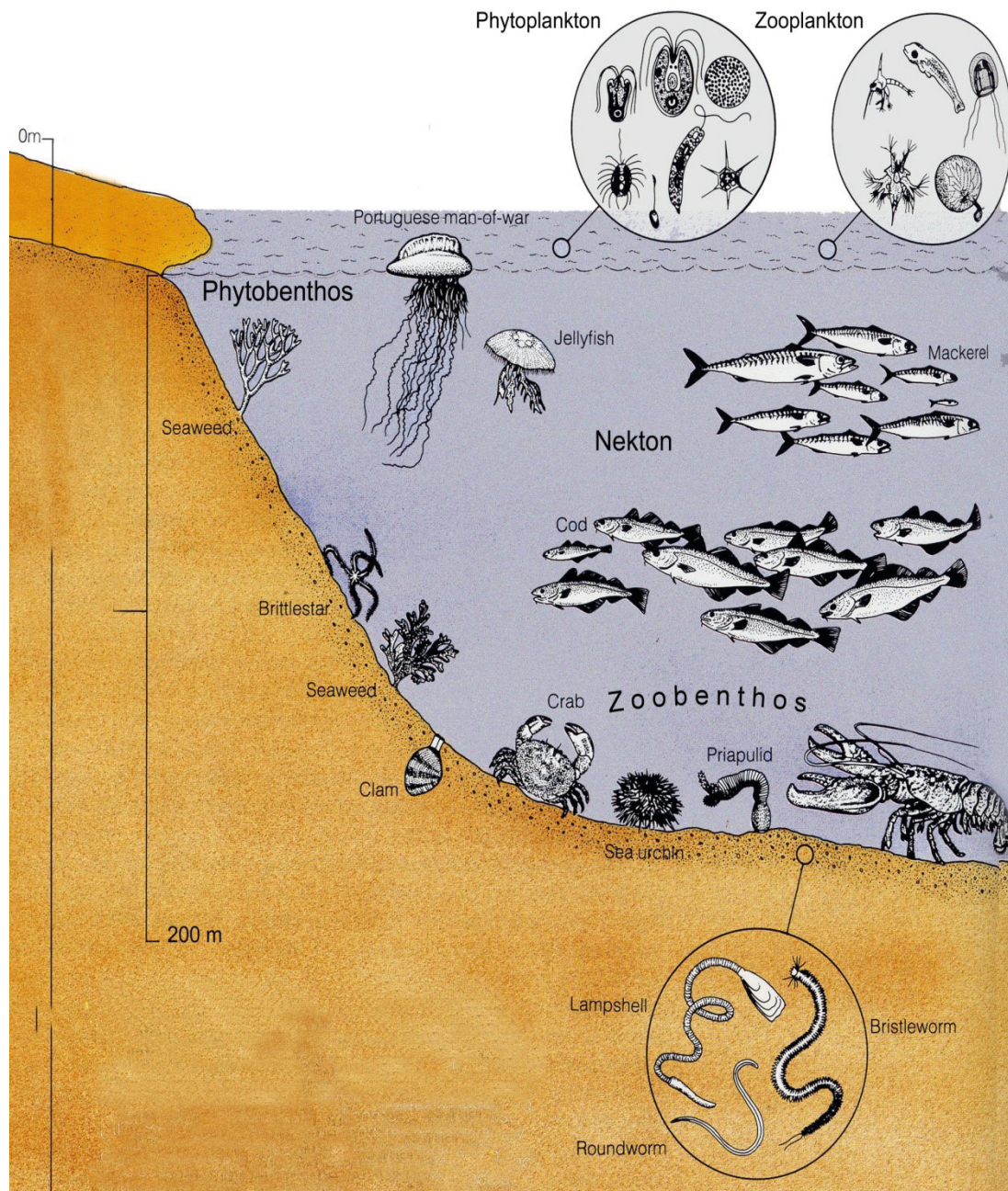


Рис. 3.2. Подразделения арены жизни в океане и ее обитатели: пелагиаль (фитопланктон, зоопланктон, нектон), бенталь (фитобентос, зообентос) [Atlas of the Oceans, s. a.].

ные сообщества, унаследовано развивающиеся с неогена в условиях низких температур.

Важной характеристикой природных процессов является скорость. Для ее исчисления берутся временные интервалы от долей секунды до миллиардов лет. Однако необходимо учитывать не только скорость в единицах абсолютного времени, но и *относительную скорость* процессов. Различные подсистемы Мирового океана имеют свой временной шаг, поэтому понятия «быстро» — «медленно» относительны. Например, можно говорить о большой скорости развития неотектонической структуры, однако эта скорость не будет соизмерима со скоростью динамики береговой зоны, совершающейся под воздействием волновых процессов; можно говорить о росте биологической продуктивности бентоса в некоторых областях абиссали, однако по сравнению с продуктивностью неритических биоценозов она будет крайне низкой.

Таким образом, понятия скорости и интенсивности относительны и должны учитывать:

- размерность экосистемы;
- ее географическое положение;
- специфику структуры и функционирования.

3.2. ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ АРЕНЫ ЖИЗНИ В ОКЕАНЕ

Основными подразделениями арены жизни в океане являются толща вод — *пелагиаль*, и дно — *бенталь* (рис. 3.2).

Пелагиаль подразделяется на:

- эпипелагиаль — верхний, освещенный солнцем фотический слой (рис. 3.3);
- глубоководное царство вечной ночи — афотическую толщу.

Наиболее богатой и разнообразной областью жизни в океане является континентальный шельф, который представляет собой затопленные океаном окраины континентов; на глубине около 200 м он переходит в крутой континентальный склон (рис. 3.4).

К разным биотопам, или экологическим нишам, на шельфе приурочены специфические группы гидробионтов (все слои представлены на рис. 3.5).

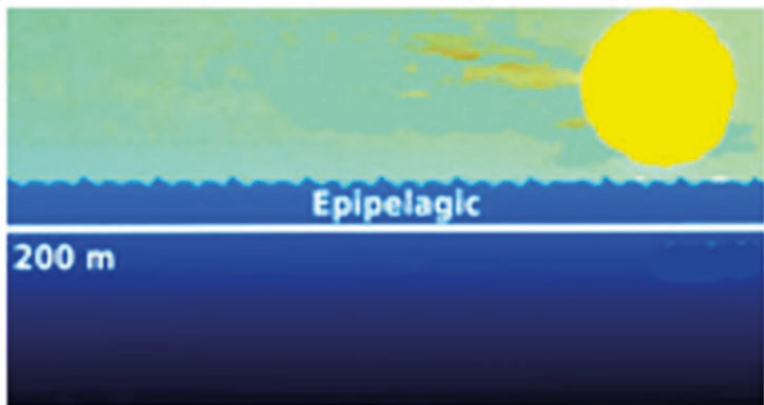


Рис. 3.3. Эпипелагиаль — фотический слой
[Atlas of the Oceans, s. a.].

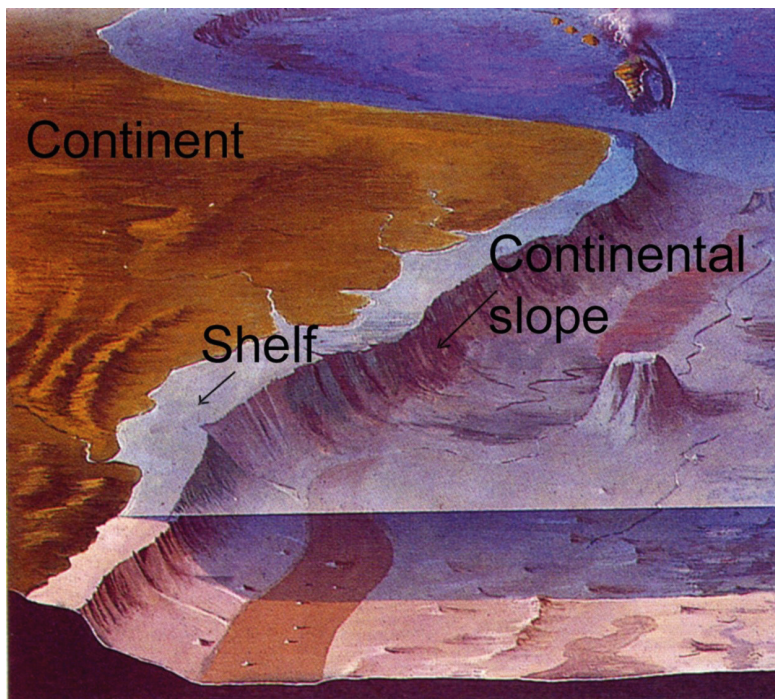


Рис. 3.4. Обобщенная модель материковых окраин океана
[Atlas of the Oceans, s. a.].

В самом верхнем слое океана (нейстали) обитает *нейстон* (1); на поверхности и в массе льда — *пагон* (2); в толще вод живут организмы, не столько активно плавающие, сколько парящие в ней, — *планктон* (3); растения — *фитопланктон* и головоногие моллюски, пресмыкающиеся и др. животные — *зоопланктон*; а также активно плавающие — *нектон* (4); рыбы, млекопитающие.

Значительное разнообразие экологических ниш представляет морское дно. Совокупность организмов, обитающих на дне, называется *бентос*: животные — *зообентос*, растения — *фитобентос*.

По образу жизни выделяются формы, связанные с поверхностью дна (*эпифауна*). Сюда относятся:

- прикрепленные организмы — сессильный бентос (5 на рис. 3.5);
- свободнолежащие (8 на рис. 3.5);
- бродячие формы (9 на рис. 3.5);
- нектобентос — плавающие у дна формы (10 на рис. 3.5).

Особую нишу образует толща грунта. С ней связаны:

- сверлящие (6 на рис. 3.5);
- закапывающиеся формы (7 на рис. 3.5) — *инфауна*.

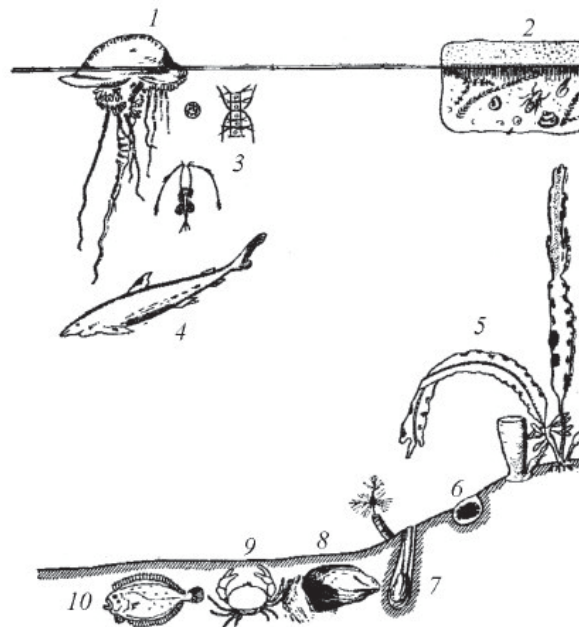


Рис. 3.5. Основные местообитания и населяющие их группы организмов на шельфе [Зернов, 1949].

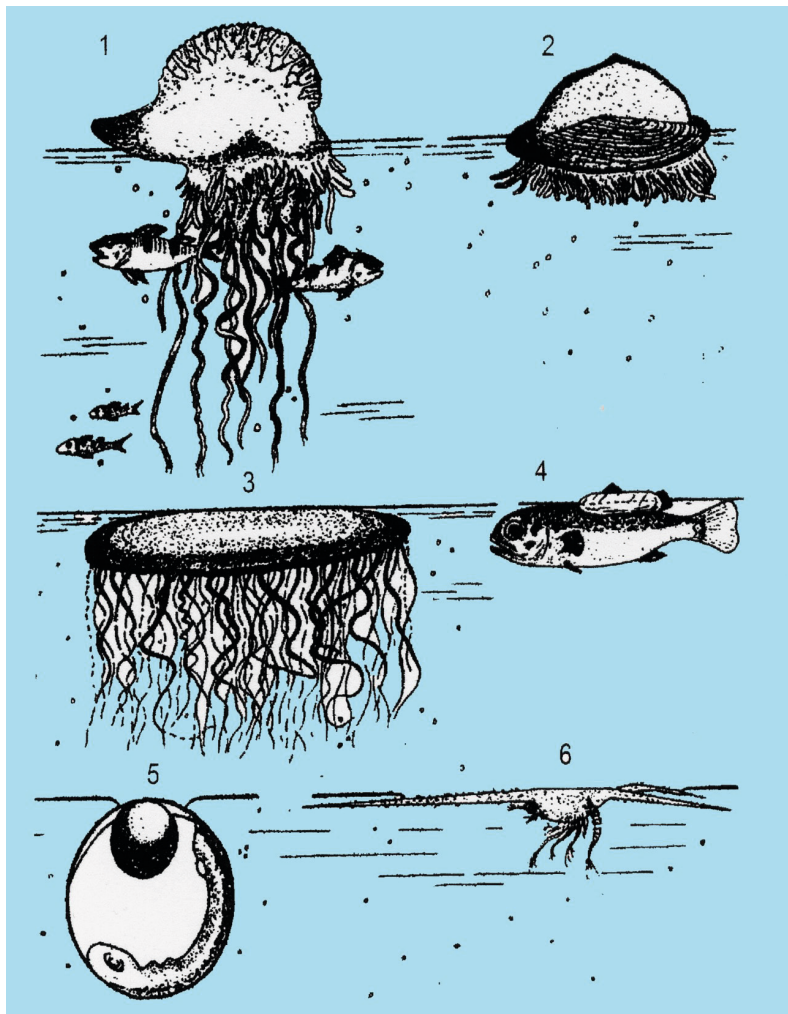


Рис. 3.6. Обитатели поверхности раздела океана и атмосферы [Зайцев, 1974].

1 — физалия, или португальский кораблик, и сопутствующие ей рыбки номуус; 2 — парусник; 3 — медуза-порпита; 4 — малек кефали; 5 — икринка кефали; 6 — личинка краба.

Остановимся на характеристике некоторых групп более подробно.

Нейстон. Начнем с первого миллиметра океана. По мнению известного океанолога Ф.Макинтайра (1981), едва заметные превращения, происходящие в тонком пленочном слое жидкости, покрывающем 70% земной поверхности, играют решающую роль в благополучном развитии жизни на Земле.

Ф.Макинтайр изобразил разрез океана, применяя логарифмическую шкалу глубин. В этом случае верхний миллиметр океана занимает почти половину рисунка, остальная часть охватывает глубины до 10 км. Данный способ весьма нагляден для понимания того, что события, происходящие в верхнем миллиметре океана, не менее важны, чем функционирование его нижней «половины».

Ю.П.Зайцев (1974) выделил особую зону жизни в океане (поверхность раздела «океан — атмосфера»), назвав ее *гипонейсталь*. Эта зона исключительно богата так называемым неживым органическим веществом. Его роль для всех обитателей океана необыкновенно велика — это готовая пища, источник биостимуляторов или ингибиторов.

Гипонейсталь хорошо освещается солнцем, в том числе биологически активными инфракрасными и ультрафиолетовыми лучами; она насыщена кислородом. Особую стимулирующую роль на рост и развитие живых организмов оказывает взбиваемая ветром на поверхности моря пена.

В верхних 5 см морской воды наблюдается скопление своеобразных форм жизни; свыше 90% беспозвоночных и рыб, обитающих в пределах мелководий и открытой части океана, используют поверхностную пленку как своеобразный инкубатор для откладывания икры и выращивания молоди (рис. 3.6).

Пагон. Термин «пагон» был введен применительно к пресным водоемам для обозначения сообществ организмов, находящихся в толще или на поверхности льда. Изучение пагона актуально, поскольку реки выносят его в море во время весеннего половодья. Он состоит из вмержших в лед бактерий, водорослей, коловраток, насекомых, моллюсков и др., обогащающих кормовую базу морских обитателей. Морской лед в арктических и умеренных широтах является субстратом для обрастания диатомовыми водорослями (рис. 3.7).

Планктон. Организмы, не способные противостоять горизонтальным движениям воды, относятся к планктону. В эту группу входят:

- бактериопланктон (бактерии);
- фитопланктон (растения);
- зоопланктон (животные).

Как правило, планктонные организмы очень малы и во многих случаях имеют микроскопические размеры. Но и такие сравнительно крупные животные, как медузы, тоже подпадают под определение планктона. Некоторые планктонеры (как растения, так и животные) подвижны, но их подвижность невелика по сравнению с обычной подвижностью воды.

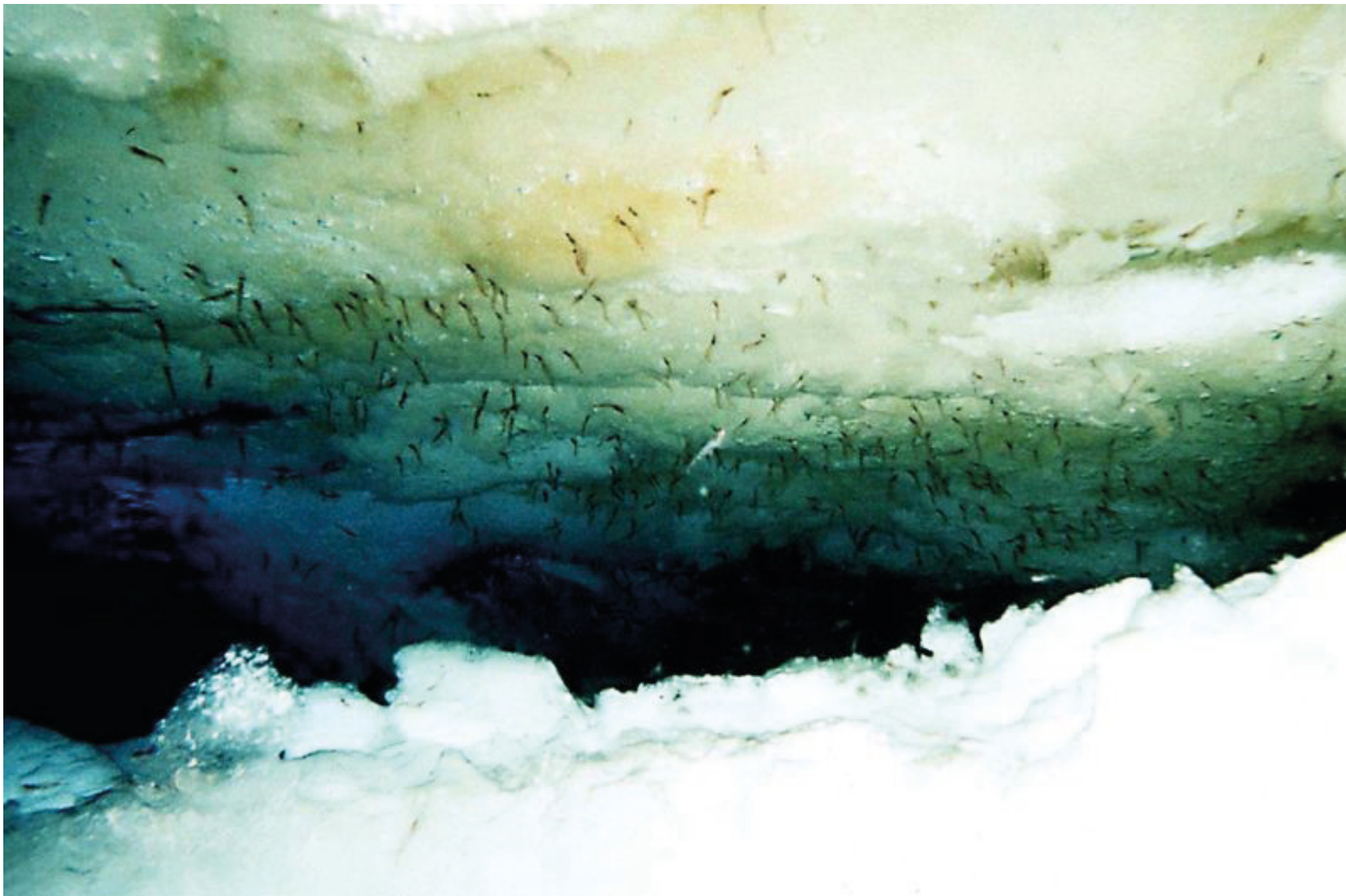
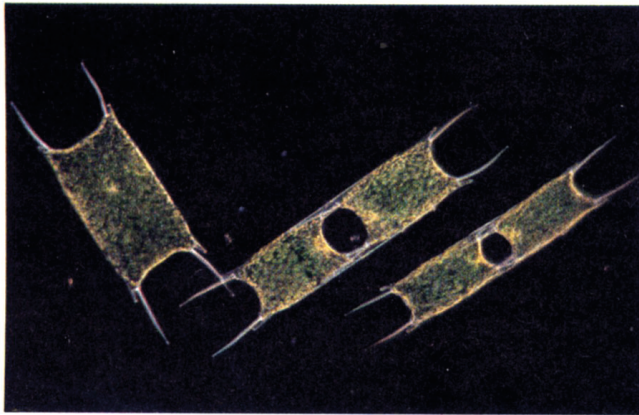


Рис. 3.7. Нижняя поверхность льда, обросшая диатомовыми водорослями, на которых пасутся стаи креветок [Atlas of the Oceans, s. a.].



Biddulphia sinensis, diatoms (200 microns)

Рис. 3.8. Представитель фитопланктона — диатомовая водоросль [Atlas of the Oceans, s. a.].

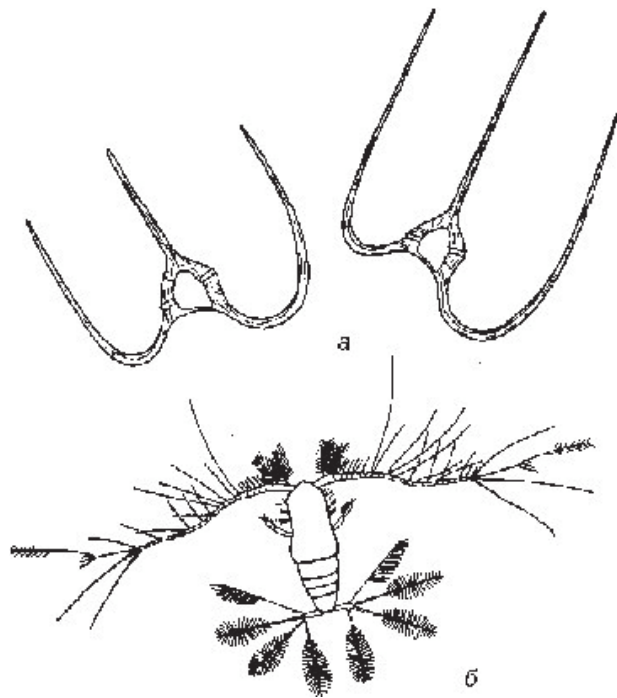


Рис. 3.9. Приспособления, увеличивающие площадь тела планктонеров [Atlas of the Oceans, s. a.].
а — динофлагелляты, б — копепода (сильно увеличено).

Такие животные, как рыбы, которые могут плыть против течения, называются *нектоном*. Однако четкую границу между планктоном и нектоном провести невозможно, и некоторые мелкие рыбки, в особенности личинки рыб, могут быть частью планктонного сообщества.

С освещаемым Солнцем (фотическим) слоем океана, глубиной около 100 м, связана жизнедеятельность фитопланктона — *основы трофической цепочки* (рис. 3.8).

Кроме растительных и животных организмов, проходящих весь жизненный цикл в планктонной стадии, в состав планктона временно входят икра и мальки рыб, икра и личинки большинства донных беспозвоночных.

У организмов планктона развились замечательные приспособления для того, чтобы без большой затраты усилий легко держаться в определенном слое воды. При помощи различных выростов, щетинок одноклеточные организмы сильно увеличивают поверхность своего тела: при малой величине планктонеры обладают большой поверхностью по сравнению с весом тела (рис. 3.9).

В открытом океане нет другого пути спрятаться, кроме того, чтобы стать невидимым. К этому способу защиты прибегают многие организмы зоопланктона. Их тела прозрачны, как кусочки хрусталя, и часто только их глаза из-за наличия пигмента, без которого невозможно зрение, выдают их присутствие (рис. 3.10).

У наземных растений запасные вещества отлагаются, как правило, в виде крахмала. Но крахмал тяжелее воды и тянул бы микроскопические водоросли ко дну. Вот почему у фитопланктона запасные вещества отлагаются в виде капелек жира, который облегчает вес тела в воде. Обильные жировые капли имеются у различных планктонных рачков и других животных. Эти капли одновременно служат и запасным веществом и облегчают вес тела. Благодаря жиру планктон обладает высокой питательностью. На пелагических пастбищах быстро нагуливают вес и рыбы, и самые крупные животные на нашей планете — киты.

Многие организмы зоопланктона способны к активному плаванию и не остаются постоянно в одном слое. Давно замечено, что сельдь, сардина и другие рыбы, питающиеся зоопланктоном, лучше ловятся в поверхностных слоях в ночное время. Желудки рыб, выловленных ночью, наполнены различными рачками, которые днем в поверхностных слоях попадаются очень редко.

Зоопланктон образован тенелюбивыми организмами, не переносящими солнечного света: днем многие зоопланктонеры находятся в глубинных слоях; вечером они поднимаются к поверхности, а перед рассветом начинают опускаться вниз (рис. 3.11).

По способу питания большинство зоопланктона — фильтраторы. Ракообразные копеподы и эвфаузииды являются главными потребителями фитопланктона. Они извлекают мельчайшие частицы с помощью сети щетинок, активно прогоняя через них воду. Их основная пища — диатомовые водоросли. Копеподы, например, отличаются чрезвычайной прожорливостью и быстро очищают воду от водорослей даже при очень большом их количестве. Кишечники ракообразных интенсивно выделяют фекалии, способные к быстрому опусканию на дно. На дне океана широко распространены илы, образованные створками диатомей, поступивших сюда с фекалиями зоопланктонеров-фильтраторов.

Для удовлетворения суточного рациона организмы зоопланктона отфильтровывают около 100 км³ воды в сутки. Вся зона планктона в океане отфильтровывается всего за 20 суток.

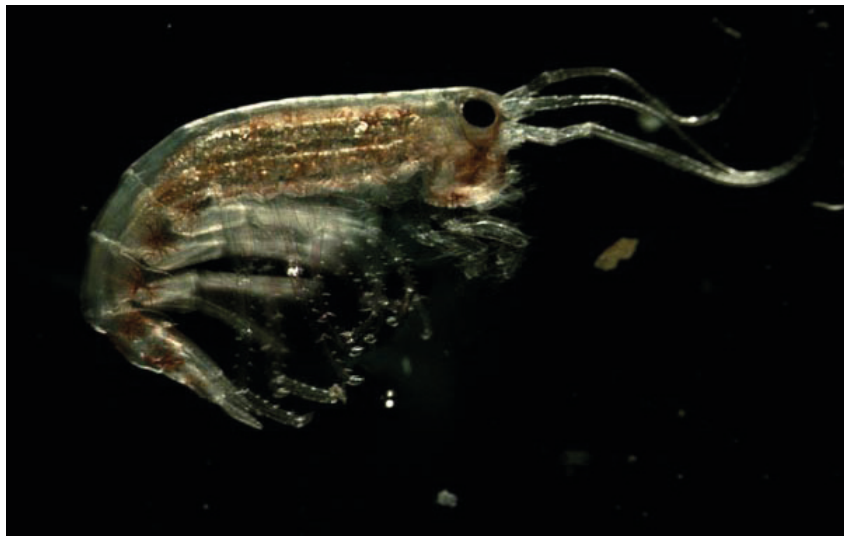


Рис. 3.10. Представитель зоопланктона — амфипода *Apherusa glacialis* [Atlas of the Oceans, s. a.].

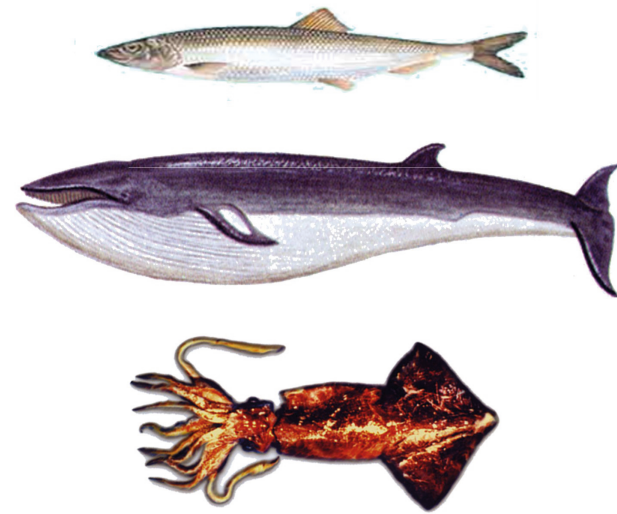


Рис. 3.12. Нектон — хорошие пловцы: рыба, кит, головоногий моллюск (кальмар) [Atlas of the Oceans, s. a.].

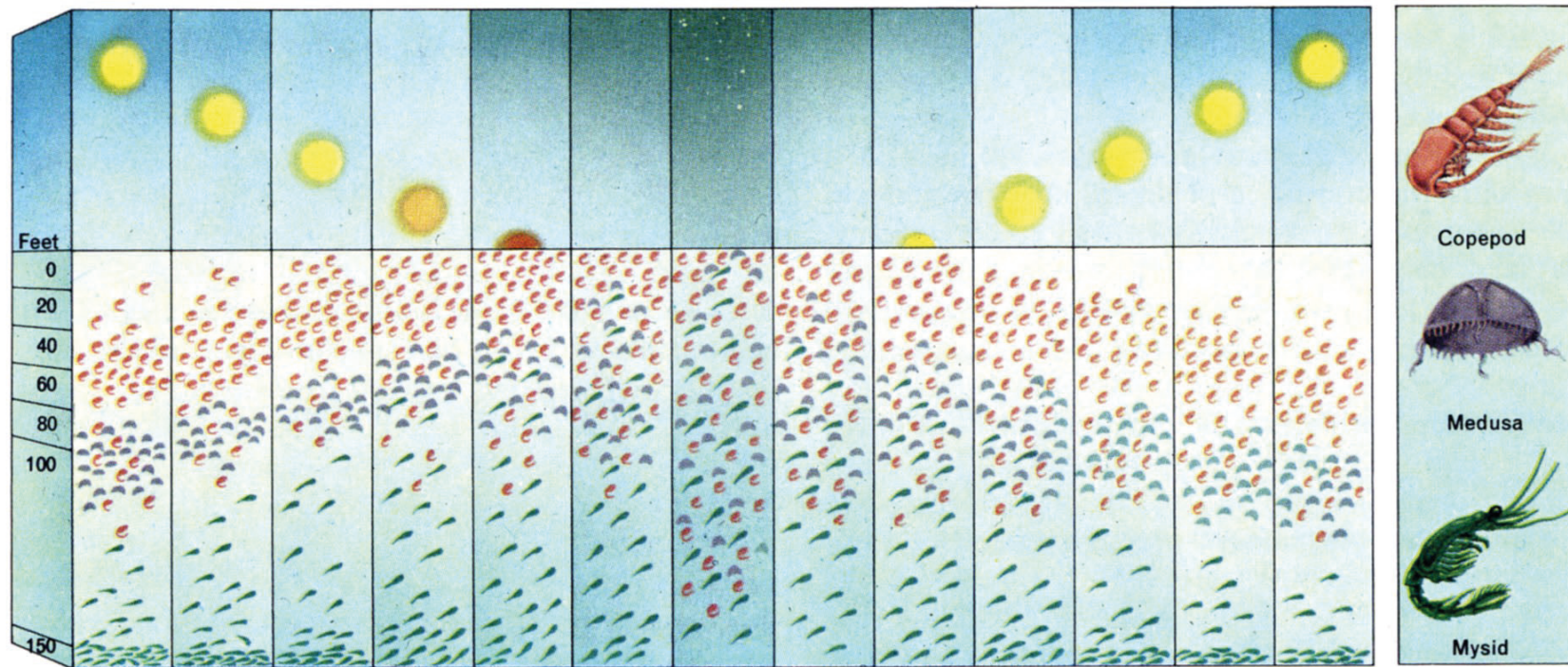


Рис. 3.11. Суточные миграции зоопланктона [Atlas of the Oceans, s. a.].



Зеленые водоросли



Красные водоросли

Рис. 3.13. Зеленые и Красные водоросли [Жизнь растений, т. 3, 1977].



Бурые водоросли

Рис. 3.14. Бурые водоросли [Жизнь растений, т. 3, 1977].

Нектон — по-гречески плавающий, к нему относятся большинство рыб, млекопитающие (ластоногие, китообразные), пресмыкающиеся (морские змеи и черепахи), головоногие моллюски (кальмары) и др. В процессе эволюции жизненные формы нектона приобрели обтекаемую форму тела (рис. 3.12).

Бентос — организмы, ведущие донный образ жизни, к ним относятся формы, обитающие на поверхности дна, внутри донных отложений или горных пород, а также формы, временно связанные с дном.

В состав бентоса входят бактерии, растения и животные всех типов, но в противоположность планктону размеры бентосных животных могут различаться на несколько порядков.

Жизнь существует на максимальных глубинах океана, однако наиболее богатые и разнообразные сообщества гидробионтов наблюдаются на дне морских мелководий.

Настоящие бентосные организмы в противоположность временным обитателям дна представлены формами, прикрепленными к дну (обрастателями), и малоподвижными формами.

Фитобентос образован зелеными, красными и бурыми водорослями (рис. 3.13, 3.14), обрастающими скальные грунты до глубины первых десятков метров.

Крупная бурая водоросль ламинария («морская капуста») образует густые заросли верхней части подводного берегового склона на каменистых грядках на глубине до 5 м, хорошо видимые на аэрофотоснимке (рис. 3.15).

Рифообразующие кораллы относятся к формам-обрастателям, создающим в тропических водах Мирового океана колонии, определяющие характер ландшафтов коралловых рифов (рис. 3.16).

К типичным обрастателям относятся двухстворчатые моллюски — устрицы (рис. 3.17), мидии (рис. 3.18) и др.

К медленно ползающим по дну формам относятся: крабы (рис. 3.19), брюхоногие моллюски (рис. 3.20), морские ежи (рис. 3.21), трепанги (рис. 3.22), иглокожие (рис. 3.23) и др.

Нектобентос представлен рыбами, ведущими малоподвижный донный образ жизни (рис. 3.24).

К инфауне относятся формы гидробионтов, зарывающиеся в грунт (рис. 3.25).



Laminaria japonica Aresch.

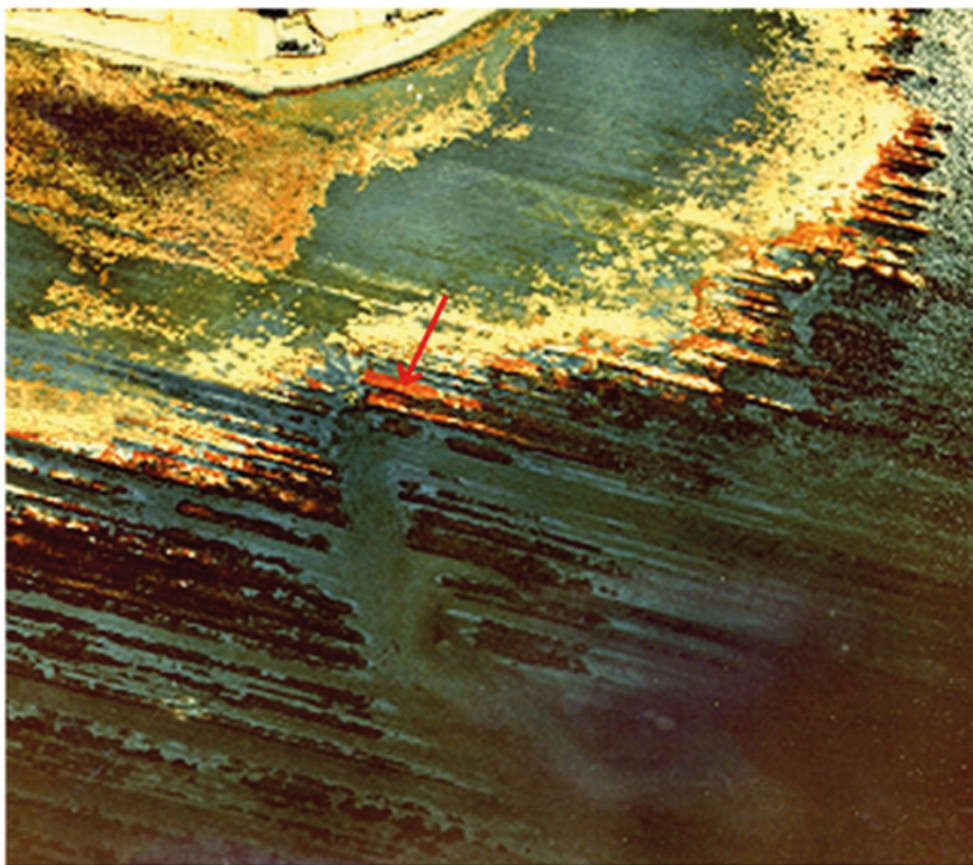


Рис. 3.15. Заросли ламинарии в верхней части подводного берегового склона о-ва Сахалин, получившие четкое отображение на аэрофотоснимке в виде пояса от светло-коричневого тона (у поверхности воды) до темно-коричневого (на глубине 3–5 м) [аэрофотосъемка лаборатории аэрометодов Министерства геологии СССР, 1968 г.]. Слева — общий вид водоросли.



Рис. 3.16. Сообщество кораллового рифа [Кусто, Паккале, 1982].



Рис. 3.17. Гигантские устрицы в заливе Анива у о-ва Сахалин [Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001].

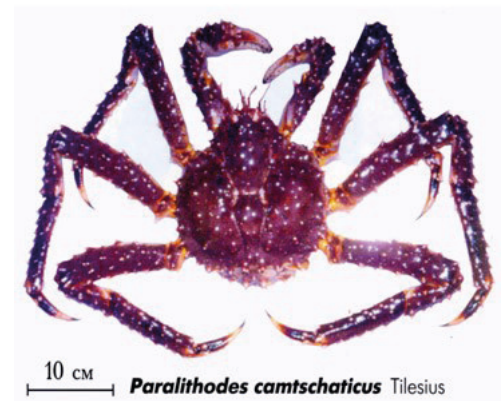


Рис. 3.19. Камчатский краб [Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001].

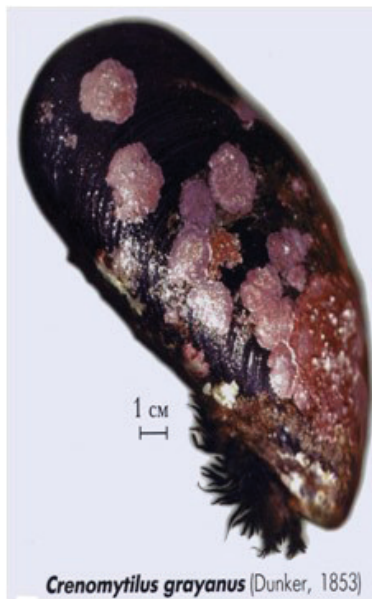


Рис. 3.18. Колонии мидий на мелководье Японского моря [Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001].



Рис. 3.20. Брюхоногий моллюск-«трубач» на шельфе Японского моря
[Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001].



Рис. 3.22. Трепанг на глубине Японского моря
[Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001]

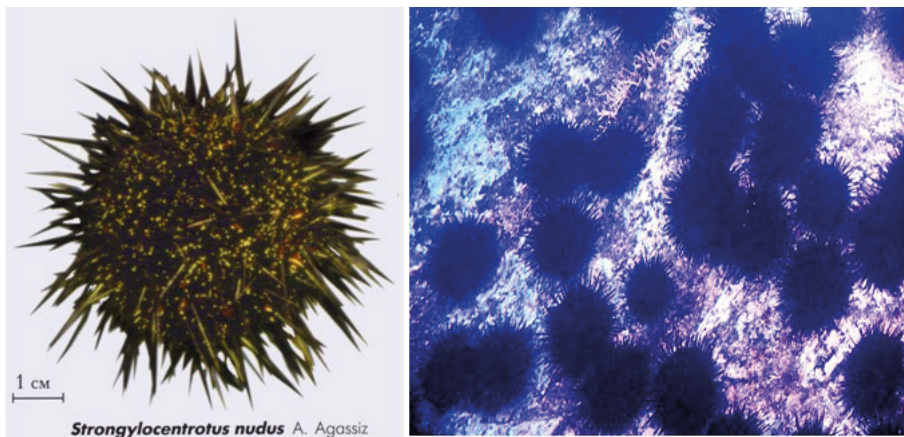


Рис. 3.21. Морские ежи на мелководье Японского моря
[Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001]

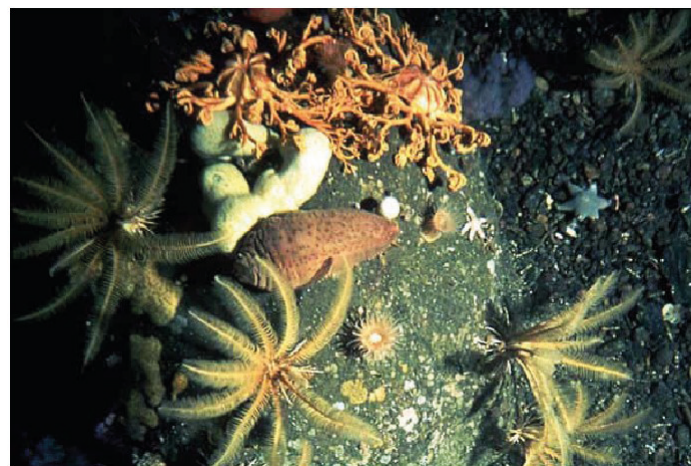


Рис. 3.23. Сообщество иглокожих: ветвистых офеур, морских лилий, голотурий.
Арктический шельф Европы [Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001].



Камбала

Палтус



Морской черт

Морской ерш

Рис. 3.24. Нектобентос — рыбы, ведущие малоподвижный донный образ жизни [Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001].

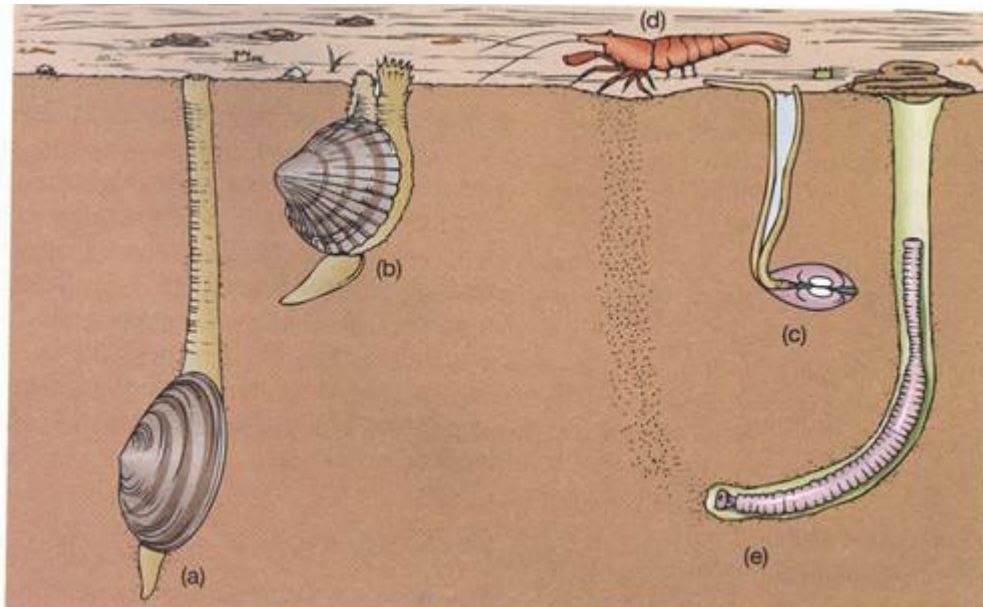


Рис. 3.25. Формы гидробионтов, зарывающиеся в грунт [Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001].

a, b, c — двустворчатые моллюски; d — креветка *Crangon*; e — кольчатый червь пескожил.

Биоценоз, экосистема, биогидроценоз. Проживающие совместно организмы вместе с абиотическими факторами среды обитания образуют *целостные природные системы*.

Всякий естественный биоценоз представляет собой исторически сложившийся комплекс функционально связанных организмов и является частью целостного природного образования:

- занимает определенную площадь;
- включает определенные виды;
- имеет определенную внутреннюю структуру.

В основе концепции экосистемы лежит взаимозависимость физического и биологического миров: в экосистему входит не только комплекс организмов, но и *вся комплекс природных факторов* [Tansley, 1935].

Участок территории, однородный по экологическим условиям, занятый одним биоценозом, В. Н. Сукачев предложил именовать биогеоценозом (1942). Известные отечественные гидробиологи Л. А. Зенкевич, В. Г. Богоров и др. считали возможным употреблять это понятие применительно к сообществам организмов в водной среде [Программа и методика..., 1970].

Учитывая различия наземных и водных условий, предлагается говорить о биогеоценозах на суше и биогидроценозах в воде [Петров, 1989].

По аналогии с биогеоценозом в модели *биогидроценоза* выделяются два блока: биотоп (экоотоп) и биоценоз (рис. 3.26). Схема взаимодействий между организмами и средой в биогидроценозе показана на рис. 3.27.

Несмотря на близость понятий «экосистема» и «биогидроценоз», последний отличается тем, что имеет четкие пространственные размеры. Биогидроценоз всегда приурочен к определенному по площади участку, однородному в экологическом отношении. Экосистема — понятие немасштабное. В качестве экосистемы можно рассматривать и аквариум, и пруд, и океаносферу в целом.

Биономическая структура океана проявляется наиболее полно там, где есть условия для пышного развития жизни. Живые существа являются чутким индикатором сложного комплекса экологических факторов. Облик биоценоза, как правило, служит интегральной характеристикой всей совокупности ландшафтно-биономических условий. «Проекция на местообитание есть основная характеристика экологического изучения» [Кашкаров, 1933, с. 7]. Такое определение задач бионии сближает ее с ландшафтоведением [Сукачев, 1942].

3.3. ЛАНДШАФТНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ БИОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МОРСКИХ МЕЛКОВОДИЙ

В сложной системе природных комплексов Мирового океана ключевое положение занимают подводные ландшафты морских мелководий. Благодаря положению на рубеже суши и моря в пределах глубин, не превышающих 100–200 м, формирование подводных ландшафтов происходит при активном взаимодействии компонентов основных геосфер: атмо-, гидро-, лито-, биосферы.

Богатство и разнообразие ландшафтов морских мелководий определяется следующими факторами:

- связь гидроклимата с метеорологическим режимом атмосферы, выраженный сезонный ритм природных процессов;
- подвижность вод, контролирующая процессы литодинамики и накопления осадков, а также способствующая хорошей аэрации, притоку питательных веществ и разносу зачатков организмов;
- проникновение солнечной радиации, поддерживающей фотосинтез фитопланктона и фитобентоса;
- разгрузка жидкого и твердого стока суши, вызывающая сильную изменчивость солености морских вод, обогащение биогенными и органическими веществами;
- высокая биологическая продуктивность;
- большое видовое разнообразие и богатство жизненных форм, способствующие высокой плотности заселения всевозможных экологических ниш на поверхности моря, в толще воды, на поверхности дна и в грунте;
- процессы сильнейшего химического преобразования вещества, форм миграции и концентрации химических элементов;
- влияние четвертичной регрессии, с которой связаны реликтовые формы рельефа и фации донных отложений, разорванные ареалы организмов, молодость подводных ландшафтов.

Характерные черты подводного ландшафта как конкретного физико-географического таксона определяются следующими его свойствами:

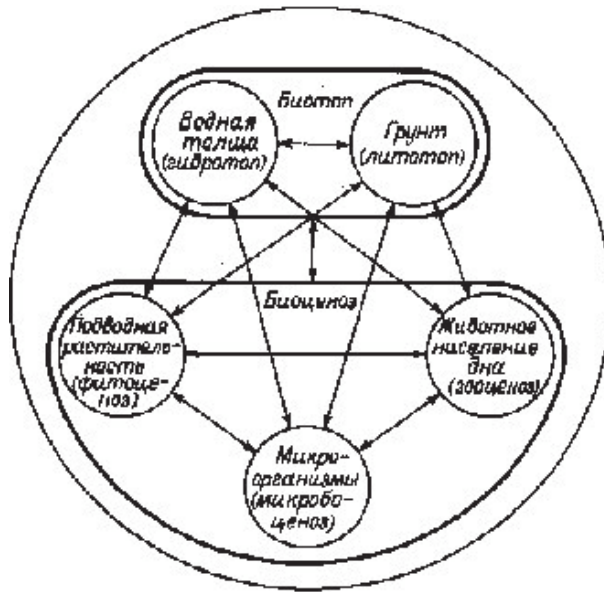


Рис. 3.26. Структура донного биогеоценоза по В.Н. Сукачеву (с изменениями)

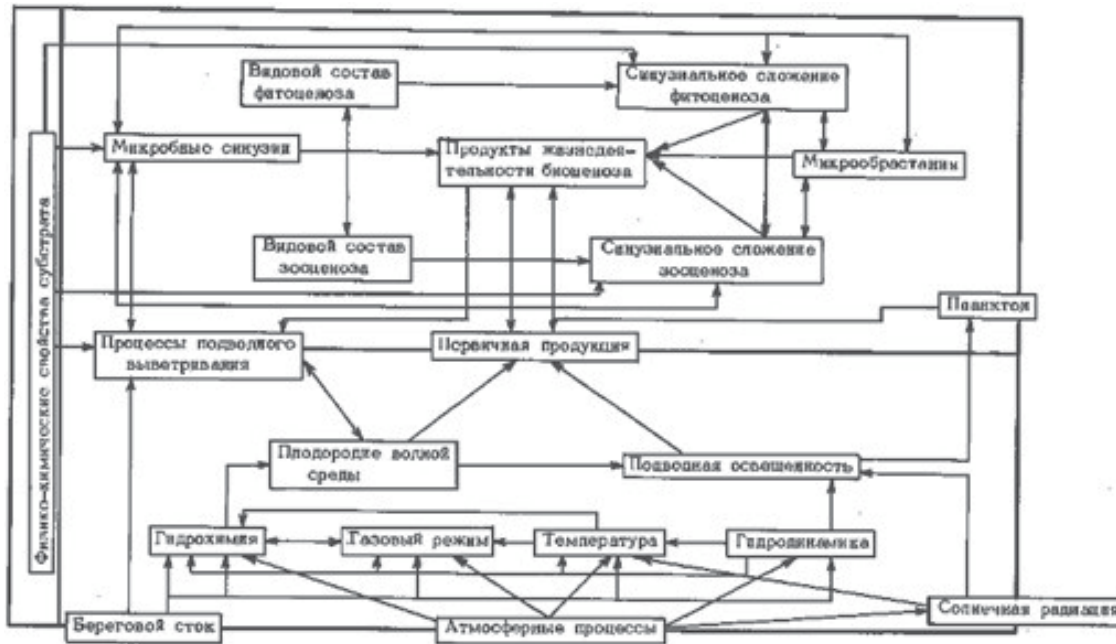


Рис. 3.27. Схема взаимодействий между организмами и средой в биогеоценозе [Петров, 1989].

1. Ландшафт морского дна обособляется на участке земной коры, имеющем в общем одинаковое геологическое строение; как правило, он связан с развитием одной морфоструктуры, переход на участок другой морфоструктуры знаменует переход в другой ландшафт.
2. Каждому ландшафту свойствен определенный набор литологических разностей современных донных отложений или разнообразные выходы коренных пород, контролирующих характер микро- и мезоформ подводного рельефа.
3. Прибойность и течения, аккумуляция рыхлых отложений перераспределяются элементами рельефа, что обуславливает сложную внутреннюю структуру ландшафта.
4. Разнообразие форм рельефа, грунтов, гидроклиматических обстановок определяют пестроту условий местообитания и соответственно разнообразие донных биоценозов.

Перечисленные свойства служат основанием для выделения системы *морфологических единиц внутриландшафтной дифференциации*. Последние занимают особое место в учении о подводных ландшафтах и являются непосредственным объектом исследований и картирования. В результате анализа их закономерных пространственных сочетаний выделяются и сами ландшафты.

Тесная связь между бентосом и другими компонентами природы, с одной стороны, позволяет изучать взаимное влияние факторов окружающей среды на формирование и распространение биоценозов, а с другой — использовать особенности биоценологического покрова в качестве индикатора природных условий и состояния окружающей среды. Такой подход называется *ландшафтно-биономическим*.

В ландшафте и его морфологических единицах биоценозы образуют комбинации разной степени сложности. Основным методом изучения пространственной структуры ландшафтов и бентоса морских мелководий является картирование на основе дешифрирования материалов дистанционных съемок, сопровождающееся проведением эколого-топологических профилей, подводными описаниями, позволяющими устанавливать связь биоценозов с экологическими условиями конкретных местообитаний.

Особенность изображения бентоса на ландшафтно-биономических картах состоит в том, что биоценозы картируются не сами по себе, а как *элементы* ландшафтной структуры: так выделяются биоценозы фаций, сочетание биоценозов подводных угодий и т.п. Чем крупнее масштаб карты, тем больше возможностей показать низшие единицы классификации бентосных

группировок, однако опыт показывает, что ландшафты морских мелководий характеризуются весьма пестрой пространственной структурой, поэтому в легенду карты вводятся комплексные единицы картографирования — *сочетания биоценозов*, характерных для тех или иных типов донных природных комплексов.

Внутриландшафтная структура морских мелководий раскрывается с помощью системы *донных природных комплексов (ДПК) двух видов морфологических комплексов*: вертикального и горизонтального расчленения.

Морфологические комплексы вертикального расчленения. Вертикальная дифференциация морских мелководий отражает ритмику приливо-отливных явлений, ослабление волнения и угасание подводной освещенности с глубиной. Батиметрический профиль является основой сопряженного ряда ДПК. Главными единицами расчленения морского дна по глубинам являются вертикальные зоны.

Морские мелководья предлагается делить на три *зоны*:

- литораль;
- сублитораль;
- элитораль.

Две первые зоны (литораль и сублитораль) подразделяются на *этажи*. В литорали они отражают ритмы прилива и отлива, сублитораль простирается до глубины около 40 м, этажи сублиторали отражают ослабление воздействия волн на дно и угасание подводной освещенности.

Глубже 40 м простирается элитораль — зона, лежащая вне волнового воздействия с освещенностью, недостаточной для жизнедеятельности макрофитов.

Иногда внутри этажей на основании различий донных биоценозов выделяются *ступени*. Смену донных природных комплексов, происходящую с глубиной по береговому склону абразионного типа (поясу скал) Южного Сахалина иллюстрирует эколого-топологический профиль (рис. 3.28).

Изображенная на профиле литораль расположена в зоне прилива высотой 0,4–0,5 м. Из-за незначительной высоты прилива дифференциация литоральной зоны по этажам плохо выражена. Наблюдается горизонтальная смена фаций от внутренней, защищенной от волн части террасы к ее внешнему краю, открытому прибою.

В прибрежной части террасы, где распространен маломощный слой песчаных отложений, господствуют сообщества *Zostera marina*, в них вкраплены сообщества *Sargassum kjellmanianum*, приуроченные к каменистым грунтам.

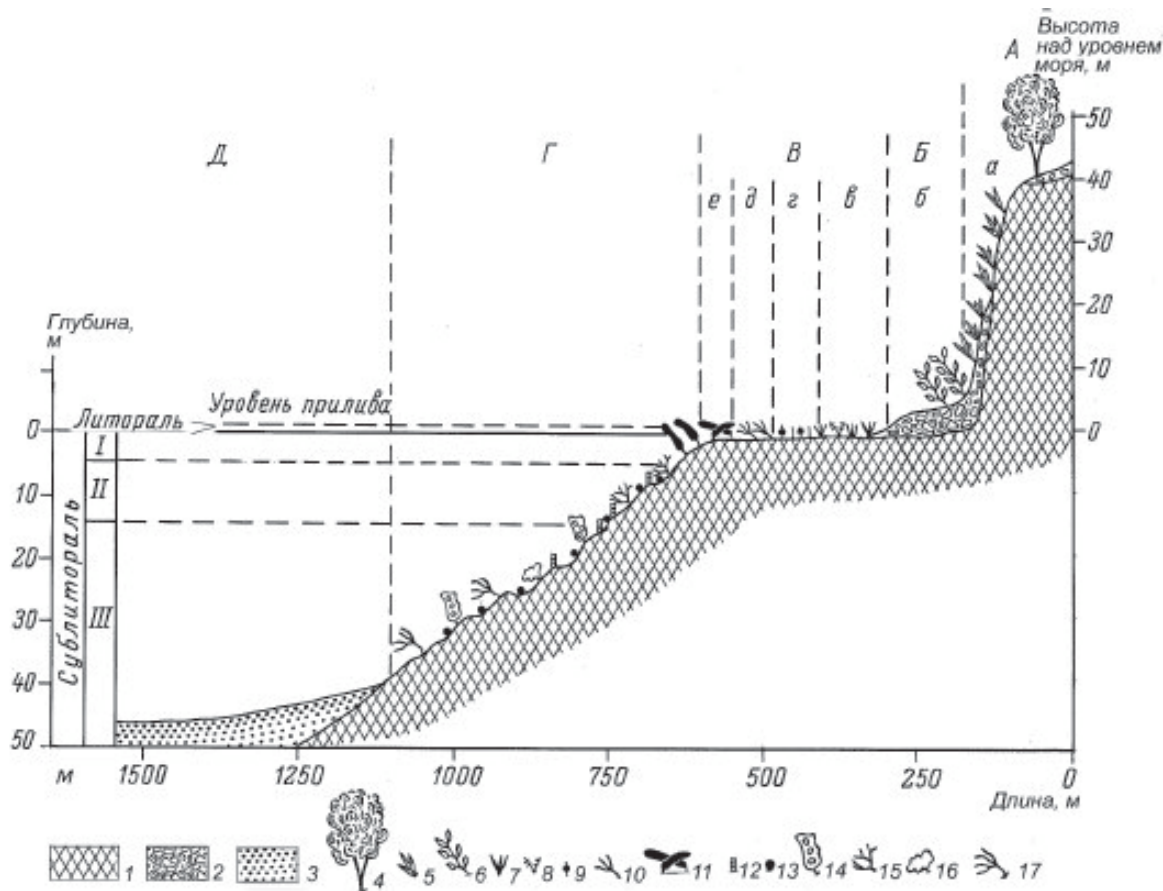


Рис. 3.28. Вертикальная структура ландшафта и фитобентоса на подводном береговом склоне Южного Сахалина [Петров, 1989].

А, а — абразионный берег с отмершим клифом; Б, б — низкая молодая четвертичная терраса; В — мелководная скульптурная терраса, лежащая в литоральной зоне (осушка): в — сообщество zostеры, г — выровненная скульптурная поверхность бенча с разреженным покровом водорослей, д — сообщество филлоспадикса, е — сообщество ламинарии на грядах, окаймляющих мелководную террасу; Г — абразионный скульптурно-грядовый склон; Д — песчаная отсыпь.

Элементы вертикального подразделения сублиторальной зоны: I — верхний этаж, II — средний этаж, III — нижний этаж.

1–3 — грунты: 1 — коренные породы (скальный грунт); 2 — песчано-щебнистые; 3 — песчаные; 4–17 — доминанты растительного покрова: 4 — береза каменная; 5 — бамбук курильский; 6 — гречиха сахалинская; 7 — *Zostera marina*; 8 — *Sargassum miyabei*; 9 — *Sphaerotrichia divaricata*; 10 — *Phyllospadix iwatensis*; 11 — *Laminaria japonica*; 12 — *Bossiella cretacea*; 13 — корковые известковые красные водоросли; 14 — *Agarum cribrosum*; 15 — *Tichocarpus crinitus*; 16 — *Turnerella mertensiana*; 17 — *Dichloria viridis*.

В средней части террасы на щебнисто-глыбовых отложениях и обнаженном бенче распространены разреженные низкорослые сообщества, в которых попеременно господствуют водоросли *Chondria dasyphylla*, *Sphaerotrichia dissessa* и др. Влияние волн открытого моря вызывает появление разнообразных красных водорослей, которые никогда не встречаются здесь в большом количестве.

В мористой части террасы развиты сообщества *Phyllospadix iwatensis*. Сообщества *Corallina pilulifera* образуют «тротуары» на сглаженных скульптурных поверхностях бенча. Из животных характерными компонентами биоценозов прибрежной террасы являются креветки *Pandalus latirostris*, обитающие в зарослях морской травы; на камнях и скалах, обнажающихся во время отлива, в массе селятся мелкие брюхоногие моллюски *Littorina* и усоногие раки *Chthamalus*, на поверхности террасы — многочисленные морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*, звезды *Patiria pectinifera* и др.

В показанной на рис. 3.28 сублиторальной зоне за серией гряд, расположенных вдоль мористого края прибрежной террасы, наблюдается крутой скульптурно-грядовый береговой склон. В его пределах выделяются три этажа сублиторальной зоны: верхний (I), средний (II) и нижний (III).

На верхнем этаже (от 0 до 3–5 м) в условиях сильной прибойности развиты почти дни только заросли *Laminaria* с обедненным «подлеском» красных водорослей. Для верхней ступени верхнего этажа характерно сообщество *Laminaria japonica* — *Bossiella cretacea* — корковые водоросли.

На нижней ступени (глубина 3–5 м) сообщество характеризуется мозаичным строением: основной фон образует *Bossiella cretacea* — корковые водоросли, в него вкраплены пятна крупных бурых водорослей и филлоспадикса.

Средний этаж сублиторали (от 5–6 до 10–15 м) характеризуется распространением двух типов подводных сообществ: *Bossiella cretacea* — корковые водоросли, и *Odonthalia corymbifera*. Сообщества первого типа занимают господствующее положение на подводном склоне, для них характерна примесь в виде отдельных экземпляров бурых водорослей, растущих на расстоянии нескольких метров друг от друга. Из животных характерны морские ежи (*Strongylocentrotus droebachiensis*, *S. nudus*), звезды

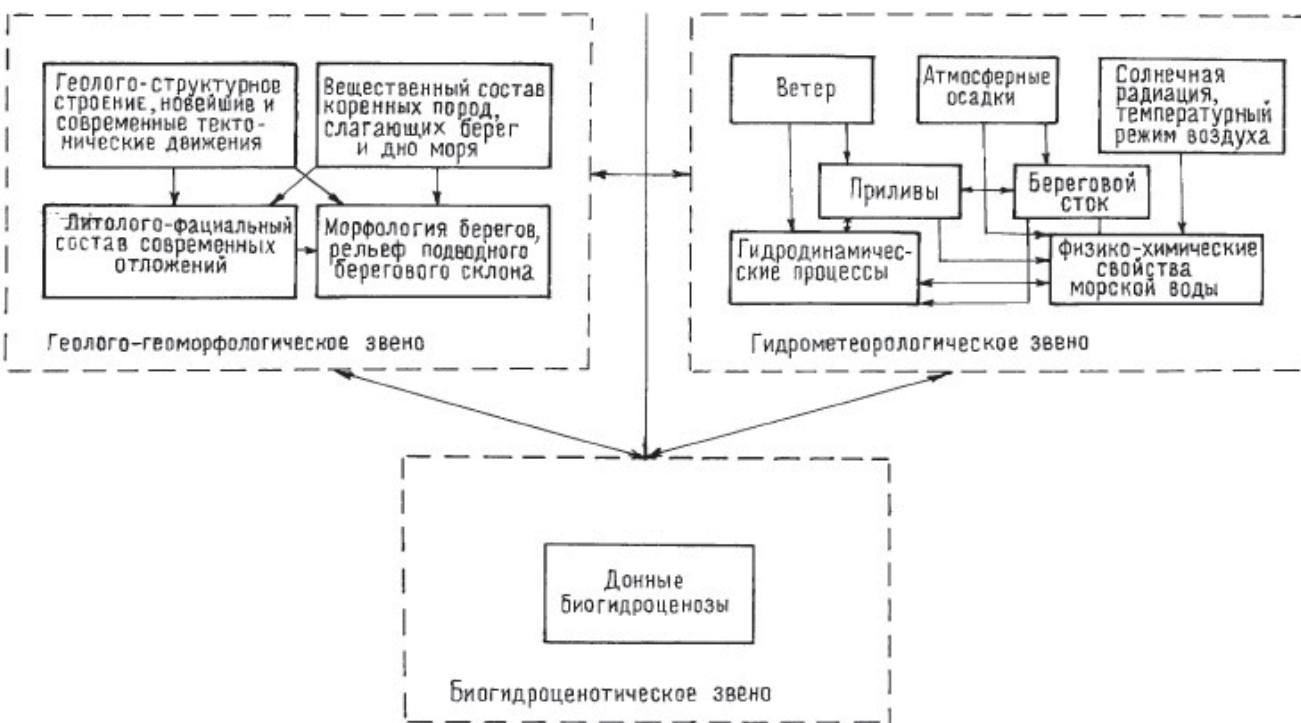


Рис. 3.29. Факторы морфологической дифференциации ландшафтов береговой зоны [Петров, 1989].

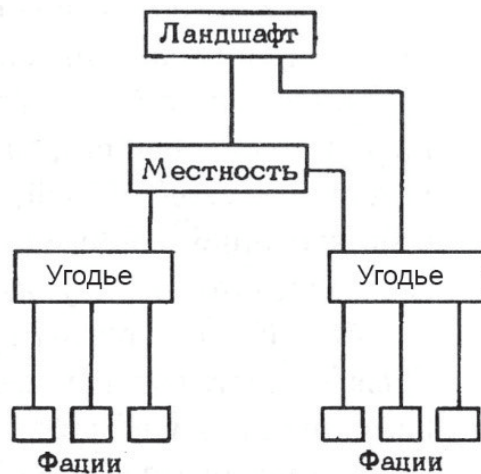


Рис. 3.30. Морфологические единицы горизонтальной дифференциации подводных ландшафтов [Петров, 1989].

(*Patiria pectinifera*, *Asteria amurensis* и др.), двустворчатый моллюск *Chlamys swiftii* и др.

Нижний этаж сублиторали (от 15–20 до 30–40 м) характеризуется разреженным покровом водорослей с крупными слоевищами *Agarum cribrosum*, *Desmarestia viridis*, *Turnerella mertensiana* и др. Хорошо развита синузия корковых водорослей. Господствующую роль в сложении донных биоценозов играют прикрепленные формы — моллюски, губки, гидроиды, сидячие полихеты, усконогие раки, асцидии; малоподвижные формы — голотурии, морские звезды, ежи; сверлящие формы — внедряющиеся в горные породы моллюски; активные подвижные формы — крабы, креветки, раки-отшельники, брюхоногие моллюски и др.

На Черном море, где колебания уровня, связанные с приливами и отливами, практически не выражены, на границе моря и суши выделяется псевдолитораль — узкая полоса берега, омываемая компактными волнами. В биологическом отношении, по составу гидробионтов, она аналогична литорали [Арнольди, 1948; Мокиевский, 1949]. На Черном море, на каменистых грунтах, развито сообщество зеленых водорослей *Cladophora*+*Enteromorpha*. Ниже нуля глубин располагается сублитораль. Она подразделяется на 3 этажа — верхний, средний и нижний. Верхний этаж, на глубине до 3,5–4 м, занят сообществом *Cystoseira flaccida*. Средний этаж подразделяется на 2 ступени: верхнюю ступень, до 7,5–8 м, с сообществом *Cystoseira barbata* — *Cladostephus verticillatus*, и нижнюю ступень, до 15 м, с сообществом *Cystoseira barbata* — *Phyllophora nervosa*. Нижний этаж, до 25 м, занят сообществом *Phyllophora nervosa* [Петров, 1961].

Морфологические комплексы горизонтального расчленения формируются под влиянием литогенной основы, микрогидроклимата и донных биоценозов (рис. 3.29). Основными единицами горизонтальной дифференциации служат подводные фации и подводные угодья (рис. 3.30).

Фации являются наименьшими, элементарными природными комплексами. Одна фация занимает одну форму микрорельефа или один элемент мезорельефа; расположена в определенном интервале глубин; сложена одной ли-



Рис. 3.31. Обобщенная схема фаций Черного моря [Зернов, 1913].

I. Биоценоз скал. Часть населения этого биоценоза вылезает из воды и довольствуется только сыростью и брызгами прибоя, например: 1 — мраморный краб *Pachygrapsus*; 2 — усложный рачок *Balanus*; 3 — моллюск морское блюдечко *Patella*. Другая часть населения скал живет глубже, например: 4 — бурая водоросль *Cystoseira*, покрывающая все прибрежные скалы; 5 — зеленые водоросли *Ulva* и *Enteromorpha*; к скалам прикреплены: 6 — моллюски мидии *Mytilus* и 7 — актинии. Около скал постоянно держится рыба 8 — морской ерш *Scorpena*.

II. Биоценоз песка. У края воды ютятся: 9 — немертины *Lineus*; 10 — низшие черви *Saccocirrus*; 11 — рачки-амфиподы и др.; глубже в песке живут: 12 — моллюски *Venus* (см. также IV); 13 — разгребающие песок своими усиками рыбы султанки *Mullus* и 14 — закапывающиеся в него камбалы *Rhombus*; по песку бродят 15 — раки-отшельники *Diogenes*.

III. Биоценоз морской травы zostеры развивается в защищенных от волн заливах с песчано-илистым дном. 16 — *Zostera*, в ней прячутся: 17 — морские иглы *Syngnathus*; 18 — зеленушки *Crenilabrus*; 19 — морские коньки *Hippocampus*; 20 — креветки *Leander*.

тологической разностью современных осадков или приурочена к выходам горных пород; занята одним биоценозом. Обобщенная схема фаций Черного моря (рис. 3.31) приведена в классическом труде С. А. Зернова «К вопросу об изучении жизни Черного моря» (1913).

Подводное угодие — это четко обособленная морфологическая единица с хорошо выраженными физиономическими особенностями. Понятие используется для обозначения участков дна, связанных с мезоформами рельефа, одинаковых по происхождению и составу слагающих осадков или горных пород, развитых в сходных условиях микрогидроклимата и населенных характерными жизненными формами донных организмов, образующих специфичные биоценозы. Формирование подводных угодий происходит под решающим влиянием седиментационных процессов. Различаются участки с отрицательной седиментацией (абразии) и положительной седиментации (аккумуляции).

На месте **абразии**, где вскрываются коренные породы, своеобразие угодий определяется особенностями геологического строения: элементами тектоники, в том числе новейшей, вещественным составом материнских пород, характером их залегания. Границы подводных угодий абразионного типа совпадают с геологическими телами и тектоническими формами, выраженными в рельефе дна. Они контролируют высоту клифа, крутизну подводного берегового склона, местные изгибы берега, морфометрию скульптурного рельефа.

В местах **аккумуляции** своеобразие подводных угодий определяется их литологией и мощностью отложений. Особые условия наблюдаются на участках активной волновой деятельности, здесь формируется пересеченный аккумулятивный рельеф (подводные береговые валы, косы и т. п.). В спокойной гидродинамической обстановке на участках устойчивого осадконакопления

IV. Биоценоз устричника. Основное его население: 21 — устрицы *Ostrea* и 22 — морские гребешки *Pecten* (в настоящее время этот биоценоз почти полностью вымер. — К. П.).

V. Биоценоз мидиевого ила располагается на глубинах свыше 25 м. Здесь господствует: 23 — моллюск мидия *Mytilus*; встречаются: 24 — красная водоросль филлофора *Phyllophora*; 25 — красная губка *Suberites*; 26 — асцидия *Ciona*.

VI. Биоценоз фазеолинового ила занимает глубины более 40 м. Он назван по имени 27 — моллюска фазеолины *Modiola phaseolina*; встречается также много 28 — иглокожих амфиур *Amphiura*.

VII. Зона сероводородного заражения. 30 — царство бактерий.

VIII. Биоценоз планктона. Из планктонных организмов изображен самый крупный: 31 — медуза *Risostoma*.

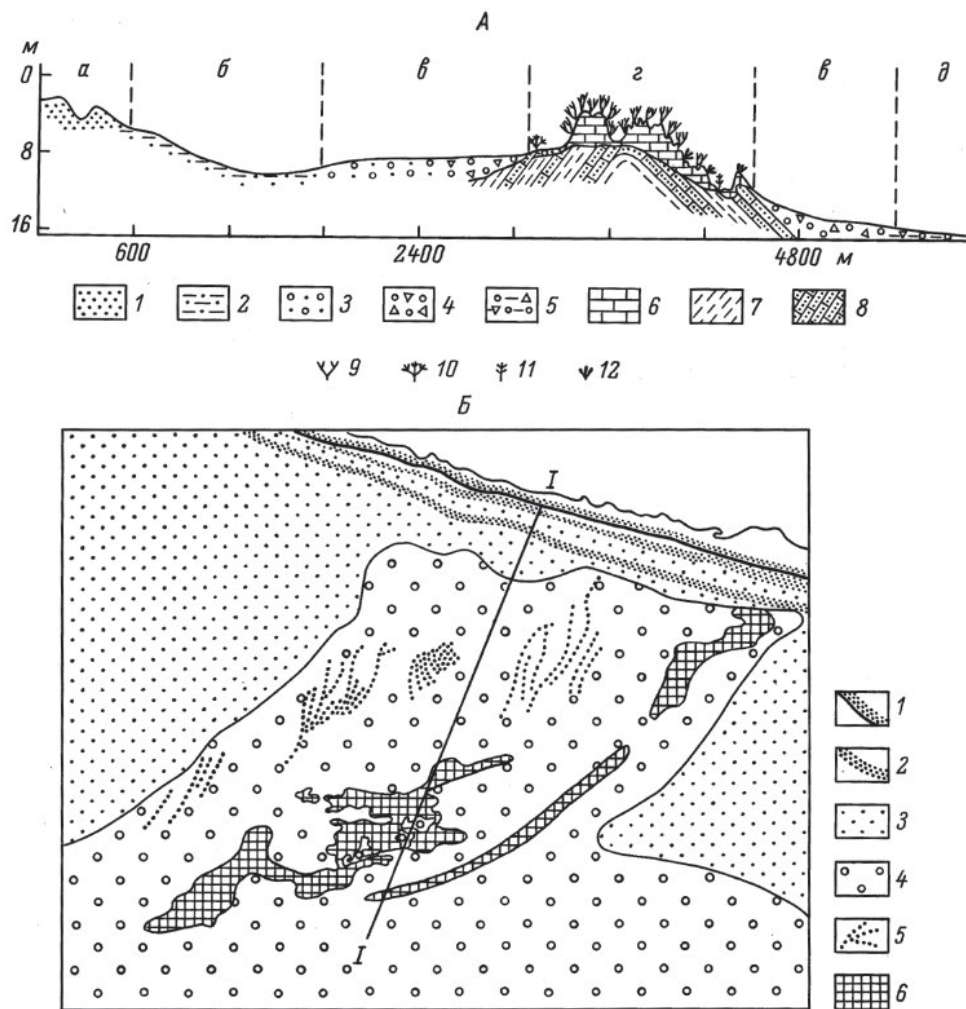


Рис. 3.32. Угодья подводного склона Анапской пересыпи, Черное море [Петров, 1989].

А — ландшафтный профиль. Вертикальными линиями показаны границы угодий: а — подводных береговых валов; б — песчаных равнин; в — полей ракуши; г — скал и камней; д — заиленных полей ракуши.

Современные отложения: 1 — песчаные; 2 — илесто-песчаные; 3 — песчано-ракушечные; 4 — ракушечные; 5 — илесто-ракушечные; **коренные породы:** 6 — четвертичные литифицированные ракушечники; 7 — меотические глины; 8 — меотические мергели; **макрофиты:** 9 — *Cystoseira barbata*; 10 — *Nereia filiformis*; 11 — *Chondria tenuissima*; 12 — *Phyllophora nervosa*.

Б — ландшафтная карта. I — I — линия ландшафтного профиля. Угодья: 1 — песчаная пересыпь; пляж; 2 — подводные береговые валы; 3 — песчаная равнина; 4 — ракушечные поля; 5 — формы рельефа, сложенные песчано-ракушечными наносами; 6 — скалы и камни.

происходит аккумулятивное выравнивание дна, формирование монотонного плоского рельефа. Здесь подводные угодья выделяют, руководствуясь литологическими признаками, а также исходя из своеобразия донных биоценозов.

Рассмотрим особенности подводных угодий на примере одного из ландшафтов береговой зоны Черного моря (рис. 3.32).

Угодье береговых валов в верхней сублиторали (глубина до 4–6 м) формируется в зоне разрушения волн в условиях насыщенного вдольберегового потока наносов. Ввиду подвижности субстрата донные биоценозы здесь бедные. Они образованы закапывающимся в грунт моллюском *Donax julianaе*, на поверхности дна — рак-отшельник *Diogenes* и рачки-амфиподы.

Угодье песчаных равнин в средней сублиторали в условиях слабого воздействия волнового поля (глубина 5–15 м) — это биоценоз мелких двустворчатых моллюсков (*Cardium*, *Syndesmya* и *Loripes*), обитающих в толще грунта; на грунте — рак-отшельник *Diogenes*, краб *Portunus holsatus* и рыбы песчаных грунтов (рис. 3.33). По мере увеличения глубины моря песчаные грунты заиливаются, что благоприятно для формирования биоценозов *Venus gallina*+*Spisula subtruncata* и *Venus gallina*+*Meretrix rudis*.

Угодье скал и камней в рассматриваемом ландшафте связано с антиклинальной складкой, осложняющей строение подводного склона. Здесь на глубинах 5–15 м развит мощный пласт древнечетвертичных литифицированных ракушняков и конгломератов, залегающих горизонтально в виде щита на более древних дислоцированных породах.

Трещины разбивают пласт на крупные глыбы, на которых формируется своеобразный биоценоз. Руководящей формой, определяющей облик биоценоза является бурая водоросль цистозира *Cystozeira*, плотные заросли которой покрывают вершины скал в верхней и средней сублиторали; в кронах водорослей обильны мелкие брюхоногие моллюски *Rissoa*, *Cerithiolum*, криветки, амфиподы и изоподы. Характерные беспозвоночные обитатели скал и камней представлены на рис. 3.34, рыбы скальных грунтов — на рис. 3.35.

Угодье ракушечника в средней сублитоали в условиях воздействия волнового поля (глубина 10–15 м) сопряжено с угодьем скал и камней. Оно представляет собой поле мертвых раковин устрицы *Ostrea*, мидии *Mytilus*, морского гребешка *Pecton* и др. Образование ракушечника происходит в основном в процессе отмирания моллюсков, обрастающих скалы. Осыпавшиеся раковины разносятся по дну волновыми течениями, в результате формируются равнины, покрытые скоплениями раковин и продуктов их измельчения. Ракушечник служит стацией примитивного хордового ланцетника *Amphioxus* древнего предка рыб.

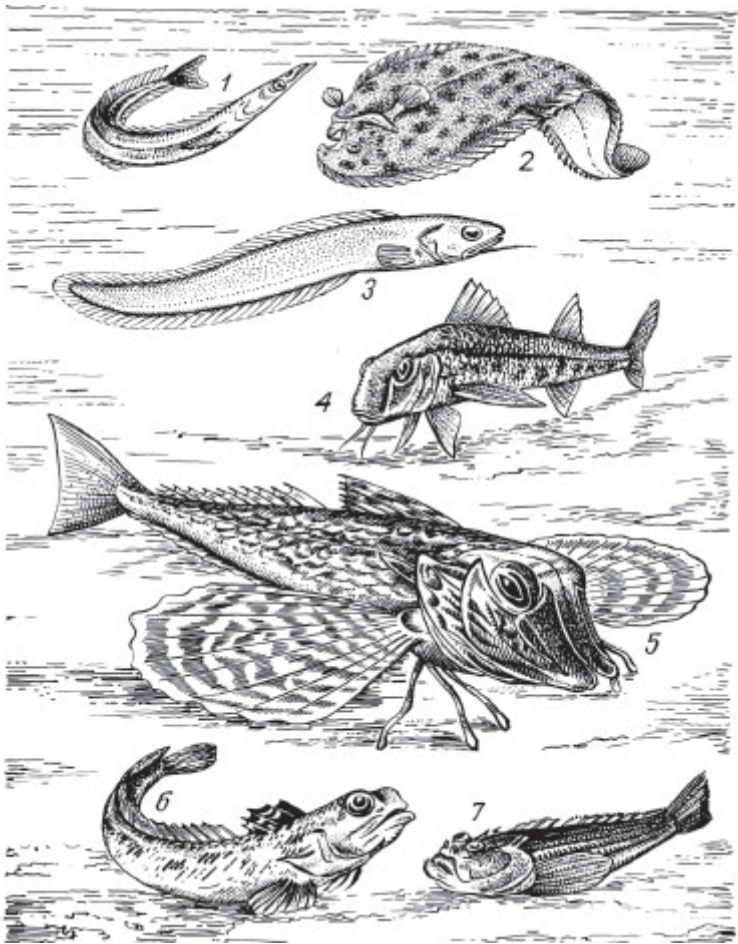


Рис. 3.33. Рыбы песчаных грунтов Черного моря по О. Ф. Хлудовой

1 — песчанка *Ammodytes cicerelius*; 2 — морской язык *Soles lascaris*; 3 — ошибень *Ophidion barbatum*; 4 — барабуля *Mullus barbatus*; 5 — морской петух *Trigla lucerna*; 6 — морской дракон *Trachinus draco*; 7 — морская коровка или звездочет *Uranoscopus scaber*.



Рис. 3.34. Характерные беспозвоночные обитатели скал и камней по О. Ф. Хлудовой

1 — мраморный краб *Pachygrapsus marmoratus*; 2 — морские желуди *Balanus*; 3 — брюхоногий моллюск морское блюдечко *Patella pontica*; 4 — моллюск *Chiton*; 5 — мидия *Mytilus galloprovincialis*; 6 — брюхоногий моллюск *Gibbula*; 7 — известковая красная водоросль кораллина; 8 — каменный краб *Eriphia spinifrons*; 9 — губка *Renifera*; 10 — рак-отшельник *Clibanarius misantropus*.



Рис. 3.35. Рыбы скальных грунтов по О. Ф. Хлудовой

1 — морская ласточка *Chromis chromis*; 2 — смарида *Smaris smaris*; 3 — горбыль *Corvina umbra*; 4 — каменный окунь *Serranus scriba*; 5, 6 — зеленушки *Crenilabrus acellatus*; 7 — зеленушка рулена *Crenilabrus rulaena*; 8 — бычок *Gobius niger*; 9 — морские собачки *Blennius*; 10 — морской налим *Gaidropsarus mediterraneus*; 11 — морской ерш *Scorpaena*.

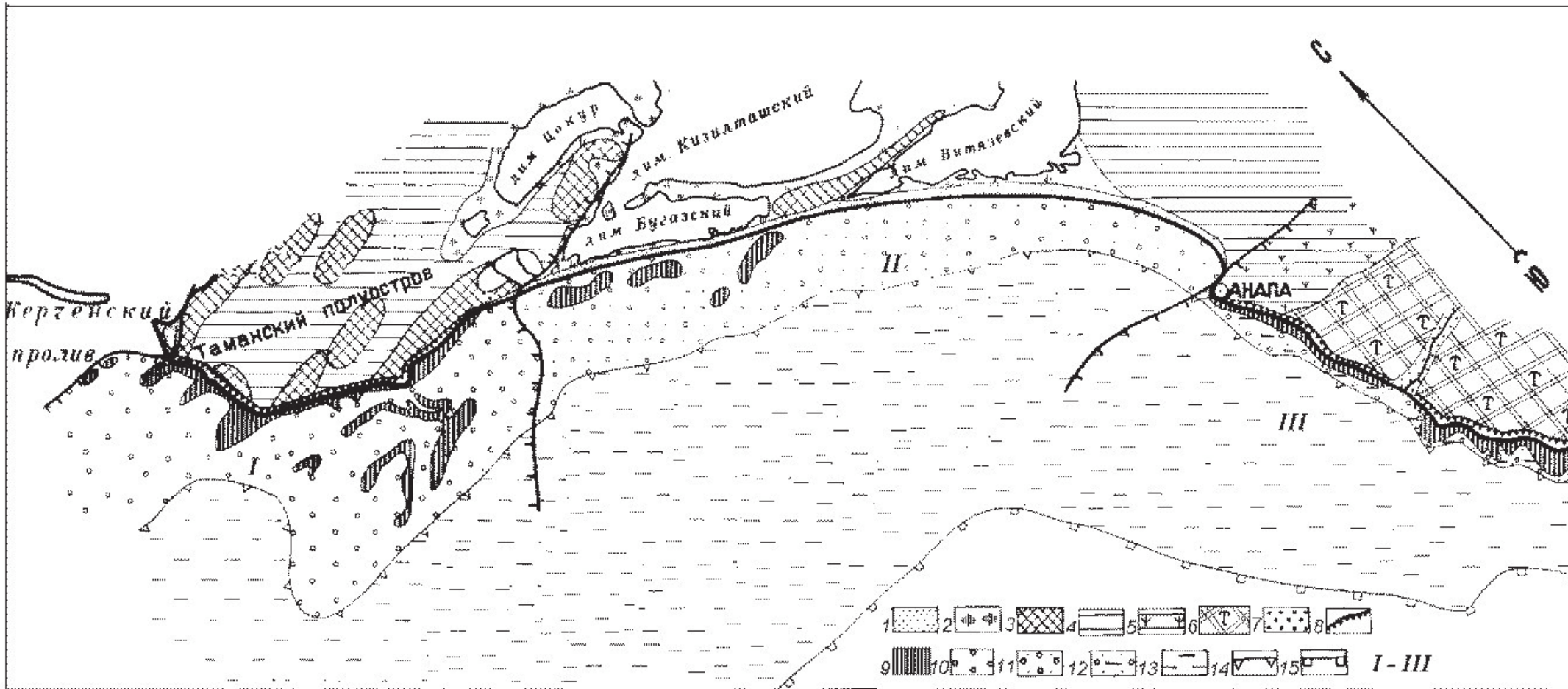


Рис. 3.36. Ландшафты подводного берегового склона Таманского полуострова и Анапской пересыпи [Петров, 1989].

Природные комплексы суши: 1 — аккумулятивные песчаные берега с эоловыми формами рельефа, поросшие группировками псаммофитов (Анапская пересыпь); 2 — аккумулятивные солончаковые равнины по берегам лиманов; 3 — холмисто-увалистые формы рельефа, поросшие степной растительностью на карбонатных малогумусных черноземах; 4 — абразионно-делювиальные морские четвертичные террасы, первоначально со степной растительностью на карбонатных малогумусных черноземах, теперь занятые под сельскохозяйственные угодья; 5 — абразионно-делювиальные морские четвертичные террасы, покрытые группировками ксероморфных кустарников и низкорослых деревьев (шибляком) на коричневых сухолесных почвах, частично садами и виноградниками; 6 — обращенные к морю склоны средневысотных гор (Черноморская цепь), покрытые лесной растительностью средиземноморского типа (шибляком, фриганой, можжевельным редколесьем) на коричневых сухолесных почвах; 7 — долины горных рек, выполненные аллювиально-пролювиальным материалом, в основном занятые под сельскохозяйственные угодья; 8 — абразионный береговой обрыв, активный клиф.

Природные комплексы морского дна: 9 — местности преимущественного распространения угодий скал и камней на абрадируемых площадях с отрицательной седиментацией, занятые биоценозами обрастателей водорослей и беспозвоночных; 10 — местности преимущественного распространения угодий ракуши на площадях абразионно-аккумулятивного выравнивания с неустойчивой аккумуляцией осадков, биоценоз двустворчатых моллюсков; 11 — местности подводных береговых склонов аккумулятивного типа, представленные угодьями песчаных равнин, биоценоз двустворчатых моллюсков (подводный склон Анапской пересыпи); 12 — угодья песчаных равнин, формирующиеся у подножья пояса скал, биоценоз двустворчатых моллюсков (подводный склон Черноморской цепи); 13 — угодья, недоступные воздействию волн, илистые и илисто-ракушечные равнины (элиторальная зона), биоценозы мидиевого и фазеолинового ила; 14 — нижняя граница сублиторали; 15 — бровка шельфа.

Подводные ландшафты: I — Притаманский ландшафт; II — ландшафт Анапской пересыпи; III — ландшафт абразионного склона Черноморской цепи.

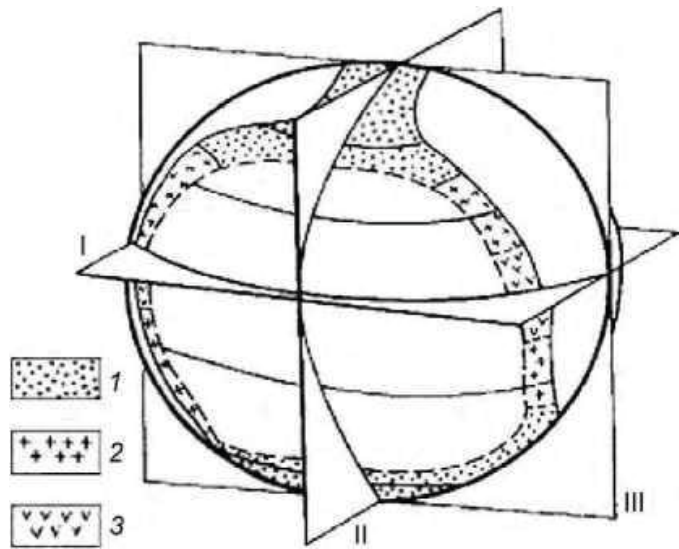


Рис. 3.37. Идеализированная симметрия океаносферы [Зенкевич, 1970].

Плоскости симметрии: I — экваториальная; II — меридиональная.

Географические пояса в пределах шельфа: 1 — теплый; 2 — холодный; 3 — умеренный.

За пределами береговой зоны моря поля ракуши переходят в илисто-ракушечные равнины неволнового поля. Угожье мидиевого ила в нижней сублиторали (глубина более 25 м) протягивается полосой, окаймляя угожья мелководий подводного берегового склона. В биоценозе здесь помимо руководящей формы — мидии *Mytilus galoprovincialis* из моллюсков присутствуют *Cardium simile*, *Meretrix rudis* и *Tapes*, колонии гидроидов *Aglaophenia pluma* и *Sertularella polyzonias*, оболочники *Asciidiella aspersa*, *Ciona intestinalis*, *Botryllus schlosseri*, *Eugyra adriatica*, немертина *Cerebratulus kowalevskyi*, иловые полихеты *Melinna palmata* и *Terebellides stroëmi*, офиура *Amphiura stepanovi*; из ракообразных наиболее типичен *Crangon crangon*.

Сочетание рассмотренных выше морфологических единиц позволяет раскрыть характерные черты подводных ландшафтов. В качестве примера приведем карту морфологической структуры ландшафтов подводного берегового склона Таманского полуострова и Анапской пересыпи (рис. 3.36).

Таким образом, ландшафтный подход, заключающийся в изучении и картографировании морфологических ДПК, позволяет раскрыть особенности распределения сообществ гидробионтов, т. е. отобразить биономическую структуру морских мелководий.

3.4. ЗОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ БИОМОВ МИРОВОГО ОКЕАНА

Широтная зональность Мирового океана контролируется водной толщей, в результате чего формируются зоны поверхностных вод (*непагуали*) и морского дна (*бентали*). В пределах морских мелководий границы поверхностных и донных зон сливаются; глубже такого соответствия не наблюдается, т. е. зона на поверхности океана не совпадает с однотипной зоной на дне.

В каждом полушарии выделяются по *три пояса*: холодный, умеренный, теплый. Они опоясывают Землю, включая поверхностную толщу океана и мелководья (шельф) до глубин, подверженных сезонным колебаниям температур.

Выделяются также *две плоскости симметрии* зональной структуры морских мелководий: экваториальная и меридиональная. Относительно первой наблюдается симметрия трех главных поясов: холодного, умеренного и теплого; относительно второй отмечается в общих чертах зеркальное отражение этих поясов в пределах морских мелководий (рис. 3.37).

Пояса подразделяются на зоны, однако до сих пор общепринятой системы природных зон в океане не существует. При выделении природных зон Д. В. Богданов (1978), В. Л. Лебедев, А. Д. Добровольский, К. К. Марков (1981), В. М. Грузинов (1986), Д. В. Панфилов [Атлас «Природа и ресурсы Земли», 1998] принимают во внимание прежде всего океанические течения и фронты, между которыми располагаются зоны, отличающиеся свойствами водных масс, своеобразием обитателей поверхностной толщи и биомов морских мелководий. Однако следует иметь в виду, что границы гидрологических фронтов в океане разделены, как правило, не линейными рубежами, а переходными полосами, положение которых меняется во времени. Поэтому поиски критериев, которые более всего соответствовали бы положению зональных границ в океане — задача весьма актуальная.

В начале XX в. В. Сетчелл [Setchell, 1917], исследуя географические закономерности распределения подводной растительности (фитобентоса), выделял стенотермные группировки морских донных

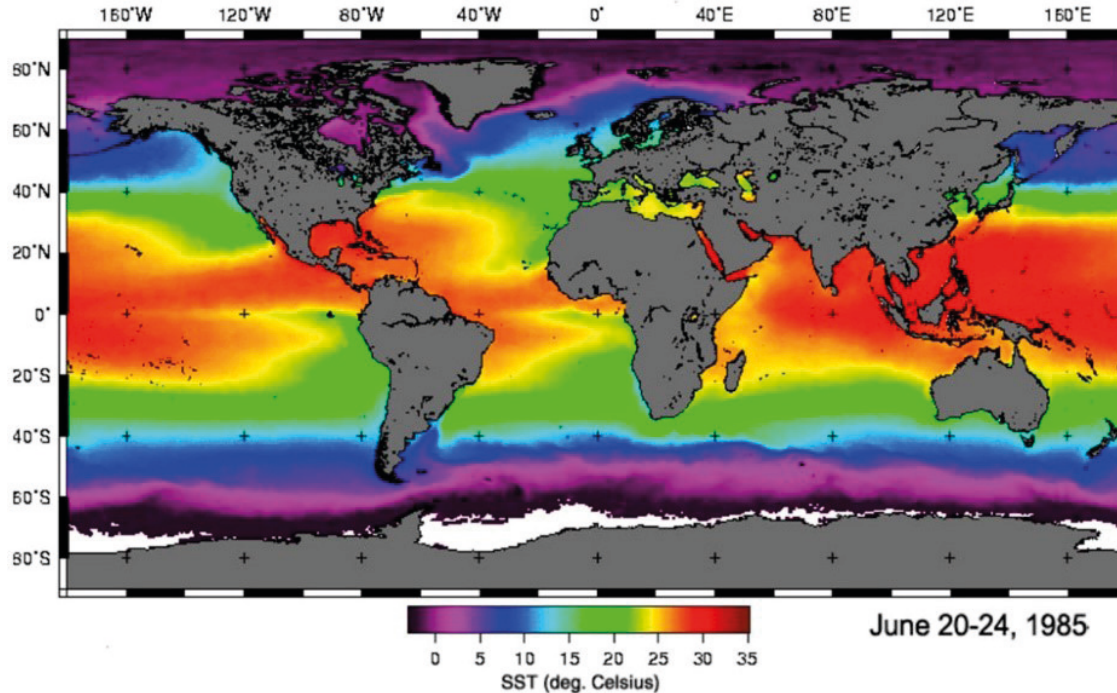
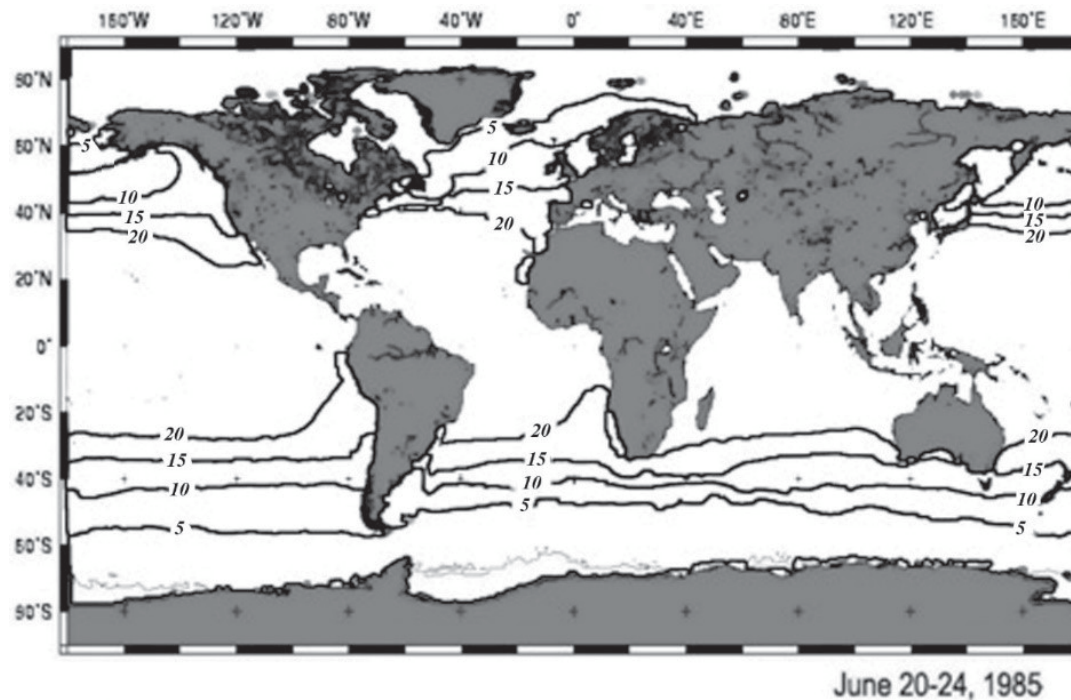


Рис. 3.38. Распределение температуры на поверхности Мирового океана по данным ИК-радиометра AVHRR на спутниках серии NOAA.



водорослей, характеризующиеся приуроченностью к водам, температурный режим которых различается на 5 (10)°C. Биологическое объяснение существованию stenothermic групп водорослей нашла Л. П. Перестенко (1982). Она отмечает, что индивидуальному развитию и жизненным циклам макрофитов свойственны температурные градиенты, которым соответствуют значения 0, 5, 10, 15, 20, 25 °C. Эти рубежи, разделяющие сообщества stenothermic видов, предлагается трактовать как границы зональных типов биомов [Петров, 2008].

Технология космического мониторинга позволяет получить глобальное изображение температуры поверхности Мирового океана (рис. 3.38). Обработка этого изображения дает возможность провести изотермы 5, 10, 15, 20 °C, разделяющие соответственно арктическую и антарктическую, субарктическую и субантарктическую, бореальную, неморальную и натальную зоны в Северном и Южном полушариях, а также расположенного в тропических широтах теплого пояса (рис. 3.39).

Неравномерное нагревание Земли Солнцем порождает центры высокого и низкого атмосферного давления, между которыми возникает система постоянных ветров. Главнейшие из них — пассаты и ветры сороковых широт (западный перенос). Они вызывают мощные дрейфовые течения. Грандиозные массы воды перемещаются под воздействием пассатов с востока на запад и под воздействием западного переноса — на восток. Не будет преувеличением сказать, что почти все природные процессы, в том числе биологические, совершаются в океане под воздействием этих течений (рис. 3.40).

Рис. 3.39. Температурные градиенты в 5 °C, очерчивающие границы арктической (0–5 °C), субарктической (5–10 °C), бореальной (10–15 °C), неморальной (15–20 °C) зон Северного и Южного полушарий и тропической (20 °C и выше) зон в центре

Изотермы выделены по данным ИК-радиометра AVHRR на спутниках серии NOAA.

Течения мирового океана



Теплые течения



Холодные течения

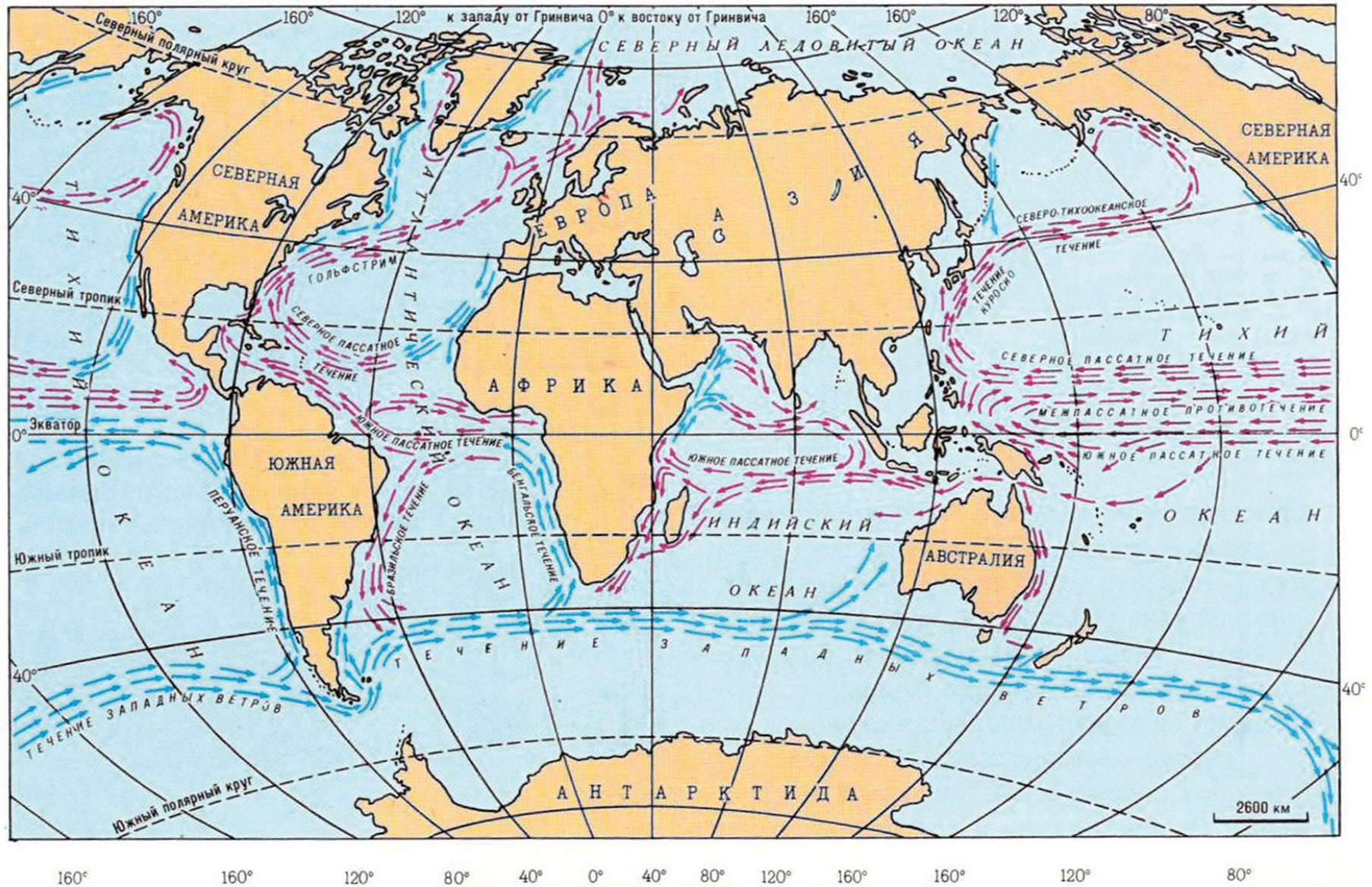


Рис. 3.40. Течения мирового океана [Мир географии..., 1984].

Приведем материалы к описанию зональных типов биомов океана, составленные по работам Д. В. Богданова (1985), В. Г. Богорова (1960), К. М. Петрова (2008).



Рис. 3.41. Северный Ледовитый океан. Космическое изображение.

Биомы холодного пояса

Арктическая зона занимает Центральный полярный бассейн Ледовитого океана, а также эпиконтинентальные моря Азии (Карское, море Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское) и Северной Америки.

Северный Ледовитый океан (СЛО) — это бассейн, окруженный материками (рис. 3.41). Он имеет более или менее широкую связь с Атлантическим океаном через Гренландское и Норвежское моря, связь с Тихим океаном осуществляется через узкий и мелководный Берингов пролив.

Зима в Арктике суровая, но глубокого выхолаживания СЛО не происходит благодаря проникновению в него из Атлантики теплого течения Гольфстрим. С этим связан один из парадоксов СЛО: под его холодными поверхностными водами, скованными льдом, на глубине 200–800 м лежит относительно теплая и более соленая толща атлантических вод. Наличие распресненного поверхностного слоя обуславливает устойчивую стратификацию вод даже зимой, когда образование льда несколько повышает соленость. Плохое перемешивание затрудняет подъем из глубин богатых питательными солями вод. Низкое плодородие наряду с суровыми климатическими условиями является причиной низкой продуктивности вод арктической зоны, крупные рыбы здесь отсутствуют — это «безрыбное море».

Флора и фауна морей азиатского сектора СЛО сильно обеднены, что объясняется особенностями их палеогеографического развития. В палеогене арктические широты Северного полушария характеризовались теплым климатом, океан был свободен ото льда. Резкое похолодание и оледенение, наступившие в плейстоцене, стали экологической катастрофой для теплолюбивых биоценозов пелагиали, шельфа и берегов арктических морей. Значительная часть древней фауны вымерла.

Антарктическая зона охватывает воды Южного океана, омывающего Антарктический материк (рис. 3.42). Асимметрия Северного и Южного земного пространства (на севере океан обрамлен материками, на юге материк окружен океаном) накладывает свой отпечаток на особенности природы зон в Северном и Южном полушариях. Антарктический континент является «главным холодильником» планеты и сильно охлаждает все Южное полушарие. Поэтому термический экватор расположен севернее географического, а все зоны на поверхности океанов в Южном полушарии оказываются сдвинутыми в более низкие широты по сравнению с зонами Северного полушария.

Акватория Южного океана, лежащая в антарктической зоне, покрыта морскими льдами. Большие пространства материковой отмели занимают шельфовые ледники, простирающиеся иногда до континентального склона. У края шельфовых ледников зарождаются обширные столбовидные айсберги. Объем воды, заключенной в крупных айсбергах, так велик, что мог бы обеспечить годовой сток Волги.



Рис. 3.42. Антарктида [Encyclopedia of the Earth, 1985].

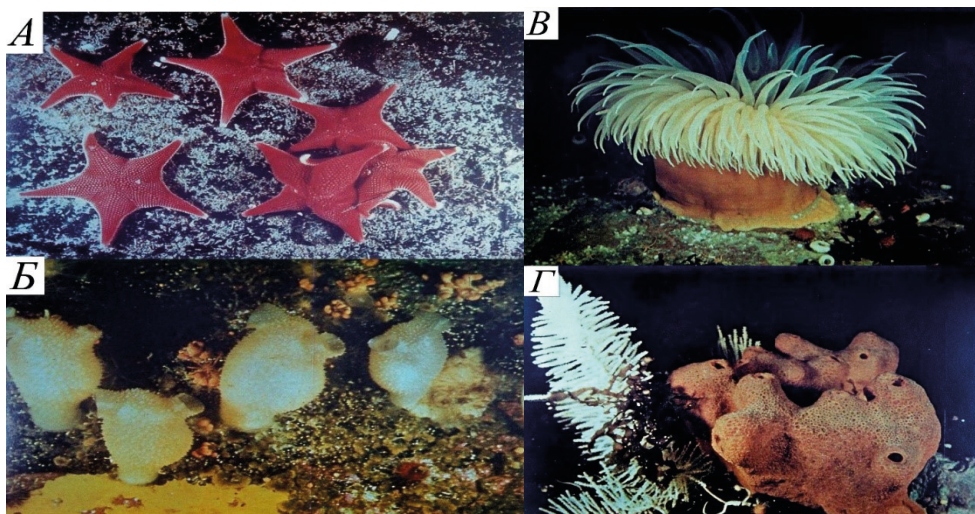


Рис. 3.43. Беспозвоночные животные, обитающие на антарктическом шельфе: А — морские звезды; Б — асцидии; В — актиния; Г — губка (подводные фото С. Н. Рыбакова).

В результате осенне-зимнего охлаждения и ледообразования формируются большие массы переохлажденной и соленой воды. Эти воды погружаются и движутся в северном направлении вдоль дна, заполняя глубокие котловины Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

Несмотря на низкие температуры воды, жизнь на шельфе Антарктиды богата и разнообразна. Это объясняется палеогеографическими условиями. Начало образования Южного океана относится к концу неогена, когда в процессе распада Гондваны стал обособляться Антарктический материк. Последней — 14 млн лет назад — от него отделилась Южная Америка, в результате чего открылся пролив Дрейка.

Кольцевая система течений, сформировавшаяся в Южном океане, изолировала южное полярное пространство от проникновения тепла с севера, что способствовало его выхолаживанию и оледенению Антарктиды. Таким образом, формирование пелагических и донных сообществ, приспособленных к суровым условиям антарктической зоны, происходило на протяжении более 10 млн лет.

Южный океан широко открыт в Атлантический, Индийский и Тихий океаны. Это способствует проникновению в его воды представителей фауны и флоры из богатых жизнью тропических широт. В результате длительной адаптации к суровым условиям антарктической зоны в Южном океане сформировались разнообразные в видовом отношении и богатые по биомассе пелагические и донные сообщества (рис. 3.43).

Животный мир Антарктиды сосредоточен в редких оазисах, участках суши, летом свободных от льда и снега, и на кромке прибрежных льдов. Здесь живут круглый год ластоногие, пингвины (рис. 3.44), летом гнездятся поморники, чайки, крачки, качурки, буревестники. Все позвоночные Антарктиды добывают пищу из моря, которое в противоположность суше характеризуется богатством и высокой продуктивностью.

Субарктическая зона включает северо-западную окраину Атлантического океана, большую часть Баренцева моря и Берингово море на севере Тихого океана. Южная граница субарктической зоны в Атлантическом океане сильно перекошена: на западе она опускается до полуострова Лабрадор, на востоке благодаря теплоте течения Гольфстрим она сдвинута далеко на север и, огибая Европу, уходит в Баренцево море [Зенкевич, 1963].

В морях Лаптевых, Восточно-Сибирском, Чукотском и на шельфе Северной Америки субарктическая зона резко сужается, местами полностью вытесняясь арктической зоной. Это объясняется тем, что из-за узости Берингова пролива проникновение теплого течения в СЛО сильно затруднено.

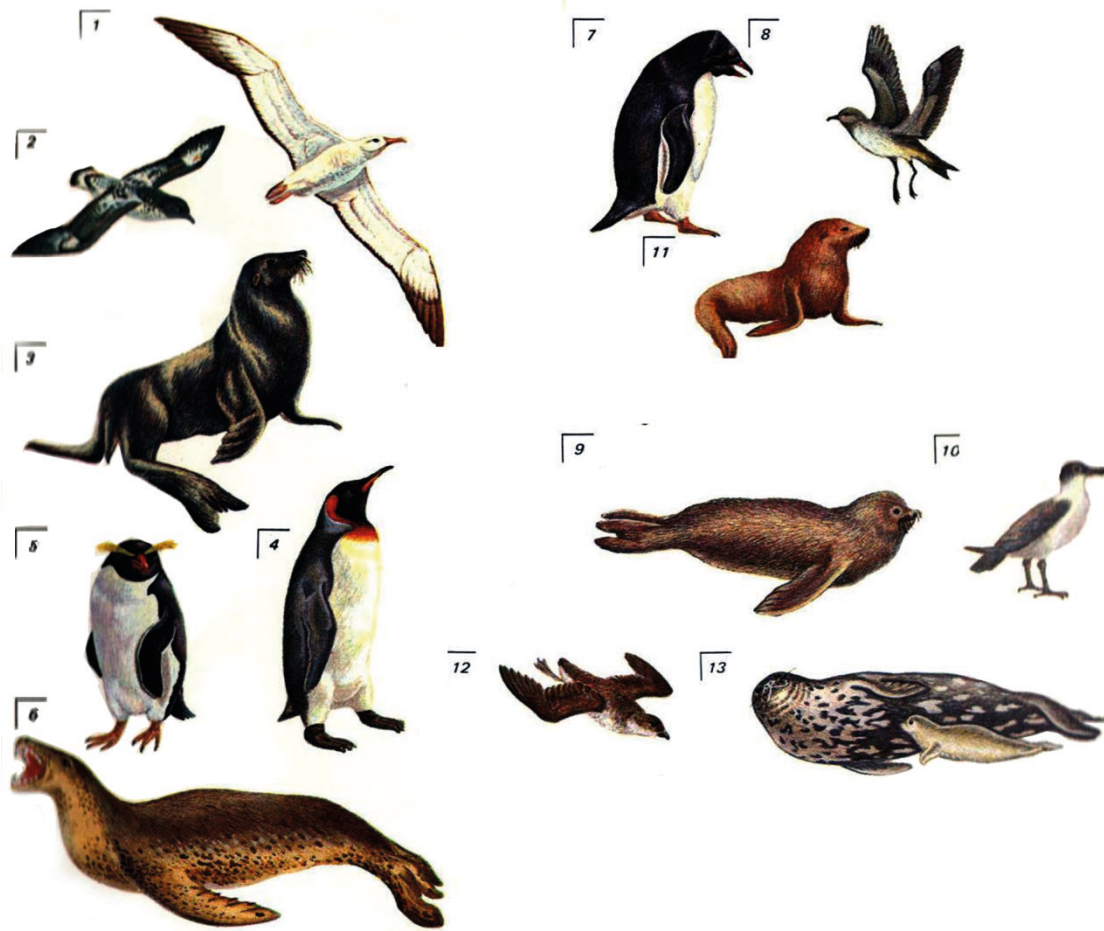


Рис. 3.44. Животные Антарктики [Мир географии..., 1984].

1 — странствующий альбатрос; 2 — капский голубок; 3 — морской лев; 4 — королевский пингвин; 5 — золотоволосый пингвин; 6 — морской леопард; 7 — пингвин адели; 8 — качурка; 9 — тюлень Росса; 10 — короткохвостый поморник; 11 — южный морской котик; 12 — ныряющий буревестник; 13 — тюлень Уэдделла.

Характерным признаком субарктической зоны является сезонный характер ледового покрова. При замерзании морской воды большая часть содержащихся в ней солей вытесняется из льда: морской лед пресный. В результате соленость поверхностных вод повышается, их плотность увеличивается, что вызывает погружение поверхностных вод. Так развивается зимнее конвективное перемешивание, которое способствует подъему биогенных солей из глубины к поверхности.

Летом в результате прогрева и интенсивного таяния льдов в субарктической зоне образуется относительно теплая, опресненная водная масса, обогащенная питательными веществами, резко ограниченная от более плотных глубинных вод слоем скачка. Обогащение вод питательными веществами обуславливает вспышку продуктивности фитопланктона, затем — зоопланктона и рыб.

В зимнее время на севере Баренцева моря образуется покров льдов, летом он исчезает с большей части акватории. Юго-западная часть моря не замерзает круглый год. Многие атлантические (бореальные) виды живут в Баренцевом море на северной границе своего ареала, а арктические — на южной границе распространения.

Биологические процессы в Баренцевом море, как и во всей субарктической зоне, осуществляются при участии четырех главных трофических групп гидробионтов (рис. 3.45): фитопланктона; зоопланктона; зообентоса; рыб, млекопитающих и птиц — завершающего звена пищевой сети.

За тот небольшой промежуток времени, когда фитопланктон имеет возможность вегетировать, создается огромная масса первичного органического вещества. Вспышка развития фитопланктона, в котором доминируют диатомовые водоросли («цветение моря»), наблюдается у кромки тающих льдов. Вспышка продуктивности фитопланктона обуславливает обильное развитие зоопланктона, его важнейшим представителем является копепода *Calanus finmarchicus*. В Баренцевом море этот рачок обеспечивает до 80% средней биомассы зоопланктона.

Высокая продуктивность планктона служит пищевой базой зообентоса. Донная фауна Баренцева моря характеризуется большим качественным разнообразием (свыше 1500 видов) и обилием, главным образом за счет двустворчатых и брюхоногих моллюсков, полихет, иглокожих, ракообразных, губок, гидроидов, мшанок и асцидий. Схема распределения гидробионтов по глубинам приводится на рис. 3.46.

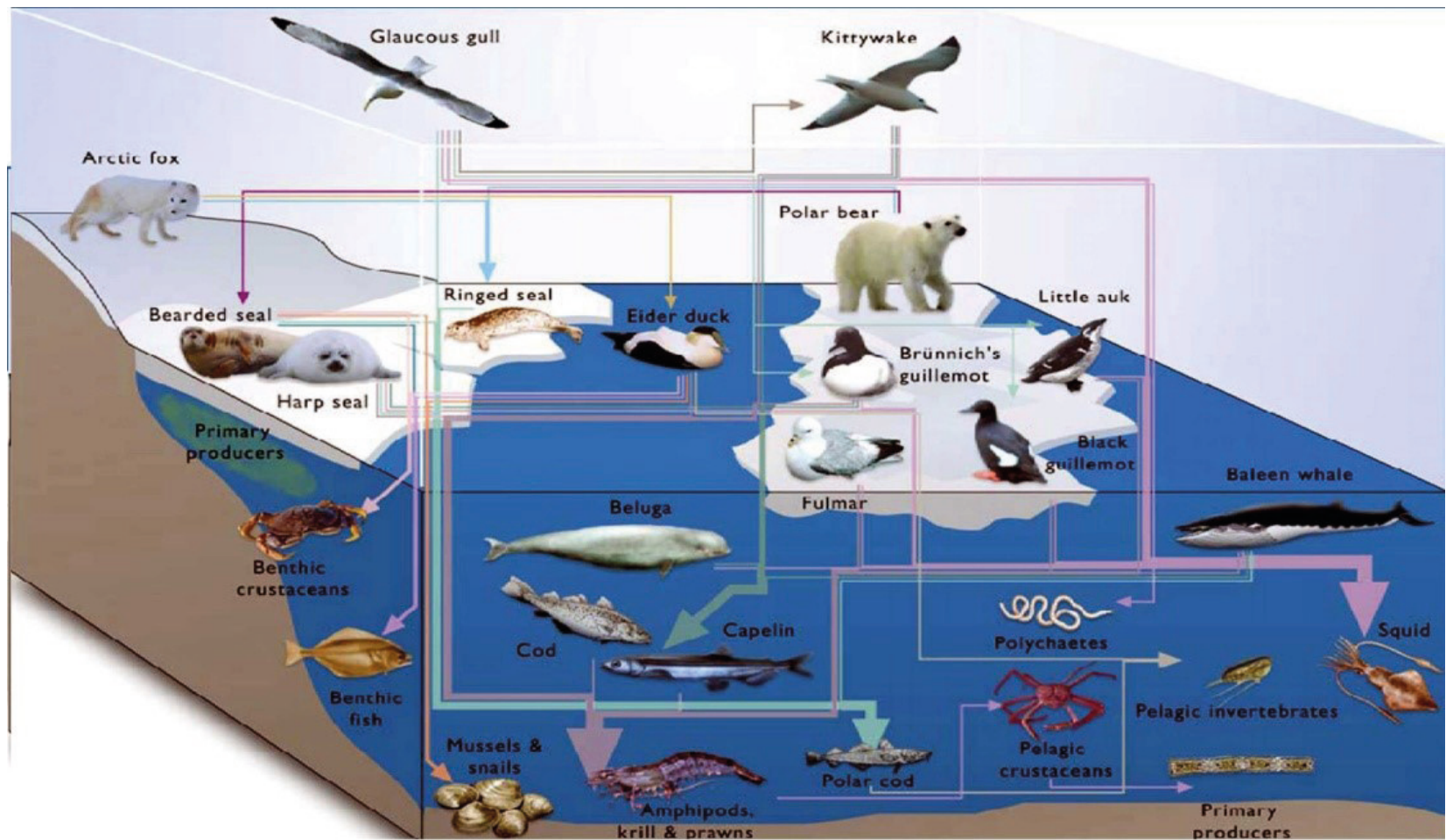


Рис. 3.45. Трофическая сеть и пирамида биомасс в экосистеме Баренцева моря [Нор et al., 2004, с дополнением].

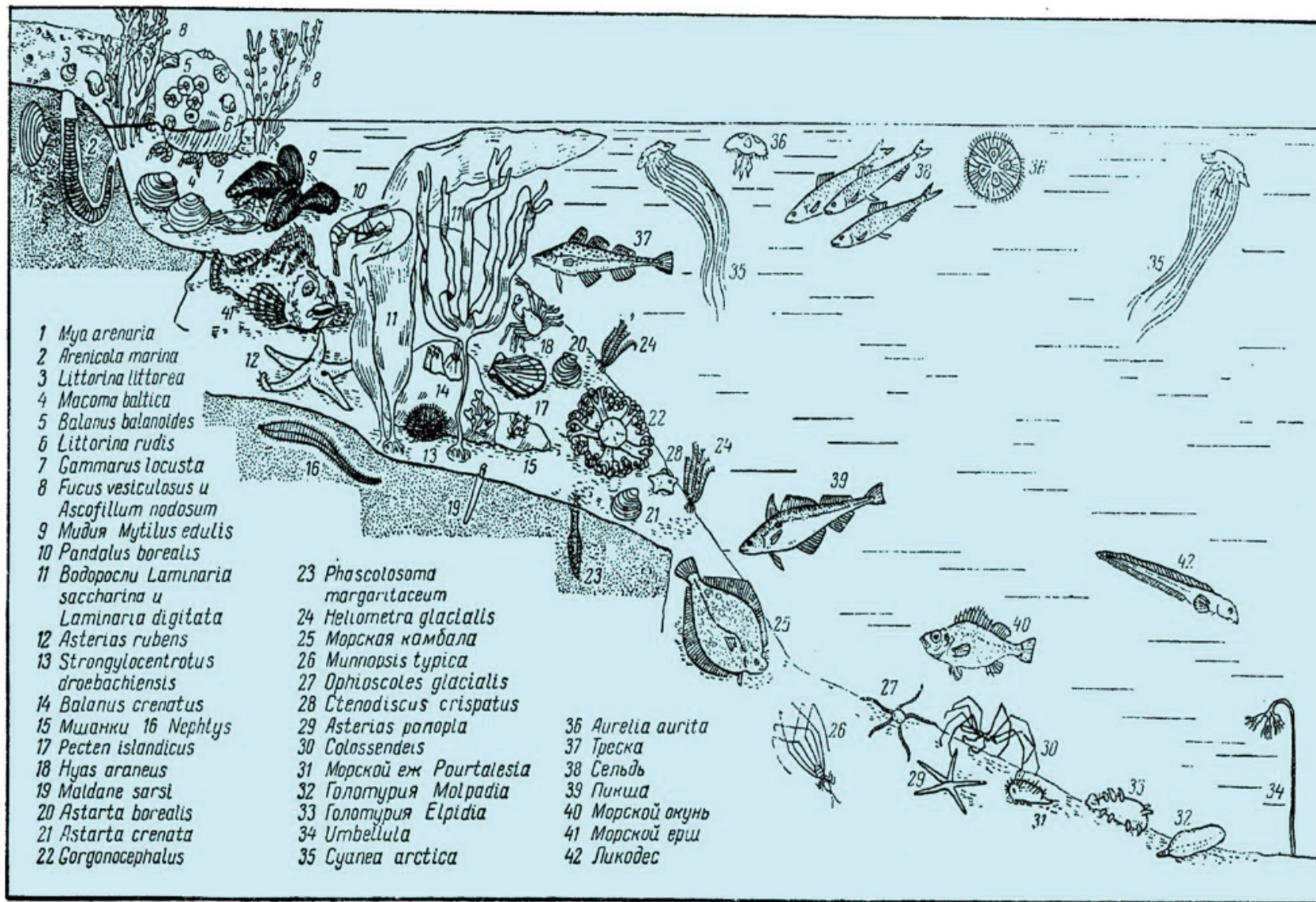


Рис. 3.46. Распределение доминирующих форм гидробионтов на шельфе Баренцева моря [Зенкевич, 1963].

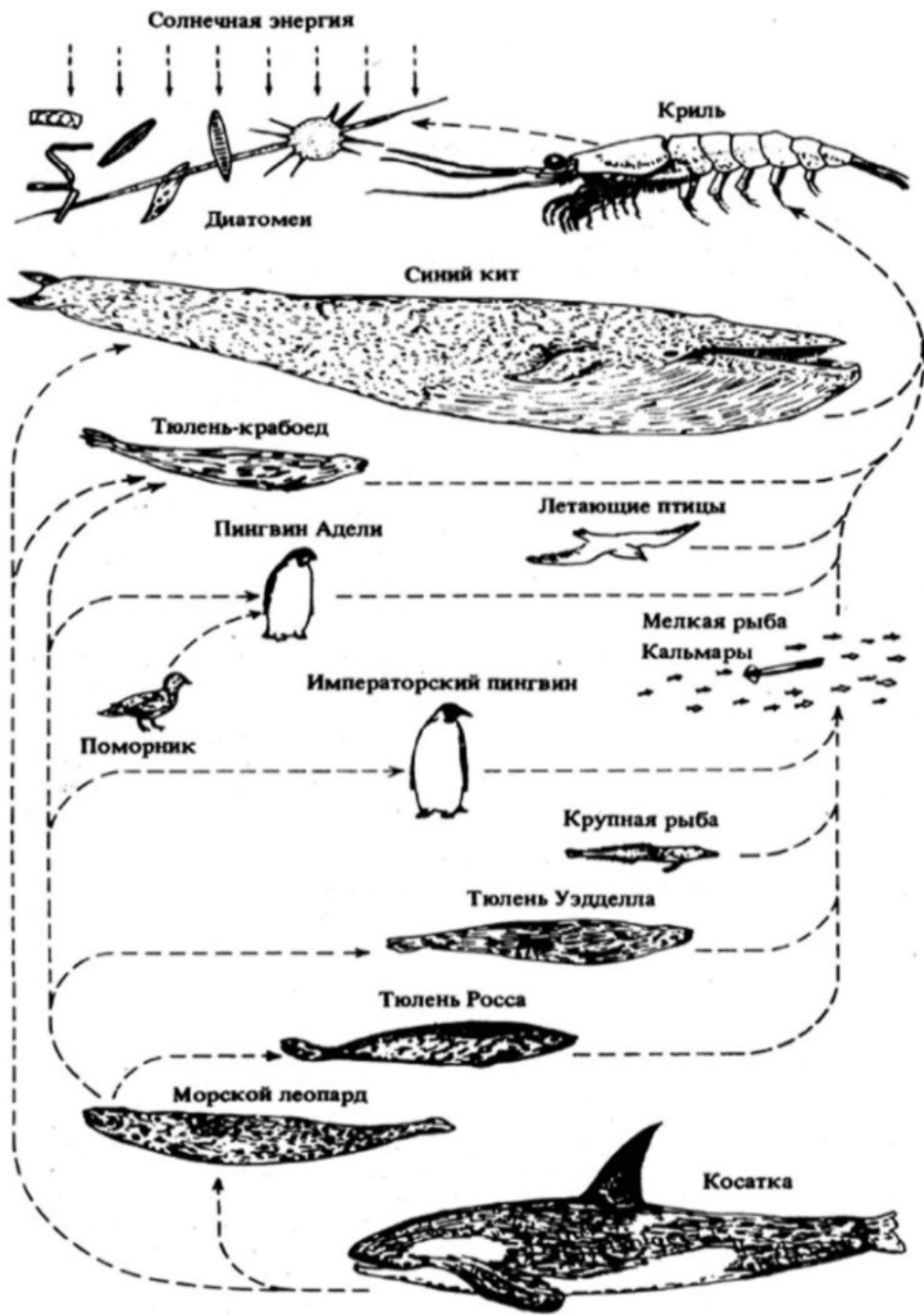


Рис. 3.47. Главные звенья пищевой цепи в Южном океане [Atlas of the Oceans, s. a.]

Субантарктическая зона лежит между 50–70° ю. ш. и охватывает воды Южного океана, его основная характерная черта — гигантское циркумполярное течение, опоясывающее Антарктиду.

Весной, с усилением солнечной радиации, начинается массовое развитие диатомовых водорослей. Фитопланктоном кормится зоопланктон. Исключительно важное значение в пищевых цепях Южного океана имеют довольно крупные рачки эвфаузииды (криль) длиной 2–4 см, которым питаются рыбы (нототения, путассу), киты, ластоногие и птицы (рис. 3.47).

Биомы умеренного пояса. Характерной особенностью умеренного пояса в северной Атлантике и северной части Тихого океана являются системы течений, образующих кольца циклонических круговоротов. С последними связаны:

- крупные апвеллинги;
- обогащение поверхностных вод биогенными солями;
- повышенная биологическая продуктивность.

В северной Атлантике циклонический круговорот (против часовой стрелки) образован у берегов Европы идущими с юго-запада струями теплого Северо-Атлантического течения, у берегов Северной Америки — идущими с северо-востока струями холодных Восточно-Гренландского и Лабрадорского течений. В северной части Тихого океана циклонический круговорот образуют теплое Аляскинское течение на востоке и холодные Камчатское и Курильское на западе.

Благодаря течениям структура умеренного пояса в Атлантическом и Тихом океанах резко асимметрична: южная граница субарктической зоны вдоль берегов Северной Америки опускается до 45° с. ш., а у берегов Европы она отсняется почти до 73° с. ш. Аналогичная картина наблюдается в умеренном поясе Тихого океана. Циклонические апвеллинги способствуют подъему богатых биогенами глубинных вод, что обеспечивает высокую продуктивность жизни. Здесь расположены основные промыслы рыб (рис. 3.48), беспозвоночных и водорослей.

Климат и гидрологические условия умеренных широт весьма контрастны у северных и южных границ. Это дает основание подразделить умеренный пояс в Северном полушарии на бореальную и неморальную зоны. В Южном полушарии умеренный пояс представлен одной натальной зоной.

Бореальная зона охватывает акватории Атлантического и Тихого океанов, ограниченные изотермами 10 и 15°С (рис. 3.39). Характерной чертой этой зоны являются пышные заросли бурых водорослей: на литорали — фукусовых (рис. 3.49), в сублиторали — ламинарии (рис. 3.50), гигантского макроцистиса (рис. 3.51) и др.

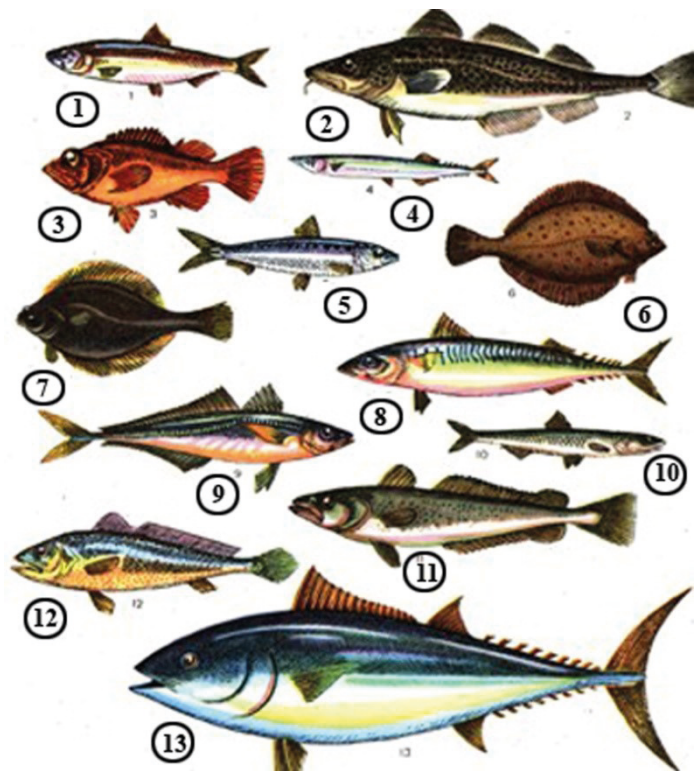


Рис. 3.48. Промысловые рыбы умеренного пояса
[Atlas of the Oceans, s. a.]

1 — сельдь-черноспинка; 2 — треска; 3 — окунь морской;
4 — сайра; 5 — сардина желтоперая; 6 — камбала морская; 7 —
камбала дальневосточная; 8 — скумбрия; 9 — ставрида; 10 —
анчоус; 11 — мерлуза; 12 — горбыль желтый; 13 — тунец.



Рис. 3.49. Сбор фукусовых водорослей (*Fucus, Pelvetia*) на литорали Белого моря [фото К. М. Петрова].



Рис. 3.50. Ламинария японская (*Laminaria japonica*) у берегов Южного Сахалина
[Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001]

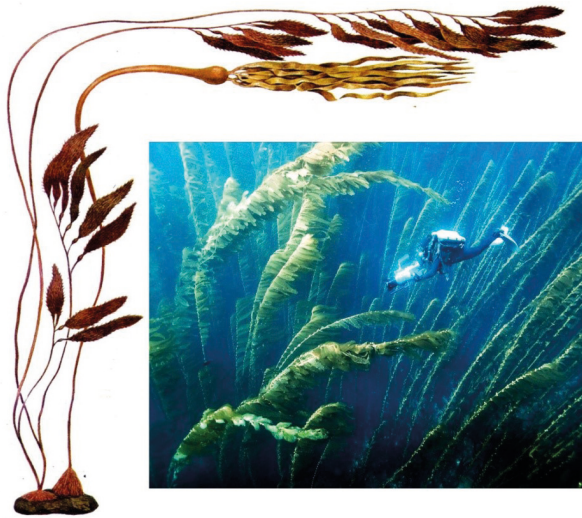


Рис. 3.51. Макроцистис (*Macrocystis*) у берегов Калифорнии [Атлас промысловых беспозвоночных..., 2001].



Рис. 3.52. Группировка губок, восьмилучевых кораллов и гидроидов в бореальной зоне Тихого океана [Атлас беспозвоночных..., 1955].

Сублитораль бореальной зоны характеризуется донными сообществами как бурых водорослей, так и огромным разнообразием беспозвоночных. В прибрежных водах Командорских островов, по описанию Е. Ф. Гурьяновой [Атлас беспозвоночных..., 1955], густые подводные леса, поднимающиеся до поверхности моря с глубины 20–30 м, образованы ламинарией, громадными, достигающими нескольких десятков метров (максимум до 300 м) макроцистис, нереоцистис и др.

Водоросли, особенно их ризоиды, буквально сплошь усажены сидячими формами беспозвоночных — мшанками, губками, актиниями, асцидиями, серпулидами и др. В зарослях макрофитов скрываются котики и морские бобры, питающиеся богатейшей фауной беспозвоночных.

На глубине 40–60 м заросли водорослей сменяются колониями мягких кораллов, губок, окрашенных в яркие цвета. В состав сообществ входят также актинии, мшанки, асцидии. Животные иногда сидят в несколько слоев, образуя толстый живой сплошной покров на скалах. Под камнями — клубки червей, голотурии, рачки и пр. (рис. 3.52).

В промысловый комплекс бореальной зоны входят: сельдь, окунь морской, камбала, треска, палтус, кроме того, в Атлантическом океане — пикша, сайра, зубатка, бельдюга, мойва, семга и др., в Тихом океане — минтай, навага, лососевые и др.

Неморальная зона охватывает акватории Атлантического и Тихого океанов, ограниченные изотермами 15 и 20 °С (рис. 3.39). В сообществах макрофитов в сублиторали среди бурых водорослей доминирующую роль начинают играть *Sargassum*, *Cystozeira* (рис. 3.53), увеличивается разнообразие красных водорослей.

Характерными представителями промыслового комплекса неморальной зоны являются скумбрия, ставрида, сардина, кроме того, в Атлантическом океане — макрелешука, кефаль, шпрот и др., в Тихом океане — анчоус, акулы, сайра и др.

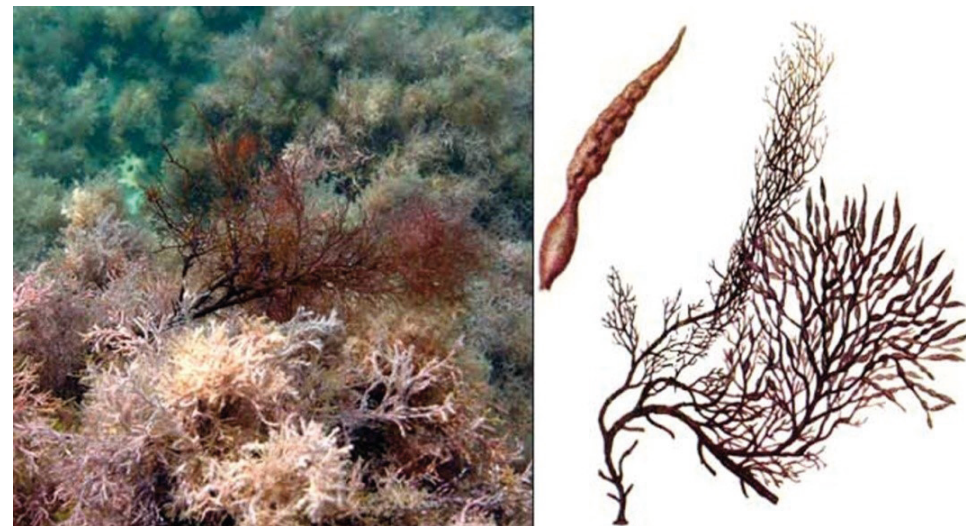


Рис. 3.53. Заросли цистозиры (*Cystozeira barbata*) в Черном море [фото К. М. Петрова].

Нотальная зона в Южном полушарии охватывает акватории Южного океана, опоясывающие Антарктиду, ограниченные изотермами 10 и 20 °С (рис. 3.39). Преобладающие здесь западные ветры создают общее течение поверхностных вод на восток — Западный дрейф или Антарктическое циркумполярное течение. Это одна из наиболее продуктивных акваторий Мирового океана, обеспечивающая богатые запасы промысловых рыб, к которым относятся: мерлуза, шпрот, макрорус, анчоус, скумбрия, ставрида, карась морской, луфарь и др.

Биомы теплого пояса. Теплый пояс охватывает акватории между тропическими широтами с температурами выше 20 °С. Природные зоны различаются здесь не по температурным градиентам, а по *циркуляционным особенностям*. Устойчивая система ветров (пассатов), вызываемая движением воздушных масс от центров высокого атмосферного давления к ложбине низкого давления, вытянутой вдоль экватора, создает пассатные течения в океане, движущиеся на запад.

В «корнях» пассатов, у западных краин материков, происходят сгон поверхностных теплых вод и подъем холодных глубинных вод, богатых биогенами, обеспечивающих высокую продуктивность акваторий. У противоположных берегов океана пассаты осуществляют нагон теплых поверхностных вод. Проходя над океаном, воздушные массы насыщаются влагой, поэтому западные побережья океанов характеризуются влажным климатом. Однако биологическая продуктивность вод низкая. Сильная инсоляция препятствует развитию растений и животных на рубеже суши и моря, сообщества гидробионтов литорали практически отсутствуют.

Постоянный нагон теплой воды у западных краин океанов является причиной образования мощных *компенсационных течений*. В Атлантическом океане это Гольфстрим, в Тихом — Куроисио. Под воздействием силы Кориолиса течения отклоняются на восток. Таким образом формируются гигантские круговороты, направленные по часовой стрелке в Северном полушарии и против часовой стрелки — в Южном.

Тип циркуляции в таких круговоротах антициклонический: вода с периферии собирается к центру и затем погружается, это явление называется *даунвеллингом*. Нисходящие токи уносят с поверхности органические остатки и вместе с ними питательные вещества. В результате воды тропических широт — одни из самых бедных жизнью в Мировом океане. Это океанические пустыни. Они характеризуются высокой прозрачностью, до 40–60 м, и глубоким синим цветом.

В Индийском океане и азиатском секторе Тихого океана, находящихся под воздействием *муссонной циркуляции*, ярко выражена сезонная смена на-

правления ветров. Летом возникает устойчивый поток воздуха с океана на сушу — летний муссон. Он приносит влажный воздух, обильные дожди. Зимой формируется зимний муссон, направленный с суши в океан.

Смена ветра оказывает влияние на направление муссонных течений, особенно заметное в северной части Индийского океана: Сомалийское течение вдоль берегов Африки летом направлено на северо-восток (в это время оно сгонное, сопровождается апвеллингом, высокой продуктивностью и рыбностью), зимой — на юг (в это время оно нагонное, продуктивность и рыбность падает).

Промысловый комплекс тропических широт характерен для всего теплого пояса — это сардинелла, анчоус, рифовые окуни, акулы, скаты, тунцы, марлины, корифэны, летучие рыбы.

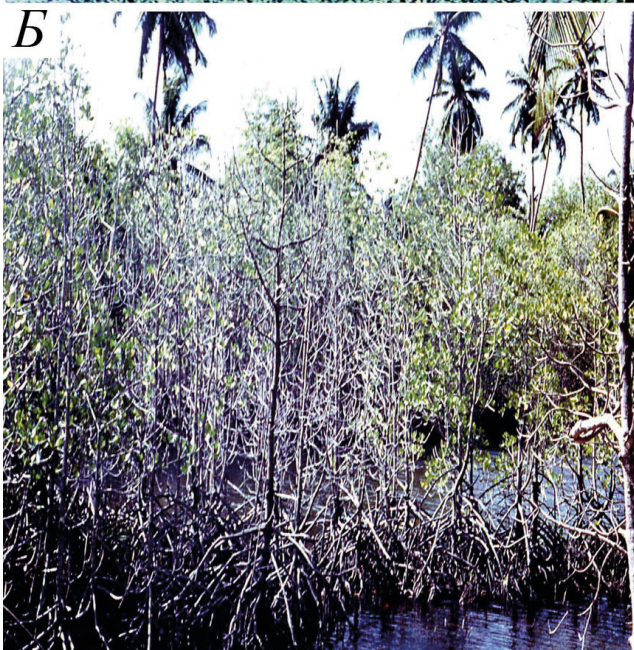
Экваториальная зона. Вдоль термического экватора располагается ложбина низкого атмосферного давления — зона затишья между пассатными ветрами Северного и Южного полушарий. Ее характерной особенностью является мощное направленное на восток межпассатное течение, часто называемое *Экваториальным противотечением*. В этой зоне происходит подъем глубинных вод, богатых питательными веществами, что обуславливает их высокую продуктивность.

Промысловый комплекс экваториальной зоны по составу аналогичен названному выше при характеристике тропических зон, однако по количеству рыбы намного богаче. Экваториальная зона — один из важнейших районов мирового рыболовства.

На мелководьях теплого пояса (тропической и экваториальной зон) формируются два типа биомов, заслуживающих специального рассмотрения — это *мангровые болота* и *коралловые рифы*.

Мангры, или мангровы, образованы наземными растениями, которые выдерживают соленость открытого моря. Зеленой стеной встают они из морских вод вдоль отмельных берегов. Во время прилива над водой возвышаются лишь кроны деревьев, а при отливе обнажается густая сеть корней (рис. 3.54).

Мангры образованы немногими видами, относящимися к трем семействам: *Rhizophoraceae*, *Combretaceae* и *Verbenaceae*. Наиболее характерному представителю мангр — ризофоре — свойственно живорождение. Семена прорастают еще на дереве: на ветвях образуется готовая рассада с сигаровидными корнями, достигающими в длину 20–30 см. Во время отлива такой проросток вонзается в илистый грунт, быстро закрепляется и дает начало новому растению. Унесенные течением проростки могут совершать длительные (до года) путешествия, сохраняя жизнеспособность. Этим объясняется широкий ареал мангр на тропических побережьях.



Коралловые рифы являются одной из наиболее ярких достопримечательностей морей теплого пояса. Их ареал не выходит за пределы вод, температура которых не опускается ниже 20°C.

Рифообразующие (герматипные) кораллы — это колониальные кишечнополостные животные (тип Coelenterata), относящиеся к отряду мадрепоровых (Madreporaria). Риф строится благодаря биологическому связыванию из морской воды карбоната кальция коралловыми полипами. Живой коралловый риф — это сочетание биологической и геологической структур, образовавшихся в результате жизнедеятельности многих организмов. Наряду с кораллами в образовании рифа важную роль играют известковые водоросли.

Ч. Дарвин впервые выделил три типа рифов: барьерные, окаймляющие и атоллы. Он же выдвинул гипотезу происхождения атоллов, которая в наши дни блестяще подтвердилась. Атоллы — рифы, имеющие вид кольца или подковы с центральной лагуной внутри. Подобно жемчужным ожерельям они светятся в темно-синих водах океана (рис. 3.55).

Согласно Ч. Дарвину, развитие атолла начинается с берегового рифа, окаймляющего остров. Последний обычно представляет собой вулканический конус, поднимающийся из глубин океана. В результате жизнедеятельности герматипных организмов на береговом склоне риф начинает разрастаться в сторону моря. Однако после того, как активная вулканическая деятельность прекращается, остров под действием силы тяжести начинает погружаться в земные недра. Кораллы же по мере опускания дна успевают надстраивать риф до уровня поверхности моря.

На этой стадии коралловые постройки окружают остров сплошным или прерывистым кольцом, и между барьерным рифом и островом образуется лагуна. Дальнейшее опускание острова приводит к его полному исчезновению, и тогда на поверхности остается лишь рифовое кольцо — атолл с внутренней лагуной (рис. 3.56).

Коралловые рифы — настоящие оазисы жизни среди пустынных тропических вод (рис. 3.57). Наряду с дождевыми тропическими лесами они относятся к наиболее продуктивным экосистемам Земли.

Любопытен парадокс богатства жизни в водах тропических морей, бедных питательными солями. Он объясняется симбиозом коралловых полипов с водорослями. Жизнь грандиозных рифов полностью зависит от одноклеточных пиропитовых водорослей (*Symbiodinium microadriaticum*), селящихся в тканях полипов-рифостроителей. Продукты фотосинтеза водорослей напрямую используются полипами. Ночью коралловый полип, как животное, переходит на питание планктоном, и продукты его пищеварения служат источником биогенных солей для водорослей. Физиологическая связь между герматипными кораллами и симбиотическими водорослями настолько велика, что ни те, ни другие в природных условиях не могут жить самостоятельно. Недаром К. Линней включал кораллы в отряд *Lithophyta*, что значит «камени-растения».

Известный эколог Ю. Одум (1975) пишет, что человек многому может научиться на примере коралловых рифов, в частности, как повторно использовать те или иные продукты и как преуспеть в мире со скудными ресурсами.

Рис. 3.54. Мангры [фото К. М. Петрова].

А — общий вид; Б — во время отлива с обнажившейся густой сетью корней.



Рис. 3.55. Атоллы в Тихом океане. Космическое изображение

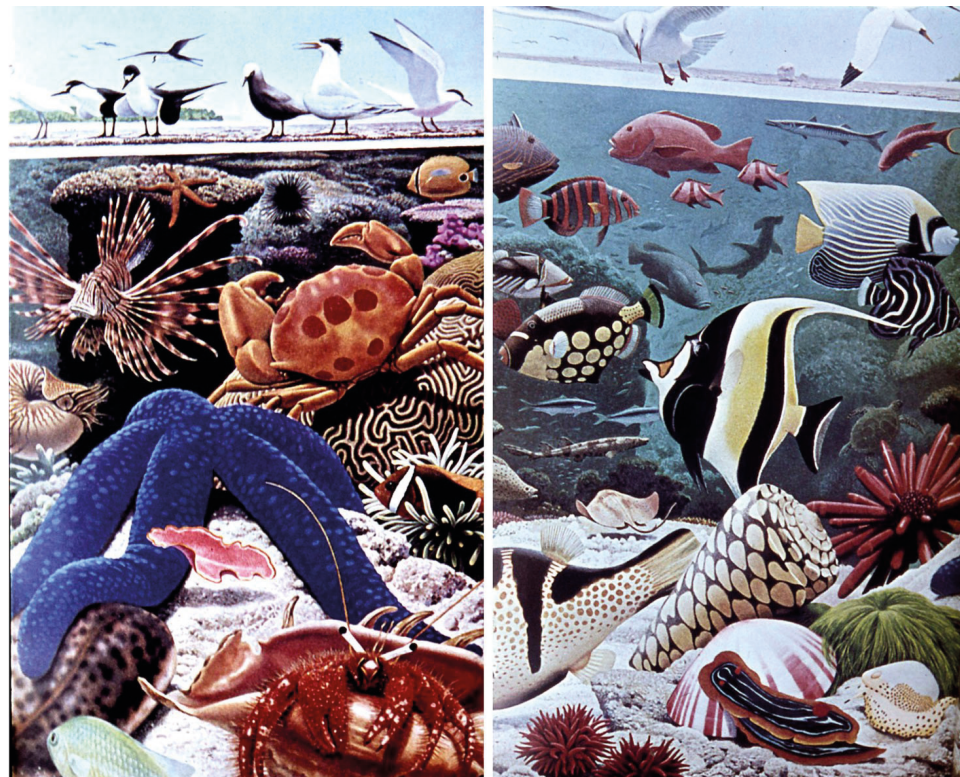


Рис. 3.57. Мир коралловых рифов [Кусто, Паккале, 1982]

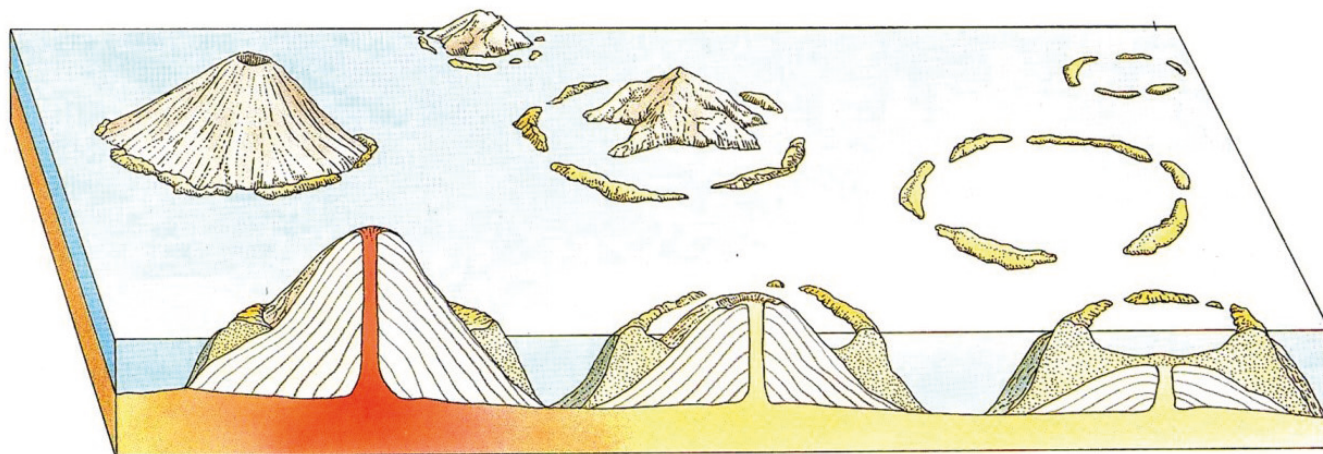


Рис. 3.56. Образование атолла по Ч. Дарвину

3.5. УЯЗВИМЫЕ ЗВЕНЬЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ МИРОВОГО ОКЕАНА

В экологической структуре Мирового океана выделяются *контактные зоны*:

- океан — суша;
- поверхность океана — атмосфера;
- океан — его дно.

Для этих зон характерны как максимальная напряженность физико-географических и биологических процессов, так и повышенная активность хозяйственной деятельности человека, в результате чего контактные зоны становятся *уязвимыми звеньями, угрожающими экологической системе океана в целом*.

Рассмотрим своеобразие природных процессов в контактных зонах океана, выделяя антропогенные нарушения, которые имеют негативные последствия.

Контакт океана с сушей. В прибрежных мелководьях, занимающих 13% площади океанов, продуцируется 40% органического вещества; здесь вылавливается более 90% рыбы. Огромная масса веществ, в том числе промышленных, сельскохозяйственных и бытовых отходов, поступает на мелководья с береговым стоком, замыкающим большой круговорот воды (рис. 3.58). Это зона наиболее активного антропогенного воздействия. Около 65% населения Земли живет в пределах 500 км от морских побережий; около 50% городов с населением более 1 млн человек расположено около устьев рек и заливов океанов.

Твердый сток при впадении рек в море осаждается лавинно, так что до 90% веществ, выносимых с суши, остается в пределах мелководий и в океан не поступает. Таким образом, морские мелководья являются *глобальной геохимической ловушкой*, задерживающей большую часть веществ, сносимых с континентов.

Морские мелководья — область сгущения жизни, и на их долю приходится основная масса рыбы и морепродуктов, употребляемых человеком в пищу. Относительная *замкнутость биохимической системы* морских мелководий делает последние особенно уязвимыми и в отношении нарушения экологии гидробионтов, и в отношении биоаккумуляции веществ, опасных для человека.

Особую проблему создает переудобрение морских мелководий, вызываемое избытком растворенных в воде питательных солей. Последние попадают в море в результате смыва с полей минеральных удобрений. Парадокс

состоит в том, что в то время как биопродуктивность большинства морских экосистем сдерживается недостатком биогенных солей, человек навязывает традиционно малопродуктивным морским экосистемам избыточное минеральное питание. Экосистемы отвечают на это сначала бурной вспышкой биопродуктивности специфических групп гидробионтов, а затем их гибелью. Уязвимым звеном становится *быстрое потребление кислорода*. Без растворенного в воде кислорода гибнут практически все животные морских мелководий (рис. 3.59). Разложение трупов ведет к сероводородному заражению, которое завершает превращение прибрежных экосистем в черную зловонную мертвую зону.

В пределах морских мелководий выделяется еще более узкая контактная полоска — *береговая зона*. Важную роль в формировании берегов играет вдольбереговой поток наносов: там, где он не насыщен, образуется дефицит наносов — берега разрушаются морем.

Казалось бы, на современном этапе тектонического развития планеты, когда «раствор гипсометрических ножниц» достиг максимальной величины, можно было бы ожидать поступления с суши в береговую зону огромного количества обломочного материала, насыщение потока наносов и широкое развитие пляжей. Сама природа создала гигантский цех строительных материалов, который, как надеялись, с лихвой может обеспечить нужды быстро развивающихся портово-промышленных комплексов и песком, и гравием, и галькой. Однако этого не происходит, и на изъятие человеком рыхлых наносов из береговой зоны море отвечает катастрофически быстрым разрушением берегов. Если человек выбирает отсюда рыхлый материал, это неминуемо ведет к разрушительным последствиям: исчезают пляжи, а вместе с ними дороги и строения (рис. 3.60). Возникает необходимость проведения дорогостоящих мероприятий по защите инфраструктуры портово-промышленных комплексов от волн.

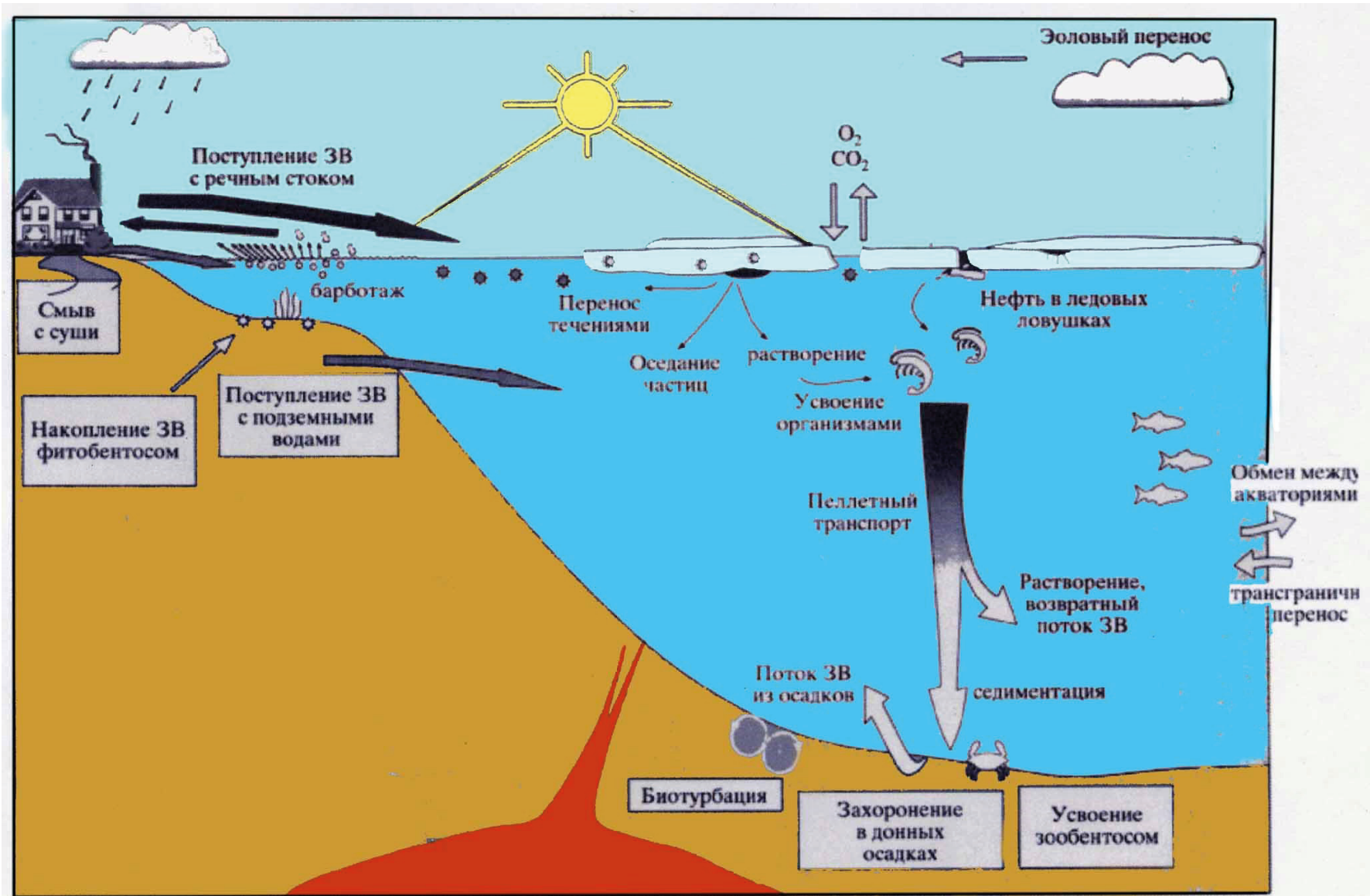
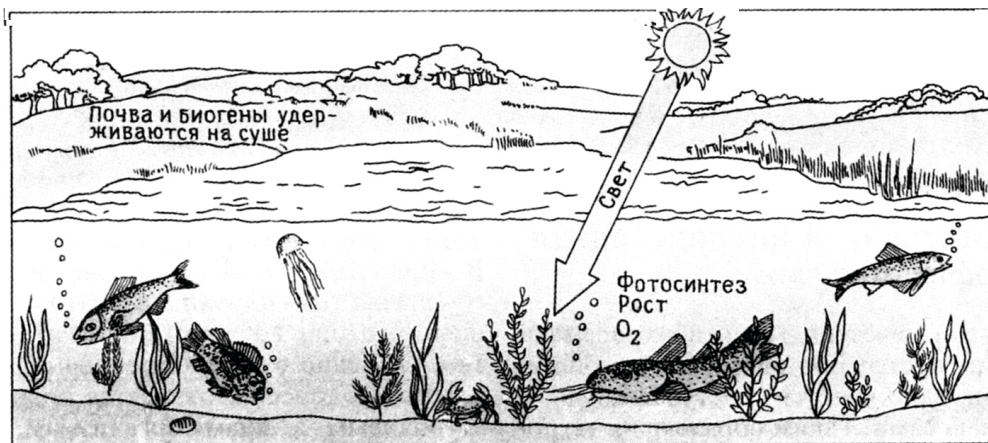


Рис. 3.58. Основные источники загрязнения береговой зоны загрязняющими веществами (ЗВ) [Айбулатов, Артюхин, 1993].



А



Б



Рис. 3.59. Негативные экологические последствия эвтрофикации береговой зоны по Б. Небел



Рис. 3.60. Волновое разрушение берегов в условиях дефицита наносов [фото К. М. Петрова].



Рис. 3.61. Разлив нефти в результате аварии танкера [Atlas of the Oceans, s.a.].



Рис. 3.62. Срединно-океанический хребет в Атлантическом океане [Atlas of the Oceans, s. a.].

Контакт океана с атмосферой. Поверхность контакта океана с атмосферой может рассматриваться широко, тогда к ней относится *вся доступная солнечным лучам фотическая зона*, или узко, тогда это *поверхностная пленка и первые сантиметры воды*.

Одним из главных загрязнителей поверхности океана являются нефть и нефтепродукты. Экологической катастрофой грозят аварии супертанкеров, перевозящих по несколько сот тысяч тонн нефти (рис. 3.61). Но основная масса нефтепродуктов поступает в океан с суши. Около 60% загрязнений дает автотранспорт. Это мытье в ручьях автомашин, слив в них бензина и масла.

Капля бензина создает на поверхности воды круг пленки диаметром 30 см. Мальку рыбы, едва он появился из икринки, чтобы заполнить плавательный пузырь, необходимо сделать глоток воздуха. Малек поднимается к поверхности, но там нефтяная пленка. Малек делает глоток — и погибает.

В последние годы большое значение в загрязнении Мирового океана придается *атмосферному переносу*. По экспериментальным данным, среднегодовой поток пыли на поверхности Тихого океана в его экваториальной части составляет 15–30 мкг/м². Атмосферные потоки переносят на десятки тысяч километров в газообразной фазе или во взвешенном состоянии свинец, ртуть и другие тяжелые металлы, а также используемые в сельском хозяйстве ядохимикаты и другие загрязняющие вещества.

Контакт океана с его дном. Срединно-океанические хребты, а точнее — рифтовые разломы, образующиеся в результате расхождения литосферных плит, занимают ключевое положение в геохимии океана. Здесь на глубине около 4000 м при давлении 400 атмосфер происходит постоянный контакт расплавленной магмы с холодными придонными водами. Срединно-океанические хребты — это мощные химические реакторы, где во взаимодействии вступают атомы всех известных элементов, находящихся в земной коре (рис. 3.62).

О масштабах геохимических процессов можно судить по тому, что протяженность этого «реактора» около 800 тыс. км, а весь объем океанической воды проходит через него в течение 3 млн лет.

Глубокие трещины (рифты) можно сравнить с ранами в тонкой земной коре, через которые сочатся вязкие потоки лавы. Застывая в холодной воде, они превращаются в причудливые нагромождения. Холодная придонная вода (ее температура даже в тропических широтах едва превышает 0 °С) проникает сквозь пористые вулканические породы, нагревается и под большим давлением устремляется назад к поверхности в виде подводных гейзеров — *гидротерм*, получивших название «черных курильщиков» (рис. 3.63).

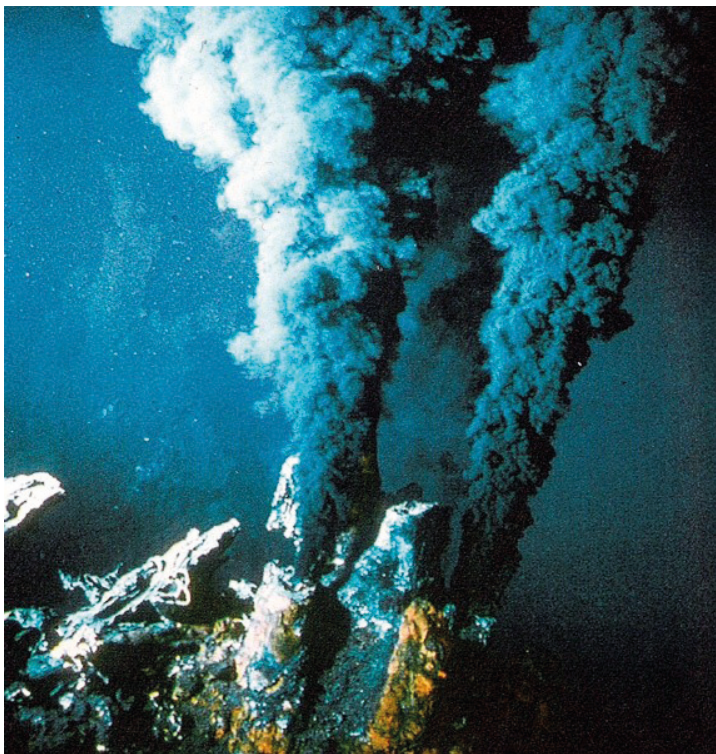


Рис. 3.63. Гидротермы — «черные курильщики» [Галкин, 2002].



Рис. 3.64. Сообщество вестиментифер *Riftia*, приуроченное к действующему гидротермальному источнику [Галкин, 2002].

Гидротермы напоминают промышленный ландшафт с лесом труб металлургических и химических заводов, из которых валит ядовитый дым. Такая картина на суше стала символом экологической катастрофы. Однако в глубинах океана именно гидротермы в условиях полного мрака и холода благодаря хемосинтезирующим бактериям служат животворными источниками, создающими оазисы жизни. Вблизи горячих источников кишат бесчисленные черви и червеобразные существа — вестиментиферы (рис. 3.64), лежат кукумарии, ползают крабы, кружат рои креветок. Скалы облеплены крупными, величиной с большую тарелку, двустворчатыми моллюсками.

Ключ к разгадке тайны богатой органической жизни находится в высоких концентрациях в водах гидротерм сероводорода и метана. Миллиарды хемосинтезирующих бактерий питаются этими ядовитыми соединениями. Высокая биологическая продуктивность жизни обусловлена прежде всего симбиозом животных с хемосинтезирующими бактериями: бактерии, наполняющие ткани животных, синтезируют органические соединения и вводят питательные вещества непосредственно в клетки. Когда горячий источник иссякнет (он существует несколько десятков лет), ледяные, погруженные в вечный мрак глубины вновь становятся безжизненными.

С «черными курильщиками» связано формирование обширного класса рудных гидротермальных месторождений. Поднимаясь из недр, гидротермы насыщаются не только метаном, сероводородом, но и сернистыми соединениями металлов, главнейшими из которых являются железо, цинк, медь, молибден, серебро, свинец, кобальт, марганец, ванадий, мышьяк и др. По сути дела, «дым» — это настоящая жидкая руда.

При контакте гидротермальных растворов с холодной придонной водой происходят интенсивные геохимические реакции, в результате которых многие минералы выпадают в осадок. В итоге гидротермальный источник обрастает осадочными породами, образующими гигантские конусы высотой до 50–70 м (рис. 3.65). Отложения гидротерм представляют собой весьма богатые полиметаллические руды.

Итак, дно океана — это *мощный геохимический фильтр*, связывающий тяжелые металлы, поступающие из недр. Инженеры пытаются решить вопрос о промышленной разработке металлоносных осадков. Возникает опасение, что такого рода деятельность нарушит работу геохимического фильтра, и тогда концентрация тяжелых металлов в водах океана быстро возрастет, что представляет опасность как для гидробионтов, так и для человека.

Темы рефератов

1. Физико-географический процесс как фактор формирования биологической структуры океана.
2. Подразделения арены жизни в океане, понятие о биогеоценозе.
3. Ландшафтный подход к изучению биологической структуры морских мелководий.
4. Единицы вертикального и горизонтального подразделения ландшафтов морских мелководий.

5. Зональные типы биомов Мирового океана.
6. Уязвимые звенья экологической системы Мирового океана.

Рекомендуемая литература

1. Богданов Д. В. Региональная физическая география Мирового океана. М., 1985. 176 с.
2. Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., 1963. 740 с.
3. Лебедев В. Л., Добровольский А. Д., Марков К. К. Физико-географическое районирование // География Мирового океана. Тихий океан. Л., 1981. С. 115–128.
4. Петров К. М. Биogeография океана: учебник. 2-е изд., испр. М., 2008. 328 с.
5. Петров К. М. Подводные ландшафты: теория, методы исследования. Л., 1989. 126 с.



Рис. 3.65. Гигантский конус, образованный отложениями гидротерм. У основания конуса изображена для масштаба подводная лодка «Alvin» [Галкин, 2002].

Часть 4. БИОСФЕРА И ЦИВИЛИЗАЦИЯ

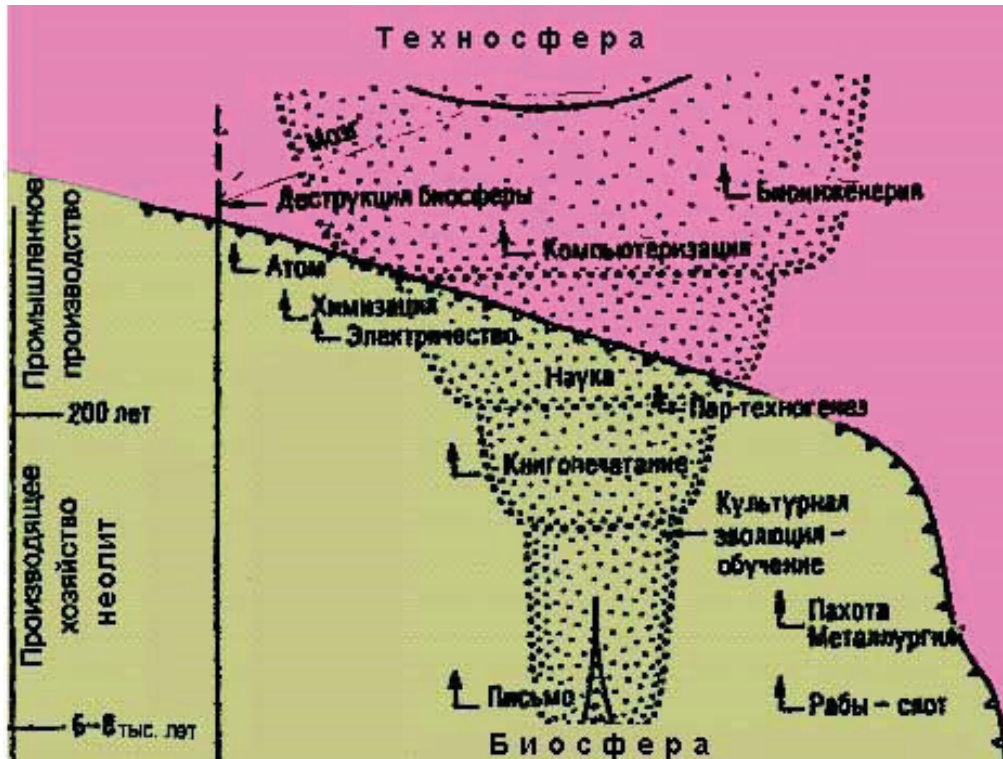


Рис. 4.1. Преобразование биосферы (оливковый фон) в техносферу (малиновый фон) по В. А. Зубакову.

Возраст биосферы соотносится с геологическим возрастом Земли, тогда как время формирования цивилизаций исчисляется несколькими тысячелетиями.

Эволюция биосферы происходила при относительно равном потреблении энергетических ресурсов и «безотходном» круговороте веществ; средообразующие функции жизнедеятельности организмов способствовали поддержанию благоприятной среды обитания. Развитие цивилизации ведет к замещению биосферы техносферой (рис. 4.1).

В техносфере происходит быстро увеличивающееся потребление в основном невозобновимых источников энергии и ресурсов; увеличивается масса твердых, жидких и газообразных отходов, загрязняющих окружающую среду. Растет угроза экологического кризиса.

4.1. КОНЦЕПЦИЯ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ И ГЕОЭКОЛОГИЯ

В Рио-де-Жанейро на уровне глав государств и правительств в 1992 г. проходила Конференция ООН по окружающей среде и развитию, которая констатировала невозможность движения развивающихся бедных стран по пути, которым пришли к своему благополучию развитые богатые страны. Признано, что эта модель ведет к катастрофе: Земля не выдержит столь мощного потребления ее ресурсов и загрязнения окружающей среды.

На последующих конференциях, проводившихся каждые десять лет, отмечалось, что угроза экологического кризиса продолжает увеличиваться. В связи с этим была предложена концепция «устойчивого развития». Однако понятие «устойчивое развитие» (sustainable development, англ.), широко вошедшее в обиход в русскоязычной литературе, весьма неточно передает значение термина *sustain* — поддерживать, подкреплять. Более точный перевод — поддерживающее или *сбалансированное* развитие. Впрочем, в современном мире, разделенном противоречиями, сбалансированное развитие разных государств практически не осуществимо.

Исследования отрицательных последствий взаимодействия общества и природы призвано осуществлять новое научное направление — геоэколо-

Природно-хозяйственные системы –
объект геоэкологических исследований

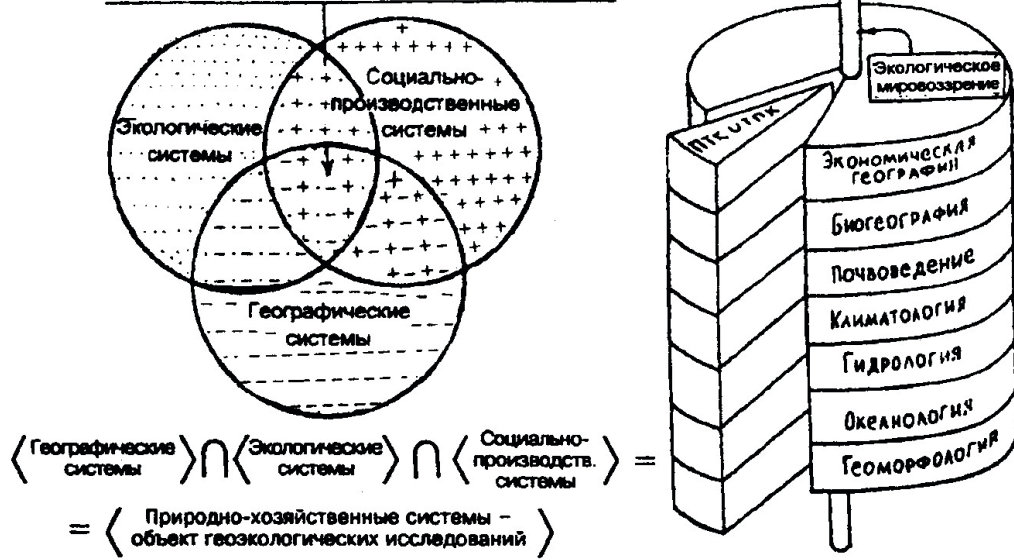


Рис. 4.2. Объект геоэкологических исследований [Петров, 2004].

гия [Основы геоэкологии, 1994; Петров, 2004], наука о взаимодействии географических, биологических (экологических) и социально-производственных систем.

Особое внимание геоэкология обращает на отрицательные последствия хозяйственной деятельности человека, разработку рекомендаций по рациональному природопользованию и охране природы. Систему географических наук можно изобразить в виде стопки дисков, где каждый диск — частная географическая дисциплина (рис. 4.2). Осью, связующей всю стопку, являются идеи докучаевской географии, а в современных условиях — *экологическая парадигма*. Сегмент, вырезанный из стопки, — это региональный объект геоэкологических исследований. Он включает природно-территориальный комплекс (ПТК) с присущими ему биоценозами и природно-хозяйственную систему (ПХС) с ее социально-экологическими проблемами.

Требуется уточнения вопрос о соотношении таких направлений общей геоэкологии, как ландшафтная экология и социоэкология. Подобно тому, как мы, ратуя за единство географий, все же признаем самостоятельность объектов и методов физико-географических и экономико-географических исследований, в общей геоэкологии также выделяются два направления — геоэкология и социоэкология, ищущие пути гармонизации человеческой деятельности в конкретных географических условиях.

Итак, объектом геоэкологии на региональном уровне являются находящиеся во взаимодействии системы:

- географические;
- экологические (биологические);
- социосистемы (природно-хозяйственные).

В глобальном масштабе это *триединство географической оболочки, биосферы и техносферы*.

Данному определению геоэкологии соответствует методологический принцип равнозначности системообразующей роли элементов каждой группы множеств: гео-, эко- и социосистемы, которые взаимосвязаны и взаимно определяют друг друга. Из этого следует вывод о *географическом детерминизме* — социосистемы зависят от природных условий, в которых они формируются, и о *социальном детерминизме* — природные системы меняются под воздействием человеческой деятельности.

4.2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ВЫЗОВЫ

Наряду с научным анализом проблем взаимодействия общества и природы в средствах массовой информации поднялась волна алармизма, предупреждающего гибель не только человечества, но и биосферы в целом. Альтернативные положения сформулируем в виде тез и антитез. В качестве тезы приводится высказывание, завоевавшее популярность. Антитеза содержит противоположное мнение, которое требует обоснования. Основные идеи обоснования кратко изложены по каждой паре.

Теза: *Антропогенное воздействие на биосферу может привести к глобальной экологической катастрофе, гибели всего живого на Земле.*

Антитеза: *Антропогенное воздействие на природу может угрожать устойчивому развитию цивилизации, изменения в биосфере при этом не будут означать ее гибели.*

В современной науке возрос интерес к теории катастроф, начало которой было заложено трудами Ж. Кювье. Природные катастрофы в истории Земли теперь рассматриваются как непереносимое сопровождение так называемого нормального функционирования природных феноменов. Изменения условий существования, вызываемые космическими или земными факторами, неоднократно становились причиной массовой гибели организмов, но вместе с тем они вызывали усиленные мутации и вспышки видообразования (подробнее см. раздел 1.1). Таким «криогенным толчком» видообразования явилась ледниковая эпоха в плейстоцене, закончившаяся всего 12–10 тыс. лет назад. Она обогатила биоту тундровых, таежных, степных и других ландшафтов. С ней связано обособление из животного мира *Человека разумного*.

Теза о глобальной экологической катастрофе, связанной с антропогенным воздействием и гибелью всего живого на Земле, не является истинной. При существующих космических предпосылках в живом веществе биосферы заложены огромные резервы для самовосстановления и саморазвития. Что же касается людей, то здесь уже действуют разнообразные факторы, ограничивающие их численность. Важно добиться, чтобы этот процесс осуществлялся гуманными средствами и управлялся в интересах устойчивого развития.

Теза: *Антропогенный пресс охватывает всю биосферу и привносит качественно новые факторы воздействия на биоту.*

Антитеза: *Антропогенное воздействие на биосферу проявляется прежде всего на региональном и локальном уровнях; в глобальном масштабе оно не привносит качественно новых экологических феноменов.*

Пафос глобальности объясняется тем, что обитаемой частью планеты стала вся Земля. Однако заселение Земли и антропогенное воздействие на ее ландшафты весьма неравномерно. Объективно эти процессы следует оценивать как явления регионального или локального масштаба. Субъективно же отклик природы на антропогенный пресс воспринимается как глобальная экологическая катастрофа.

В развитых странах более 70% населения сосредоточено в городах, где возникновение экологических катастроф наиболее вероятно. Свои проблемы человек склонен рассматривать как глобальные. Драматизация экологической ситуации сродни тому, как оценивают горожане свое будущее, когда в одном доме протекает канализация, в другом происходит утечка газа, а из дворов неделями не вывозится мусор. И хотя эти явления локальны, люди говорят и будут говорить об обострении экологической ситуации в целом.

Антропогенное воздействие на биоту в глобальном масштабе не привносит качественно новых экологических феноменов. Однако на региональном и особенно на локальном уровне они могут иметь чуждый данным экосистемам характер и вызывать резкое усиление одних и ослабление других условий существования.

По закону обратной связи неконтролируемый рост населения, истощение природных ресурсов, прежде всего пищи, должны привести к сокращению его численности. Следует предвидеть, что экологические потрясения и связанная с ними гибель людей будут происходить прежде всего на «местной почве». Устойчивое развитие может быть достигнуто только на основе разрешения региональных и локальных экологических конфликтов.

Теза: *Ход эволюции закономерно направлен в сторону цефализации — всевозрастающей роли в поведении животных высшей нервной деятельности; Человеку разумному принадлежит главенствующая роль в биосфере.*

Антитеза: *Человек разумный — слепая ветвь эволюции; в биосфере существуют группы организмов, обладающие потенциальной возможностью мутагенного взрыва и порождения новых видов, способных противостоять экологическому стрессу, вызванному природными или антропогенными факторами.*

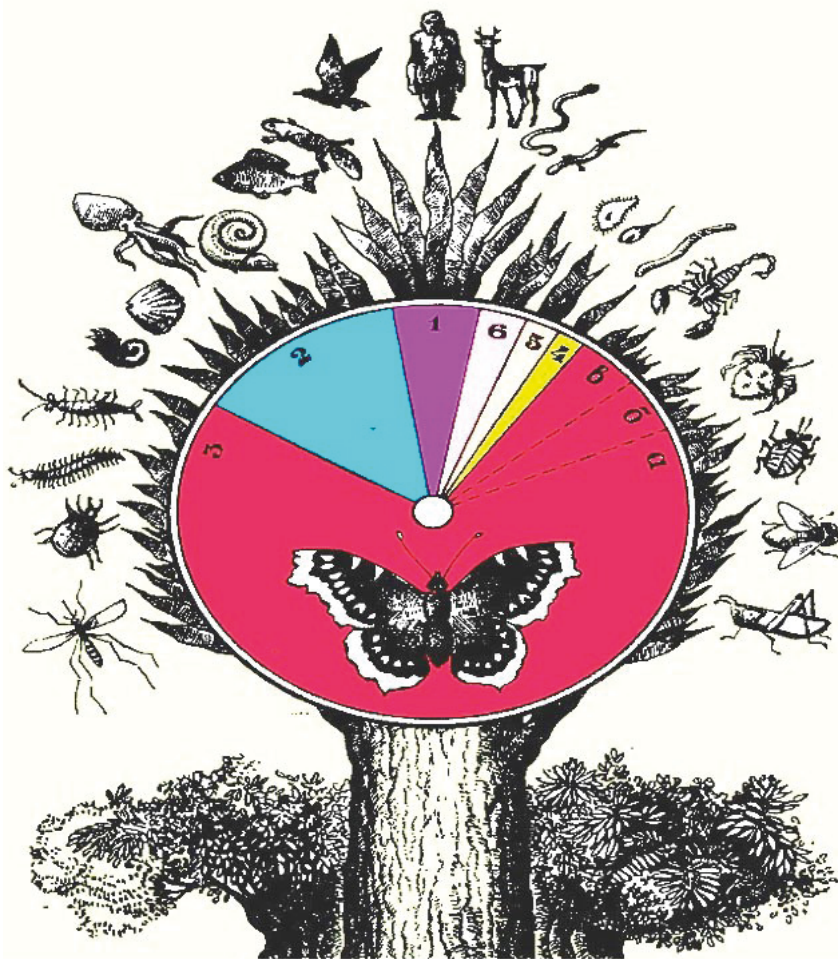


Рис. 4.3. Относительное число видов животных [Баландин, 1979].

1 — хордовые; 2 — моллюски; 3 — членистоногие (а — насекомые, б — паукообразные, в — ракообразные), 4 — черви; 5 — одноклеточные; 6 — прочие.

Анализ видового разнообразия современной биоты показывает, что приматы составляют ее ничтожную часть (рис. 4.3). Факторы естественного отбора в обществе подавлены этическими соображениями. В силу высокой биологической организации *Человек разумный* образует слепую ветвь эволюционного древа.

В спектре видов современной биоты среди животных резко доминируют членистоногие. Поведением последних управляет не высшая нервная деятельность, а сложная система инстинктов. Именно эта группа организмов обладает высокой потенциальной способностью мутагенного взрыва и формирования видов, способных противостоять экологическому стрессу. Среди них немало возбудителей новых болезней, вредителей и паразитов, наносящих урон человечеству. Борьба с ними является необходимым условием устойчивого развития общества.

Подчеркнем *положения (антитезы)*, которыми следует руководствоваться при выборе пути устойчивого развития:

1. В живом веществе биосферы заложены огромные резервы самовосстановления и саморазвития. Дестабилизация среды под воздействием антропогенного пресса угрожает устойчивому развитию общества, но не биосферы.
2. Путь решения проблем человечества должен начинаться с нормализации экологической ситуации на региональном и локальном уровнях.
3. *Человек разумный* — слепая ветвь эволюции. Его устойчивое существование требует постоянных усилий в борьбе с конкурентами. В биосфере существуют большие группы организмов, обладающие потенциальной возможностью мутагенного взрыва и порождения новых видов, в том числе вредных для человека.

Перечисленные положения показывают, что человечество должно заботиться о тех аспектах природопользования, которые могут обеспечить баланс между интересами общества и состоянием природы.

4.3. ГРЕЗЫ О НООСФЕРЕ

Одно из течений философии, рассматривающее органическое единство человека с Вселенной, известно под названием *космизма*. В русском космизме присутствуют представления о космосе как живом организме, находящемся в непрерывном взаимодействии с Творцом. Русские философы-космисты Н. Ф. Федоров, С. Н. Булгаков, К. Э. Циолковский и др. сыграли немаловажную роль в утверждении *ноосферной концепции* В. И. Вернадского [Стратегия выживания..., 1997].

Н. Ф. Федоров в своем труде «Философия общего дела», опубликованном в 1906 г., заявляет, что главная цель общего дела человечества состоит в управлении слепыми, хаотичными силами природы: «...Нет в природе целесообразности... ее должен внести сам

человек, и в этом заключается высшая целесообразность» [Федоров, 1993, с. 71]. Средством для наведения порядка в природе должна стать хозяйственная деятельность.

Эту мысль развивает С.Н. Булгаков в работе «Философия хозяйства», опубликованной в 1912 г.: «Человек создает как бы новый мир, новые блага, новые знания, новые чувства, новую красоту — он творит культуру... Рядом с миром естественным создается мир искусственный, творения человека, и этот мир новых сил и новых ценностей увеличивается от поколения к поколению» [Булгаков, 1912, с. 13]. Обретя разум, человечество, взятое в целом, по словам В.И. Вернадского, своим направленным трудом перестраивает биосферу, переводя ее в качественно новое состояние — ноосферу. В 1939 г. он писал: «Мы живем в небывалую геологически яркую эпоху. Человек своим трудом — и своим сознательным отношением к жизни — перерабатывает земную оболочку — геологическую область жизни, биосферу. Лик планеты меняется глубочайшим образом. Создается стадия ноосферы. Сейчас в биосферной земной оболочке происходит бурный расцвет, дальнейшая история которого представляется нам грандиозной» [Вернадский, 1991, с. 56, 57].

И.Р. Пригожин, однако, противопоставляет закономерности развития замкнутых систем, к которым относятся все техногенные сооружения, развитию биологических и географических образований. *Энтропия техногенных систем* имеет тенденцию к росту: возникают аварии, нарушаются связи управления, усиливается хаос. Предоставленные сами себе, техногенные системы рано или поздно разрушаются: древние замки превращаются в развалины, компьютеры выбрасываются на свалку.

Именно поэтому противником идеи ноосферы был Л.Н. Гумилев. Это несогласие заключено в его вопросе: «Так ли уж разумна “сфера разума”? Ведь ее развитие ведет к замене живых процессов... Человеческое творчество вырывает из природы частицы вещества и ввергает их в оковы форм. Камни превращаются в пирамиды или Парфенон, шерсть — в пиджаки, металл — в сабли и танки. А эти предметы лишены саморазвития...» [Гумилев, 1990, с. 326].

В.И. Вернадский называл принцип единства всех людей законом природы. В наши дни возник метафорический образ Земли как *космического корабля*. Нормальная работа систем жизнеобеспечения такого корабля для благополучного путешествия в космосе может поддерживаться только общими разумными действиями всех землян.

В противоположность В.И. Вернадскому Л.Н. Гумилев (1990) не признавал духовной общности человечества. Неравномерно развивающиеся этносы как живые организмы часто вступают в жестокое противоборство.

Население нашей планеты, разделенное на государства, трудно назвать единым и разумным целым. Поэтому вполне уместно сравнение человечества с кораблем, потерпевшим крушение: в спасательных шлюпках находятся жители богатых стран, они затеряны в океане и окружены многочисленными тонущими народами бедных стран. «Этика спасательной шлюпки» столь же очевидна, сколь беспощадна: чтобы кого-то спасти, надо взять его на борт шлюпки, вместимость которой жестко ограничена. Спасти чью-то жизнь — значит пожертвовать своей, бросившись в бушующий океан.

Противоположное ноосфере понятие *какосфера* ввел Г.А. Заварзин (2003, 2011), поясняя его следующим образом. «Какос» — по-гречески скверный, плохой. *Какофония*, широко известный термин, отражающий нарушение гармонии в музыке, хорошо соответствует тому, что происходит под действием антропогенного пресса в природе. В какосфере природа изменена деятельностью человека настолько, что здесь искажены природные связи и ограничена способность к восстановлению. В обывательском словоупотреблении какосфере соответствует выражение «плохая экология».

Какосфера существует за счет биосферы. Из биосферы в какосферу поступают воздух, вода, пища, материалы; из какосферы в биосферу выносятся испорченный воздух, сточные воды, бытовые отходы, отходы промышленного производства. Какосфера не представляет собой автономной экосистемы, способной к длительному самовоспроизводству. Лишившись «экологических услуг» биосферы, человечество вынуждено будет жить как бы в громадной подводной лодке с автономной системой жизнеобеспечения — техническом воплощении ноосферы в миниатюре.

4.4. ЧЕЛОВЕК В СОВРЕМЕННОЙ БИОСФЕРЕ

Существование человечества в современной биосфере невозможно без приспособления к быстро меняющимся условиям внешней среды. *Принцип коэволюции*, которому должно следовать поведение общества для поддержания устойчивого развития, предложил Н.Н. Моисеев (2001).

Однако биологическая коэволюция человека и биосферы, подобная взаимному приспособлению цветковых растений и насекомых-опылителей, невозможна. Социальный прогресс избавил человечество от естественного отбора, который мог привести к появлению *Человека будущего*, адаптированного к условиям какосферы. Человечество идет не по пути биологической коэволюции, а по пути создания цивилизации, живущей по собственным законам, не согласованным с биосферой. Принцип устойчивого развития дол-

жен состоять не в стремлении к «хорошей» ноосфере, а в строгом следовании законам биосферы; за красивым фасадом ноосферы в конечном счете скрывается какосфера.

Коэволюция возможна только в духовной сфере — в отказе от антропоцентризма и признании примата законов биосферы. Обращаясь к мыслям В.И.Вернадского о нравственной позиции ученого по отношению к возросшему могуществу науки, Д.С.Лихачев пишет: «Чрезвычайно опасно, что естественные науки опережают в своем развитии гуманитарные... Между тем гуманитарные науки и искусства формируют нравственный мир каждого отдельного человека и всего общества в целом» (Лихачев, 1988, с. 16).

Огромное влияние на развитие науки и литературы в конце XVIII — начале XIX в. оказала натурфилософская доктрина, уходящая своими корнями в пантеистические верования древнейших культур. Ее сторонники не отрицают методов научного познания, но вместе с тем признают созидательную и направляющую силу Высшего духовного начала — Абсолюта [Петров, 2005]. Именно натурфилософу Ф. Шеллингу было дано предвидеть проблемы сегодняшнего дня. Он писал, что идея непрекращающегося прогресса есть идея бесцельного прогресса, а то, что не имеет цели, не имеет смысла, следовательно, бесконечный прогресс — это самая мрачная и пустая мысль. Последняя цель познания — достичь состояния покоя. В поэтической форме эта мысль выражена Фридрихом Шиллером:

Доколе мир мы не скрепим
Метафизическим ученьем,
Держаться будет он одним
Любви и голода мученьем.

Шиллер противопоставляет возвышенному состоянию души человека его животные инстинкты — страдания от неудовлетворенных сексуальных и гастрономических желаний.

Семена натурфилософских идей немецкой классической философии нашли в России благодатную почву. Русская классическая литература, особенно поэзия, воплотили совершенно особое восприятие мира, не укладывающееся в тесные рамки ортодоксального логического мышления. Интуитивно, силой художественного предчувствия, им удается проникнуть вглубь процессов, совершающихся во Вселенной. Например, А.А.Ахматова писала:

Пространство выгнулось и пошатнулось время,
Дух скорости ногой ступил на темя
Великих гор и повернул поток.

Отравленным в земле прозябло семя,
И знали все, что наступает срок.

Выживание человека в условиях глобального экологического кризиса, несомненно, зависит от научных знаний, внедрения в практику новых технических достижений. Но достижения науки и техники не смогут принести ожидаемых результатов без опоры на нравственное воспитание, на определенные культурные традиции.

Многое в поведении людей зависит от генетического кода биологического вида *Homo sapiens*, имеет инстинктивный характер и направлено на сохранение рода человеческого. Культуру называют негенетической памятью людей. Господствующее мировоззрение, этические нормы как выражение культуры также играют важную роль в сохранении социума. Культурные и биологические нормы поведения человека должны носить экологическую направленность — сохранять среду обитания благоприятной для жизни.

Темы рефератов

1. Геоэкологический подход к решению проблем устойчивого развития.
2. Развитие биосферы под воздействием антропогенного пресса.
3. Проблемы коэволюции общества и природы: ноосфера или какосфера?
4. Натурфилософские основы в формировании экологического мировоззрения.

Рекомендуемая литература

1. Вернадский В.И. Научная мысль как планетное явление. М., 1991. 270 с.
2. Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л., 1990. 528 с.
3. Заварзин Г.А. Какосфера. Философия и публицистика. М., 2011. 460 с.
4. Основы геоэкологии: учебник / под ред. В.Г.Морачевского. СПб., 1994. 352 с.
5. Петров К.М. Геоэкология: учеб. пособие. СПб., 2004. 274 с.
6. Петров К.М. Философские проблемы географии: натурфилософская парадигма: учеб. пособие. СПб., 2005. 314 с.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаханянц О. Е. Ботаническая география СССР: учеб. пособие для пед. ин-тов по специальностям 2106 «Биология» и 2107 «География». Минск, 1986.
2. Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. 2-е изд. / под общ. ред. С. С. Станкова. М., 1951.
3. Айбулатов Н. А., Артюхин Ю. В. Геоэкология шельфа и берегов Мирового океана. СПб., 1993.
4. Алпатъев А. М. О принципиальных основах охраны природы Земли // Вопросы охраны природы и рационального использования природных ресурсов. Л., 1978.
5. Арнольди Л. В. О литорали в Черном море // Труды Севастопольской биологической станции. 1948. Т. 6.
6. Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. М.; Л., 1955.
7. Атлас «Природа и ресурсы Земли». Ч. 2. М., 1998.
8. Атлас промысловых беспозвоночных и водорослей морей Дальнего Востока России / И. С. Арзамасцев, Ю. М. Яковлев, Г. А. Евсеев и др. Владивосток, 2001.
9. Атлас СССР. М., 1985.
10. Аугуста И., Буриан З. По путям развития жизни. Прага, 1961.
11. Баландин Р. К. Время — земля — мозг. Минск, 1979.
12. Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970.
13. Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л., 1977.
14. Богданов Д. В. География Мирового океана. М., 1978.
15. Богданов Д. В. Региональная физическая география Мирового океана. М., 1985.
16. Богоров В. Г. К проблеме биогеографического районирования океана // Вопросы географии. Т. 48. М., 1960.
17. Булгаков С. Н. Философия хозяйства. (Мир как хозяйство). New York, 1982.
18. Вавилов Н. И. Пять континентов // Краснов А. Н. Под тропиками Азии. 2-е изд. М., 1987.
19. Варминг Е. Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ / пер. с нем.; под ред. М. Голенкина, В. Арнольда с дополнениями по русской флоре. М., 1901.
20. Василевич В. И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 10.
21. Вернадский В. И. Биосфера I–II // Вернадский В. И. Избр. соч. Т. 5. М., 1960.
22. Вернадский В. И. Научная мысль как планетное явление. М., 1991.
23. Вернадский В. И. Философские мысли натуралиста. М., 1988.
24. Воронов А. Г. Биогеография. М., 1963.
25. Воронов А. Г. Биогеография с основами экологии. М., 1987.
26. Галкин С. В. Гидротермальные сообщества Мирового океана. М., 2002.
27. Геоботаническая карта СССР. Масштаб 1:4 000 000 / ред. Е. М. Лавренко, В. Б. Сочава. М.; Л., 1954.
28. География и мониторинг биоразнообразия. М., 2002.
29. Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М.; Л., 1936.
30. Григорьева Н. М. География растений: учеб. пособие. М., 2014.
31. Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. М., 1948.
32. Грузинов В. М. Гидрология фронтальных зон Мирового океана. Л., 1986.
33. Гумбольдт А. География растений. М.; Л., 1936.
34. Гумилев Л. Н. Биосфера и импульсы сознания // Природа. 1978. № 12.
35. Гумилев Л. Н. Этногенез и биосфера Земли. Л., 1990.
36. Жерихин В. В. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М., 1994.
37. Жизнь растений: в 6 т. Т. 3. Водоросли. Лишайники. М., 1977.
38. Жмур С. И., Розанов А. Ю., Горленко В. М. Следы древнейшей жизни в космических телах Солнечной системы // Природа. 1997. № 8.
39. Заварзин Г. А. Антипод ноосферы // Вестник РАН. 2003. Т. 73, № 9.
40. Заварзин Г. А. Какосфера. Философия и публицистика. М., 2011.
41. Заварзин Г. А. Первые экосистемы на Земле // Проблемы происхождения жизни. Российская академия наук: сб. науч. статей. М., 2009.
42. Зайцев Ю. П. Жизнь морской поверхности. Киев, 1974.
43. Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., 1963.
44. Зенкевич Л. А. Общая характеристика биогеоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши // Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды: сб. М., 1970.
45. Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. II. Моря СССР. М.; Л., 1947.
46. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Императорской Академии наук. Сер. 8. 1913. Т. 32, № 1.
47. Зернов С. А. Общая гидробиология. М.; Л., 1949.
48. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: карта для ВУЗов. Масштаб 1:8 000 000 / отв. ред. Г. Н. Огуреева. М., 1999а.

49. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Масштаб 1:8 000 000. Пояснительный текст и легенда к карте / отв. ред. Г.Н. Огуреева. М., 1999б.
50. Исаченко А. Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование: учебник для вузов. М., 1991.
51. Исаченко А. Г., Шляпников А. А. Природа мира. Ландшафты. М., 1989.
52. Калесник С. В. Общие географические закономерности Земли. М., 1970.
53. Карта «Растительность СССР». Масштаб 1:4 000 000 / отв. ред. А. В. Белов, С. А. Грибова, Т. В. Котова. Пояснительный текст и легенда карты. М., 1990.
54. Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (основы синэкологии). М., 1933.
55. Корчагин А. А. Объем и содержание ботанической географии // Вестн. Ленингр. ун-та. 1947. № 5.
56. Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника: в 4 т. Т. 5. Л., 1976.
57. Красилов В. А. Общая модель эволюции экосистем // Международный симпозиум «Эволюция экосистем»: тезисы. М., 1995.
58. Краснов А. Н. Из колыбели цивилизации. Письма из кругосветного путешествия. СПб., 1898.
59. Кусто Ж.-И., Паккале И. Л. Сюрпризы моря. Л., 1982.
60. Лавренко Е. М. Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947.
61. Лебедев В. Л., Добровольский А. Д., Марков К. К. Физико-географическое районирование // География Мирового океана. Тихий океан. Л., 1981.
62. Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Канализирующие факторы эволюции биосферы // Эволюция экосистем. М., 1995.
63. Лемме Ж. Основы биогеографии. М., 1976.
64. Лихачев Д. С. Интервью в связи со 125-летием со дня рождения В. И. Вернадского // Наука в СССР. 1988. № 2.
65. Лопатин В. Д. Типы режимов влажности почвы в оценке их растительностью // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск, 1971.
66. Мазинг В. В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности: докл. на соискание учен. степ. докт. биол. наук. Тарту, 1969.
67. Макинтайр Ф. Верхний миллиметр океана // Наука об океане. М., 1981.
68. Мир географии: география и географы. М., 1984.
69. Миркин Б. М. О растительных континуумах // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 3.
70. Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985.
71. Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Основы общей экологии. М., 2008.
72. Моисеев Н. Н. Экологическое мировоззрение // Философия экологического образования. М., 2001.
73. Мокиевский О. Б. Фауна рыхлых грунтов литорали западных берегов Крыма // Труды Института океанологии АН СССР. 1949. Т. 4.
74. Национальный атлас России. Т. 2. М., 2004.
75. Огуреева Г. Н. Ботанико-географическое районирование СССР. М., 1991.
76. Огуреева Г. Н. Эколога-географический подход к изучению разнообразия и географии наземных экосистем // Вопросы географии. Актуальная биогеография / под ред. С. М. Малхазовой, Е. Г. Мяло, Н. М. Новиковой, Н. Б. Леоновой. Т. 134. М., 2012.
77. Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
78. Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М.; Л., 1936.
79. Основы геоэкологии: учебник / под ред. В. Г. Морачевского. СПб., 1994.
80. Палеогеография Европы за последние 100 000 лет (Атлас-монография). М., 1982.
81. Перестенко Л. П. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. М., 1982.
82. Петров К. М. Подводная растительность черноморского побережья Таманского полуострова и Северного Кавказа // Использование аэрометодов при исследовании природных ресурсов / отв. ред. Н. Н. Соколов. М.; Л. 1961.
83. Петров К. М. Биогеография океана: учебник. 2-е изд., испр. М., 2008.
84. Петров К. М. Биогеография: учебник для вузов. М., 2006.
85. Петров К. М. Биономия океана. СПб., 2004а.
86. Петров К. М. Геоэкология: учеб. пособие. СПб., 2004б.
87. Петров К. М. Общая экология. Взаимодействие общества и природы: учеб. пособие для вузов. 3-е изд., испр. СПб., 2000а.
88. Петров К. М. Подводные ландшафты: теория, методы исследования. Л., 1989.
89. Петров К. М. Философские проблемы географии: натурфилософская парадигма: учеб. пособие. СПб., 2005.
90. Петров К. М. Экология человека и культура: учебник для вузов. 2-е изд. СПб., 2000б.
91. Пианка Э. Эволюционная экология / под ред. М. С. Гилярова. М., 1981.
92. Пономарева И. Н. Общая экология. Л., 1975.

93. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. М., 1986.
94. Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов / отв. ред. Л. А. Зенкевич. М., 1970.
95. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938.
96. Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР масштаба 1:4 000 000. Т. 1–2 / под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. М.; Л., 1956.
97. Реймерс Н. Ф. Популярный биологический словарь. М., 1991.
98. Селянинов Г. Т. Агроклиматическая карта мира. Л., 1966.
99. Серебряков И. Г. Ботаника, морфология и анатомия растений. М., 1988.
100. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника / ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. Т. 3. М.; Л., 1964.
101. Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Т. 1. Ботаника. М., 1972.
102. Солнцев Н. А. О морфологии природного географического ландшафта // Вопросы географии: сб. 16. М., 1949.
103. Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978.
104. Сочава В. Б. География и экология. Л., 1970.
105. Сочава В. Б. Проблемы физической географии и геоботаники. Избр. труды. Новосибирск, 1986.
106. Сочава В. Б. Растительные сообщества и динамика природных систем // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 20.
107. Стратегия выживания: космизм и экология. М., 1997.
108. Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология // Доклады АН СССР. 1945. Т. 47, № 6.
109. Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии // Советская ботаника. 1942. № 1–3.
110. Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избр. труды: в 3 т. / ред. Е. М. Лавренко. Т. 1. Л., 1972.
111. Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л.; М., 1928.
112. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978.
113. Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974.
114. Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. (Введение в хорологию растений). Л., 1962.
115. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.
116. Федоров Н. Ф. Философия общего дела // Русский космизм. Антология философской мысли. М., 1993.
117. Чернов Ю. И. Жизнь тундры. М., 1980. 236 с.
118. Шафер В. Основы общей географии растений / пер. с польск. Г. И. Поплавской. М., 1956.
119. Юрковская Т. К. Геоботаническое картографирование и составление аналитических карт растительности // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск, 2007.
120. Юрковская Т. К., Ильина И. С., Сафронова И. Н. Растительность [карта]. Масштаб 1:15 000 000 // Национальный атлас России. Т. 2. М., 2005.
121. Юрцев Б. А. Основные направления современной науки о растительном покрове // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 10.
122. Atlas of the Oceans. Chicago, [s. a.].
123. Clements F. E. Nature and structure of the climax // Journal of Ecology. 1936. Vol. 24, N 1.
124. Dansereau P. Biogeography an Ecological Perspective. New York, 1957.
125. Encyclopedia of the Earth / ed. by dr. Peter J. Smith. Oxford, 1985.
126. Hop H., Soreide J. E. S., Tamelander T. et al. Marine food web structures and pathways in the Barents Sea revealed by stable isotopes and fatty acid trophic markers. Tromso, 2004.
127. Lovelock G. E. Gaia: A New Look at Life on Earth. Oxford; New York; Toronto; Melburn, 1982.
128. Raunkiaer C. The Life Form of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford, 1934.
129. Raunkiaer Ch. Planterigets Livsformer of deres Betydning for Geografien. København, 1907.
130. Setchell W. A. Geographical distribution of the marine algae // Science. N. S. 1917. Vol. 45, N 1157.
131. Shelford V. E. The ecology of North America. Urbana, 1963. Vol. XXII.
132. Tansley A. G. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms // Ecology. 1935. Vol. 16, N 3.
133. Walter H. Vegetation und Klimazonen: Grundriß der globalen Ökologie. Stuttgart, 1990.
134. Walter H., Breckle S.-W. Ecological Systems of the Geobiosphere. Vol. 3. Temperate and Polar Zonobiomes of Northern Eurasia. [s. l.], 1986.